

RAPPORT DE STAGE

MASTER 1 - MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES ET MODÉLISATION

sujet : "Évolution des traits d'histoires de vie de champignons phytopathogènes"

Julien Guégan
Du 19 juin au 15 septembre 2017



Tuteur Polytech : Didier AUROUX
Tuteur INRIA : Frédéric GROGNARD
Co-tuteur INRA : Ludovic MAILLERET

Remerciements

Je tiens à remercier toute personne qui a pu contribuer, de près ou de loin, au succès de mon stage.

D'abord, je remercie l'institut de recherche de l'INRIA ainsi que toutes les personnes qui m'ont accueilli sur le site de Sophia-Antipolis durant mon stage.

Je souhaiterai ensuite remercier particulièrement les personnes travaillant dans l'équipe BIOCORE avec qui j'ai fait équipe ces derniers mois. Je suis très heureux d'avoir partagé ces 3 mois avec ces quelques personnes, et je remercie donc Marie-Line, Jean-Luc, Olivier, Nicolas, Sophia, Natasha, Pierre-Olivier, Marjorie, Carlos, Claudia, Lucie et Ignacio.

Je remercie Ludovic et Olivier avec qui nous nous sommes retrouvés une fois par mois à l'INRA pour faire le point sur l'avancement du travail lors de réunion animées.

Et pour finir j'aimerais remercier pleinement Frédéric, mon tuteur de stage, de m'avoir choisi et fait confiance pour ce projet. Ce fut un réel plaisir de travailler avec lui, j'espère que mon travail lui aura donné satisfaction.

Table des matières

1 Présentation de l'organisme	1
1.1 L'Inria	1
1.2 L'équipe BIOCORE	2
2 Problèmes posés	3
2.1 Le projet Funfit	3
2.2 La rouille du peuplier	4
2.3 La dynamique adaptative	5
2.4 Le modèle - 1 cohorte	6
2.5 Le modèle - 2 cohortes	8
3 Travail réalisé	10
3.1 Etude à 1 trait - $T = +\infty$	11
3.2 Etude à 2 traits - $T < +\infty$	15
3.3 Compromis évolutif (trade-off)	18
3.4 Discussion	19
4 Problèmes rencontrés	20
5 Conclusion	22
6 Bibliographie	23

Présentation de l'organisme

1.1 L'Inria

L'Institut national de recherche en informatique et en automatique (Inria) est un institut de recherche français en mathématiques et informatique. Il a été créé le 3 janvier 1967 dans le cadre d'un plan gouvernemental français destiné à assurer l'autonomie du pays dans les technologies de l'information et il possède le statut d'établissement public à caractère scientifique et technologique. L'Inria est composés de 8 centres de recherche répartis dans toute la France dans les villes de Bordeaux, Grenoble, Lille, Nancy, Paris, Rennes, Saclay et Sophia Antipolis. Son objectif principal est de mettre en relation les compétences de l'ensemble de la recherche française et internationale. L'Institut emploie 2 600 personnes qui relèvent les défis des sciences informatiques et mathématiques. A l'origine de nombreuses innovations, l'Inria transfère vers les entreprises (start-up, PME et grands groupes) ses résultats et ses compétences, dans des domaines tels que la santé, les transports, l'énergie, la communication, la sécurité et la protection de la vie privée, la ville intelligente, l'usine du futur... .

L'Inria est organisé en « équipes-projets » qui rassemblent des chercheurs aux compétences complémentaires autour d'un projet scientifique précis. Ce modèle équipe-projet est à la base de l'organisation à l'Inria, il se rassemble autour d'un « leader scientifique » qui définit les objectifs et le travail à réaliser dont les missions principales sont la communication scientifiques de ses résultats et le transfert des connaissances acquises vers l'industrie (par le biais de brevets, formation, partenariats...).

183 équipes-projets dont 90 en collaboration avec des universités, et d'autres établissements de recherche
4500 publications scientifiques par an
410 brevets en portefeuille regroupés dans 190 familles actives
126 logiciels déposés à l'Agence pour la Protection des programmes en 2016
44 start-up Inria créées depuis 2010
3 400 collaborateurs (chercheurs, enseignants, doctorants, post-doctorants)
Budget total : 231 millions d'euros

FIGURE 1.1 – L'Inria en quelques chiffres

1.2 L'équipe BIOCORE

J'ai effectué mon stage au sein de l'équipe BIOCORE à l'INRIA de Sophia-Antipolis. BIOCORE est une équipe-projet commune à l'INRIA, l'INRA et l'UPMC composée d'une trentaine de personnes environ dont des chercheurs permanents, des ingénieurs, des doctorants, des post-doctorants et des stagiaires. Dans l'équipe BIOCORE tout le monde ne travaille pas sur le même projet, il y a environ une dizaine de projets dont 4-5 de grande envergure en cours. Chacun à son domaine privilégié mais la méthodologie développée est identique d'un chercheur à un autre ce qui leur permet de partager, comprendre et participer aux problématiques des projets étudiés au sein de BIOCORE.

Le domaine d'étude de BIOCORE est les biomathématiques, il s'agit d'une science fortement pluri-disciplinaire que le mathématicien seul (ou le biologiste seul) est incapable de développer. En effet, les biomathématiques utilisent des méthodes et techniques mathématiques pour étudier les processus complexes de la biologie ce qui exige des équipes interdisciplinaires capables de jongler facilement entre le concret et l'abstrait. L'objectif global de l'équipe BIOCORE est de contribuer à préserver l'environnement en développant de nouvelles sources d'énergie ou en évitant l'utilisation de produits chimiques pour les cultures. Dans cette optique, les travaux de l'équipe BIOCORE sont centrés sur la modélisation mathématiques de systèmes biologiques, plus particulièrement d'écosystèmes artificiels. En effet, la complexité de ces systèmes où la vie a un rôle central les rends difficiles à contrôler. Les membres de BIOCORE utilisent, pour de telles études, la Théorie du Contrôle pour des systèmes dynamiques définis par des équations différentielles ordinaires dont les variables d'état sont souvent des densités de population. Leur évolution est influencée par les actions de l'homme et on peut connaître une partie de l'état du système grâce à des sorties qui sont un produit que l'on peut collecter de cet écosystème (ex : récoltes, capture ...) ou mesurer (ex : un nombre d'individus, concentrations ...). L'un des objectifs principaux de l'équipe BIOCORE est de parvenir à développer une méthodologie qui permettrait d'intégrer un maximum de niveaux biologiques différents dans leurs modélisations, de la réaction biochimique au sein des cellules jusqu'aux interactions entre écosystèmes. Les différentes échelles de tailles et de temps qui existent à chaque niveau jouent un rôle significatif dans le comportement global du biosystème à modéliser, l'un des enjeux est donc de développer une approche théorique de la biologie qui prendrait en compte ces différents niveaux tout en les interconnectant. L'objectif de cette approche multi-niveaux est de pouvoir contrôler la cellule (ou un individu) afin d'optimiser la production à un niveau supérieur, par exemple, contrôler la croissance des micro algues via leurs réseaux génétiques ou métaboliques afin d'optimiser la production de lipides pour la bioénergie au niveau du photo bioréacteur [16].



FIGURE 1.2 – logo de l'équipe BIOCORE

Problèmes posés

2.1 Le projet Funfit

Mon travail réalisé pendant mon stage s'inscrit dans le projet FUNFIT qui a commencé en octobre 2013 et qui est financé en grande partie par l'ANR, l'agence nationale de la recherche, sous forme d'un contrat de recherche à durée déterminée de 48 mois. Pour pouvoir disposer de ce financement de l'ANR s'élevant à 499 873 euros, l'équipe BIOCORE a dû répondre à un appel à projet très compétitifs (seul 10% des demandes sont financées) et convaincre l'ANR en présentant les enjeux et objectifs du projet FUNFIT dont la problématique générale est de mieux comprendre l'évolution des champignons pathogènes des arbres forestiers grâce à la mise en relation entre expériences biologiques et les biomathématiques dans le but de réduire l'impact des maladies sur les écosystèmes.

Les champignons sont à l'origine de nombreuses maladies chez les plantes, en agriculture et dans les écosystèmes naturels. Dans le contexte des changements écologiques actuels, les champignons ont été identifiés comme la cause majeure des nouvelles maladies des plantes, notamment dues à l'introduction d'espèces qui étaient jusqu'alors absentes dans certaines régions. En effet, les champignons ont un fort impact négatif sur le rendement des cultures et causent une réelle perte à la récolte. La compréhension de cet environnement épidémiologique est donc un enjeu majeur qui nécessite le développement de méthodes permettant de prédirer l'évolution de ces organismes pathogènes. Ces dernières années, de nombreuses études ont été menées sur ce sujet d'un point de vue de la génétique des populations et de la génomique. Le projet FUNFIT se place dans un cadre conceptuel liant l'évolution des traits des champignons phytopathogènes¹ pour faire le lien entre fitness² individuelle et stratégies écologiques. Le projet a pour objectif d'apporter une contribution dans ce domaine en construisant un cadre théorique focalisé sur les traits d'histoire de vie³, incluant schémas et modèles et en s'appuyant sur un travail expérimental portant sur quelques espèces représentatives de champignons pathogènes forestiers. Le projet repose sur le fait que la caractérisation des traits d'histoire de vie chez les champignons phytopathogènes permettra de mieux cerner l'origine du succès évolutif d'un champignon pathogène ainsi que la dynamique des populations de champignons pathogènes, et donc l'impact des maladies des plantes dans les écosystèmes naturels. L'ensemble des résultats acquis apportera une contribution à la connaissance de l'écologie des champignons et à la gestion des maladies forestières. Globalement, le projet FUNFIT a pour but de contribuer à la compréhension de la façon dont les champignons évoluent dans les conditions changeantes de l'environnement et comment exploiter cette connaissance pour réduire l'impact négatif que portent ces champignons sur les cultures d'arbre.[17]

1. Qualifie un organisme vivant susceptible d'infecter les végétaux et d'y déclencher des maladies.

2. Concept central en théorie de l'évolution qui décrit la capacité d'un individu d'un certain génotype à se reproduire. Peut-être mesurée par exemple par le nombre de descendants atteignant la maturité sexuelle.

