

Modèles stochastiques individu-centrés en dynamique adaptative et étude du branchement évolutif

Nicolas Champagnat, INRIA Sophia Antipolis



Ecole et workshop “Modèles mathématiques de la dynamique des populations”, EPT, Tunisie, 18–22 avril 2011

Evolution darwinienne :

- **Hérédité** : transmission des caractéristiques individuelles
- **Mutations** : source de variabilité dans les caractéristiques individuelles
- **Sélection** : conséquence des interactions (écologiques) entre les individus et leur environnement, et notamment avec le reste de la population

Modélisation stochastique de l'évolution

Historiquement : **génétique des populations** (30's, Wright, Fisher, Haldane)

- Se place au niveau des génotypes \rightsquigarrow types discrets
- Tient compte des détails de l'hérédité (reproduction asexuée/sexuée, haploïdie/diploïdie, gènes liés, recombinaison...)
- La sélection est modélisée par la donnée d'une **fitness** associée à chaque type
- Ex : modèles de Wright-Fisher, Moran, Flemming-Viot, avec ou sans sélection, coalescents avec ou sans sélection et recombinaison...

Génétique quantitative :

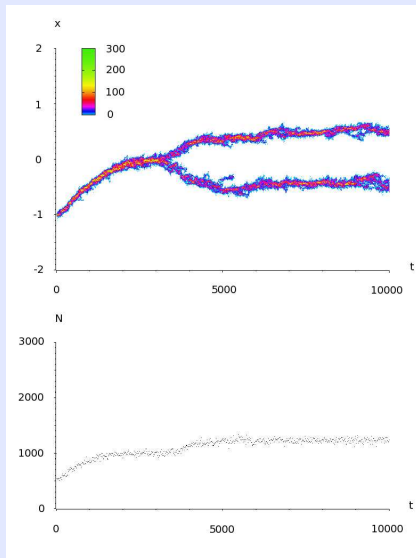
- Etude de l'évolution de traits quantitatifs : **phénotypes**
- Se concentre sur l'aspect sélection, qui résulte des interactions entre individus \rightsquigarrow **pas de fitness définie a priori**
- Modèles stochastiques : IBM (Metz, Geritz, Meszéna, 1996), **dynamique adaptative**, avec écologie (par ex, densité-dépendant)

Dynamiques Adaptatives

Etude de modèles rendant compte des **liens entre écologie et évolution** (Hofbauer and Sigmund (1990), Metz et al. (1992,1996), Dieckmann and law (1996)...).

- construction d'un **paysage de fitness** à partir des paramètres écologiques
- analyse du paysage de fitness pour obtenir des informations sur l'évolution à long terme de la population :
 - évolution par maximisation locale de la fitness
 - une fois un équilibre atteint, possibilité de **branchement évolutif**
- observé numériquement dans une grande variété de contextes écologiques (<http://www.helsinki.fi/mgyllenb/addyn.htm>)

Branchement évolutif



Branchement évolutif

- A l'origine, le branchement évolutif a été décrit et observé dans une grande variété de **modèles asexués** \rightsquigarrow **polymorphisme, diversité**.
- Dans ce cadre, un critère de branchement a été proposé par Metz et al. 1996. Notre but : **justifier mathématiquement ce critère**.
- Le lien avec la **spéciation sympatrique** a été examiné numériquement dans divers contextes (Dieckmann et Doebeli, Nature 1999), mais reste encore sujet à controverses.

Spéciation

3 modes de spéciation :

- **spéciation allopatrique** : des populations initialement interfécondes évoluent en espèces distinctes car elles sont isolées géographiquement
- **spéciation parapatric** : des populations en divergence ne sont pas totalement isolées géographiquement mais possèdent une zone de contact étroite
- **spéciation sympatric** : des populations non isolés géographiquement peuvent évoluer en espèces distinctes

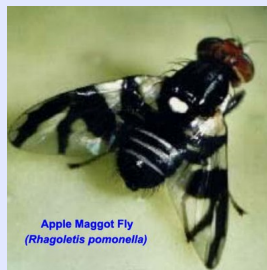
Regain d'intérêt récent pour la spéciation sympatrique

- Découverte récente de plusieurs espèces semblant subir ou avoir subi une spéciation sympatrique : chez plusieurs poissons (notamment les cichlidés, Schlieven, cf. Tautz and Pääbo, Nature 1994), ou chez certains insectes phytophages (par exemple *Rhagoletis pomonella*, Flichak, Roethele and Feder, Nature 2000)
- Nouveaux modèles de la théorie des **dynamiques adaptatives** permettant de mettre en évidence l'amorce de la spéciation sympatrique : l'apparition d'un **polymorphisme génétique**
- Phénomène qui reste controversé



Regain d'intérêt récent pour la spéciation sympatrique

- Découverte récente de plusieurs espèces semblant subir ou avoir subi une spéciation sympatrique : chez plusieurs poissons (notamment les cichlidés, Schlieven, cf. Tautz and Pääbo, Nature 1994), ou chez certains insectes phytophages (par exemple *Rhagoletis pomonella*, Flichak, Roethele and Feder, Nature 2000)
- Nouveaux modèles de la théorie des dynamiques adaptatives permettant de mettre en évidence l'amorce de la spéciation sympatrique : l'apparition d'un polymorphisme génétique
- Phénomène qui reste controversé



Plan

- 1 Le modèle individu-centré
- 2 Etude de la concentration dans la limite des mutations rares
- 3 Etude du branchement évolutif en dimension 1 dans la limite des petites mutations

Collaborateurs :

- Sur la partie biologique : Régis Ferrière
- Sur la partie stochastique : Sylvie Méléard et Anton Bovier
- Sur la partie déterministe : Pierre-Emmanuel Jabin et Gaël Raoul

Modélisation

IBM stochastique :

- Naturel pour décrire ce qui se passe au niveau des individus
- Pertinent quand des phénomènes aléatoires sont intrinsèques au problème (invasions, extinctions, mutations, population petite, échantillon petit...)
- Simulation coûteuse, étude difficile \rightsquigarrow modèles approchés de type EDP, EDO, mais aussi stochastiques
- Hérité : asexuée (clonale)
- Mutations
- Sélection : conséquence des **interactions écologiques** entre la population et son environnement et au sein de la population \rightsquigarrow densité-dépendance, pas de fitness donnée a priori.

