

Écologie et évolution aux sources de la diversité : une analyse mathématique du branchement évolutif

Nicolas Champagnat, INRIA Sophia Antipolis
Sylvie Méléard, Ecole Polytechnique



Inauguration de la Chaire Modélisation Mathématique et
Biodiversité, 30/11/2009



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

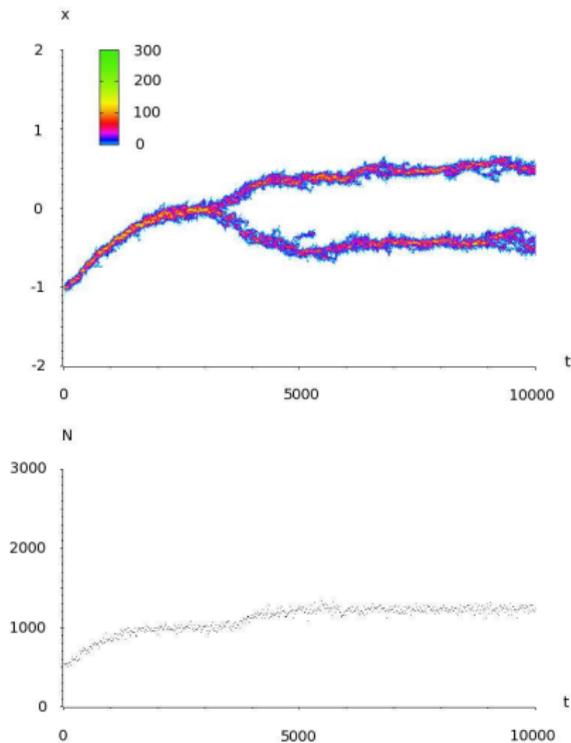


Dynamiques Adaptatives

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.

Modélisation (1)

- Hérité : asexuée (clonale)
- Mutations
- Sélection : conséquence des **interactions écologiques** entre la population et son environnement et au sein de la population

Modèle

- densité-dépendant
- individu-centré
- stochastique
- **pas de fitness donnée a priori**

Modélisation (2)

Hypothèses (Metz et al., 1996)

- (1) grande population
 - (2) mutations rares
 - (3) petits effets des mutations
-
- Notre approche (basée sur Metz et al. 1996): (1) et (2), puis (3).
 - Approche des analytes (Diekmann, Jabin, Mischler, Perthame 2004, Barles, Perthame 2008): (1), puis (2) et (3).
 - Une approche globale (Bovier, C., en progrès): (1)+(2)+(3).

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} est un compact de \mathbb{R}^l , $l \geq 1$.
- **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 $x_1, \dots, x_{N_K(t)} \in \mathcal{X}$:

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

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

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

Hypothèses

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

Limite $K \rightarrow +\infty$ seule :

Theorem (Fournier et Méléard, 2004)

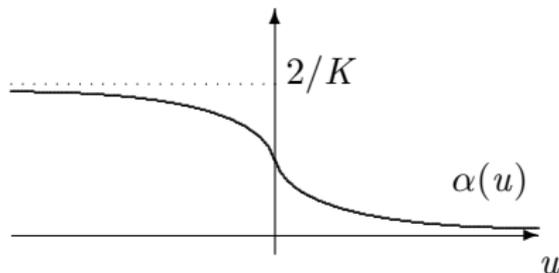
Sous l'hypothèse $u_K \equiv 1$, $\nu_0^K \Rightarrow u_0(x)dx$ et $\sup_K \mathbf{E}[(N^K(0))^3] < +\infty$, on a $\nu^K \Rightarrow u(t, x)dx$ où

$$\begin{aligned} \partial_t u(t, x) = & \left[(1 - p(x))b(x) - d(x) - \int \alpha(x, y)u(t, y)dy \right] u(t, x) \\ & + \int p(y)b(y)m(y, x - y)u(t, y)dy. \end{aligned}$$