3. Ensemble des caractéristiques d'un individu contribuant à sa fitness dans un milieu donné. Ils reflètent donc l'adaptation d'un organisme à survivre à son environnement

2.2 La rouille du peuplier

Trois maladies majeures des arbres forestiers ont été retenues comme modèles d'étude pour le projet FUNFIT : la rouille du peuplier, le chancre du châtaignier et l'oïdium du chêne. Le sujet de mon stage porte sur le champignon appelé *Melampsora larici-populina* responsable de la rouille du peuplier. C'est un champignon parasite qui infecte les arbres notamment les peupliers et semble dans certains cas (ex : monocultures) pouvoir déjouer les défenses immunitaires naturelles des arbres. Les conséquences infectieuses de ce champignon sont l'affaiblissement la culture, c'est-à-dire une croissance réduite et une plus forte sensibilité aux autres maladies. Pour une souche donnée de *Melampsora*, il existe de fortes différences de sensibilité des souches de peuplier à ce champignon, mais le champignon qui dans la nature coévolue avec ses hôtes se trouve ici face à des milliers de clones dans le cadre de monocultures. Ceci impose une forte pression de sélection sur les champignons : seuls ceux ayant la capacité de contourner les résistances naturelles de l'arbre peuvent subsister dans un environnement où ils sont alors sans concurrence. Le champignon parasite peut alors rapidement déjouer les défenses de son hôte potentiel. L'INRA⁴, en France, a déjà produit plusieurs souches et clones de peupliers initialement déclarées résistants à la rouille, mais la rouille du peuplier s'est montrée capable d'évoluer rapidement par le jeu des mutations. Ce champignon s'est ainsi rapidement propagé dans les cultures de peupliers (dans toute la France, il y a plusieurs décennies), alors qu'il fait peu de dégâts chez les peupliers sauvages. Dans les années 1990, à la suite cette diffusion de clones peu variés de peupliers auxquels il s'est adapté dès 1994, il a fait d'importants dégâts (allant de forte défoliation⁵ avec retards de croissance à la mort des arbres). Ayant évolué, il s'est montré capable d'infecter la plupart des cultivars produits par l'INRA pour lui résister. Les experts forestiers reconnaissent maintenant, en raison des capacités d'adaptation par mutation de ce champignon qui a une phase sexuée et qui produit chaque année des milliards de spores que les producteurs de cultivars⁶ dits résistants à la rouille ne peuvent pas garantir cette résistance à moyen ou long terme. La phase sexuée produit en effet chaque automne des millions de nouvelles souches potentiellement capables de contourner les nouvelles résistances.[1][2]

Dans le cadre du projet FUNFIT, l'objectif de l'étude menée sur cette maladie est de modéliser la croissance des champignons, l'évolution et la propagation du champignon. Un tel modèle a pour but de pouvoir prédire l'évolution de la maladie et de comprendre comment elle se propage pour ensuite pouvoir mettre en place des programmes de lutte adaptés contre le champignon. L'objectif de ce travail est de comprendre le lien entre les traits d'histoire de vie de ce champignon et sa fitness, afin de trouver des moyens de lutte pour diminuer cette fitness. Un modèle en équations différentielles ordinaires a été développé pour analyser la dynamique de croissance de ces champignons. L'objectif du stage sera d'exploiter ce modèle qui permettrait d'identifier si une des deux stratégies identifiées précédemment peut être le résultat de l'évolution à long terme de l'espèce, en tenant compte de divers facteurs : la limitation de la ressource, la compétition entre les pathogènes, voire la saisonnalité.



FIGURE 2.1 – Échantillon d'une feuille infectée par la rouille du peuplier

4. Institut national de la recherche agronomique

5. Phénomène de pertes de tout ou une partie des feuilles d'un arbre souvent dues à des maladies, parasites ou insectes.

6. Variété de plante obtenue en culture qui a été sélectionnée pour ses caractéristiques uniques.

2.3 La dynamique adaptative

L'objectif de mon stage était d'exploiter des modèles [3][4] (expliqués en sections 1 et 2) et des résultats existants pour identifier s'il existe une stratégie qui pourrait être le résultat de l'évolution à long terme de l'espèce grâce à la théorie de la dynamique adaptative. C'est une théorie qui est apparue petit à petit dans les années 1990 en combinant des outils déjà existant comme la théorie des jeux évolutionnaires [5] et la dynamique des populations [6] afin d'obtenir une dynamique eco-évolutive réaliste. En effet, cette théorie est un outil très utilisé en biologie qui tente d'expliquer les liens entre différents mécanismes comme l'hérédité, les mutations et la sélection naturelle. Elle permet de comprendre le lien entre évolution et démographie et notamment de visualiser et de comprendre la conséquence à long terme de petites mutations d'un trait au sein d'une population et est donc très utile pour modéliser les scénarios évolutifs.

Les hypothèses à respecter sont les suivantes :

- Le mutant est rare quand il apparaît ce qui nous permet de dire que sa densité est négligeable.
- La modification du trait mutant est légère par rapport au trait du résident.
- Les individus se reproduisent de façon clonale.
- Les populations sont à l'équilibre écologique lorsqu'un mutant apparaît car le taux de mutation est très faible. Ceci implique que deux mutants ne peuvent exister en même temps ni au même endroit.

Le but est d'observer le devenir de ce mutant rare dans la population. Soit il disparaît, soit il envahit le milieu. En envahissant le milieu le mutant devient le nouveau résident en changeant la valeur d'un trait phénotypique le caractérisant qui lui permet d'avoir une meilleure fitness (taux de croissance) que le résident. Excepté dans le cas des branchement évolutifs où les populations mutantes et résidentes sont stables et ont toutes les deux un taux de croissance positifs, elles peuvent coexister et créer ainsi deux populations avec des traits différents (ce qui pourrait expliquer le phénomène de spéciation⁷).

Afin de respecter l'hypothèse sur la faible densité du mutant, dans mes simulations je me place dans le cas où $n_1 = 100$ (taille de la population résidente) et $n_2 = 1$ (taille de la population mutante).

7. processus évolutif par lequel de nouvelles espèces vivantes apparaissent

2.4 Le modèle - 1 cohorte

Pendant mon stage, la première partie fut d'abord de bien comprendre les travaux qui avaient été faits sur le sujet avant mon arrivée et quel serait précisément le travail que j'aurais à effectuer. Pour pouvoir comprendre le modèle mathématique, il faut d'abord comprendre ce qui se passe au niveau biologique lors de l'infection. En effet, l'infection se déroule en 3 étapes : la pénétration dans la feuille, la croissance du mycélium⁸ et enfin la sporulation.

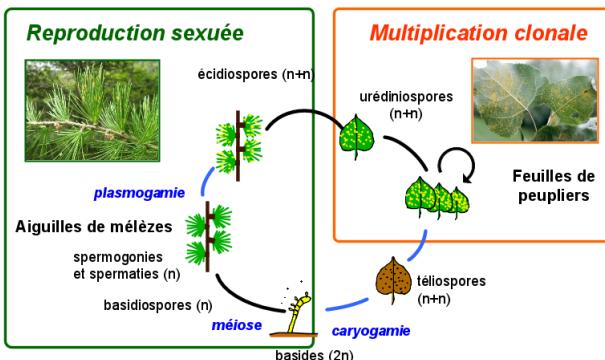


FIGURE 2.2 – Représentation du cycle biologique de *Melampsora*, d'après Frey et Pinon 2004 [13]

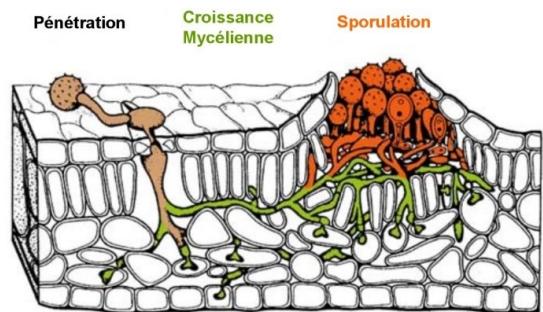


FIGURE 2.3 – Schéma de coupe d'une infection par *Melampsora* sur l'épiderme d'une feuille, d'après Hahn 2000 [12]

Pour développer le modèle, il a été considéré que le champignon choisissait sa stratégie soit pour maximiser la quantité de spores⁹ produites au cours de son existence soit pour s'assurer qu'une souche proche ne pourra pas exploiter la stratégie qu'il aurait choisi pour produire plus de spores que lui. On considère une cohorte de champignons se développant pendant une saison sur une même plante hôte et on s'intéresse à la densité de la lésion notée n et représentant la quantité de mycélium dans la cohorte par unité d'aire de l'hôte, on suppose que n est constant pendant la saison. D'où, le modèle développé dans [3] :

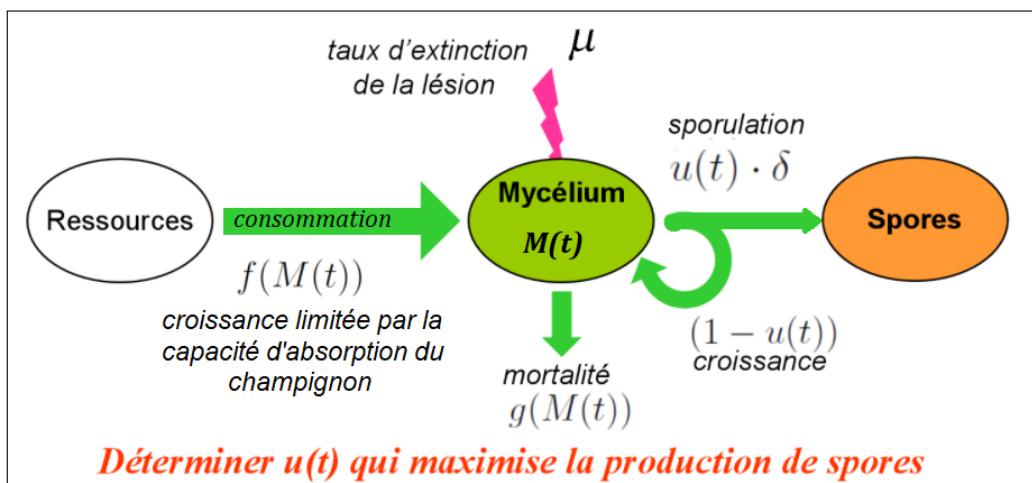


FIGURE 2.4 – Cadre théorique du modèle

8. Ensemble filamentueux du champignon qui permet d'absorber les ressources nécessaires à la survie et à la croissance du champignon.

9. Cellule issue de la reproduction (ou multiplication végétative).

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dM(t)}{dt} = (1 - u(t)).f(M(t)) - g(M(t)) \\ \frac{dS(t)}{dt} = u(t).\delta.f(M(t)) \\ M(0) = M_0, S(0) = S_0 \\ 0 \leq u(t) \leq 1, t \in [0, T] \end{array} \right. \quad \text{avec} \quad \begin{array}{l} f(M) = \frac{\alpha M}{M + \kappa} \cdot \frac{1}{1 + \beta n M} \\ g(M) = \gamma M \end{array} \quad (1)$$

On représente ici sous forme d'équations différentielles ordinaires (EDO) l'évolution au cours du temps des quantités M et S qui sont respectivement la taille moyenne du mycélium et la quantité moyenne de spores à un instant t de la saison. Cependant, il faut savoir que comme le membre de droite dans la 2^{ème} équation dans (1) ne contient pas $S(t)$ nous n'avons pas besoin de traiter explicitement $S(t)$, c'est à dire que $M(t)$ peut être considéré comme la seule variable d'état. Les fonctions f et g sont des fonctions représentant le taux de croissance et de mortalité du mycélium, la fonction f comprend un facteur représentant le flux de ressource qui peut être obtenu par une hyphe, c'est-à-dire une branche du mycélium et un autre facteur qui est l'influence négative de la compétition entre les hyphes du champignon. La variable u correspond à un terme d'allocation des ressources compris entre 0 et 1. Quand $u(t) = 0$, toutes les ressources sont utilisées pour la croissance du mycélium et quand $u(t) = 1$, les ressources sont entièrement consacrées à la production de spores. La constante δ est le rendement de la production de spores en comparaison de celle du mycélium. La variable de temps t joue le rôle de l'âge de l'infection. Il faut savoir qu'on peut se placer dans 2 cas pour cette étude, lorsque la dynamique du champignon est assez rapide par rapport à la durée totale de la saison on peut considérer que l'intervalle observé est $[0; +\infty[$, si ce n'est pas le cas alors on se place sur un intervalle fini $[0; T]$.