Le modèle (1)

Modèle individu-centré : processus de naissance, mort, compétition, mutation (Metz et al. 1996, Bolker et Pacala 1997, Kisdi 1999, Dieckmann et Law 2000, Doebeli et Dieckmann 2001, Fournier et Méléard 2004, C., Ferrière et Méléard 2006...).

- Chaque individu est caractérisé par un **trait phénotypique** $x \in \mathcal{X}$ (taille de l'individu, âge à maturité, taux d'absorption de nutriments,...), où $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}^l$, $l \geq 1$.
- A la date $t \geq 0$, la population est composée de $N(t)$ individus de traits $x_1, \dots, x_{N(t)} \in \mathcal{X}$:

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N(t)} \delta_{x_i}.$$

- Processus de Markov sur l'espace état

$$\mathcal{M} = \left\{ \sum_{i=1}^n \delta_{x_i} : n \geq 0, x_1, \dots, x_n \in \mathcal{X} \right\}$$

Taux de transitions pour un individu de trait x

- Reproduction avec taux $b(x)$:
 - avec probabilité $1 - p(x)$, **reproduction clonale** \rightsquigarrow nouvel individu de trait x .
 - avec probabilité $p(x)$, **mutation** \rightsquigarrow nouvel individu de trait $x + H$, où la loi de H est donnée : $m(x, h)dh$.
- Mort de l'individu sans compétition avec taux $d(x)$.
- Mort de l'individu due à la compétition avec chaque individu de trait y avec taux $\alpha(x, y)$.

\rightsquigarrow le taux de mort d'un individu de trait x est

$$d(x) + \sum_{i=1}^{N_K(t)} \alpha(x, x_i) = d(x) + \int_{\mathcal{X}} \alpha(x, y) \nu_t(dy).$$

Générateur infinitésimal

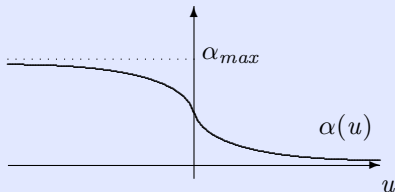
Pour toute fonction ϕ mesurable bornée sur \mathcal{M} et pour tout $\nu \in \mathcal{M}$,

$$\begin{aligned}
 L\phi(\nu) &= \int_{\mathcal{X}} [\phi(\nu + \delta_x) - \phi(\nu)](1 - p(x))b(x)\nu(dx) \\
 &+ \int_{\mathcal{X}} \int_{\mathbb{R}^d} [\phi(\nu + \delta_{x+z}) - \phi(\nu)]p(x)b(x)M(x, z)dz \nu(dx) \\
 &+ \int_{\mathcal{X}} [\phi(\nu - \delta_x) - \phi(\nu)] \left(d(x) + \int_{\mathcal{X}} \alpha(x, y)\nu(dy) \right) \nu(dx)
 \end{aligned}$$

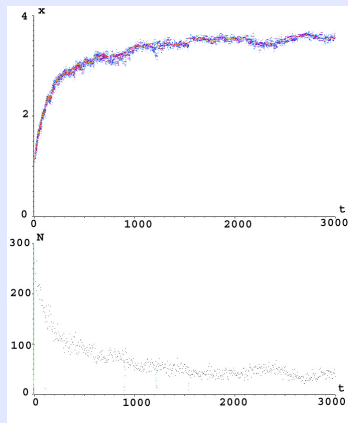
Exemple 1

Paramètres de Kisdi (1999) : **compétition asymétrique**

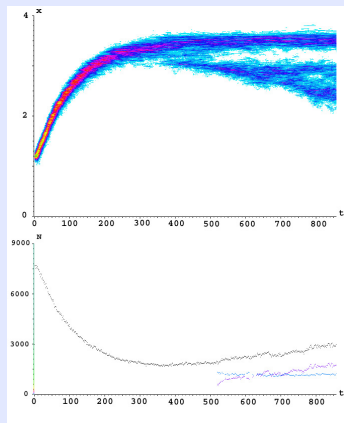
- course aux armements
- évolution de la taille de bactéries à la division
- $\mathcal{X} = [0, 4]$, $d(x) \equiv 0$, $u_K \equiv 1$, $p(x) \equiv p$,
- $m(x, h)dh = \mathcal{N}(0, \sigma^2)$ (conditionnée à $x + h \in \mathcal{X}$),
- $b(x) = 4 - x$, $\alpha(x, y) = \alpha(x - y)$ avec



Simulations

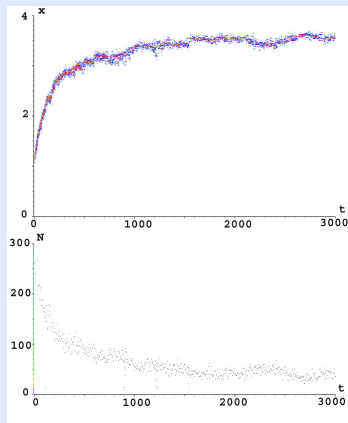


$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad \alpha_{max} = 0.02$$

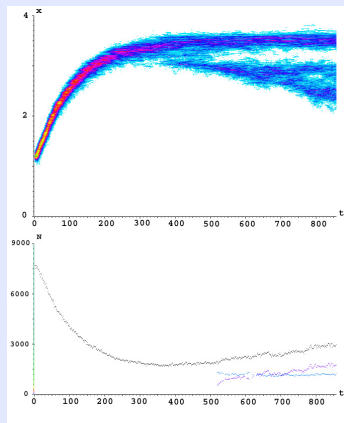


$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad \alpha_{max} = 0.001$$

Simulations



$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad \alpha_{max} = 0.02$$



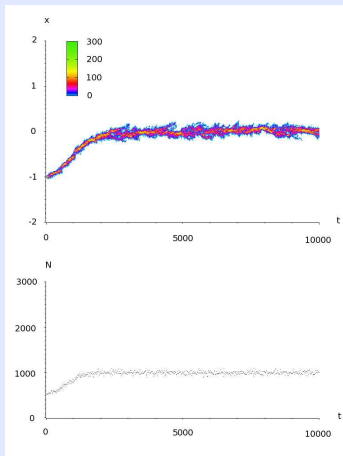
$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad \alpha_{max} = 0.001$$

