

Modèles individu-centrés en dynamique adaptative et évolution en temps long :

le cas des mutations petites et fréquentes

Nicolas Champagnat¹ - Vincent Hass²



École de recherche de la Chaire MMB – Aussois

14 Juin 2021

¹ nicolas.champagnat@inria.fr

² vincent.hass@inria.fr

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 Modèle

5 Résultat

6 Intuitions de preuve

Dynamique adaptative - Hypothèses

Définition : Dynamique adaptative^[1]

Étudier les liens entre l'écologie et l'évolution.

Mécanismes de l'évolution

● **Hérédité**

● **Mutations**

● **Sélection**

Hypothèses biologiques

(HB1) **Population asexuée** \rightsquigarrow Simplifier le schéma de reproduction.

(HB2) **Mutations rares**

\rightsquigarrow Séparation des échelles de temps écologique et évolutive.

(HB3) **Petites mutations**

\rightsquigarrow Évolution agit lentement sur les caractéristiques individuelles.

(HB4) **Grande population** \rightsquigarrow Densité de population déterministe.

[1] METZ, GERITZ et al. (1996)

Dynamique adaptative - Succès

↪ Fournir une description de l'évolution du **trait dominant** :
Équation Canonique de la Dynamique Adaptative (CEAD)^[2].

Équation Canonique

$$\text{CEAD} = \boxed{\text{Gradient de fitness}} \times \boxed{\text{Effets des mutations}}$$

[2] DIECKMANN, LAW (1996)

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 Modèle

5 Résultat

6 Intuitions de preuve

État de l'art mathématique

(HB2) \rightsquigarrow Probabilité de mutation p (HB3) \rightsquigarrow Taille des mutations σ
 (HB4) \rightsquigarrow Taille de population K

Une approche basée sur des EDP



Une approche stochastique



[3] FOURNIER, MÉLÉARD (2004) [4] DIECKMANN, JABIN et al (2005) - [5] CHAMPAGNAT (2006) - [6] CHAMPAGNAT, MÉLÉARD (2011)

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 Modèle

5 Résultat

6 Intuitions de preuve

Objectif

Notre approche - Mutations individuelles fréquentes ($p \equiv 1$)

IBM



CEAD3

$$\begin{aligned} K &\rightarrow +\infty \\ \sigma &\rightarrow 0 \end{aligned}$$

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 **Modèle**

5 Résultat

6 Intuitions de preuve

Modèle individu-centré (IBM) (1/2)

(1) Processus de Naissance-Mort-Compétition-Mutation^[7,8].

- Chaque individu est caractérisé par un **trait phénotypique continu** $x \in \mathcal{X} \subset \mathbb{R}$: e.g. la taille du corps à maturité.
- Au temps t , la population est composée de $N^{K,\sigma}(t)$ individus et de traits $x_1, \dots, x_{N^{K,\sigma}(t)}$ et décrit par le *processus à valeurs mesures*:

$$\nu_t^{K,\sigma} := \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N^{K,\sigma}(t)} \delta_{x_i}.$$

(2) Taux de transition d'un individu de trait x ($p \equiv 1$).

- **Naissance** au taux $b(x)$ d'un trait mutant $y := x + \sigma H$ où $H \sim m(dh)$: loi de mutation.
- **Mort sans compétition** au taux $d(x)$.
- **Mort par compétition** avec n'importe quel autre individu de trait y au taux $\frac{c(x,y)}{K}$.

[7] BOLKER, PACALA (1997) - [8] FOURNIER, MÉLÉARD (2004)

Modèle individu centré (IBM) (2/2)

(3) Autres paramètres biologiques.

- $\bar{n}(x) := \frac{b(x)-d(x)}{c(x,x)}$: **densité d'équilibre** d'une population monomorphique de trait x quand il n'y a pas de mutation.
- $\text{Fit}(y, x) := b(y) - d(y) - c(y, x)\bar{n}(x)$: **fitness** d'un individu mutant de trait y dans une population résidente monomorphique portant le trait x .