Dans le cas d'un intervalle infini, le problème est de déterminer $u(t)$ qui maximisera la quantité de spores à la fin de la saison, sachant le champignon doit réussir à répartir de la bonne manière ses ressources entre la production de spores (= reproduction, i.e la survie de l'espèce) et la production de mycélium (organe qui absorbe les ressources). Ce problème revient à trouver le $u(t)$ qui maximise la quantité $\int_0^T \frac{dS(t)}{dt} e^{-\mu t} dt$ avec un terme exponentiel prenant en compte μ le taux d'extinction de la cohorte de champignons sur la feuille (si par exemple la feuille est arrachée de l'arbre). Ce facteur $e^{-\mu t}$ indique une importance moindre des spores produites aux temps élevés car il est fort probable qu'à ces temps-là la lésion n'existe plus. Un tel problème d'optimalité a été résolu grâce au principe du maximum de Pontryagin [3] et permet d'arriver au résultat que

$$u(M) = \left\{ \begin{array}{ll} 0, M < M^* \\ 1, M > M^* \\ u^*, M = M^* \end{array} \right. \quad \text{avec} \quad \left| \begin{array}{l} M^* \text{ tel que } f'(M^*) - g'(M^*) = \mu \\ u^* = 1 - \frac{g(M^*)}{f(M^*)} \end{array} \right.$$

Dans le cas d'un intervalle fini, l'étude développée par [3] et qui s'appuie sur la résolution de l'équation d'Hamilton Jacobi Bellman (issue de la théorie de la programmation dynamique, et utilise une méthode dites des caractéristiques) conclut alors qu'il est nécessaire de construire une surface de commutation représentée par :

$$\lambda = \{(t, M) \in [0, T] \times]0, M^*] : \lambda(T - t, M) = 0\} \quad \text{avec} \quad \left| \begin{array}{l} \lambda(\tau, M) = - \int_0^\tau e^{-(\gamma + \mu)s} f'(M e^{-\gamma s}) ds + 1 \\ \tau = T - t \end{array} \right.$$

Dans ce cas, d'un point de vue biologique, c'est comme ci à partir d'un certain moment donné avant la fin de la saison le champignon concentrerait toutes ces ressources à produire uniquement des spores et c'est compréhensible puisque on sait que des stress initiateurs comme des changements de saison (le début de l'hiver par exemple) peuvent être à l'origine de la fructification chez de nombreuses espèces de champignons. La commande u est alors définie par

$$u(t, M) = \begin{cases} 0, M < M^*, \lambda(\tau, M) \geq 0 \\ 1, M > M^*, \lambda(\tau, M) < 0 \\ u^*, M = M^*, 0 \leq t < T - \tau^* \\ 1, M > M^* \end{cases} \quad \text{avec} \quad \begin{cases} M^* \text{ tel que } f'(M^*) - g'(M^*) = \mu \\ u^* = 1 - \frac{g(M^*)}{f(M^*)} \\ \tau^* \text{ tel que } \lambda(\tau^*, M^*) = 0 \end{cases}$$

Mon travail lors de mon arrivée la 1^{ère} semaine était d'abord de bien comprendre ce modèle et ces résultats ainsi que de le simuler sur Scilab. Pour obtenir cette première simulation, j'ai utilisé la fonction `ode()` prédéfinie de Scilab qui est un solveur d'équations différentielles ordinaires explicite du 1^{er} ordre qui utilise la méthode Runge-Kutta par défaut. J'ai préféré privilégier la méthode que Scilab conseille pour résoudre les systèmes raides ("stiff") et qui utilise le schéma BDF (Backward Differentiation formula) puisque le système étudié est bien un système raide dû au fait que \dot{M} varie fortement entre $M < M^*$ et $M > M^*$ pendant un temps très court.

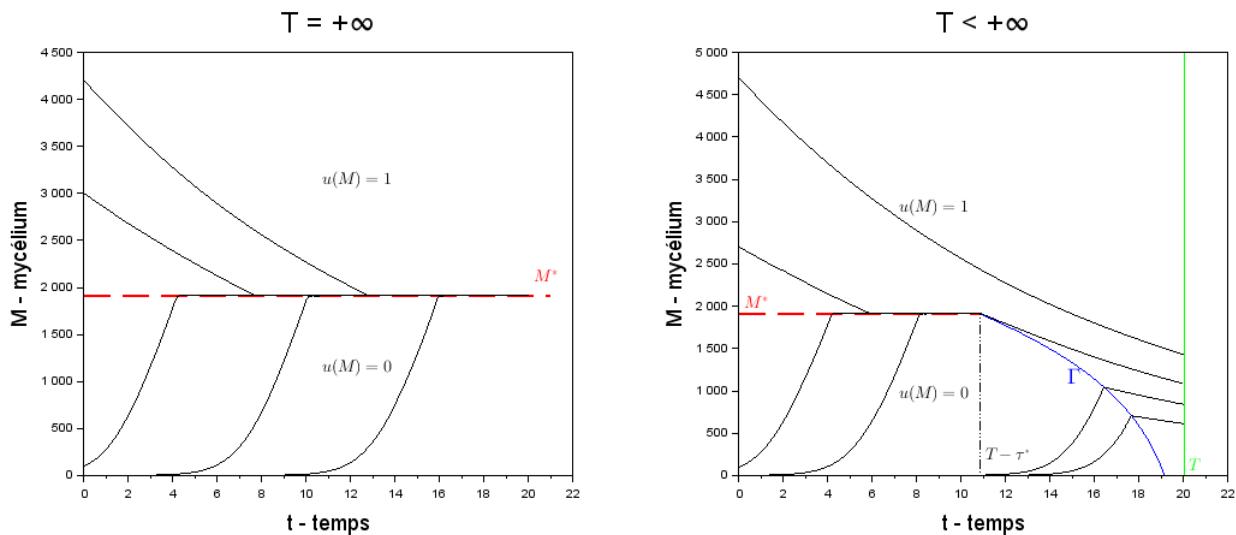


FIGURE 2.5 – Simulation du système dynamique - modèle 1 cohorte ($n = 100$). A gauche, le cas où on considère un intervalle infini et à droite, un intervalle fini

2.5 Le modèle - 2 cohortes

L'enjeu de l'étude qui a été menée par l'équipe BIOCORE était d'étendre ce modèle dynamique à la théorie des jeux évolutionnaires puisque cela permettrait de décrire un possible équilibre évolutif dans des situations réalistes où plusieurs cohortes pathogènes sont en compétition pour une ressource commune parmi une plante hôte. En effet, la théorie des jeux évolutifs est une branche particulière de la théorie des jeux développée par des biologistes de l'évolution à partir des années 1970 [5] qui permet de décrire les stratégies utilisées par des populations d'individus et de déterminer quelles sont les stratégies stables du point de vue de l'évolution et définir des équilibres biologiques ; bien qu'optimale, la stratégie décrite précédemment n'est en effet peut-être pas imbattable car elle pourrait être exploitée par un mutant adoptant une autre stratégie.

Ainsi, il a été considéré 2 cohortes de champignons sur la même plante hôte et, en partant de (1), développé ce modèle qui est celui qui nous intéresse

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dM_1(t)}{dt} = (1 - u_1(t)).f_1(M_1(t), M_2(t)) - g(M_1(t)) \\ \frac{dM_2(t)}{dt} = (1 - u_2(t)).f_2(M_1(t), M_2(t)) - g(M_2(t)) \\ \frac{dS_1(t)}{dt} = u_1(t).\delta.f_1(M_1(t), M_2(t)) \\ \frac{dS_2(t)}{dt} = u_2(t).\delta.f_2(M_1(t), M_2(t)) \\ M_1(0) = M_1^0, M_2(0) = M_2^0, S_1(0) = S_1^0, S_2(0) = S_2^0 \\ 0 \leq u_1(t) \leq 1, 0 \leq u_2(t) \leq 1, t \in [0, T] \end{array} \right. \quad \text{avec} \quad \begin{aligned} f_i(M_1, M_2) &= \frac{\alpha M_i}{M_i + \kappa} \cdot \frac{1}{1 + \beta(n_1 M_1 + n_2 M_2)} \\ g(M) &= \gamma M \end{aligned} \quad (2)$$

La fitness de chaque cohorte peut être écrite comme

$$J_i(u_1, u_2) = \int_0^T u_i(t) f_i(M_1(t), M_2(t)) e^{-\mu t} dt \longrightarrow \sup_{u_i(\cdot)}$$

L'équation dynamique d'état et le critère d'optimisation correspondant sont maintenant remplacés par 2 équations dynamique d'état et leur critère d'invasion. Dans les deux équations et leur critère de fitness, on a un terme de compétition qui apparaît et qui dépend des 2 variables d'état. En appliquant la théorie des jeux et la théorie du contrôle à ce modèle, de nombreux résultats intéressants ont été trouvés dans l'étude [4] notamment l'existence d'une stratégie évolutionnairement stable (ESS) c'est-à-dire qu'une cohorte voulant envahir ne pourra pas trouver de stratégie lui permettant de produire plus de spores[4]. Le jeu résultant est défini par le modèle (2) et le critère $J_1 - J_2 \longrightarrow \sup_{u_1} \inf_{u_2}$ car chaque cohorte essaie d'avoir une meilleure fitness individuelle que l'autre. Cela définira une stratégie **non invasible**.

La solution de ce jeu ressemble à celle du problème de commande optimale au détail près que le niveau singulier M^{**} est supérieur à M^* .

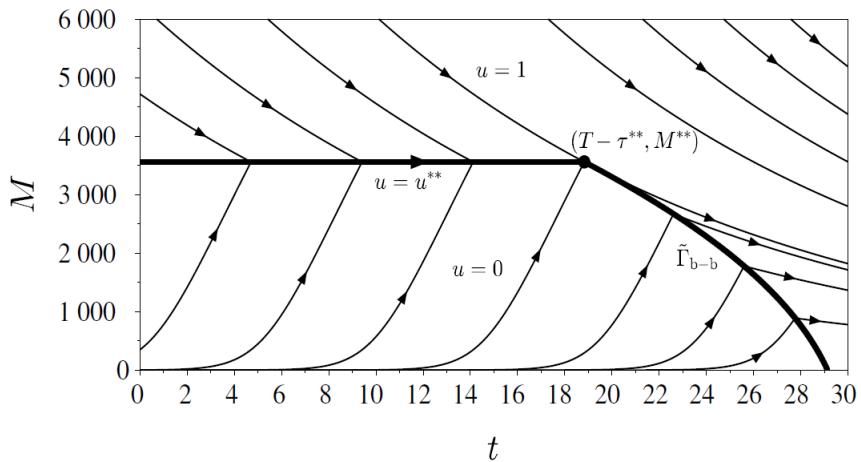


FIGURE 2.6 – Simulation du système dynamique - modèle 2 cohortes, $n = 10$ et $T = 30$ d'après [4]

La question qu'on se pose dans ce travail est de savoir si cet équilibre non invasible obtenu par la théorie des jeux sera bien le résultat de l'évolution telle que défini par la dynamique adaptative.

