# Modèle mathématique d'une dynamique invasive: la croissance du cerisier tardif

LAMFA UMR 7352 CNRS UPJV

19 octobre 2015

# Sommaire

- L'année 2010 fut l'année mondiale UNESCO de la biodiversité.
- La diminution de la biodiversité est telle que certains parlent de sixième extinction.
- Les **invasions biologiques** sont un des facteurs d'importance du changement.

- Programme de recherche PRUNUS SEROTINA soutenu par le MEDD dans le cadre de l'appel d'offre INVABIO II.
- Objet : comprendre et analyser une dynamique invasive particulière. Celle d'une espèce de cerisier qui envahit les forêts d'Europe en zone tempérée : le *Prunus Serotina* Ehrh.
- Programme réunissant Mathématiciens, Ecologues, Géographes, Sociologues et l'ONF, responsable : G. Decocq (Ecologie).

- E. Sebert-Cuvillier, F. Paccaut, O. Chabrerie, P. Engels, O. Goubet, G. Decocq, Ecological Modelling 201, pp 127–143, 2007.
- E. Sebert-Cuvillier, V. Simon, F. Paccaut, O. Chabrerie, O. Goubet, G. Decocq, Landscape Ecology 2008 ; 23 : 787-801.
- E. Sebert-Cuvillier, M. Simonet, V. Simon, F. Paccaut, O. Goubet et G. Decocq, Biological Invasions 2010 ; 12 : 1183-1206 .

Plan de l'exposé :

- Le *Prunus Serotina* Ehrh. : un arbre **envahissant**
- Modélisation et mathématiques : co-construction du modèle PRUNUS
- Les mathématiques : un outil de modélisation et d'aide à la décision.

- Il était une fois un arbre venant d'Amérique du Nord introduit vers 1850 en Europe.
- A l'instar de l'algue " tueuse " *Caulerpa taxifolia* et du crapaud buffle, cette espèce envahit les forêts d'Europe tempérées.
- Le projet : comprendre le mécanisme et la stratégie du processus invasif.
- Y-a-t-il des méchanismes de frein ?

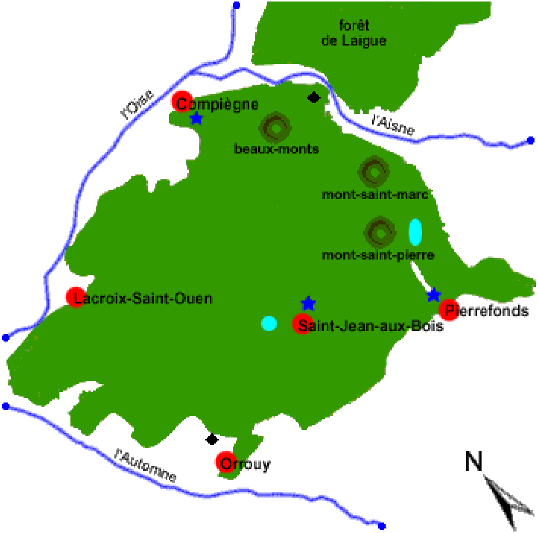
- Ecologues : observer, analyser les caractères importants de l'invasion
- Cartographes : dresser les tableaux de l'invasion depuis 1850 pour confronter à notre modèle.
- Sociologues : savoir comment l'envahisseur est perçu sur le terrain.

- Mathématiciens : proposer des modèles mathématiques qui restituent les processus invasifs. Confronter le modèle au savoir des Ecologues. Simuler sur ordinateur les modèles.
- Processus de modélisation : choix des modèles (diagnostic), étude des modèles, simulation sur machine (prévision).

- A noter : parmi les projets INVABIO 2 seuls deux concernaient des espèces végétales.
- Dans la compétition inter-espèce, l'objet convoité est *la nourriture*.
- Il faut ensuite prendre en compte comment les espèces se reproduisent et se déplacent.

