

**MAMAN, POURQUOI TU  
CONTINUES À GRANDIR ?  
MA PETITE GRAINE,  
C'EST UNE STRATÉGIE  
OPTIMALE...**

Michel DE LARA

CERMICS

École nationale des ponts et chaussées

# Plan

Croissance déterminée *versus* croissance indéterminée

Maximisation du cumul de la biomasse reproductive en environnement constant

Maximisation du cumul de la biomasse reproductive en environnement aléatoire

Conclusions biologiques à débattre

# Croissance déterminée *versus* croissance indéterminée

Mammifères *versus* poissons, arbres

Plantes monocarpiques qui ne fleurissent qu'une fois et meurent (bambous).

Most trees flower repeatedly. However, Foster (1977) has characterized *Tachigalia versicolor* as a 'suicidal neotropical tree'. After reaching heights of 30-40 m, it flowers once and then dies.

(Cited from Mark Kot, *Elements of Mathematical Ecology*)

# Impact de l'environnement sur les profils de croissance

## Hypothèse de maximisation

Parmi diverses stratégies d'allocation de ressources, la sélection naturelle a progressivement retenu celles au plus fort pouvoir d'expansion, à savoir celles fournissant le maximum de rejetons (*fitness*).

## Problème mathématique

Étudier comment les stratégies optimales, solutions d'un problème d'optimisation, varient en fonction des caractéristiques probabilistes des aléas de mortalité et de ressources.

# Maximisation en environnement constant

## References

- [1] S. Amir and D. Cohen. Optimal reproductive efforts and the timing of reproduction of annual plants in randomly varying environments. *Journal of Theoretical Biology*, 147:17–42, 1990.

# Formulation comme problème d'optimisation stochastique

$$\sup \mathbb{E} \left( \sum_{t=0}^{T-1} [f(x_t) - u_t] \right)$$
$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbb{P}(x_{t+1} = 0 \mid x_t, u_t) = 1 - \beta \\ \mathbb{P}(x_{t+1} = u_t \mid x_t, u_t) = \beta \\ 0 \leq u_t \leq f(x_t) \end{array} \right.$$

- *état*  $x \in [0, +\infty[$  (biomasse végétative);
- $x_t$ : biomasse végétative au début de la saison  $t$
- fonction de ressources assimilées  $f : f(x) \geq 0$  est la biomasse à allouer entre croissance et reproduction en une saison, partant de l'état  $x$  ;
- *dynamique stochastique*: la plante meurt (état 0) avec probabilité  $1 - \beta$  ou survit et atteint l'état  $u$  avec probabilité  $\beta$  ;
- $\beta$ : probabilité de survie (fixe)

- $u_t \in [0, f(x_t)]$ : biomasse végétative au début de la saison  $t + 1$
- $f(x_t) - u_t$ : biomasse reproductive engendrée entre la saison  $t$  et la saison  $t + 1$
- *commande*  $u \in [0, f(x)]$ : si la plante est encore en vie,  $u$  est la biomasse végétative à la saison suivante, et  $f(x) - u$  est la biomasse reproductive (rejetons) ;
- *critère à maximiser*: la plante alloue la biomasse mobilisée  $f(x_t)$  entre biomasse végétative  $u_t$  et biomasse reproductive  $[f(x_t) - u_t]$  de façon à maximiser le cumul  $\sum_{t=0}^{T-1} [f(x_t) - u_t]$  de biomasse reproductive sur l'horizon  $T$ .



# Modélisation d'hypothèses biologiques

## Décisions admissibles

- $u_t = 0$  : la plante peut “décider” de mourir;
- $u_t \leq x_t$  : la plante peut “décider” de transférer une fraction de sa biomasse végétative en biomasse reproductive, réduisant ainsi sa taille.

# Fonction de ressources assimilées

- $f$  est  $C^2$  sur  $]0, +\infty[$  [*hypothèse technique*];
- $f(0) = 0$  et  $f(x) > 0$  pour  $x > 0$   
[*la fonction de ressources assimilées mesure une biomasse*];
- $f$  est strictement croissante:  $f' > 0$  [*plus la plante est grande, plus elle peut mobiliser de ressources*];
- $f$  est strictement concave :  $f'' < 0$   
[*plus la plante est grande, plus le taux de mobilisation de ressources par unité de taille est faible*].