Exemple 2

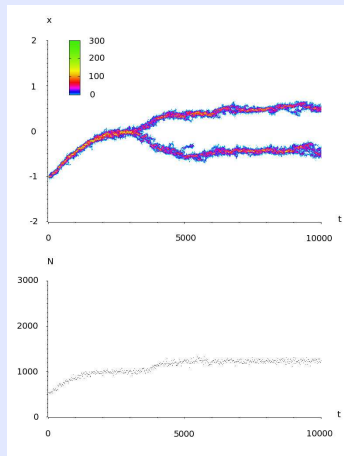
Paramètres de Roughgarden (1979), Dieckmann et Doebeli (1999).
Compétition symétrique pour des ressources.

- $\mathcal{X} = [-2, 2]$ $d(x) \equiv 0$ $u_K \equiv 1$ $p(x) \equiv p$.
- $m(x, h)dh = \mathcal{N}(0, \sigma^2)$ (conditionné à $x + h \in \mathcal{X}$).
- $b(x) = \exp(-x^2/2\sigma_b^2)$, maximum à 0.
- $\alpha(x, y) = \alpha(x - y) = \frac{1}{1000} \exp(-(x - y)^2/2\sigma_\alpha^2)$.

Simulations

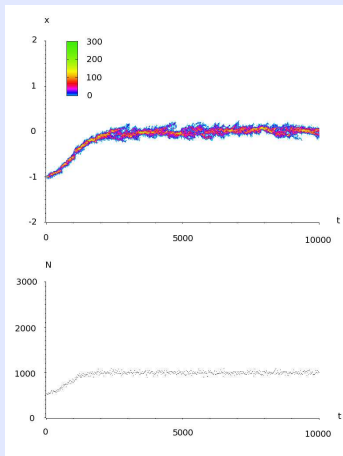


$p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$,
 $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$.

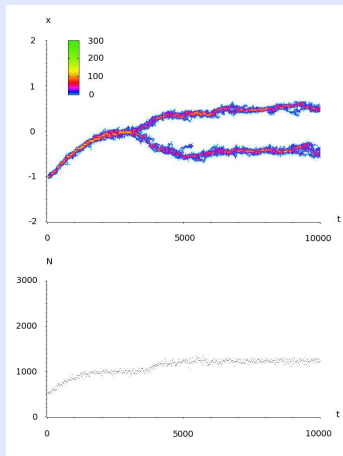


$p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$,
 $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Simulations

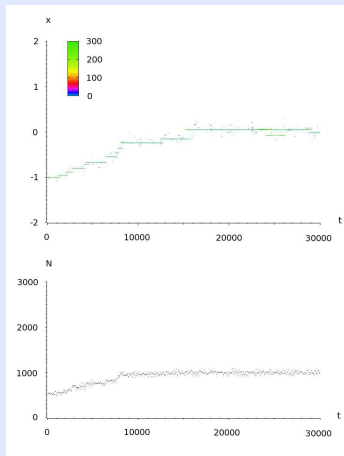


$p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$,
 $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$.

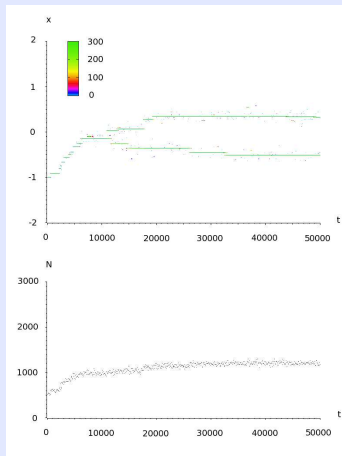


$p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$,
 $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Simulations : mutations rares (1)

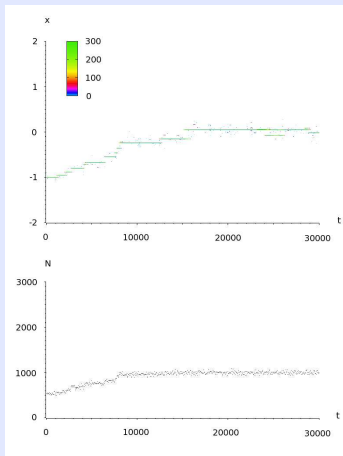


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$.

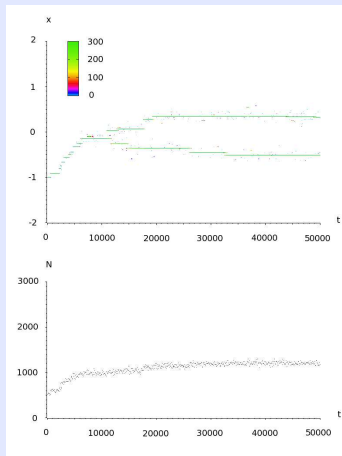


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Simulations : mutations rares (1)

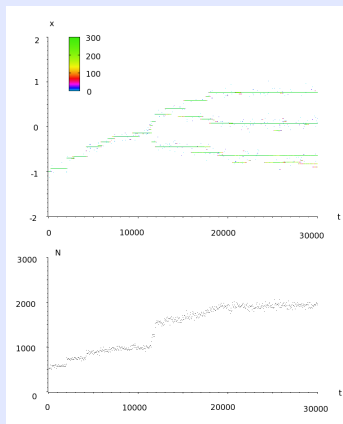


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$.