Pour se développer, le Prunus adopte une stratégie de "sit and wait", appelée syndrôme d'Oskar (confer *Le Tambour, G. Grass*), caractérisée par :

- **Dormance** : le Prunus peut survivre sous forme de plantule un grand nombre d'années (environ 70) sans évoluer vers l'état d'arbuste.
- **Sensibilité à la lumière** : dès qu'une plantule est en contact avec de la lumière, son évolution est très rapide vers l'arbuste puis l'arbre (1m50 par an).


forêt
de Laigue
l'Oise
Compiègne
beaux-monts
l'Aisne
mont-saint-marc
mont-saint-pierre
Lacroix-Saint-Ouen
Pierrefonds
Saint-Jean-aux-Bois
l'Automne
Orrouy
N

Deux échelles : modèlisation emboîtée (poupées russes)

- **Echelle paysagère** : La forêt est découpée en un réseau composée de cellules (rectangulaires en première approximation). On doit modéliser le passage du Prunus d'une cellule à l'autre.
- **Echelle locale** : on se place dans une cellule paysagère, c'est à dire une étendue spatiale de taille variable (de 50 à 500 $m^2$) caractérisée par une homogénéité de la nature du sol... On étudie l'évolution du nombre de Prunus sous toutes ses formes dans cette cellule.

- Les différentes espèces d'arbre sont en compétition pour leur nourriture : **la lumière**.
- Notre envahisseur est tapi dans l'ombre. Il attend un trou dans la canopée pour grandir et occuper l'espace.
- Comment un trou se produit-il ? Les tempêtes, la coupe des arbres par les forestiers.
- Le hasard joue un rôle : le modèle nous conduit à utiliser des probabilités.

# Modèle très simple : une dimension

p est la probabilité qu'il y ait une tempête.
$v(n)$ nombre d'arbres à l'année $n$.

$$v(n+1) = b \times v(n) \text{ avec probabilité } p$$
$$v(n+1) = a \times v(n) \text{ avec probabilité } 1-p$$

$0 < a < 1$ (ombre) et $b > 1$ (lumière).

Puisque $ab = ba$

$$v(n) = a^{n-k} b^k,$$

où $k$ est le nombre de tempêtes sur $n$ années.
Par la loi des grands nombres $k \sim pn$. Donc

$$\gamma_n = \frac{1}{n} \log v(n) \to \gamma = (1-p) \log a + p \log b.$$

Si $\gamma > 0$ invasion, si $\gamma < 0$ le Prunus s'éteint.

# Modèle (un peu) plus réaliste : deux dimensions

On suppose que le prunus existe sous deux formes : graine et arbre. $v_1(n), v_2(n)$ : nombre de graines, d'arbres, à l'instant $n$

$$\text{ombre}\begin{cases} v_1(n+1) &= av_1(n) + bv_2(n) \\ v_2(n+1) &= cv_2(n) \end{cases}$$

$$\text{lumière}\begin{cases} v_1(n+1) &= bv_2(n) \\ v_2(n+1) &= dv_1(n) + cv_2(n) \end{cases}$$

$a, c$ : taux de survie des graines, des arbres ; $b$ : nombre de graines données par chaque arbre ; $d$ : nombre de graines donnant un arbre

$$V_n = \begin{pmatrix} v_1(n) \\ v_2(n) \end{pmatrix}$$

$v_1(n)$ : nombre de graines
$v_2(n)$ : nombre d'arbres

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & c \end{pmatrix}$$ absence de lumière

$$B = \begin{pmatrix} 0 & b \\ d & c \end{pmatrix}$$ présence de lumière

$$V_{n+1} = B \times V_n \ \text{ avec probabilité } p$$
$$V_{n+1} = A \times V_n \ \text{ avec probabilité } 1-p$$

$AB \neq BA$ ; exposant de Lyapunov :

$$\gamma(p) = \lim_{n \to \infty} \frac{1}{n} \log \|V_n\|$$

Application numérique : $a = 0,403$, $d = 0,418$, $b = 6186$, $c = 0,99$.

**Théorème** (G., Paccaut, Sebert-Cuvillier) $p = 2\%$ suffit pour déclencher l'invasion du Prunus sur une parcelle.

Esquisse de démonstration. L'existence de l'exposant de Lyapounov provient d'un résultat de Furstenberg et Kifer (1983). L'idée est de regarder l'action du produit de matrices sur un certain espace projectif. On peut montrer que $p \to \gamma(p)$ est analytique sur $]0, 1]$ (confer Hennion (1991, 1997)). On procède alors à des calculs explicites pour encadrer la valeur critique. Problème ouvert : démontrer que $p \to \gamma(p)$ est une fonction concave (les critères de Volkmer (1999) ne s'appliquent pas).