Travail réalisé

Mon travail effectué durant ces 3 mois de stage fut surtout de la simulation numérique sur Scilab mis en regard de la théorie ajouté à de la lecture d'articles scientifiques. J'ai commencé petit à petit à appréhender le sujet et comprendre les travaux réalisés[3][4] par les membres de l'équipe, j'ai surtout retenu les paramètres importants à la modélisation et au développement du calcul numérique et je n'ai malheureusement compris que de manière superficielle les démonstrations et les théories sur lesquelles reposaient les fondements des résultats obtenus précédemment et aspects mathématiques parfois très techniques. A propos du déroulement du travail du stage, j'ai essayé d'être un maximum autonome mais malgré tout je devais régulièrement poser des questions à Frédéric mon tuteur pour avancer. De plus, environ une fois par mois, on faisait une réunion à l'INRA avec Ludovic MAILLERET (collègue de Frédéric) et Olivier FAURE qui effectue également un stage en biomathématiques. Ces réunions étaient intéressantes car elles avaient pour but de faire le point sur l'avancée de nos travaux ainsi que de partager et discuter de la suite du travail.

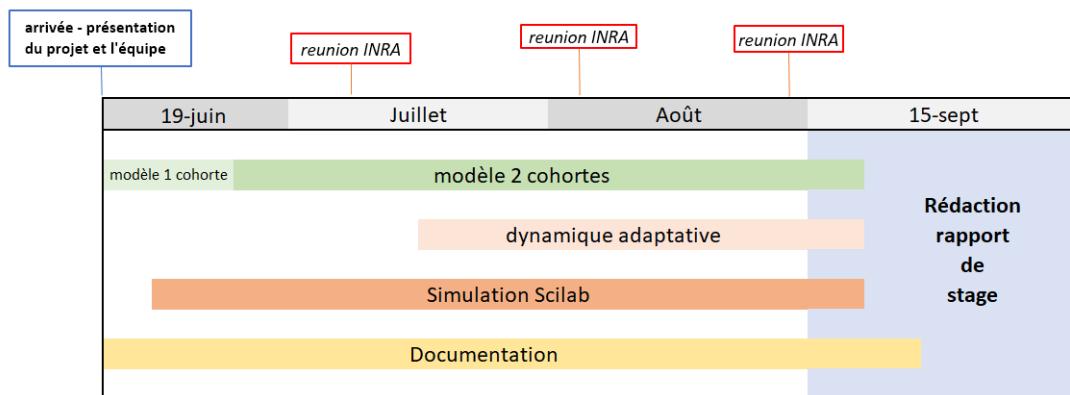


FIGURE 3.1 – Planning du Stage

Le problème dans le modèle développé dans notre exemple est que nous n'avons pas d'expression explicite de la taille de nos populations (ici n_1 et n_2), nous ne pouvons pas faire une étude analytique du modèle avec la théorie de la dynamique adaptative. Mon travail était donc de simuler avec Scilab numériquement en confrontant chaque stratégie 2 à 2 les unes après les autres. Une stratégie l'emporte sur une autre si ses gains sur la durée sont supérieurs à ceux de l'autre stratégie. En biologie, les gains d'un individu sont directement mesurables par le nombre de ses descendants. Ce que j'appelle stratégie est lié aux traits d'histoire de vie mentionnés plus haut, dans notre modèle c'est la taille moyenne de mycélium que va essayer d'atteindre le champignon pendant sa croissance qu'on appellera M^σ et pour le cas d'un intervalle fini, un autre trait se rajoute c'est le temps τ^σ qu'on peut qualifier comme le moment auquel le champignon décide d'utiliser toutes ses ressources à ne produire que des spores avant la fin de la saison. La stratégie non invasible qui a été mise en évidence par les travaux précédents est de choisir comme valeur de trait un M^{**} qui vérifie $f'(M^{**}) - g'(M^{**}) = \mu$ et un τ^{**} tel que $\lambda(\tau^{**}, M^{**}) = 0$.

3.1 Etude à 1 trait - $T = +\infty$

3.1.1 Diagramme PIP

Je me suis d'abord intéressé au cas où l'on considère un intervalle de temps infini qui est plus simple car on étudie un seul trait, M^σ , et j'ai supposé que le nombre total de lésions n était constant d'une année à l'autre mais pas la répartition entre les cohortes. J'ai donc simulé la compétition au cours de plusieurs saisons de 2 cohortes de champignons ayant adoptées des stratégies proches mais différentes et à chaque fin de saison i la densité de lésion de la première cohorte n_1 est recalculée en utilisant $n_1^{i+1} = \frac{n_1^i \cdot J_1^i}{n_1^i \cdot J_1^i + n_2^i \cdot J_2^i} n$ (de la même façon pour n_2). Le produit $n_1^i \cdot J_1^i$ représente le nombre de spores produites à la fin de la saison i par toute la cohorte 1 et $n_1^i \cdot J_1^i + n_2^i \cdot J_2^i$ le nombre total de spores produites par les deux cohortes. Ainsi pour obtenir n_1^{i+1} on multiplie la proportion de spores produits par la cohorte 1 par rapport à la production totale des 2 cohortes par la quantité $n = n_1 + n_2$. On constate qu'au bout de plusieurs saisons, l'une des cohortes de champignon tend à disparaître (sauf si les 2 cohortes ont la même stratégie) comme on peut le voir sur la figure 3.2.

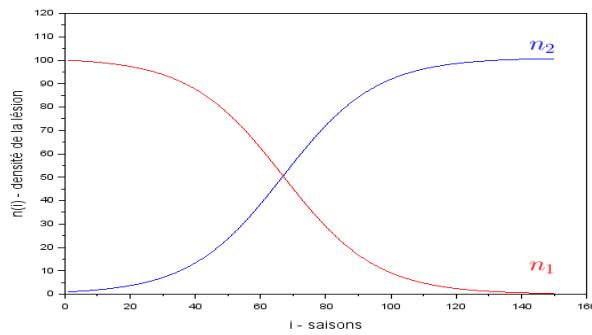


FIGURE 3.2 – Exemple de l'évolution de n_1 et n_2 (pour $M_1^\sigma = 1250$ et $M_2^\sigma = 1750$)

La cohorte restante est celle qui aura choisi une meilleure stratégie, elle devient la population résidente et est comparée ensuite à une autre stratégie (mutante) proche choisie aléatoirement pour respecter les hypothèses de la dynamique adaptative, par exemple dans mon code Scilab j'utilise : $M_m^\sigma = M_r^\sigma + \epsilon * (rand() - 0.5)$ ¹, ça signifie que la valeur du trait M^σ de la population mutante est choisie aléatoirement dans l'intervalle $[M_r^\sigma - \frac{\epsilon}{2}; M_r^\sigma + \frac{\epsilon}{2}]$. On recommence ce processus jusqu'à se rendre compte que l'on converge vers une stratégie qui gagne à tous les coups et est donc imbattable. On remarque que ce M^σ stable est très proche du M^{**} .

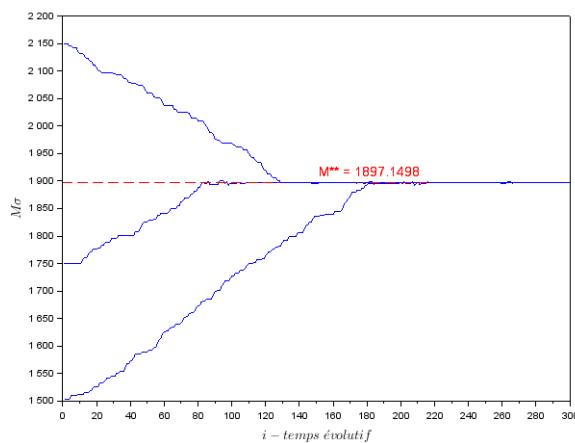


FIGURE 3.3 – Convergence stochastique vers M^{**} en partant de conditions initiales différentes ($M_0^\sigma = 1500, 1750$ et 2150)

1. Pour simplifier les notations par la suite pour parler du trait M^σ évoquer page 10 d'une façon population mutante ou résidente on utilisera souvent M_r et M_m au lieu de M_r^σ ou M_m^σ (idem pour le trait τ^σ), ils possèdent cependant la même signification.

A partir de là, j'ai pu développer un outil graphique connu en théorie de la dynamique adaptative, le diagramme d'invasion binaires ou PIP (Pairwise Invasibility Plots). On y représente en abscisse la valeur du trait de la population résidente et en ordonnée la valeur du trait de la population mutante. Et j'y ai représenté par un point rouge les cas où le mutant peut envahir la population résidente et par un point bleu le cas contraire. Le PIP trouvé nous donne 2 résultats significatifs :

- le point singulier semble bien correspondre à $M^{\sigma} = M^{**}$ et donc être le même que celui trouvé dans [4].
- en choisissant n'importe quelles valeurs de trait initiales, on converge vers cet équilibre stable donc c'est une stratégie continûment stable (CSS).

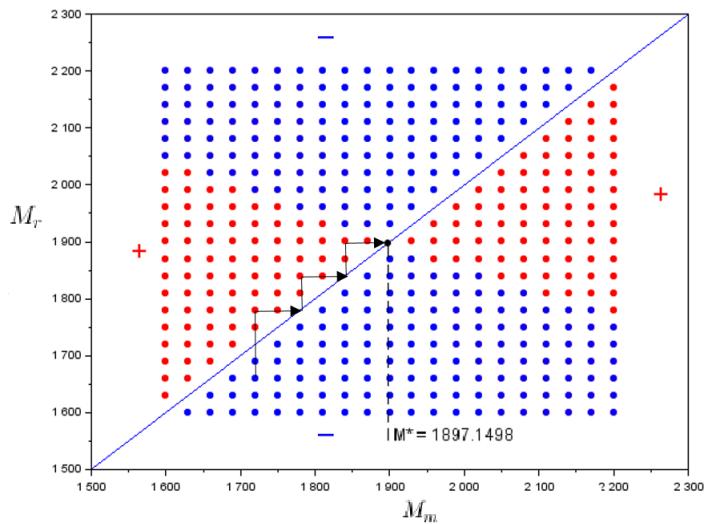


FIGURE 3.4 – diagramme PIP

3.1.2 Caractérisation du point singulier

Exposant d'invasion

En dynamique adaptative, une grandeur qui est régulièrement utilisée est l'exposant d'invasion, il est défini comme le taux de croissance d'un mutant dans un environnement en majorité occupé par des résidents et mesure donc la capacité d'un mutant à envahir et remplacer une population résidente. A chaque invasion réussie par un mutant, le trait phénotypique étudié du résident est remplacé par le trait du mutant comme en théorie des jeux évolutifs mais en plus avec un processus d'optimisation vers une meilleure fitness de la population. Dans le cas de tailles de populations définies par des dynamiques continus, on peut calculer cet exposant d'invasion en utilisant

$$s(M_r, M_m) = \lim_{n_m \rightarrow 0} \frac{\dot{n}_m}{n_m} \text{ avec } \left| \begin{array}{l} M_r : \text{trait des résidents} \\ M_m : \text{trait des mutants} \\ n_m : \text{taille de la population mutante} \\ n_r : \text{taille de la population résidente} \end{array} \right.$$

On peut appliquer cette formule dans des cas analytiques quand \dot{n}_m et n_m sont explicités, ce qui n'est pas le cas ici. Numériquement, pour le cas discret, on va calculer :

$$s(M_r, M_m) = \log \left(\frac{n_m(1)}{n_m(0)} \right) \text{ avec } \left| \begin{array}{l} n_m(1) : \text{taille de la population mutante après une seule saison} \\ n_m(0) : \text{taille de la population mutante initiale (petite)} \end{array} \right.$$

Cependant, on peut se demander si le fait de regarder l'évolution sur seulement une saison avec une petite population mutante donne une bonne approximation de l'évolution des populations au long terme après plusieurs saisons. En superposant, le diagramme PIP précédemment obtenu, dans lequel on regardait si vraiment les mutants remplaçaient les résidents sur le long terme, à un contour plot de la fonction s , on s'aperçoit que les deux coïncident : le comportement sur la 1^{ère} saison est le même que celui le long du temps évolutif. En effet, lorsque s est positif alors $n_m(1) > n_m(0)$, la population mutante augmente d'une saison à l'autre (contour plot) et elle remplace les résidents (points bleus). Quand s est négatif alors $n_m(1) < n_m(0)$, la population mutante diminue par rapport à la saison précédente, elle n'envahit pas.