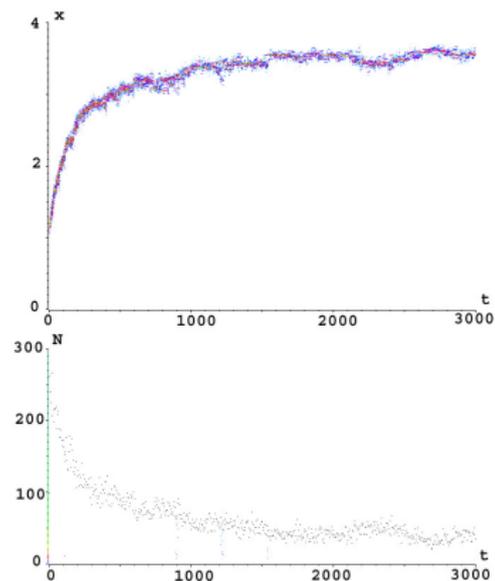
Exemple 1

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

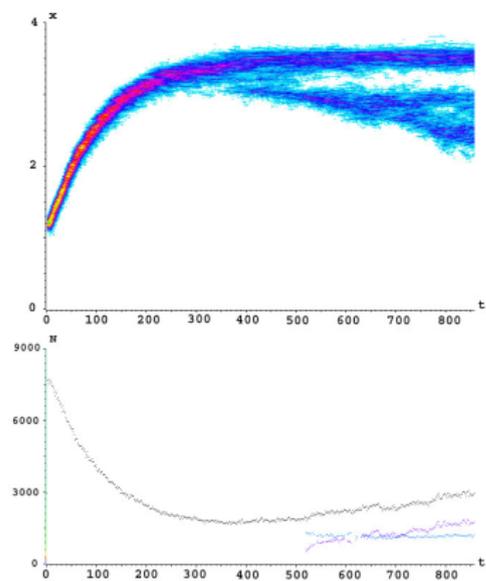
- course aux armements
- évolution de la taille de bactéries à la division
- $\mathcal{X} = [0, 4]$, $d(x) \equiv 0$, $u_K \equiv 1$, $p(x) \equiv p$,
- $m(x, h)dh = \mathcal{N}(0, \sigma^2)$ (conditionnée à $x + h \in \mathcal{X}$),
- $b(x) = 4 - x$, $\alpha(x, y) = \alpha(x - y)$ avec



Simulations



$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad K = 100$$



$$p = 0.1 \quad \sigma = 0.03 \quad K = 2000$$

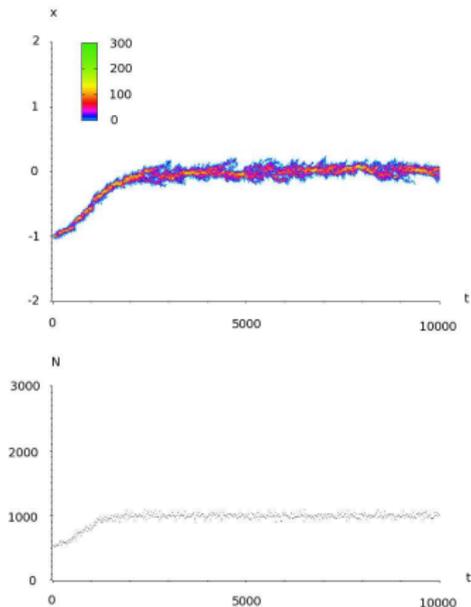


Exemple 2

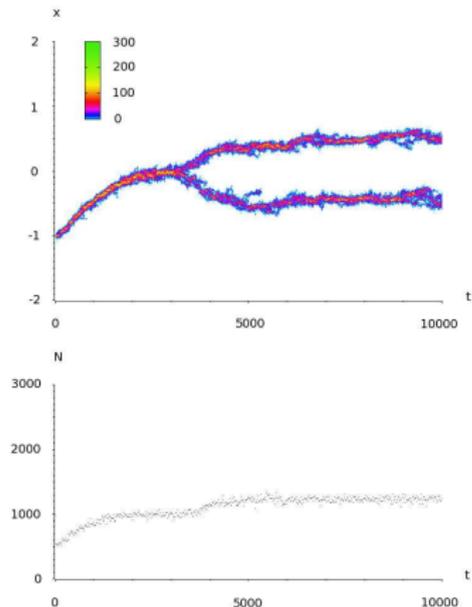
Paramètres de Roughgarden (1979), Dieckmann et Doebeli (1999).
Compétition symétrique pour des ressources.

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

Simulations

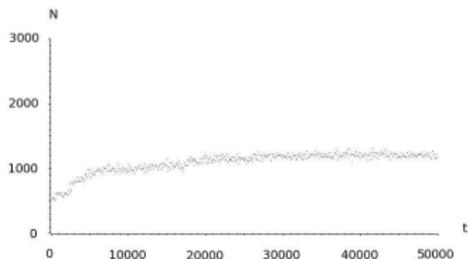
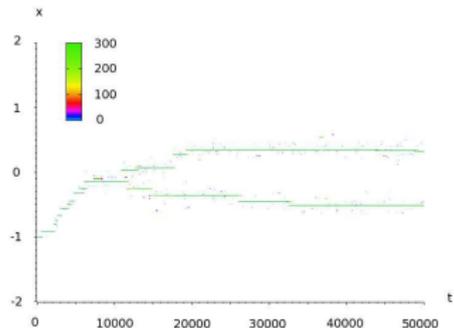
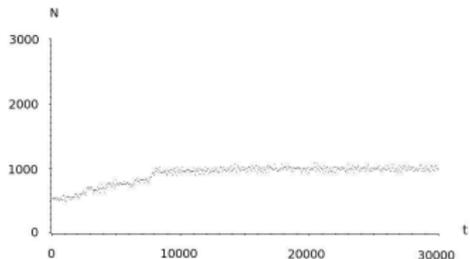
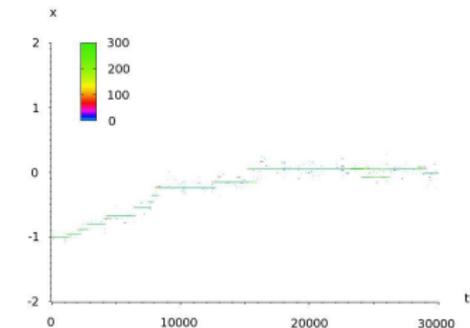