Un modèle réaliste : suivant les écologues et l'ONF Bailleul : on doit manier des produits aléatoires de matrice $11 \times 11$, et ce sur chaque parcelle.

1. graines 2 (graines 1) : graine qui va passer 3 hivers (2 hivers) avant de germer
2. plantule (graine qui va germer dans l'année)
3. oskar : individus de moins de 25cm
4. jeune arbre de 2 à 7 ans
5. arbre : plus de 550cm, mature (capable de produire des graines)

# matrice ombre

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 150 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1563 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 811 \\ 0 & 0 & 0,1105 & 0,9 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,99 \end{pmatrix}$$

# matrice lumière

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 150 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1563 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 811 \\ 0 & 0 & 0,1105 & 0,1 & 0,1 & 0,1 & 0,1 & 0,1 & 0,1 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,711 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,76 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,429 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,367 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,069 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,429 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,9 & 0,99 \end{pmatrix}$$

Là aussi, la modélisation est présente : taux de survie des arbres.

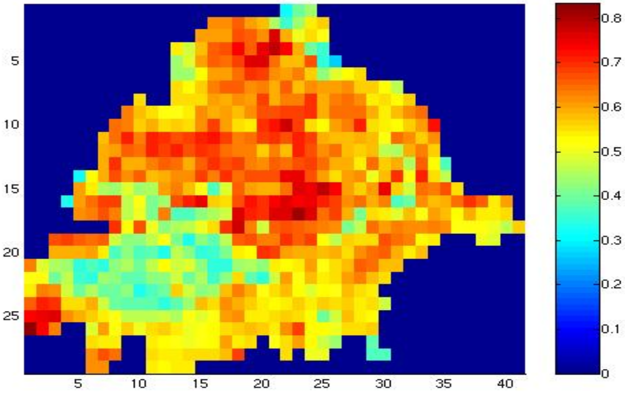
Le syndrome d'Alice.

Pourquoi ne peut-on pas tout simplement éradiquer cet arbre en coupant tous les arbres matures ?

Le *Prunus Serotina* Ehrh a trouvé un autre moyen de se reproduire : par les racines ("respouting").

Modèle local à modifier.

Dans le premier modèle, la forêt est découpées en 1189 cellules de $50 \times 50$m



On a choisi un modèle aléatoire **markovien**, c'est à dire que l'état futur du modèle ne dépend que de l'état présent et pas du passé.
Marche aléatoire sur un domaine de $\mathbb{Z}^2$. Si le Prunus est présent à un temps $n$ sur une parcelle, alors à $n+1$

- Il reste présent sur la parcelle (l'extinction ne se produit que dans le modèle local)
- Il a une certaine probabilité de se propager aux cellules voisines.

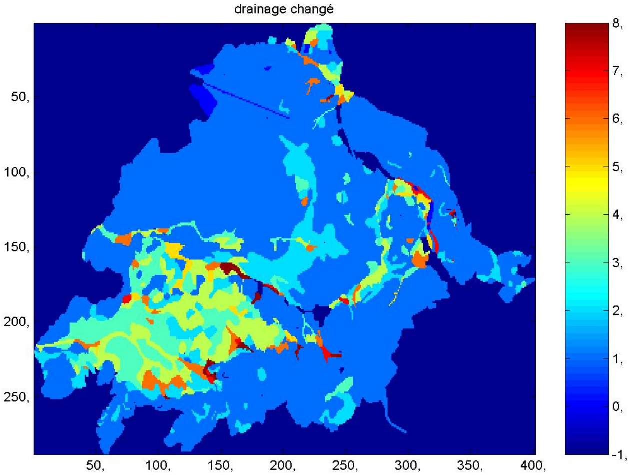
NB : diffusion courte portée, modèle déterministe avec mémoire.

1. Ce modèle de diffusion ne tient compte que du caractère invasif de l'espèce et pas de la capacité d'accueil des parcelles.
2. Ce modèle ne tient compte que de la diffusion à courte portée (graines déplacées par le vent d'une parcelle à l'autre).