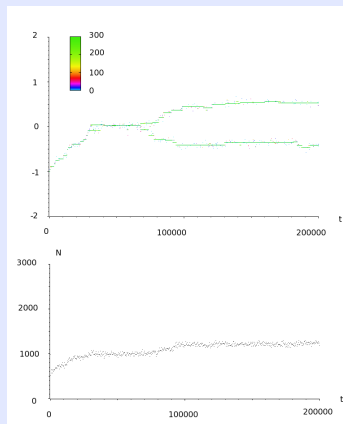


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Simulations : mutations rares (2)

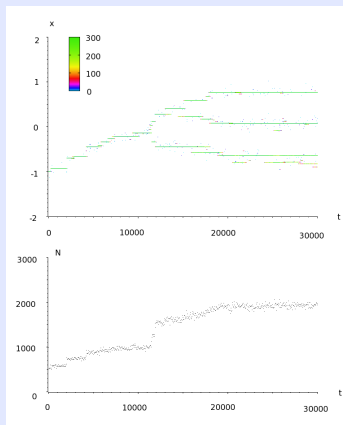


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.4$.

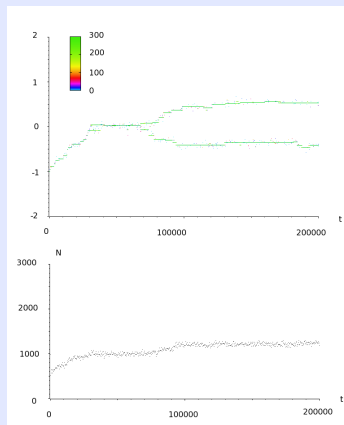


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.04$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Simulations : mutations rares (2)



$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.4$.



$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.04$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Limite des mutations rares : justification biologique (Metz et al. 1996)

- La sélection a suffisamment de temps entre deux mutations pour éliminer les traits désavantagés (**séparation des échelles de temps écologiques et évolutives**). \rightsquigarrow Nombre minimal de traits coexistants.
- Si on ne fait que ça, la population sera éteinte avant de voir quelque chose \rightsquigarrow **limite de grande population**.
- Entre deux mutations, sous l'hypothèse de **grande population**, la compétition dans la population est (approximativement) **déterministe**, ce qui permet de prédire le résultat de la compétition entre traits.

Trois phases à analyser :

- Mutation.
- Invasion du mutant.
- Compétition entre traits mutants et résidents.

Paramètres

- taille de la population : paramètre K .
- probabilité de mutation : paramètre u_K .
- A la date $t \geq 0$, la population est composée de $N_K(t)$ individus de traits $x_1, \dots, x_{N_K(t)} \in \mathcal{X}$:

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_K(t)} \delta_{x_i}.$$

- Espace état

$$\mathcal{M}_K = \left\{ \frac{1}{K} \sum_{i=1}^n \delta_{x_i} : n \geq 0, x_1, \dots, x_n \in \mathcal{X} \right\}$$

Taux de transitions pour un individu de trait x

- Reproduction avec taux $b(x)$:
 - avec probabilité $1 - u_K p(x)$, **reproduction clonale** \rightsquigarrow nouvel individu de trait x .
 - avec probabilité $u_K p(x)$, **mutation** \rightsquigarrow nouvel individu de trait $x + H$, où la loi de H est donnée : $m(x, h)dh$.
- Mort de l'individu sans compétition avec taux $d(x)$.
- Mort de l'individu due à la compétition avec chaque individu de trait y avec taux $\frac{1}{K}\alpha(x, y)$.

\rightsquigarrow le taux de mort d'un individu de trait x est

$$d(x) + \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_K(t)} \alpha(x, x_i) = d(x) + \int_{\mathcal{X}} \alpha(x, y) \nu_t^K(dy).$$

Générateur infinitésimal

Pour toute fonction ϕ mesurable bornée sur \mathcal{M}_K et pour tout $\nu \in \mathcal{M}_K$,

$$\begin{aligned}
 L^K \phi(\nu) &= \int_{\mathcal{X}} [\phi(\nu + \frac{1}{K} \delta_x) - \phi(\nu)] (1 - u_K p(x)) b(x) K \nu(dx) \\
 &+ \int_{\mathcal{X}} \int_{\mathbb{R}^d} [\phi(\nu + \frac{1}{K} \delta_{x+z}) - \phi(\nu)] u_K p(x) b(x) M(x, z) dz K \nu(dx) \\
 &+ \int_{\mathcal{X}} [\phi(\nu - \frac{1}{K} \delta_x) - \phi(\nu)] \left(d(x) + \int_{\mathcal{X}} \alpha(x, y) \nu(dy) \right) K \nu(dx)
 \end{aligned}$$

Hypothèses

- Population initiale d'ordre K .
- Taux de croissance positif en l'absence de compétition :
 $r(x) := b(x) - d(x) > 0$ pour tout $x \in \mathcal{X}$.
- Compétition uniformément minorée : $\alpha \geq \alpha_* > 0$
- Régularité suffisante de b , d , α , p et m .

Le PES (“polymorphic evolution sequence”)

Theorem

Supposons que $\nu_0^K = n_K \delta_x$ pour $x \in \mathcal{X}$, où $n_K \rightarrow r(x)/\alpha(x, x)$ en probabilité. Si

$$\forall C > 0, \quad \log K \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(CK),$$

alors le processus $(\nu_{t/Ku_K}^K, t \geq 0)$ converge au sens des distributions fini-dimensionnelles vers un processus $(\Lambda_t, t \geq 0)$ markovien, de saut, à valeurs dans l'ensemble des mesures positives sur \mathcal{X} à support fini.

Quand Λ_t est monomorphe, ce processus est appelé “Trait Substitution Sequence” (TSS); lorsqu’il est polymorphe, nous l’appellerons “Polymorphic Evolution Sequence” (PES).

Limite $K \rightarrow +\infty$ seule

Theorem

Soit $x_1, \dots, x_d \in \mathcal{X}$ distincts. On suppose que

- $u_K \equiv 0$ (pas de mutations)
- $\nu_0^K = \sum_{i=1}^d n_i^K \delta_{x_i}$ avec $n_i^K \rightarrow z_i$ p.s.