$p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$,
 $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$.



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

Simulations : mutations rares



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

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

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.
- 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.

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 et de saut pur 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).

Limit de grande population sans mutation

- Cas monomorphique

Si $p \equiv 0$ et $\nu_0^K = n_0^K \delta_x$ où $n_0^K \rightarrow n_0$, alors $\nu_t^K \rightarrow n(t) \delta_x$, où $n(0) = n_0$ et

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

Equation logistique : un unique équilibre stable

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

Limite de grande population : cas dimorphique

- Si $\nu_0^K = n_x^K(0)\delta_x + n_y^K(0)\delta_y$, alors $\nu_t^K \rightarrow n_x(t)\delta_x + n_y(t)\delta_y$, où

$$\dot{n}_x = (b(x) - d(x) - \alpha(x, x)n_x - \alpha(x, y)n_y)n_x$$

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

- 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 : $f(x; x) = 0$.

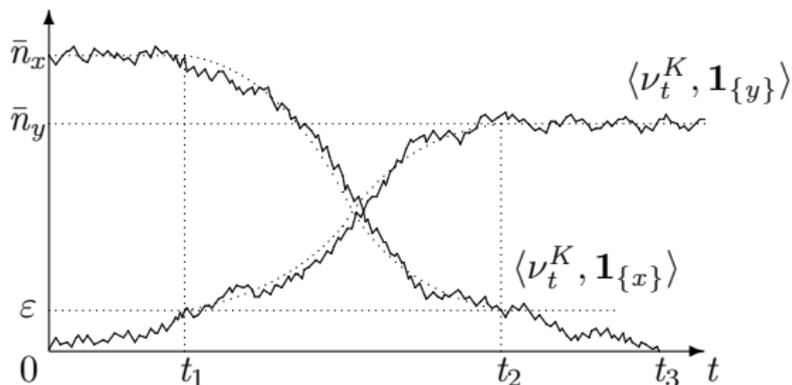
Phase de mutation

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 $u_K p(x) b(x) K \bar{n}(x)$.

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**.



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 pur sur \mathcal{X} tel que $X_0 = x$ et de générateur infinitésimal

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

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.

Classification des systèmes de Lotka-Volterra compétitifs en dim. 3 (Zeeman, 1993)

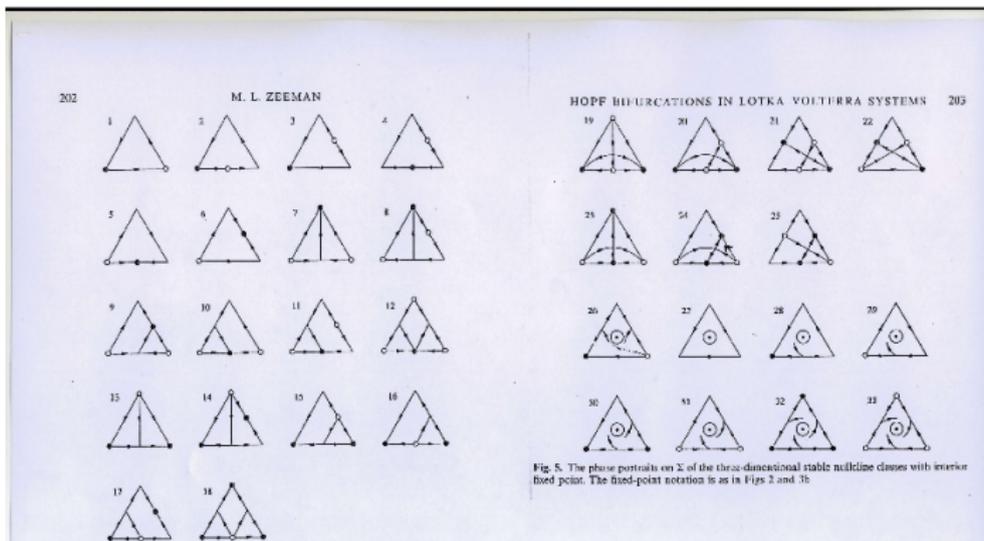
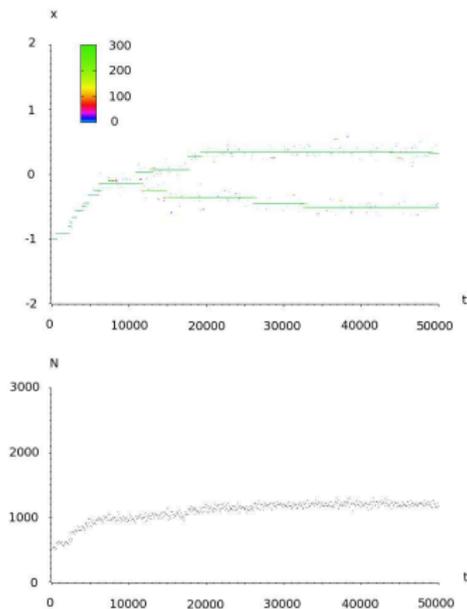