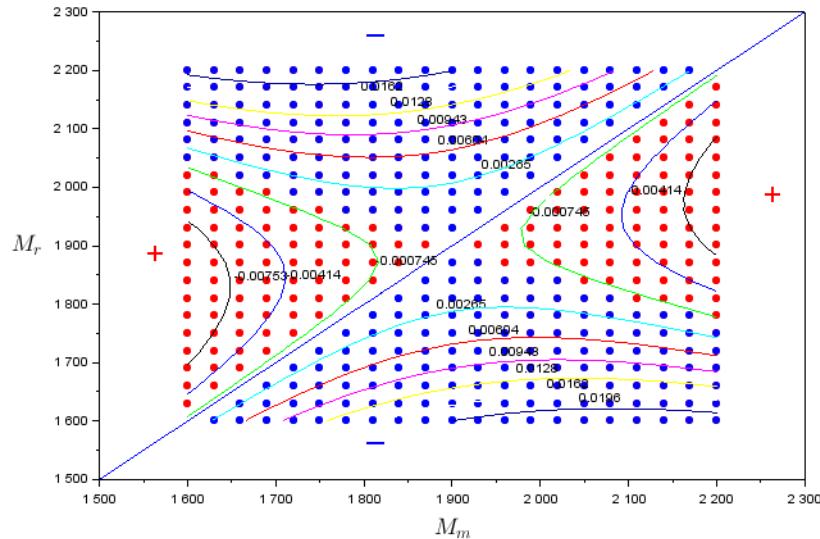


FIGURE 3.5 – Exposant d'invasion

Gradient de sélection

On définit le gradient de sélection comme la variation de l'exposant d'invasion au point $m = r$, c'est à dire qu'il quantifie la vitesse à laquelle le trait varie et dans quelle direction. Numériquement, on fait une approximation en calculant une dérivée numérique centrée (ordre 2).

$$\left. \frac{\partial s}{\partial M_m} \right|_{M_m=M_r} \simeq \frac{s(M_r, M_r + h) - s(M_r, M_r - h)}{2h} \quad , h \text{ petit}$$

En regardant son signe, on peut connaître le comportement du trait et notamment si l'on se trouve à un point singulier de l'évolution[10] :

- si $\left. \frac{\partial s}{\partial M_m} \right|_{M_m=M_r} > 0$ alors le trait augmente.
- si $\left. \frac{\partial s}{\partial M_m} \right|_{M_m=M_r} < 0$ alors le trait diminue.
- si $\left. \frac{\partial s}{\partial M_m} \right|_{M_m=M_r} = 0$ alors on est à un point singulier de l'évolution.

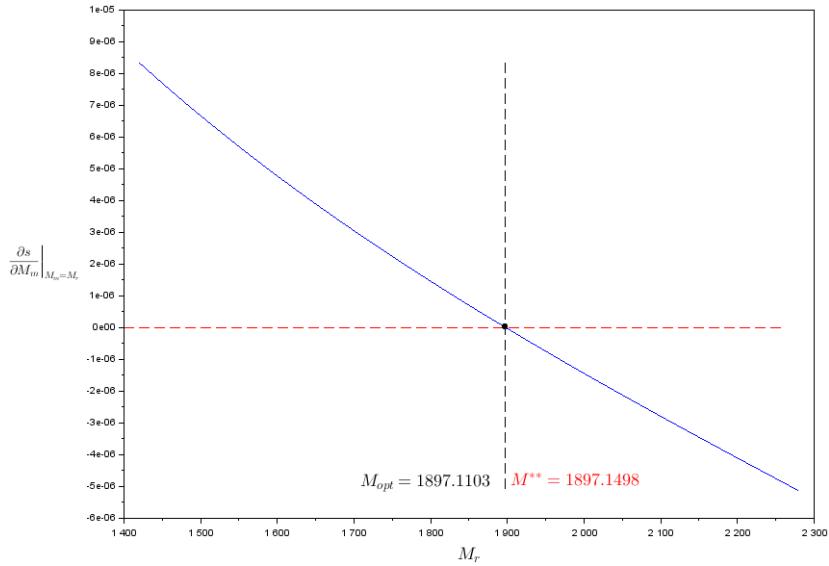


FIGURE 3.6 – Gradient de sélection - 1 trait

On remarque que notre gradient de sélection calculé numériquement s'annule logiquement en un $M^\sigma \simeq M^{**}$. On a donc trouvé, numériquement, un point singulier de l'évolution et on peut le caractériser grâce aux propriétés concernant la dynamique adaptative[9] comme suit :

- si $\frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}} < 0$ alors M^{**} est une stratégie évolutivement stable (ESS), les mutants avec une stratégie proche ne peuvent pas envahir.
- si $\frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}} < \frac{\partial^2 s}{\partial M_r^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}}$ alors M^{**} est stable par convergence, si les résidents ont une stratégie M^σ proche de M^{**} alors les mutants ayant réussi à envahir sont encore plus proche de la stratégie M^{**} .
- si $\frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}}$ et $\frac{\partial^2 s}{\partial M_r^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}} > 0$ alors les mutants et les résidents peuvent potentiellement coexister, on parle de point de branchement si l'équilibre est stable.

Dans notre cas, on calcule les dérivées secondes numériques, c'est-à-dire :

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}} &\simeq \frac{s(M^{**}, M^{**} + h) - 2s(M^{**}, M^{**}) + s(M^{**}, M^{**} - h)}{h^2} = -4,464 \cdot 10^{-10} \\ \frac{\partial^2 s}{\partial M_r^2} \Big|_{M_m=M_r=M^{**}} &\simeq \frac{s(M^{**} + h, M^{**}) - 2s(M^{**}, M^{**}) + s(M^{**} - h, M^{**})}{h^2} = 5,551 \cdot 10^{-19} \end{aligned}$$

On trouve que notre point singulier M^{**} vérifie les conditions pour être ESS et stable par convergence. On dit alors que M^{**} est une stratégie continûment stable (CSS). L'évolution tend à faire converger le trait M^σ , la taille moyenne du mycélium à atteindre durant la saison du champignon Melampsora, vers la stratégie non invasible M^{**} .

3.2 Etude à 2 traits - $T < +\infty$

Pour le cas d'un intervalle de temps fini, il y a deux traits qui peuvent évoluer, M^σ et τ^σ . Nous ne pouvons donc pas afficher le PIP puisqu'il faudrait 2×2 dimensions. Cependant, il n'est pas impossible de se rendre compte de ce qu'il se passe en traçant les stratégies gagnantes dans le plan $(\tau^\sigma; M^\sigma)$ en simulant une dynamique stochastique, de la même façon que pour le cas à 1 trait (p.11), comme suit :

$$\begin{cases} M_m^\sigma = M_r^\sigma + \epsilon_M * (\text{rand}() - 0.5) \\ \tau_m^\sigma = \tau_r^\sigma + \epsilon_\tau * (\text{rand}() - 0.5) \end{cases}$$

Et en partant de conditions initiales différentes on obtient plusieurs trajectoires qui convergent vers le même point : la stratégie non invasible (M^{**}, τ^{**}) (voir figure 3.7).

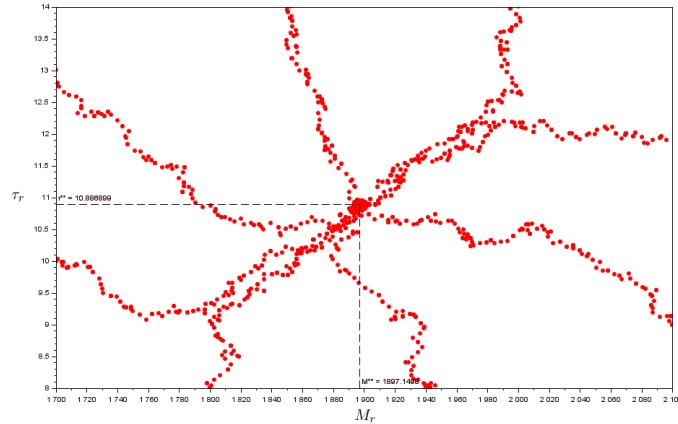


FIGURE 3.7 – Convergence stochastique vers (M^{**}, τ^{**}) avec $\epsilon_M = 10$ et $\epsilon_\tau = 0.2$

Dans ce cas à 2 traits, on peut aussi utiliser l'exposant d'invasion $s(M_r, M_m, \tau_r, \tau_m)$ comme pour le cas à 1 trait mais celui-ci a désormais 4 arguments (contre 2 avant) et le gradient de sélection est de dimension 2, on peut le calculer numériquement de cette façon :

$$\begin{aligned} \frac{\partial s}{\partial M_m} \Big|_{(M_m, \tau_m) = (M_r, \tau_r)} &\simeq \frac{s(M_r, \tau_r, M_r + h_M, \tau_r) - s(M_r, \tau_r, M_r - h_M, \tau_r)}{2h_M} \\ \frac{\partial s}{\partial \tau_m} \Big|_{(M_m, \tau_m) = (M_r, \tau_r)} &\simeq \frac{s(M_r, \tau_r, M_r, \tau_r + h_\tau) - s(M_r, \tau_r, M_r, \tau_r - h_\tau)}{2h_\tau} \end{aligned}$$

Pour trouver notre point singulier, on affiche le niveau 0 de ces 2 fonctions et on regarde leur point d'intersection (voir figure 3.8). On constate qu'il y a un seul point singulier dont on voudrait savoir s'il est stable et attractif.