On note $\nu_t^K = \sum_{i=1}^d N_i^K \delta_{x_i}$. Alors, $\forall T > 0$,

$$\sup_{t \in [0, T]} \|N_t^K - n(t)\| \longrightarrow 0 \quad \text{p.s.},$$

où $n(t)$ est la solution du système de Lotka-Volterra compétitif

$$\dot{n}_i = n_i \left(r(x_i) - \sum_{j=1}^d \alpha(x_i, x_j) n_j \right), \quad 1 \leq i \leq d$$

avec $n_i(0) = z_i$.

On note $LV(d; x_1, \dots, x_d)$ ce système.

Cas monomorphique

Cas monomorphique :

$$\dot{n} = (b(x) - d(x) - \alpha(x, x)n)n.$$

Equation logistique : un unique équilibre stable

$$\bar{n}(x) = \frac{b(x) - d(x)}{\alpha(x, x)}.$$

Cas dimorphique

$$\dot{n}_1 = (b(x_1) - d(x_1) - \alpha(x_1, x_1)n_1 - \alpha(x_1, x_2)n_2)n_1$$

$$\dot{n}_2 = (b(x_2) - d(x_2) - \alpha(x_2, x_1)n_1 - \alpha(x_2, x_2)n_2)n_2.$$

- Equilibres : $(0, 0)$ (instable), $(\bar{n}(x), 0)$, $(0, \bar{n}(y))$ et éventuellement $(\bar{n}_1(x, y), \bar{n}_2(x, y))$ dans $(\mathbb{R}_+^*)^2$.
- La stabilité de ces équilibres est gouvernée par le signe de la **fitness d'invasion** du trait mutant y dans une population résidente de trait x à l'équilibre :

$$f(y; x) = b(y) - d(y) - \alpha(y, x)\bar{n}(x).$$

- $(\bar{n}(x), 0)$ est instable ssi $f(y; x) > 0$.
- Si $f(y; x) > 0$ et $f(x; y) > 0$, il existe un unique équilibre non trivial stable (**coexistence**).
- Remarque : $f(x; x) = 0$.

Les trois phases : phase de mutation

Avant la première mutation, dans une population monomorphique de trait x ,

- la taille de la population est proche de la solution de $\dot{n} = (b(x) - d(x) - \alpha(x, x)n)n$.
- \rightsquigarrow la taille de la population atteint tout voisinage de $\bar{n}(x)$ en temps fini.
- **Grandes déviations** : le temps de sortie de l'intervalle $[\bar{n}(x) - \varepsilon, \bar{n}(x) + \varepsilon]$ se comporte en $\exp(KC)$, avec $C > 0$.
- \rightsquigarrow le taux de mutation est proche de $u_K p(x) b(x) K \bar{n}(x)$.

Lemma

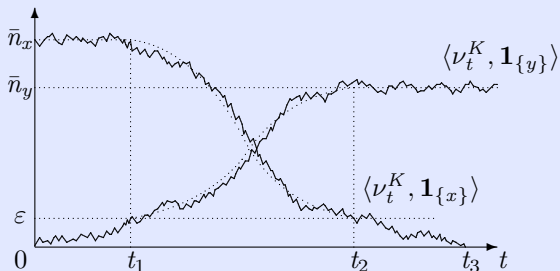
Si T_{mut} est le premier temps de mutation,

$$Ku_K T_{mut} \Rightarrow \text{Exp}(p(x)b(x)\bar{n}(x))$$

en loi.

Phases d'invasion et de compétition

- **Entre 0 et t_1** : le nombre d'individus mutants est proche d'un processus de branchement de taux de naissance $b(y)$ et de taux de mort $d(y) + \alpha(y, x)\bar{n}(x)$.
- Probabilité de survie : $[f(y; x)]_+/b(y)$.
- **Entre t_1 et t_2** : proche du système de Lotka-Volterra de dim. 2.
- **après t_2** : le nombre de résidents est proche d'un processus de branchement **sous-critique**.



Le PES dans le cas monomorphique

Jusqu'au premier instant de coexistence,

$$\Lambda_t = \bar{n}(X_t)\delta_{X_t}$$

où $(X_t, t \geq 0)$ est un processus de Markov de saut sur \mathcal{X} tel que $X_0 = x$, dont les transitions depuis l'état x sont

- au bout d'un temps exponentiel de paramètre $p(x)b(x)\bar{n}(x)$, on choisit un trait mutant $y = x + H$, où H suit la loi $m(x, h)dh$
- avec probabilité $[f(y, x)]_+/b(y)$, le mutant envahit, et le processus X_t saute sur l'état y
- avec la probabilité contraire, le processus ne saute pas et reste dans l'état x .

Son générateur infinitésimal est

$$A\varphi(x) = \int (\varphi(x+h) - \varphi(x)) p(x)b(x)\bar{n}(x) \frac{[f(x+h; x)]_+}{b(x+h)} m(x, h) dh$$

Le premier temps de **coexistence** est le premier instant t tel que $f(X_t, X_{t-}) > 0$ et $f(X_{t-}, X_t) > 0$.

PES dans le cas dimorphique

Après le premier instant de coexistence,

$$\Lambda_t = \bar{n}_1(X_t, Y_t)\delta_{X_t} + \bar{n}_2(X_t, Y_t)\delta_{Y_t},$$

où le processus (X_t, Y_t) est obtenu comme suit :

- une mutation issue du trait X_t arrive avec taux $p(X_t)b(X_t)\bar{n}_1(X_t, Y_t)$ et une mutation issue de Y_t arrive avec taux $p(Y_t)b(Y_t)\bar{n}_2(X_t, Y_t)$.
- lorsque qu'un trait mutant z apparaît, il envahit la population avec probabilité $[f(z; X_t, Y_t)]_+/b(z)$, où

$$f(z; x, y) = b(z) - d(z) - \alpha(z, x)\bar{n}_1(x, y) - \alpha(z, y)\bar{n}_2(x, y).$$

- si le mutant envahit, le nouvel état du PES Λ_t est donné par le comportement asymptotique du système de Lotka-Volterra de dimension 3 correspondant.