# Programmation dynamique et stratégies optimales

L'équation de Bellman associée au problème d'optimisation stochastique ci-dessus est

$$\begin{cases} V(x, T) = 0 \\ V(x, t) = \max_{0 \leq u \leq f(x)} (f(x) - u + \beta V(u, t + 1)) . \end{cases}$$

Une politique optimale à la saison  $t$  est donnée par

$$u^\#(x, t) = \arg \max_{0 \leq u \leq f(x)} (f(x) - u + \beta V(u, t + 1))$$

et elle est en *feedback* sur l'état  $x$  et sur le temps  $t$ .

# Politique optimale à la dernière saison

$T - 1$

La politique optimale à la dernière saison  $T - 1$  est de mourir puisque

$$\left\{ \begin{array}{l} V(x, T) = 0 \\ V(x, T - 1) = \max_{0 \leq u \leq f(x)} (f(x) - u) = f(x) \\ u^\#(x, T - 1) = 0 \end{array} \right.$$

Il n'y a aucun gain en termes de rejetons à conserver de la biomasse végétative à la dernière saison.

# Stratégies optimales : biomasses seuil et cible

Une politique optimale à la saison  $t$  est donnée par

$$u^\#(x, t) = \arg \max_{0 \leq u \leq f(x)} (-u + \beta V(u, t + 1))$$

On montre par récurrence que

- pour tout  $t$ ,  $x \mapsto V(x, t)$  est concave,
- pour tout  $t$ ,  $u \mapsto -u + \beta V(u, t)$  est concave,
- $\arg \max_{u \geq 0} (-u + \beta V(u, t))$  ne dépend pas de  $t$ :

$$x^+ = \inf \left\{ x \geq 0, -1 + \beta \int \frac{\partial V}{\partial x}(x, t+1) \leq 0 \right\} \in \overline{\mathbb{R}}_+$$