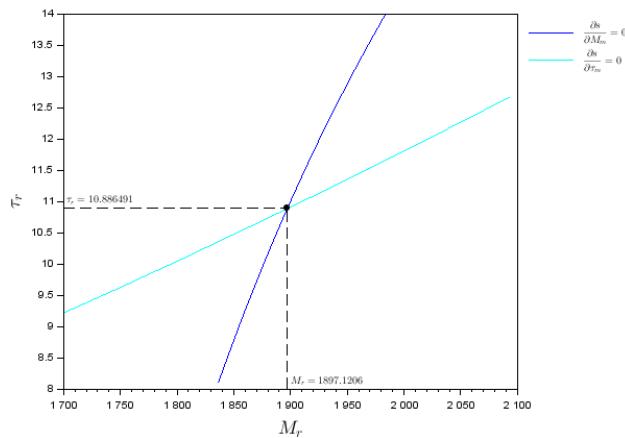


FIGURE 3.8 – Gradients de sélection - 2 traits

3.2.1 Caractérisation du point singulier

Les gradients de sélection calculés numériquement s'annulent en même temps en un point singulier de l'évolution qui est (M^{**}, τ^{**}) . Pour le caractériser, on utilise les résultats sur la stabilité des points singuliers à plusieurs traits [8] qui ont été formulé par Leimar (2005) comme suit :

Soit x le vecteur des traits des résidents et x' le vecteur des traits des mutants, on définit J la matrice Jacobienne du gradient de sélection et H la Hessienne de l'exposant d'invasion tel que

$$J_{jk} = \frac{\partial^2 s(x', x)}{\partial x'_j \partial x'_k} \Bigg|_{x'=x=x^*} + \frac{\partial^2 s(x', x)}{\partial x'_j \partial x_k} \Bigg|_{x'=x=x^*} \quad \text{et} \quad H_{jk} = \frac{\partial^2 s(x', x)}{\partial x'_j \partial x'_k} \Bigg|_{x'=x=x^*}$$

- si J est définie négative alors le point x^* est stable par convergence.
- si H et J sont définies négatives alors le point x^* est CSS.
- si H est indéfinie ou définie positive et J est définie négative alors x^* est un point de branchement évolutif.

En adaptant ces résultats et ces notations à notre cas, on a :

$$J = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} + \frac{\partial^2 s}{\partial M_m \partial M_r} & \frac{\partial^2 s}{\partial M_m \partial \tau_m} + \frac{\partial^2 s}{\partial M_m \partial \tau_r} \\ \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m \partial M_m} + \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m \partial M_r} & \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m^2} + \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m \partial \tau_r} \end{array} \right) \Bigg|_{\left(\begin{smallmatrix} M_m \\ \tau_m \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M_r \\ \tau_r \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M^{**} \\ \tau^{**} \end{smallmatrix}\right)}$$

$$H = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} & \frac{\partial^2 s}{\partial M_m \partial \tau_m} \\ \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m \partial M_m} & \frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m^2} \end{array} \right) \Bigg|_{\left(\begin{smallmatrix} M_m \\ \tau_m \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M_r \\ \tau_r \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M^{**} \\ \tau^{**} \end{smallmatrix}\right)}$$

On approxime ces dérivées du second ordre numériquement en utilisant des différences finies centrées :

$$\frac{\partial^2 s}{\partial M_m^2} \Bigg|_{\left(\begin{smallmatrix} M_m \\ \tau_m \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M_r \\ \tau_r \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M^{**} \\ \tau^{**} \end{smallmatrix}\right)} \simeq \frac{s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**} + h_M, \tau^{**}) - 2s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**}, \tau^{**}) + s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**} - h_M, \tau^{**})}{h_M^2}$$

$$\frac{\partial^2 s}{\partial \tau_m^2} \Bigg|_{\left(\begin{smallmatrix} M_m \\ \tau_m \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M_r \\ \tau_r \end{smallmatrix}\right) = \left(\begin{smallmatrix} M^{**} \\ \tau^{**} \end{smallmatrix}\right)} \simeq \frac{s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**}, \tau^{**} + h_\tau) - 2s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**}, \tau^{**}) + s(M^{**}, \tau^{**}, M^{**}, \tau^{**} - h_\tau)}{h_\tau^2}$$

Les dérivées mixtes sont calculées en suivant cette formule générale :

$$\frac{\partial^2}{\partial x \partial y} f(x, y) \simeq \frac{f(x+h, y+k) - f(x+h, y-k) - f(x-h, y+k) + f(x-h, y-k)}{4hk}$$

On obtient les matrices de la figure 3.9 ci-dessous, qui sont toutes les deux définies négatives car toutes leurs valeurs propres sont strictement négatives ($\det > 0$ et $\text{tr} < 0$). Notre point singulier est CSS. On en conclut qu'au fil de l'évolution, les traits (M^σ, τ^σ) du champignon Melampsora tendent à converger vers la stratégie non invasible (M^{**}, τ^{**}) .

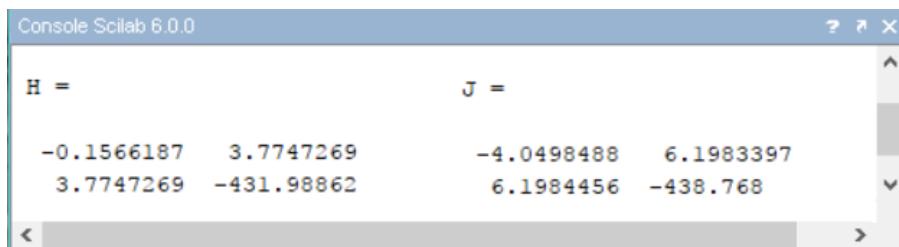


FIGURE 3.9 – Calcul numérique des matrices J et H (à un facteur 10^6 près)

3.2.2 Équation canonique

Dieckmann et Law (1996) [11] ont développé une équation pour représenter la trajectoire d'une façon déterministe des mutations et portant le nom d' 'équation canonique'.

$$\frac{d}{dt}x = m(x).C(x). \left. \frac{\partial s}{\partial x'} \right|_{x'=x} \quad \text{avec} \quad \begin{cases} x : \text{vecteur des traits résidents} \\ x' : \text{vecteur des traits mutants} \\ m : \text{potentiel évolutif de la mutation} \\ C : \text{matrice de covariance} \end{cases}$$

Dans notre cas, on étudie les 2 traits M^σ et τ^σ et on considère qu'ils évoluent tous les deux de manières indépendantes donc la matrice de covariance est diagonale, notre équation canonique s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}M_r = \theta_M \cdot \left. \frac{\partial s}{\partial M_m} \right|_{M_r=M_m} \\ \frac{d}{dt}\tau_r = \theta_\tau \cdot \left. \frac{\partial s}{\partial \tau_m} \right|_{\tau_r=\tau_m} \end{cases} \quad (1)$$

En codant cet ODE sur Scilab, on obtient la figure 3.10 et on voit bien que peu importe la condition initiale que l'on choisit, on converge bien vers (M^*, τ^*) ce qui confirme bien nos résultats obtenus précédemment de manière stochastique.

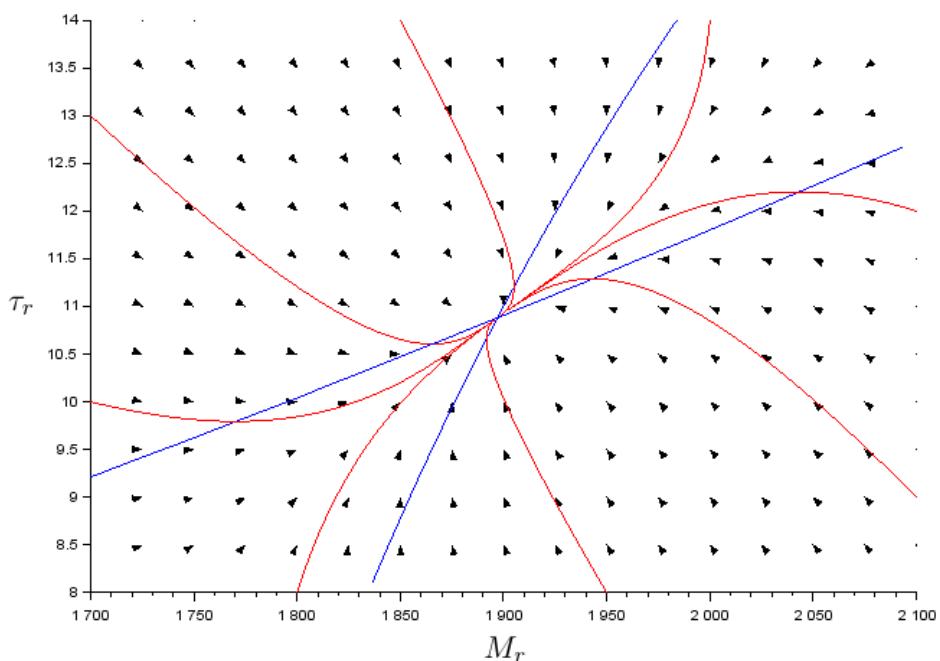


FIGURE 3.10 – Simulation de l'équation canonique avec $\theta_M = 2500$ et $\theta_\tau = 1$

On superpose ensuite nos résultats obtenus de façon déterministe et stochastique (voir fig. ??). Cependant, il faut faire attention aux coefficients devant chaque équation, si l'on veut que les 2 graphiques soient cohérents. Les équations qui régissent l'évolution des traits sont :

$$\text{stochastique : } \begin{cases} M_m^\sigma = M_r^\sigma + \epsilon_M * (\text{rand}() - 0.5) \\ \tau_m^\sigma = \tau_r^\sigma + \epsilon_\tau * (\text{rand}() - 0.5) \end{cases} ; \text{ déterministe : } \begin{cases} \frac{d}{dt} M_r = \theta_M \cdot \frac{\partial s}{\partial M_m} \Big|_{M_r=M_m} \\ \frac{d}{dt} \tau_r = \theta_\tau \cdot \frac{\partial s}{\partial \tau_m} \Big|_{\tau_r=\tau_m} \end{cases}$$

Dans l'équation canonique (déterministe), les coefficients représentent la variance de nos traits. Or, on utilise la fonction `rand()` de Scilab (stochastique) comme une loi uniforme continue $U(a, b)$ dont la variance est $\frac{(b-a)^2}{12}$, ce qui veut dire que les variances de M_m^σ et τ_m^σ sont $\frac{\epsilon_M^2}{12}$ et $\frac{\epsilon_\tau^2}{12}$ respectivement. Pour rester cohérents, il faut alors que nos coefficients vérifient la relation $\frac{\epsilon_M^2}{\epsilon_\tau^2} = \frac{\theta_M}{\theta_\tau}$. Dans mon cas, j'ai choisi $\frac{\epsilon_M}{\epsilon_\tau} = \frac{10}{0.2} = 50$ et $\frac{\theta_M}{\theta_\tau} = \frac{2500}{1}$ pour respecter cette condition. On constate alors une cohérence importante entre les simulations stochastiques et déterministes sur la figure 3.11.