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 Modèle

5 **Résultat**

6 Intuitions de preuve

Théorème - Une nouvelle équation canonique

Théorème (En construction)

On suppose

- de bonnes hypothèses concernant les paramètres biologiques :
 \rightsquigarrow régularité sur $b(x), d(x), c(x, y), m(dh)$,
- $\nu_0^{K, \sigma}$ de support $\{x_0\}$ pour tout K et pour tout σ ,
- $p \equiv 1$, $\sigma \rightarrow 0$ et $K \rightarrow +\infty$ de sorte que

$$\sigma \ll K^{-\frac{3}{2}}.$$

Alors, pour la topologie de SKOROHOD sur $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F)$,

$$\left(\nu_{\frac{t}{K\sigma^2}}^{K, \sigma} \right)_{t \geq 0} \xrightarrow[\substack{K \rightarrow +\infty \\ \sigma \rightarrow 0}]{\text{Loi}} \left(\bar{n}(x(t)) \delta_{x(t)} \right)_{t \geq 0}$$

où $x(0) = x_0$ et

$$x'(t) = \boxed{\partial_1 \text{Fit}(x(t), x(t))} \times \boxed{\bar{n}(x(t)) \int_{\mathbb{R}} h^2 m(dh)} \quad (\text{CEAD3})$$

1 Contexte biologique

2 Contexte mathématique

3 Objectif

4 Modèle

5 Résultat

6 Intuitions de preuve

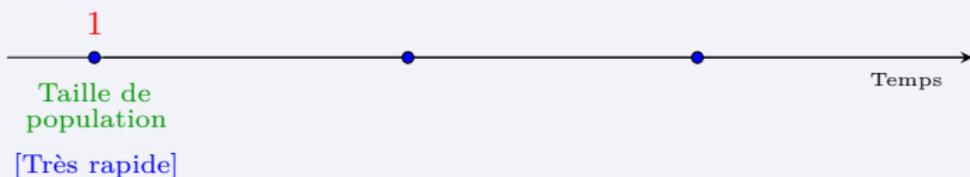
(1) Différentes dynamiques mises en jeu

IBM : Trois échelles de temps



(1) Différentes dynamiques mises en jeu

IBM : Trois échelles de temps

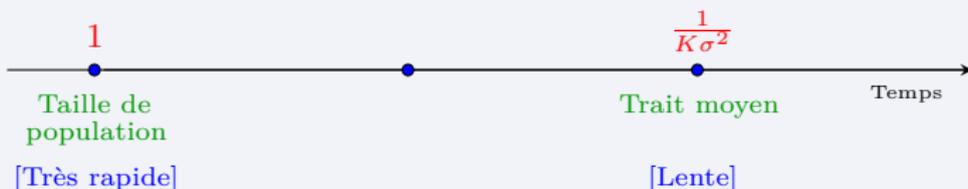


Dynamique très rapide

$$\rightsquigarrow \text{Taille de population } \langle 1, \nu_t^{K, \sigma} \rangle$$

(1) Différentes dynamiques mises en jeu

IBM : Trois échelles de temps

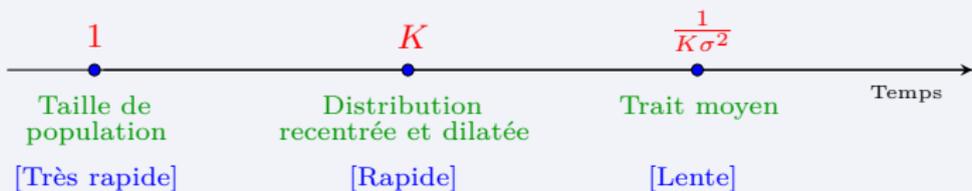


Dynamique lente

$$\rightsquigarrow \text{Trait moyen } z\left(\nu_t^{K,\sigma}\right) := \frac{\langle \text{id}, \nu_t^{K,\sigma} \rangle}{\langle 1, \nu_t^{K,\sigma} \rangle}$$

(1) Différentes dynamiques mises en jeu

IBM : Trois échelles de temps



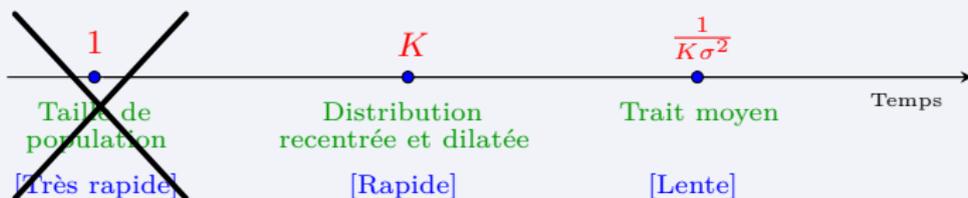
Dynamique rapide

↪ Distribution recentrée, dilatée et rescalée de traits

$$\begin{aligned} \circ^{K,\sigma} \nu_t &:= \frac{1}{K \langle 1, \nu_t^{K,\sigma} \rangle} \sum_{i=1}^{N^{K,\sigma}(t)} \delta_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}}}(x_i - z(\nu_t^{K,\sigma})) \\ &=: \left(h_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}}} \circ \tau_{-z(\nu_t^{K,\sigma})} \right) \# \frac{\nu_t^{K,\sigma}}{\langle 1, \nu_t^{K,\sigma} \rangle} \end{aligned}$$

(1) Différentes dynamiques mises en jeu

IBM : Trois échelles de temps



↪ Intuitions sur un **modèle jouet**.