# Faible taux de mobilisation de ressources par unité de taille

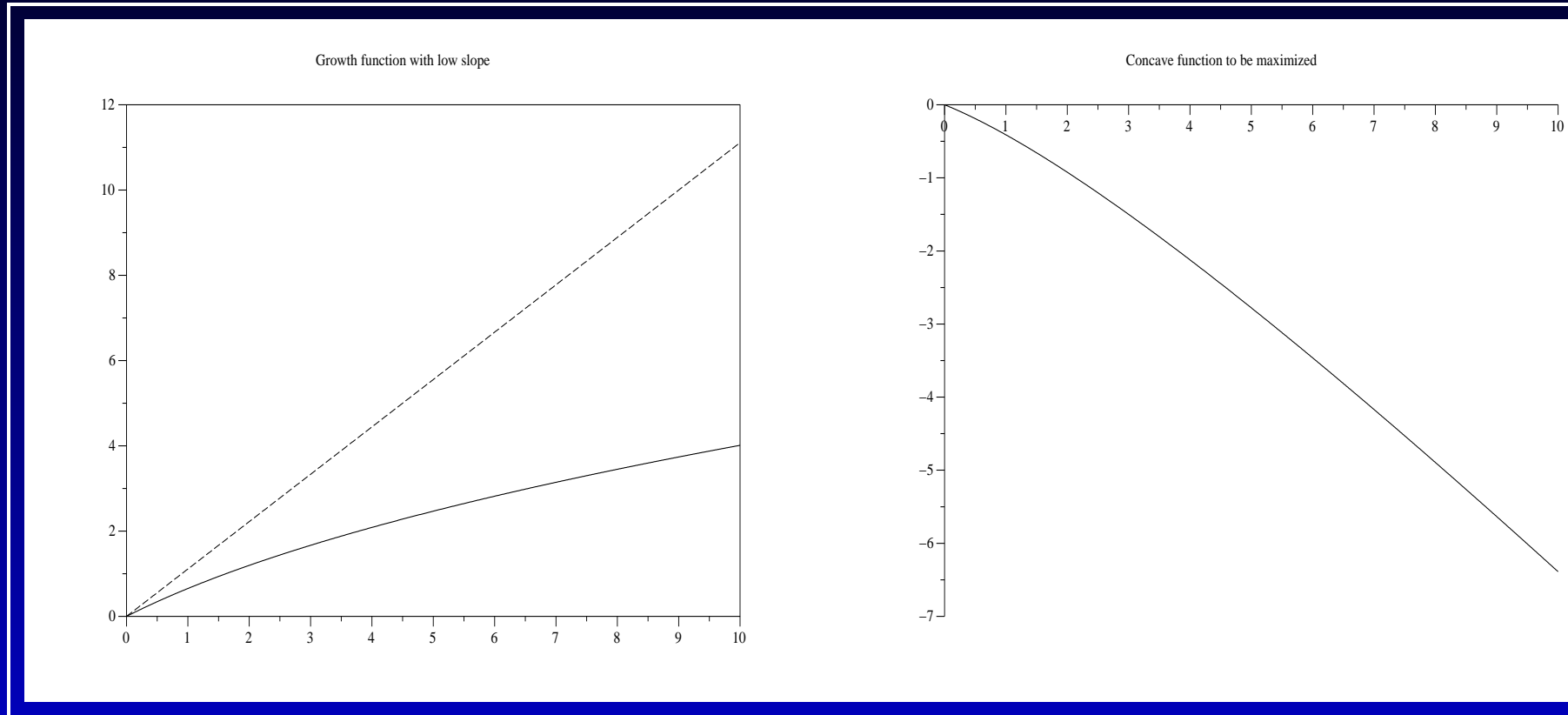


Figure 1: *Fonction de ressources assimilées  $f$  à pente faible et  $u \mapsto -u + \beta f(u)$*

Quand le taux de mobilisation de ressources par unité de taille est faible, la fonction  $u \mapsto -u + \beta V(u, t)$  est décroissante et “mourir” est la stratégie optimale:

$$\forall t = 0, \dots, T - 2, \quad u^\#(x, t) = 0.$$

*Interprétation économique marginaliste :*  
quelle que soit la taille de la plante, l'espérance mathématique du gain marginal en biomasse future ( $\beta f'(x)$ ) est toujours inférieure au gain direct en rejetons (+1 en renonçant à une unité directe de croissance).