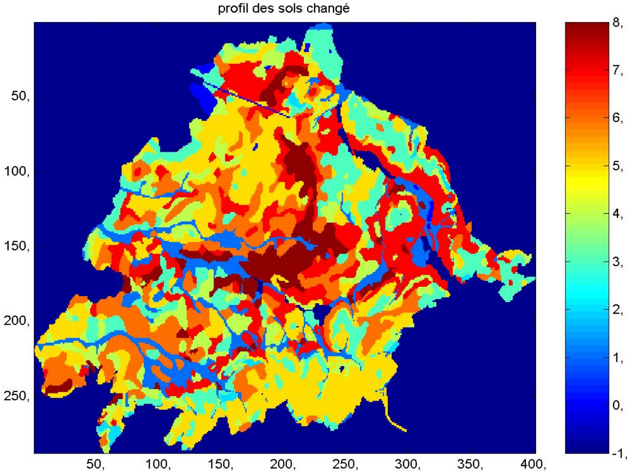
On va améliorer le modèle

# Coefficient de vulnérabilité

## Hygrométrie du sol



# Types de sol


profil des sols changé
50,
100,
150,
200,
250,
50,
100,
150,
200,
250,
300,
350,
400,
8,
7,
6,
5,
4,
3,
2,
1,
0,
-1,

## Mécanisme

- Soit $V(n)$ le vecteur représentant la probabilité de présence/absence du Prunus sur une parcelle.
- On multiplie terme à terme par un coefficent d'invasibilité dépendant des caractères écologiques de la parcelle (hydrologie, Ph, nature du sol....) $\rightarrow V(n+\frac{1}{2})$
- On fait agir la chaine de Markov $V(n) = PV(n+\frac{1}{2})$.
- On corrige via l'effet mémoire.

Dispersion longue portée. Des mammifères (renards) transportent une faible quantité de graine sur des longues distances (seulement 1%).
On utilise des fonctions de dispersion classiques (noyaux de dispersion)

Principe des poupées gigognes : au lieu de transporter par le modèle paysager une densité, on transporte sur chaque parcelle un vecteur à 13 coordonées représentant tous les états de l'arbre.
A chaque pas de temps, sur chaque parcelle, on procède au tirage de l'évènement "tempête ou non".
On avance sur le modèle Markovien.
Quelques chiffres. 100000 parcelles. 200 pas de temps. Code écrit en $C++$.

Le code a été utilisé pour tester la sensibilité des résultats en fonction des paramètres écologiques : quotité dispersée par les renards, rejet des racines, ....

Taille des matrices : 170 425 lignes et 11 colonnes.

## Conclusion et perspectives

1. Le modèle complet donne des prédictions qui correspondent aux données relevées par les cartographes (simulation)
2. Le caractère invasif est plus prononcé si on utilise la diffusion longue portée (renards).
3. Comment stopper l'invasion : c'est déja trop tard pour la plupart des forêts ou le Prunus est présent. Contrôle de la diffusion longue portée. Planter un certain type d'arbres freinant la progression (planter des hêtres ou des charmes plutôt que des chênes ou des pins).

**Sur le choix du modèle**

Pour la diffusion d'espèces invasives, des modèles utilisant des équations aux dérivées partielles ont montré leur efficacité. Nous avons choisi des produits de matrices/vecteurs pour imbriquer le modèle local dans le modèle paysager.

Le hasard est-il nécessaire ? ici il est par essence dans la dynamique locale de la croissance de l'arbre.

En écologie : modèles de niche versus modèles de dispersion. Prunus participe des deux idées.

## En attendant la suite

- Modèles plus complets comprenant des méta-populations (différentes espèces cohabitant).
- Modèles à des échelles plus grandes (Picardie). Programme METAFOR.

## Autres projets : les corridors d'invasion

- Pour passer de forêt en forêt certains envahisseurs végétaux passent par les réseaux de haies.
- Ces mêmes haies sont par contre bloquants pour les animaux (vecteurs de la diffusion d'envahisseurs végétaux).
- Problèmes mathématiques de *percolation* et de *systèmes dynamiques*.

## Le projet Spartina anglica, un Envahisseur du Littoral

- Soutenu par le CNRS
- Comprendre comment cette plante envahit les vases exondées.
- Interaction entre fluide, sable (milieu granulaire) et une plante ingénieure du Littoral.

- Tester l'hypothèse E2H : Environmental Heterogeneity Hypothesis. Cette hypothèse postule que l'hétérogénéité environnementale accroit l'invasibilité des écosystèmes, la vitesse d'invasion des paysages, mais réduirait l'impact des espèces invasives sur la diversité des communautés envahies. Transcription mathématique simpliste : propriétés des chaines de Markov en milieu hétérogène.

# Merci pour votre attention.