Systèmes de Lotka-Volterra en dim. d : un cas simple

Hypothèse (A) :

(A1) Pour tout $x, y \in \mathcal{X}$, $\alpha(x, y) = \alpha(y, x)$,

(A2) Pour tout x_1, \dots, x_d distincts, pour tout $u \in \mathbb{R}^d \setminus \{0\}$,

$$\sum_{i,j=1}^d u_i u_j \alpha(x_i, x_j) > 0.$$

Theorem

Soit x_1, \dots, x_d distincts. Sous l'hypothèse (A), toute solution $n(t)$ du système $LV(d; x_1, \dots, x_d)$ telle que $n_i(0) > 0$ pour tout $1 \leq i \leq d$ converge vers **un unique équilibre** $n^* = n^*(x_1, \dots, x_d)$.

Cet équilibre est l'unique équilibre du système satisfaisant

$$r(x_i) = \sum_{j=1}^d \alpha(x_i, x_j) n_j^*, \quad \forall i \text{ t.q. } n_i^* > 0$$

$$r(x_i) \leq \sum_{j=1}^d \alpha(x_i, x_j) n_j^*, \quad \forall i \text{ t.q. } n_i^* = 0$$

Quelques définitions

- Soit $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d)$. On dit que les traits x_1, \dots, x_d distincts **coexistent** si le système $LV(d, x_1, \dots, x_d)$ a un unique équilibre $\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x})$ dans $(\mathbb{R}_+^*)^d$.
Sous l'hypothèse (A) il est globalement asymptotiquement stable.
- Si x_1, \dots, x_d coexistent, la **fitness d'invasion** du trait y est définie par

$$f(y; \mathbf{x}) = f(y; x_1, \dots, x_d) = r(y) - \sum_{i=1}^d \alpha(y, x_i) \bar{n}_i(\mathbf{x}).$$

Son signe gouverne la possibilité d'invasion du trait y dans la population en coexistence x_1, \dots, x_d , ainsi que la stabilité de l'équilibre $(\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x}), 0)$ du système $LV(d+1, x_1, \dots, x_d, y)$.

- Soit

$$\mathcal{M}_{\text{eq}}(\mathcal{X}) = \left\{ \sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i}, d \geq 1, (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d \text{ coexistent} \right\}$$

Le PES (Polymorphic Evolution Sequence)

Theorem

Assume (A) and that $\nu_0^K = n_K \delta_x$ for $x \in \mathcal{X}$, with $n_K \rightarrow \bar{n}(x)$ in probability when $K \rightarrow +\infty$. If

$$\forall C > 0, \quad \log K \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(CK),$$

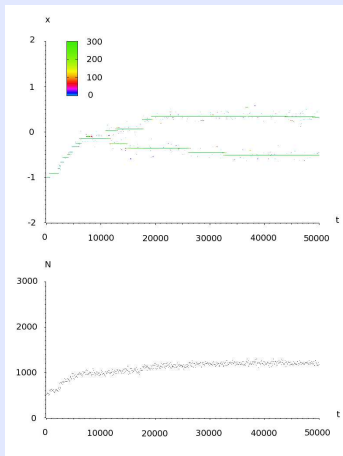
then, the process $(\nu_{t/Ku_K}^K, t \geq 0)$ converges for f.d.d. to a process $(\Lambda_t, t \geq 0)$ which is a Markov jump process on the set $\mathcal{M}_{eq}(\mathcal{X})$, with jumps

$$\text{from } \sum_{i=1}^d \bar{n}_i \delta_{x_i} \text{ to } \sum_{i=1}^d n_i^*(x_1, \dots, x_d, x_j + h) \delta_{x_i} + n_{d+1}^* \delta_{x_j+h}$$

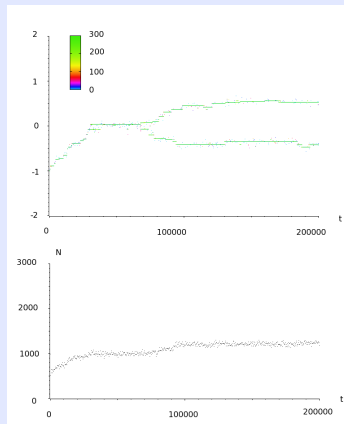
with infinitesimal rate

$$p(x_j) b(x_j) \bar{n}_j(\mathbf{x}) \frac{[f(x_j + h; \mathbf{x})]_+}{b(x_j + h)} m(x_j, h) dh, \quad \forall 1 \leq j \leq d.$$

Branchement évolutif

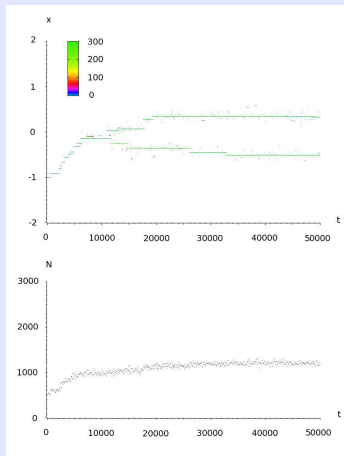


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

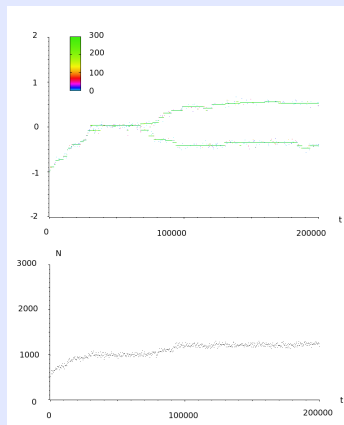


$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.04$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Branchement évolutif



$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.



$p = 0.0001$, $K = 1000$,
 $\sigma = 0.04$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Limite des petites mutations

On suppose dans toute la suite que $l = 1$ (trait mono-dimensionnel).

On introduit un paramètre $\varepsilon > 0$ qui multiplie l'amplitude des mutations (mutations petites) : on remplace $m(x, h)dh$ par $m(x, \frac{h}{\varepsilon})\frac{dh}{\varepsilon}$.