# Fort taux de mobilisation de ressources par unité de taille

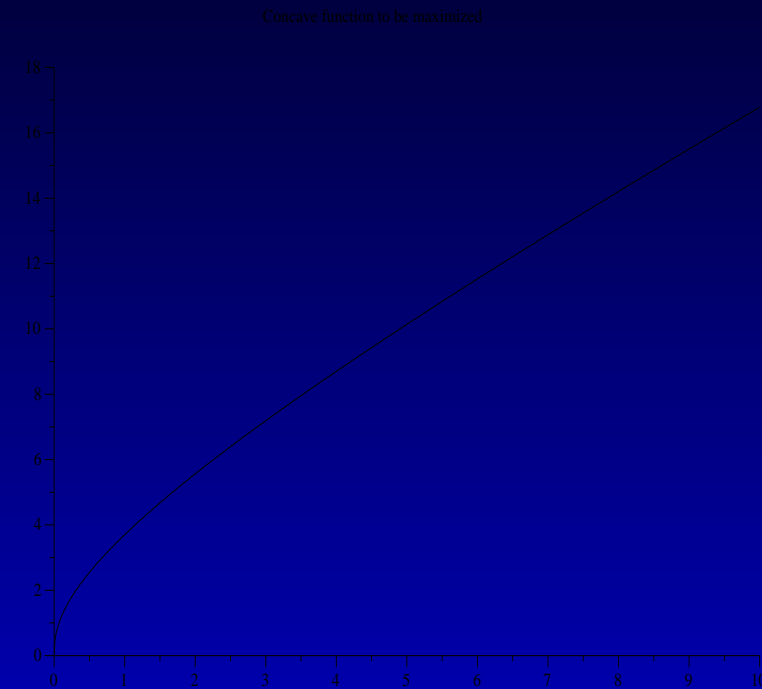
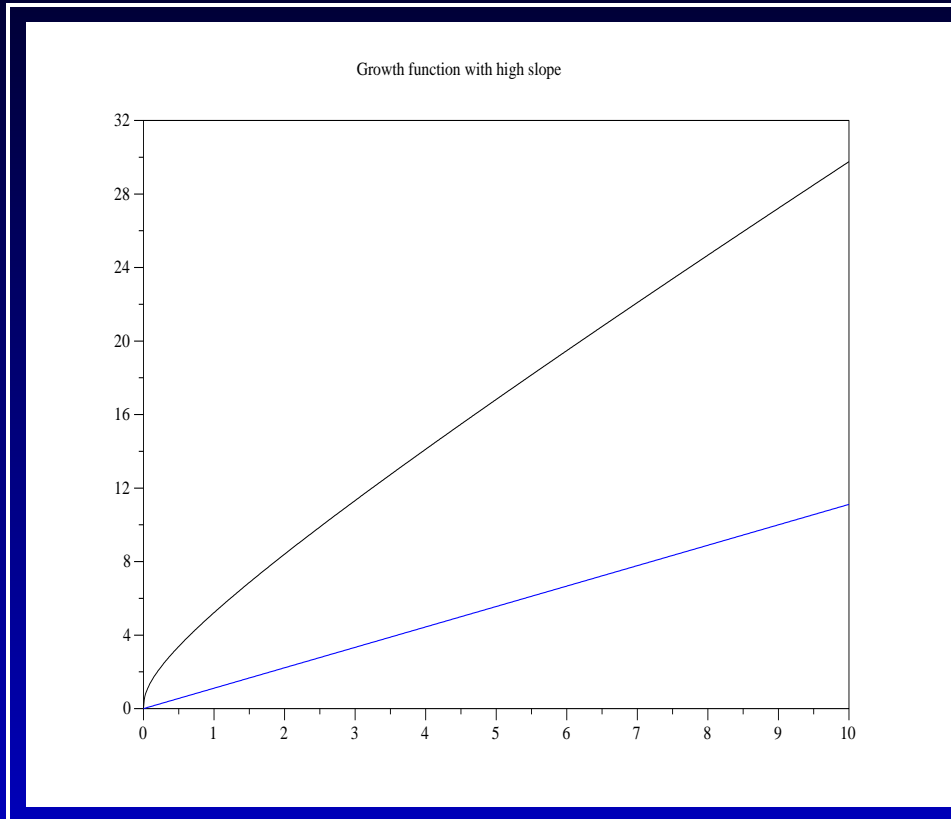


Figure 2: *Fonction de ressources assimilées  $f$  à pente forte et  $u \mapsto -u + \beta f(u)$*



Quand le taux de mobilisation de ressources par unité de taille est élevé, la fonction  $u \mapsto -u + \beta V(u, t)$  est croissante et “croître au maximum sans se reproduire” est la stratégie optimale (sauf à la dernière saison) :

$$\forall t = 0, \dots, T - 2, \quad u^\#(x, t) = f(x) .$$

*Interprétation économique marginaliste :*  
quelle que soit la taille de la plante, l’espérance mathématique du gain marginal en biomasse future est toujours supérieure au gain direct en rejetons.