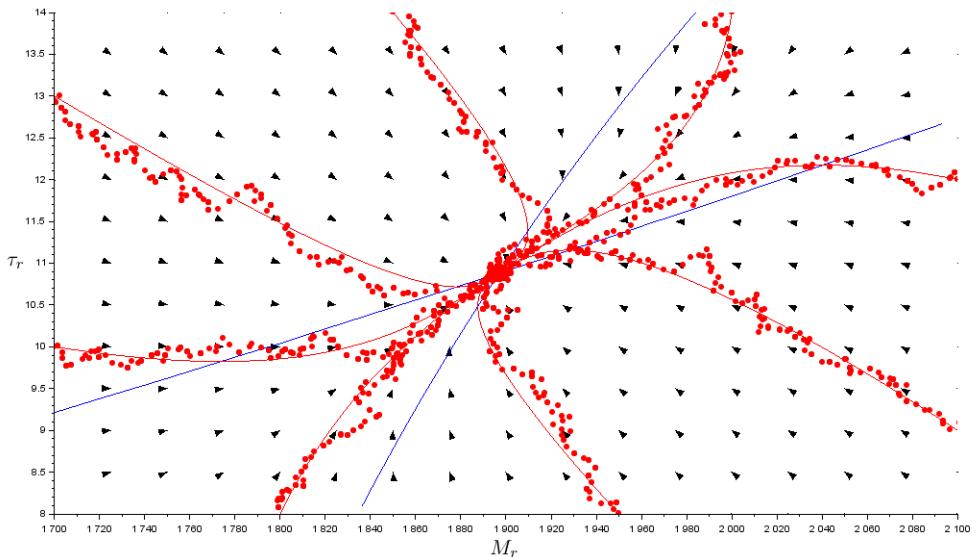


FIGURE 3.11 – Superposition des résultats déterministe et stochastique

3.3 Compromis évolutif (trade-off)

Le compromis évolutif est un concept récurrent en biologie évolutive, en effet les contraintes énergétiques exigent qu'un gain dans une zone de l'histoire de vie d'une espèce est obtenu au prix d'une perte dans un autre domaine. Par exemple, il existe des individus développant des résistances à certaines maladies mais entraînant des effets secondaires indésirables d'où le nom de compromis. On a donc souhaité explorer la potentielle existence d'un compromis évolutif entre nos 2 traits M^σ et τ^σ . En exprimant le trait τ^σ en fonction du trait M^σ on peut mettre en place ce compromis évolutif et passer d'une étude de 2 traits à une étude à 1 trait. Pour trouver cette fonction, on affiche les couples $(M^{**}; \tau^{**})$ obtenus dans [4] en fonction des paramètres γ et μ qui sont les paramètres biologiques principaux liés à la mortalité et à la croissance de nos individus. Ensuite, on cherche la meilleure courbe quadratique qui approxime ce nuage de point en utilisant la méthode des moindres carrés (voir figure 3.12).

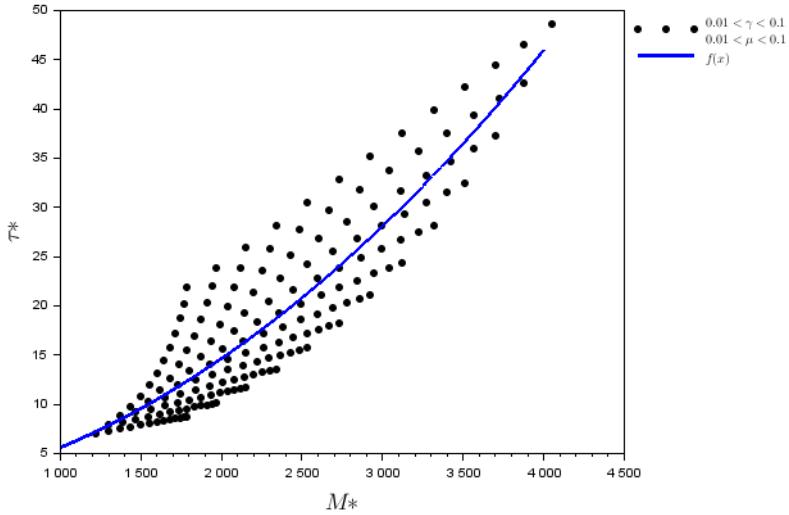


FIGURE 3.12 – Compromis évolutifs

Le compromis évolutif reliant M^{**} et τ^{**} s'écrit alors $\tau^{**} = a.M^{**2} + b.M^{**} + c$ avec $a = 0.0000022$, $b = 0.002406$ et $c = 0.9991782$. Bien qu'il n'y ait pas de base biologique à ce compromis, on constate qu'il représente assez bien le lien entre M^{**} et τ^{**} dans le cas où les paramètres γ et μ sont variables. On l'impose donc et on obtient une analyse plus simple. Maintenant qu'on a une relation entre M^{**} et τ^{**} , on peut calculer le gradient de sélection comme pour le cas à 1 trait et voir quand il s'annule pour trouver le point singulier.

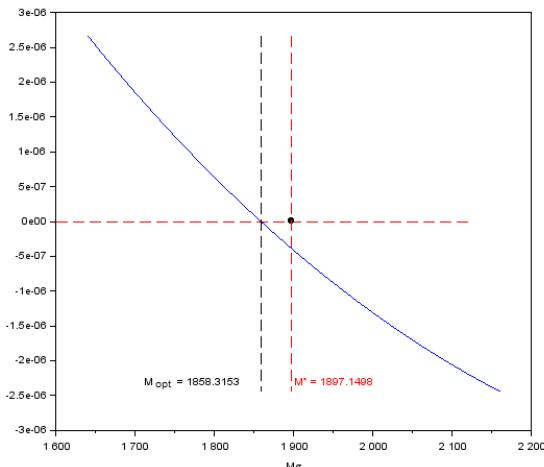


FIGURE 3.13 – Gradient de sélection avec compromis évolutifs

On remarque que ce point singulier n'est pas tout à fait atteint en M^{**} la stratégie non invasible à cause de la mise en place du compromis.

3.4 Discussion

En conclusion, les simulations numériques que j'ai réalisées ont confirmé la stabilité et l'attractivité de l'équilibre d'un point de vue de l'évolution au long terme pour les cas à 1 traits et à 2 traits. On a cohérence avec les travaux [4], mais on peut se demander si nos résultats sont toujours valables en augmentant le nombre de trait jusqu'à un cadre plus abstrait où l'on étudierait une infinité de traits.

Problèmes rencontrés

Mon travail de stage a surtout été de la simulation sur Scilab donc les principaux problèmes rencontrés sont liés aux debugging du code. Cependant je pense qu'il m'a aussi été difficile de réussir à bien appréhender le sujet ainsi qu'avoir du recul sur le rôle et l'importance de mon travail dans le projet en cours. La documentation et la lecture de documents scientifiques rédigés en anglais ont également été une part du travail ; en effet même en lisant attentivement, il y a toujours certains aspects mathématiques (pas forcément mentionnés dans mon rapport) qui restent un peu flous pour moi car faisant intervenir des notions que je ne maîtrise pas (la résolution de jeux différentielles, entre autres). Il n'a pas non plus été évident de trouver la bonne référence pour étudier la dynamique adaptative en 2 dimensions [8], en effet j'avais déjà vu la dynamique adaptative pour un seul trait en cours de Mathématiques pour la biologie mais avec plusieurs traits, l'étude est beaucoup moins classique et jusque-là jamais utilisée par mes tuteurs.

Parmi les problèmes plus techniques liés à la simulation, le premier que j'ai rencontré était, lors de la résolution de l'ODE grâce au solveur de Scilab, un problème de convergence (voir 4.1) sûrement dû à la raideur du système (on impose $u = 1$ ou 0) que j'ai résolu en changeant la tolérance du solveur et en rajoutant le paramètre "stiff" (précise au solveur qu'on résout un système raide).

```
lsode-- at t (=r1), mxstep (=il) steps
necessary before reaching tout
      where il is :      500
      where r1 is :  0.1059892658064D+02
Excessive work done on this call
```

FIGURE 4.1 – Exception scilab

Ensuite, je faisais beaucoup d'itérations sur ce solveur `ode()` et le temps de résolution pouvait être vraiment long (jusqu'à plusieurs dizaines de minutes pour une simulation). Il a donc été décidé d'imposer $u(M) = \begin{cases} 0, M < M^* \\ u^*, M \geq M^* \end{cases}$ au lieu de $u(M) = \begin{cases} 0, M < M^* \\ 1, M \geq M^* \end{cases}$ pour ne plus avoir ces micro-oscillations (voir 4.2) dans la dynamique de notre modèle et comme on choisit toujours une condition initiale très inférieure à M^* , M n'est jamais supérieur à M^* , donc changer $u = 1$ par $u = u^*$ ne modifie pas les résultats mais rend le système beaucoup moins raide. Grâce à cette simplification, on gagne en temps de calcul et le problème de convergence mentionné au dessus disparaît.

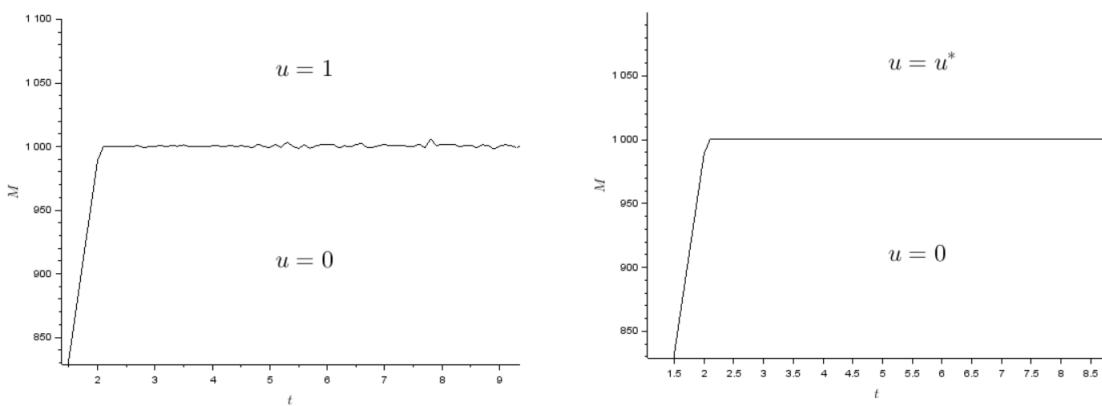


FIGURE 4.2 – oscillations avant/après

L'une des difficultés que j'ai également pu rencontrer est la convergence vers la stratégie non invisable pour $T = +\infty$. En effet, au début, mes simulations convergeaient vers la stratégie optimale mais seulement à une approximation près. En fait, cela vient du choix du paramètre T : l'intervalle temporelle sur lequel on se place. Comme l'évolution de la rouille du peuplier sur les feuilles de peuplier se déroule pendant le printemps et l'été, j'avais décidé de choisir $T = 140$ (jours) pour le cas d'un horizon infini, mais en choisissant $T > 300$ le point singulier était plus convaincant (voir 4.3) car plus proches de la stratégie optimale dégagée dans les travaux précédents. Ce paramètre T joue donc un rôle important et pour le cas d'un intervalle fini, j'ai choisi $T = 40$ pour que le trait τ ait un impact suffisant sur la dynamique du champignon.