\rightsquigarrow on obtient le PES renormalisé : Λ^ε .

Definition

On appelle **singularité évolutive** un trait $x^* \in \mathcal{X}$ tel que

$$\partial_1 f(x^*, x^*) = 0.$$

Une définition du branchement évolutif

Definition

Pour tout $\eta > 0$, on dit qu'il y a η -branchement en x^* si

- Il existe $t > 0$ tel que le support de Λ_t^ε est composé d'un seul **trait** dans $(x^* - \eta, x^* + \eta)$.
- Il existe $s > t$ tel que le support de Λ_s^ε est composé de **deux traits** distants de plus de $\eta/2$.
- Entre s et t , le support de Λ^ε est toujours inclu dans $[x^* - \eta, x^* + \eta]$, et est composé d'au plus 2 traits.

Critère de branchement

Theorem

Supposons que x^* est une singularité évolutive. Soit

$$a = \partial_{11}f(x^*; x^*) \quad \text{et} \quad c = \partial_{22}f(x^*; x^*).$$

Supposons $c > a$. Alors, pour tout $\eta > 0$ suffisamment petit, il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$,

- Si $a > 0$, alors $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branching}) = 1$.
- Si $a < 0$, alors $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branching}) = 0$.

Justification mathématique du critère de branchement de Metz et al. 1996.

Evolutionary singularities

Assume that $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}$ (**dimension 1**).

- Since $f(x, x) = 0$, we have $\partial_1 f(x, x) + \partial_2 f(x, x) = 0$.
- For any $x \in \mathcal{X}$,

$$f(x + \varepsilon, x - \varepsilon) = 2\partial_1 f(x, x) \varepsilon + O(\varepsilon^2)$$

$$f(x - \varepsilon, x + \varepsilon) = -2\partial_1 f(x, x) \varepsilon + O(\varepsilon^2)$$

↪ when mutations are small, coexistence can only occur in the neighborhood of points x^* such that $\partial_1 f(x^*, x^*) = 0$.

Such a point is called an **evolutionary singularity**.

L'équation canonique des dynamiques adaptatives

Theorem

Le processus $(\Lambda_{t/\varepsilon^2}^\varepsilon, t \geq 0)$ converge en loi quand $\varepsilon \rightarrow 0$ vers $(\bar{n}(x(t))\delta_{x(t)}, t \geq 0)$, où $x(t)$ est solution de l'équation différentielle

$$\frac{dx(t)}{dt} = \int h^2 p(x(t)) \bar{n}(x(t)) \partial_1 f(x(t); x(t)) m(x(t), h) dh.$$

Conséquences

- La phase d'approche vers un point de branchement peut être approchée par une équation différentielle déterministe.
- Cette équation a la forme classique proportionnelle au gradient de fitness \rightsquigarrow maximisation locale de la fitness.
- Le paysage de fitness dépend également du trait résident.
- Le branchement évolutif ne peut intervenir qu'une fois un équilibre de l'équation canonique atteint :
 x^* est une **singularité évolutive** si $\partial_1 f(x^*; x^*) = \partial_2 f(x^*, x^*) = 0$.
- Il s'agit d'un équilibre stable de l'équation canonique si $c > a$, où $a := \partial_{11} f(x^*; x^*)$ et $c := \partial_{22} f(x^*; x^*)$.

Idea of the proof

Taylor expansion of the fitness functions around x^* :

$$f(y; x) = \frac{1}{2}(y - x)(ay - cx) + o(|y - x|(|x| + |y|)).$$

$$f(z; x, y) = \frac{a}{2}(z - x)(z - y) + o(|z - x||z - y|).$$

This implies

- Coexistence is possible in the neighborhood of $x^* \iff a + c > 0$.
- Zeeman's classification: no triple coexistence can occur in the neighborhood of x^* . Therefore, only binary evolutionary branching can occur.

Case $a < 0$

Assume $a < 0$ and that $x < y$ coexist.

- Since $f(z; x, y) \approx a(z - x)(z - y)/2$, **only mutant traits $z \in (x, y)$ can invade the population.**
- Therefore, when two traits coexist, the distance between the two branches cannot increase, and **evolutionary branching is impossible when $a < 0$.**

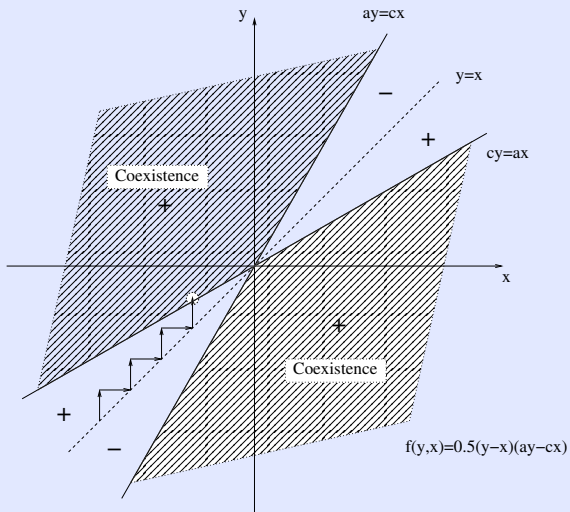
Note that there may be **coexistence** of two traits in the population, but **no evolutionary branching**.

Case $a > 0$ and $c > a$

x^* is an attractor of the TSS.