# Taux modéré de mobilisation de ressources par unité de taille

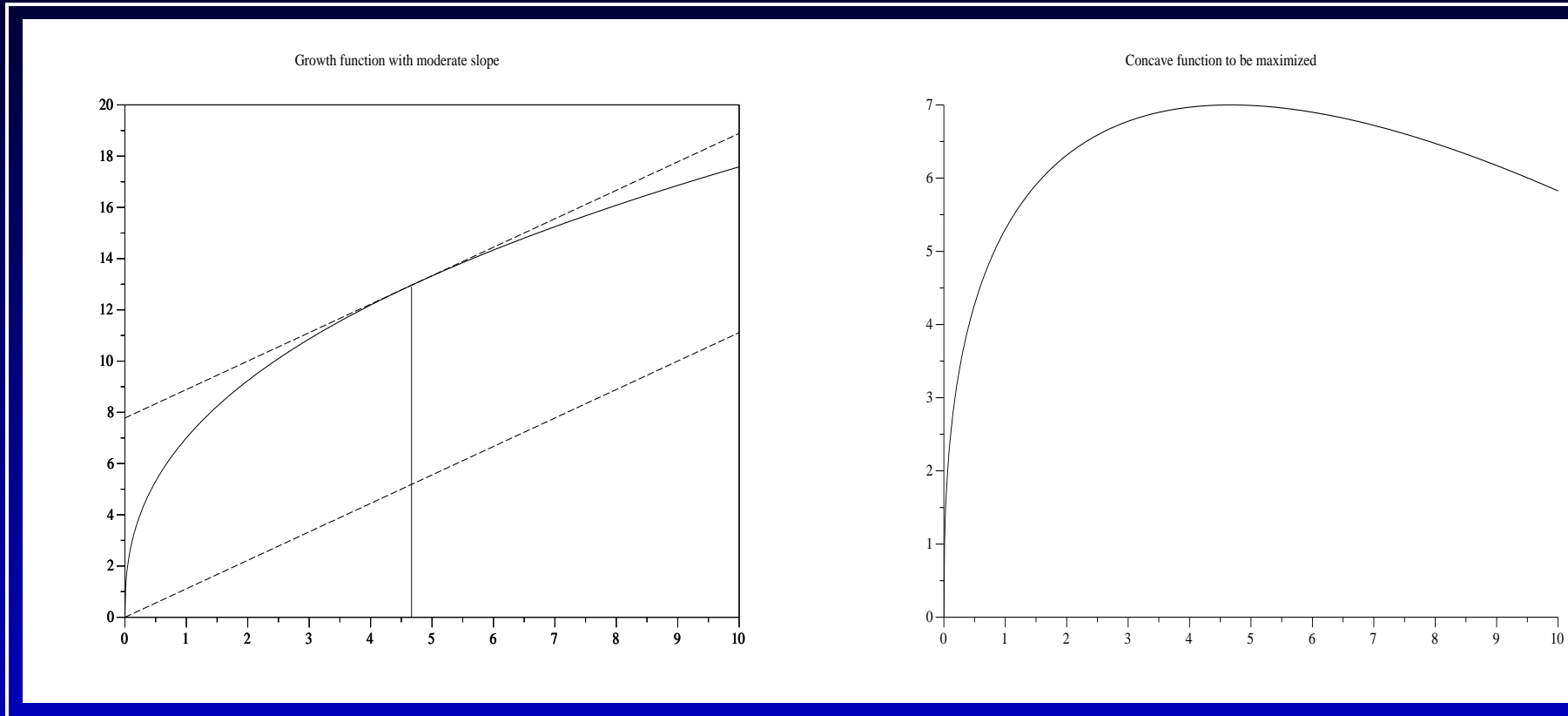


Figure 3: *Fonction de ressources assimilées  $f$  à pente modérée et  $u \mapsto -u + \beta f(u)$*

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{cible : } x^+ \quad / \quad \beta f'(x^+) = 1, \\ \text{seuil : } x^- \quad / \quad x^- \stackrel{\text{def}}{=} f^{-1}(x^+). \end{array} \right.$$

Quand le taux de mobilisation de ressources par unité de taille est modéré, la fonction  $u \mapsto -u + \beta V(u, t)$  est croissante jusqu'à  $x^+$ , puis décroissante au delà