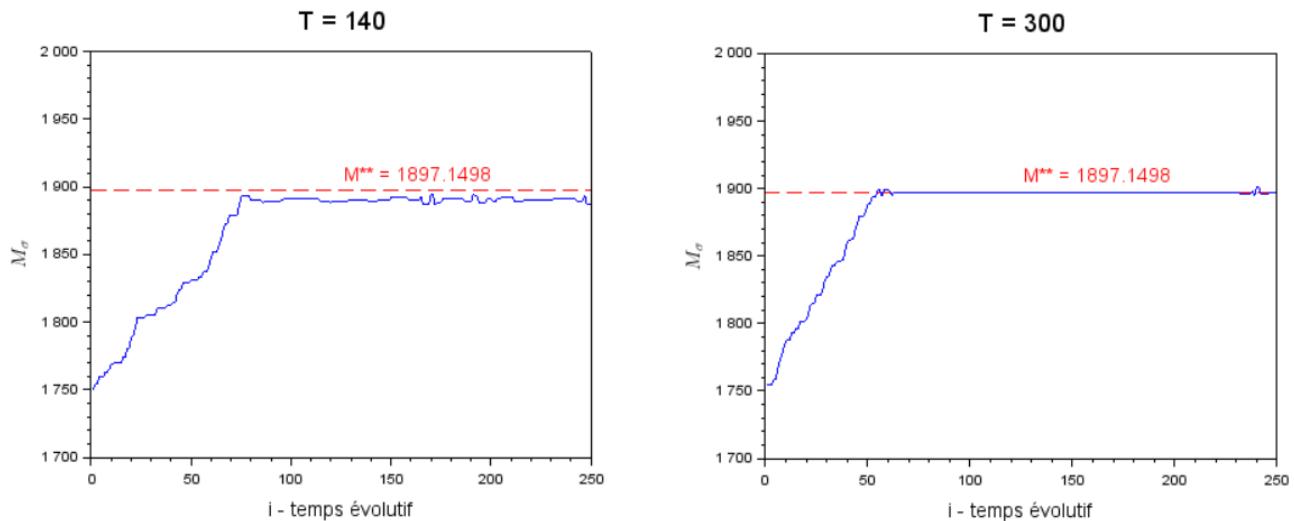


FIGURE 4.3 – Convergences vers M^* (intervalle infini) pour 2 valeurs de T

De plus, j'ai eu à comprendre et à utiliser des fonctions prédéfinies de Scilab qui sont certes pratiques mais demandent un temps d'adaptation avant de bien savoir les maîtriser comme par exemple [ode\(\)](#) : résout des équations différentielles ordinaires, [contour2di\(\)](#) : calcule les courbes de niveau d'une surface, [interp1\(\)](#) : interpole en 1 dimension, [interp2d\(\)](#) : interpole en 2 dimensions , [leastsq\(\)](#) : résout un problème non linéaire des moindres carrés .

Conclusion

L'Institut National de Recherche en Informatique et en Automatique créée il y a 50 ans dans le but de développer l'autonomie de la France dans les technologies de l'information est désormais un établissement majeur pour l'avancée scientifique. J'ai eu la chance d'évoluer au sein de l'équipe BIOCORE qui contribue par ses travaux à préserver l'environnement grâce à la science des biomathématiques qui est pour moi un domaine d'étude des plus intéressants par son aspect pluridisciplinaire et nécessaire dans le contexte écologique du 21^{ème} siècle.

J'ai essayé de faire de mon mieux pour répondre aux exigences de mon tuteur de stage et j'ai développé un code Scilab qui, s'appuyant sur des travaux précédemment réalisés, confirme des résultats obtenus avec une autre théorie et rajoute aux travaux précédents la convergence vers une stratégie stable de la rouille du peuplier d'un point de vue évolutif m'appuyant sur des simulations numériques. J'aurais notamment étudié les cas où 1 et 2 traits d'histoire de vie du champignon sont dégagés mais il serait également intéressant de réaliser un travail similaire où d'autres traits peuvent être étudiés et développer un code modulaire ou encore voir s'il est possible d'étudier un cas où Melampsora coévolue avec d'autres espèces puisque les travaux de Leimar (2009) donnent des résultats à ce propos. Pour les biologistes, ses travaux les renseignent sur l'évolution des traits de la maladie fongique au long terme et peuvent les aider à développer de nouvelles défenses pour les peupliers qui prennent en compte ses résultats.

Au final, ce stage m'aura permis de découvrir le monde de la recherche et d'entrevoir le travail que peut effectuer un chercheur. Je pense avoir gagné en autonomie et en compétence sur la prise d'informations de documents scientifiques rédigés en anglais et le développement de code Scilab mais je pense que je peux progresser dans l'appréhension des paramètres pouvant entrer en jeu dans une telle étude pour pouvoir prendre du recul sur le sujet.

Bibliographie

- [1] Abgrall, J-F., Soutrenon, A., Les rouilles à Melampsora des peupliers. *La forêt et ses ennemis – Cemagref Grenoble* **2017**, p. 337-340
- [2] Maugard F., Pinon J., Soutrenon A., Taris B., Les maladies foliaires des peupliers. *Plaquette d'information du Département de la santé des forêts* **1999**
- [3] Yegorov, Y., Grognard, F., Mailleret, L., Halkett , F. Optimal resource allocation for biotrophic pathogens. *IFAC World Congress*, Toulouse, **2017**
- [4] Yegorov, Y., Grognard, F., Mailleret, L., Halkett, F., Bernhard, P. A dynamic game approach to unininvadable strategies for biotrophic pathogens. *en préparation Sophia-Antipolis*, **2017**
- [5] John Maynard Smith, Evolution and the Theory of Games. United Kingdom, **1982**, 234 pages
- [6] Beverton, R.J.H., Holt, S.J. On the dynamics of exploited fish populations, **1957**, 538 pages
- [7] Leimar, O., Multidimensional convergence stability. *Evolutionnary Ecology Research* **2009**, 11, p. 191-208
- [8] Leimar, O., The Evolution of Phenotypic Polymorphism : Randomized Strategies versus Evolutionary Branching. *The American Naturalist* **2005**, 165, p. 669-681
- [9] Brännström, A., Johansson, J., Festenberg, N. The Hitchhiker's guide to adaptive dynamics. *Games* **2013**, 4, p. 304-328
- [10] Diekmann, O., A beginner's guide to adaptive dynamics. *Banach Center Publication* **2004**, 63
- [11] Dieckmann, U., Law, R., The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic processes. *Journal of Mathematical Biology* **1996**, 34, p. 579-612
- [12] Hahn, M., The rust fungi. Cytology, physiology and molecular biology of infection. *Fungal Pathology* **2000**, p. 267-306
- [13] Frey, P., Pinon, J., La rouille du peuplier : un pathosystème modèle. *Biofutur* **2004**, 247, p. 28-32
- [14] Yegorov, Y., Grognard, F., Mailleret, L., Halkett ,F. Présentation : Optimal resource allocation for biotrophic pathogens, from poplar rust to theory to poplar rust. *Les Courmettes* **2016**
- [15] Akhmetzhanov, A., Grognard, F., Mailleret, L. Optimal life-history strategies in seasonal consumer-resource dynamics *Evolution* **2011**, 65, p. 3113-3125
- [16] Paragraphe sur les thèmes de BIOCORE disponible sur : <https://team.inria.fr/biocore/fr/>
- [17] Présentation du projet Funfit disponible sur :
<http://www.agence-nationale-recherche.fr/?Projet=ANR-13-BSV7-0011>

Annexes



FIGURE 1 – Entrée du site de l'Inria Sophia-Antipolis

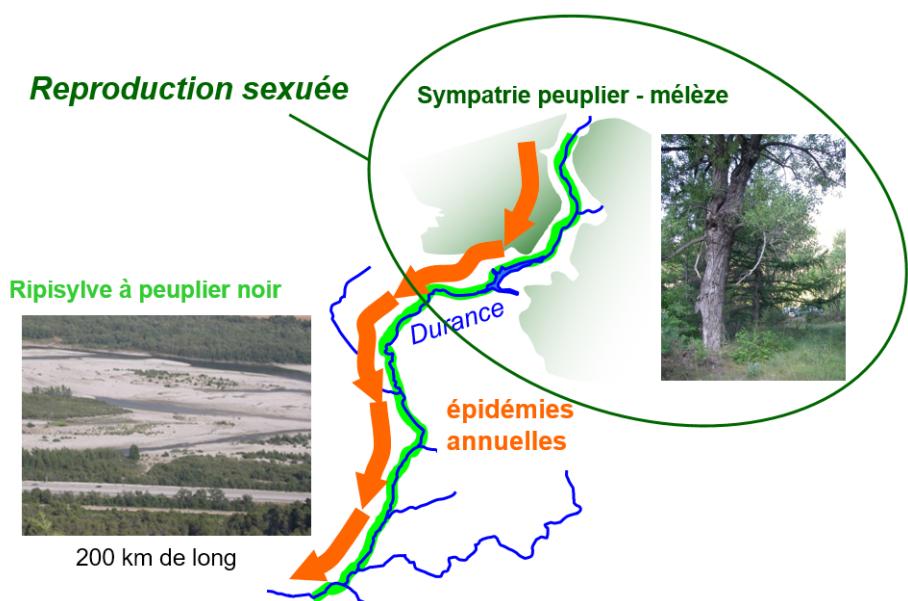
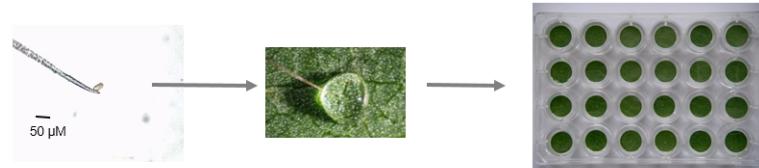


FIGURE 2 – Schéma de la vallée de la Durance où sévit la rouille du peuplier [14]

Se placer au plus proche des hypothèses de modélisation nécessite :

- 1- de savoir retracer une cinétique d'infection alors que dans les premiers temps on ne voit pas la lésion (outil de qPCR)
- 2- de suivre une infection unitaire (causée par une seule spore)



=> dépôt d'1 seule spore au centre de disques foliaires

FIGURE 3 – Méthodologie en biologie pour valider le modèle empiriquement [14]

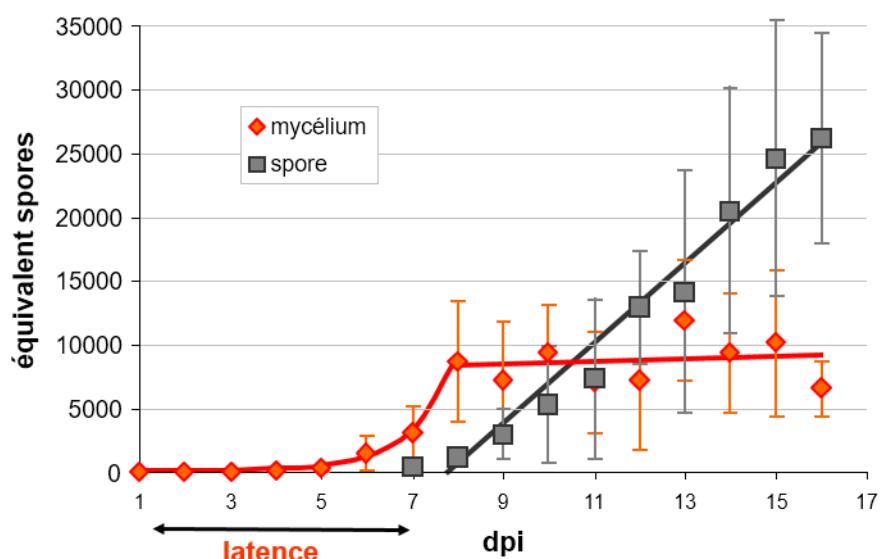


FIGURE 4 – Données empiriques obtenues par les biologistes [14]