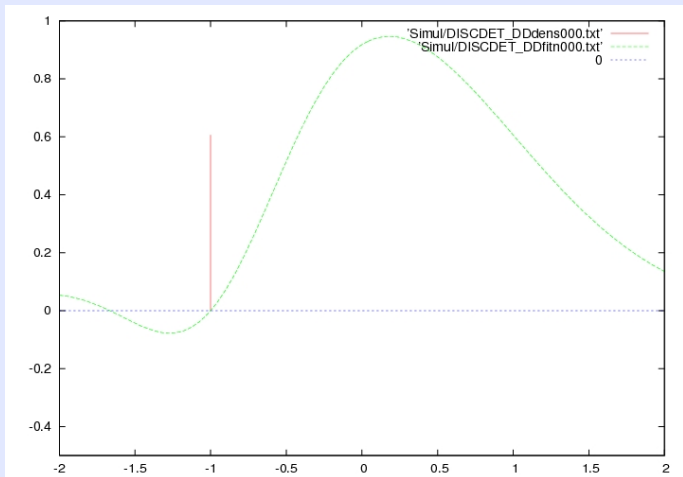
- Coexistence happens almost surely in finite time.
- Once $x < y$ coexist, since $a > 0$, only mutant traits $z \notin [x, y]$ can invade the population.
- Zeeman (1993): once a mutant trait $z > y$ (say) invades, then x and z always coexist in the 3d LV system.
- The distance between the two branches increases \rightsquigarrow evolutionary branching.

Coexistence region, case $c > a > 0$



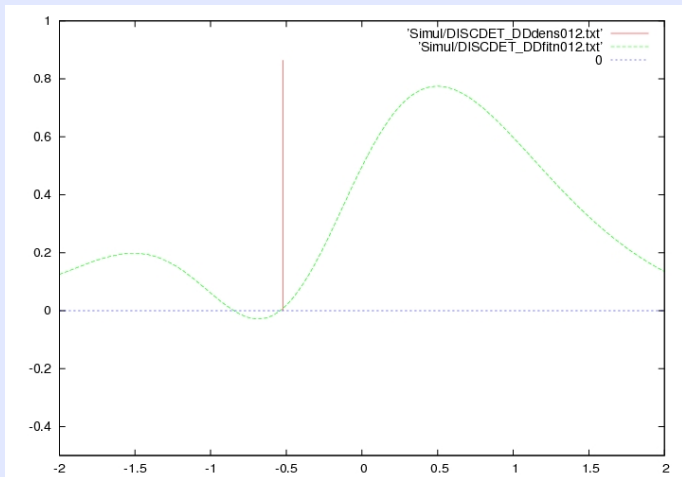


Evolution sur paysage adaptatif



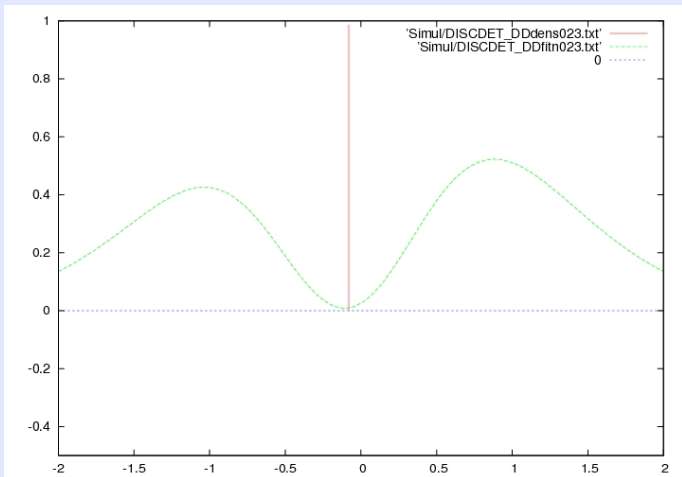


Evolution sur paysage adaptatif



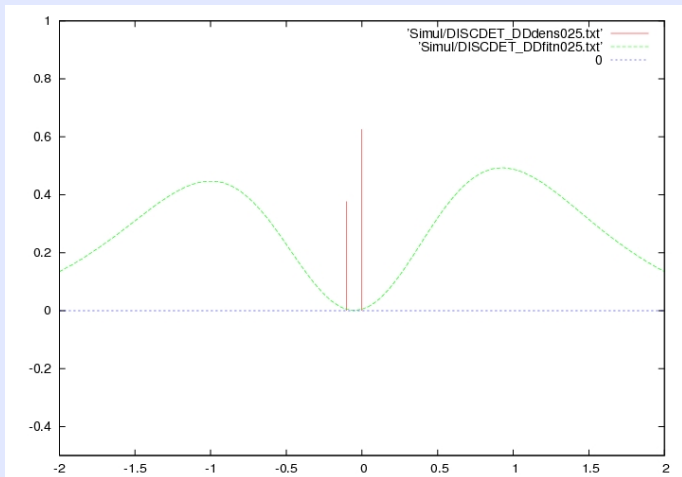


Evolution sur paysage adaptatif



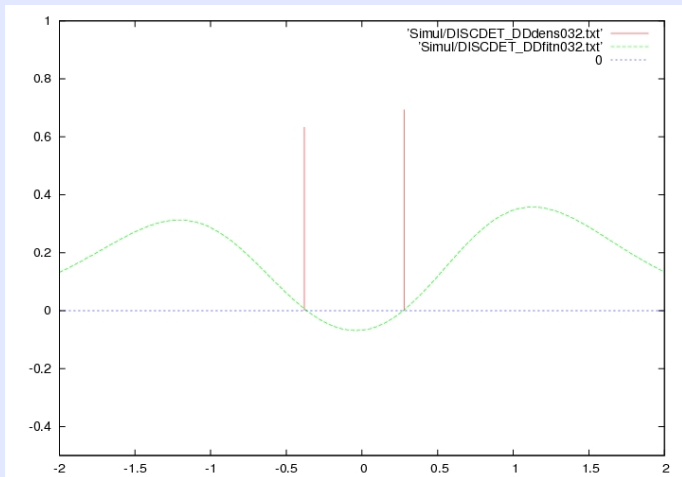


Evolution sur paysage adaptatif





Evolution sur paysage adaptatif



Conclusion/extensions

- Nous avons obtenu une justification mathématique
 - du TSS des dynamiques adaptatives,
 - de l'équation canonique des dynamiques adaptatives proposée par Dieckmann et Law 1996,
 - et du critère de branchement évolutif proposé par Metz et al. 1996,sous une asymptotique précise.
- Extensions :
 - échelles de temps du branchement
 - après le premier branchement évolutif
 - espace des traits de dimension 2 ou plus
 - ... reproduction sexuée ?