*Interprétation économique marginaliste :*

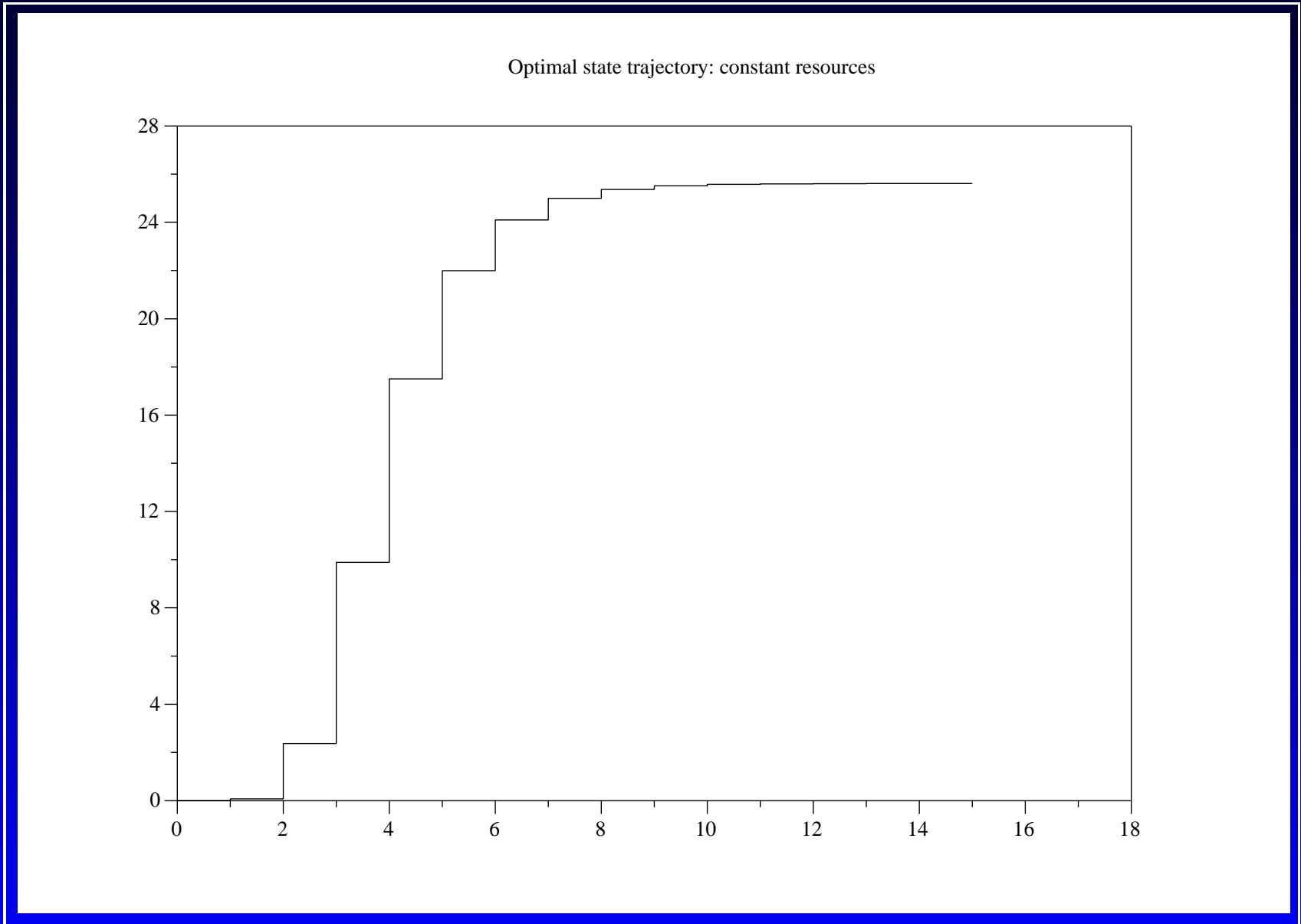
En  $x^+$ , l'espérance mathématique du gain marginal en biomasse future est égale au gain direct en rejets.

“Croître au maximum sans se reproduire quand la taille de la plante est inférieure au seuil  $x^-$  et rejoindre la cible  $x^+$  et se reproduire sinon” est la stratégie optimale (sauf à la dernière saison) :

$$\left\{ \begin{array}{l} u^\#(x, T - 1) = 0 \\ \forall t = 0, \dots, T - 2, \quad u^\#(x, t) = \begin{cases} f(x) & \text{si } x \leq x^- \\ x^+ & \text{si } x > x^- \end{cases} \end{array} \right.$$

Cette politique est une variante de politiques dites  $(\sigma, \Sigma)$  en gestion de stocks.

# Stratégie optimale conduit à croissance déterminée



# Conclusions biologiques à débattre

Dans un environnement stationnaire, une “plante optimale”

- croît au maximum sans se reproduire jusqu’à atteindre la biomasse végétative  $x^-$ ,
- atteint, en une saison, sa taille à maturité  $x^+$ , et commence à se reproduire,
- s’arrête de croître et reste à sa taille à maturité  $x^+$ , et continue de se reproduire.

La plante suit ainsi le trajet le plus rapide pour rejoindre sa taille à maturité  $x^+$ .