(2) Modèle jouet (1/2)

Modèle jouet

$$\begin{aligned} \mathcal{L}^{K,\sigma}\Phi(\nu) &= \frac{K}{K\sigma^2} \int_{\mathcal{X}} \nu(dx) C(x) \int_{\mathbb{R}} m(dh) \left[\Phi\left(\nu - \frac{\delta_x}{K} + \frac{\delta_{x+\sigma h}}{K}\right) - \Phi(\nu) \right] \\ &\quad + \frac{K}{K\sigma^2} \int_{\mathcal{X}} \nu(dx) \int_{\mathcal{X}} \nu(dy) b(x,y) \left[\Phi\left(\nu - \frac{\delta_x}{K} + \frac{\delta_y}{K}\right) - \Phi(\nu) \right] \end{aligned}$$

↪ Taille de population **fixée**

↪ Lent-**Rapide** : $(z(\nu), \hat{\nu})$ où

Trait moyen $z(\nu) := \langle \text{id}, \nu \rangle$

Distribution recentrée et dilatée des traits

$$\hat{\nu} := \left(h_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}}} \circ \tau_{-z(\nu)} \right) \# \nu$$

Modèle jouet (2/2)

(a) Comportement asymptotique - Composante lente

Fonctions tests : $\hat{\Phi}(z, \hat{\mu}) = f(z)$,

$$\hat{\mathcal{L}}^{K, \sigma} \hat{\Phi}(z, \hat{\mu}) = f'(z) (\partial_2 b(z, z) - \partial_1 b(z, z)) M_2(\hat{\mu}) + O\left(\frac{1 + M_2(\hat{\mu})}{K}\right).$$

(b) Comportement asymptotique - Composante rapide

Fonctions tests : $\hat{\Phi}(z, \hat{\mu}) = F_g(\hat{\mu}) := F(\langle g, \hat{\mu} \rangle)$,

$$\begin{aligned} \hat{\mathcal{L}}^{K, \sigma} \hat{\Phi}(z, \hat{\mu}) = & \frac{1}{KK\sigma^2} \left[F'(\langle g, \hat{\mu} \rangle) \left\{ C_2 C(z) \left\langle \frac{g''}{2}, \hat{\mu} \right\rangle \right. \right. \\ & \left. \left. + b(z, z) \left[\langle g'', \hat{\mu} \rangle M_2(\hat{\mu}) - 2 \langle g' \times \text{id}, \hat{\mu} \rangle \right] \right\} \right. \\ & \left. + F''(\langle g, \hat{\mu} \rangle) b(z, z) \left\{ (\langle g^2, \hat{\mu} \rangle - \langle g, \hat{\mu} \rangle^2) + \langle g', \hat{\mu} \rangle^2 M_2(\hat{\mu}) - 2 \langle g', \hat{\mu} \rangle \langle g \times \text{id}, \hat{\mu} \rangle \right\} \right. \\ & \left. + O\left(\frac{1 + M_2(\hat{\mu}) + M_3(\hat{\mu})}{K}\right) \right], \end{aligned}$$

où $M_j(\hat{\mu}) = \int_{\mathcal{X}} |x|^j \hat{\mu}(dx)$ et $C_2 = \int_{\mathbb{R}} h^2 m(h) dh$.

↪ On reconnaît un processus de **FLEMING-VIOT neutre recentré**.

Processus de FLEMING-VIOT recentré

↪ Il est caractérisé à l'aide d'un **problème de martingale**.

- **Existence.** Utilisation de *développements asymptotiques*, du *problème de martingale* de FLEMING-VIOT original et *probabilités régulières conditionnelles*.
- **Unicité.** Utilisation de la *méthode de dualité*.
- **Ergodicité.** Utilisation des *processus de MORAN*, *généalogies de KINGMAN* et *techniques de couplage*.

Merci !

Merci de votre attention !