# Conclusions biologiques à débattre

- Plus la probabilité de survie  $\beta$  est élevée, plus la plante atteint une taille à maturité  $x^+$  élevée.
- Plus il y a de ressources mobilisables, plus la plante atteint une taille à maturité  $x^+$  élevée.

# Conclusions biologiques

## à débattre

- Une plante pour laquelle il est optimal de mourir dès la première saison peut changer de stratégie et atteindre une taille mature si l'environnement est moins "hostile" (la probabilité de survie  $\beta$  croît).
- Une plante pour laquelle il est optimal de croître sans se reproduire puis de mourir à la dernière saison (plante monocarpique) peut changer de stratégie et atteindre une taille mature si l'environnement est plus "hostile" (la probabilité de survie  $\beta$  décroît).



# Maximisation en environnement stochastique

## References

- [1] M. de Lara. Mummy evergreen, why do you keep on growing? Stochastic dynamic programming in theoretical ecology. Preprint. Submitted to *Annals of Applied Probability*.

# Formulation comme problème d'optimisation stochastique

$$\sup \mathbb{E} \left( \sum_{t=0}^{T-1} [f(x_t, r_t) - u_t] \right)$$
$$\left\{ \begin{array}{l} \xi_t(dx_{t+1}dr_{t+1} \mid x_t, r_t, u_t) = \\ [(1 - \beta)\delta_0(dx_{t+1}) + \beta\delta_{u_t}(dx_{t+1})] \\ \otimes \pi(dr_{t+1} \mid r_t) \\ 0 \leq u_t \leq f(x_t, r_t) \end{array} \right.$$

Dynamique de plante où la biomasse végétative  $x_t$  est dépendante de ressources aléatoires  $r_t$ , alors que ces ressources ne sont pas affectées par  $x_t$  (pas d'effet densité-dépendance notamment) et évoluent comme une chaîne de Markov.

La contrainte  $0 \leq u_t \leq f(x_t, r_t)$  exprime le fait que la taille future peut dépendre de la réalisation aléatoire  $r_t$ .

# Equation de la programmation dynamique

$$\left\{ \begin{array}{l} V(x, r, T) = 0 \\ V(x, r, t) = \max_{0 \leq u \leq f(x, r)} (f(x, r) - u \\ + \beta \int V(u, r', t + 1) \pi(dr' | r)) \\ u^\#(x, r, t) = \arg \max_{0 \leq u \leq f(x, r)} (f(x, r) - u \\ + \beta \int V(u, r', t + 1) \pi(dr' | r)) \end{array} \right.$$

# Stratégies optimales : seuils et cibles

$$\left\{ \begin{array}{l} x_t^+(r) \stackrel{\text{def}}{=} \inf\{x \geq 0, -1 \\ \quad + \beta \int \frac{\partial V}{\partial x}(x, r', t+1) \pi(dr' | r) \leq 0\} \in \overline{\mathbb{R}} \\ x_t^-(r) \stackrel{\text{def}}{=} f^{-1}(x_t^+(r), r) \in \overline{\mathbb{R}}_+ \end{array} \right.$$

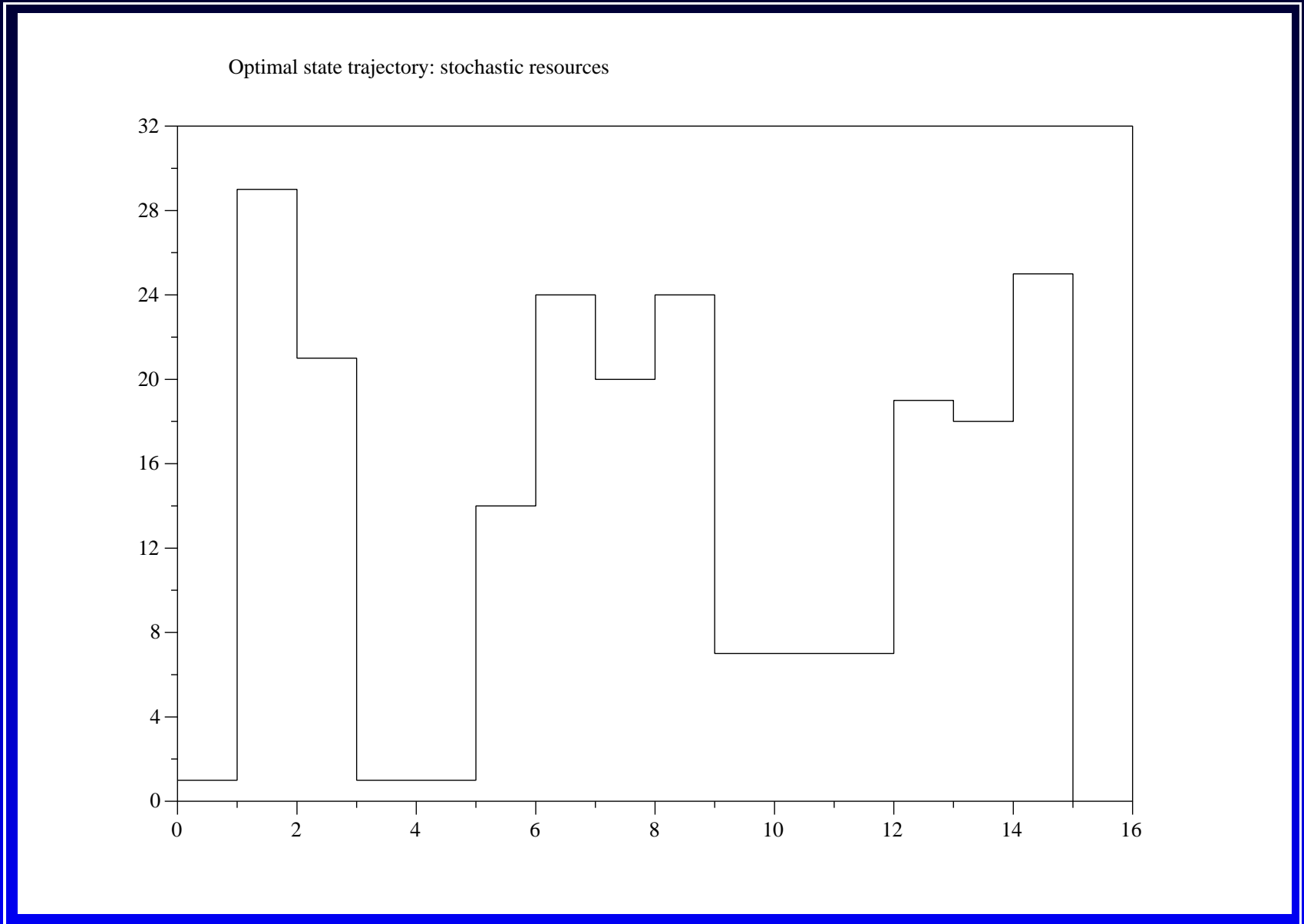
La stratégie optimale est

$$\left\{ \begin{array}{l} u^\#(x, r, T - 1) = 0 \\ \forall t = 0, \dots, T - 2, \\ u^\#(x, r, t) = \begin{cases} f(x, r) & \text{si } x \leq x_t^-(r) \\ x_t^+(r) & \text{si } x > x_t^-(r). \end{cases} \end{array} \right.$$

La cible  $x_t^+(r)$  peut être inférieure au seuil  $x_t^-(r)$  pour certaines valeurs du temps  $t$  et de la ressource  $r$ .

On en déduit qu'il peut arriver qu'il soit optimal pour la plante de prélever une partie de sa biomasse végétative au profit de sa biomasse reproductive.

# Stratégie optimale et croissance indéterminée





# Conclusions biologiques à débattre

- Si les ressources sont indépendantes et identiquement distribuées au cours du temps, les cibles sont indépendantes du niveau de ressources (mais pas les seuils).
- Si, partant d'un état  $r$  de l'environnement, aucun état  $r'$  ne peut être atteint pour lequel le seuil  $x_f^-(r')$  serait plus grand que la cible  $x_f^+(r)$ , alors les seuils et les cibles sont tous stationnaires (mais dépendent du niveau de ressources).

# Conclusions biologiques

## à débattre

- Si les ressources sont statistiquement décroissantes, alors, la taille à maturité atteinte à l'avant-dernière saison est moindre quand les ressources sont basses à l'avant-dernière saison que quand elles sont élevées.
- Et l'opposé si les ressources sont statistiquement croissantes...