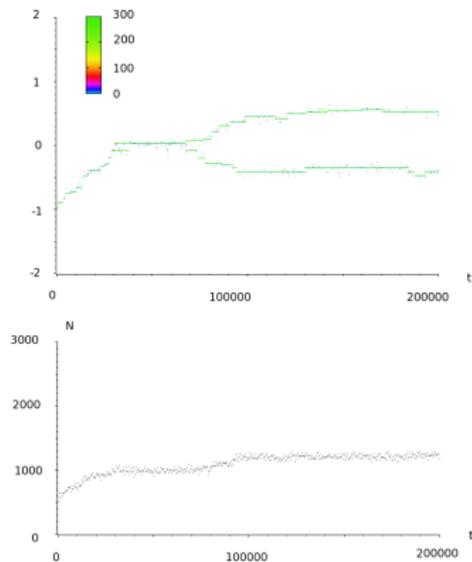
Fig. 4. The phase portraits on E of the three-dimensional stable manifold classes without interior fixed point. The fixed-point notation is as in Fig. 2

Fig. 5. The phase portraits on E of the three-dimensional stable manifold classes with interior fixed point. The fixed-point notation is as in Figs 2 and 3b

Branchement évolutif



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



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

L'équation canonique des dynamiques adaptatives

On suppose à partir de maintenant que l'espace des traits est **monodimensionnel** ($l = 1$).

- Mutations de petite amplitude : amplitude multipliée par $\varepsilon > 0$.
- \rightsquigarrow PES renormalisé : Λ^ε .
- Changement d'échelle de temps : t/ε^2 .

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 $c := \partial_{22} f(x^*; x^*)$.

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

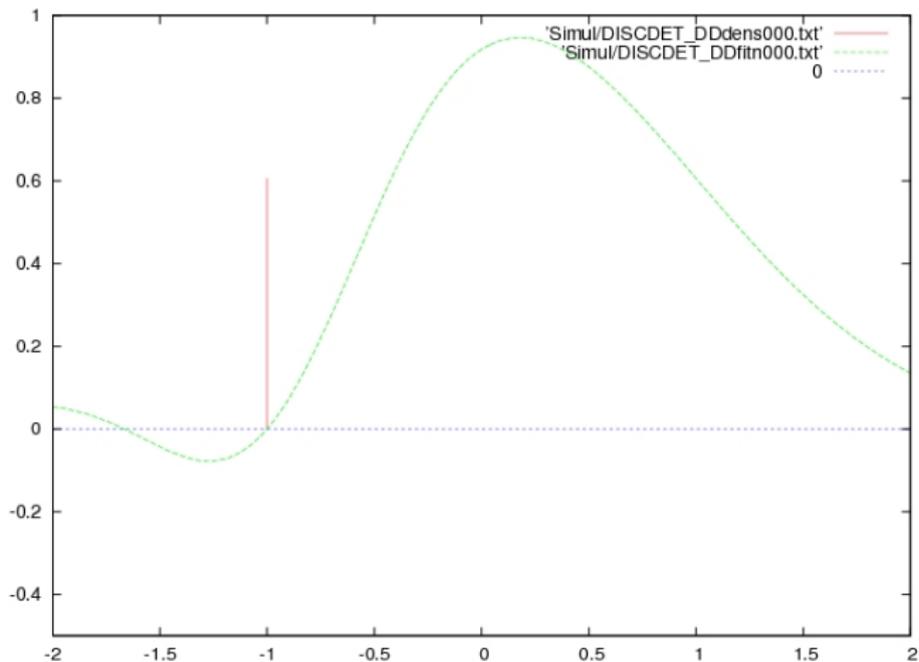
Theorem

Supposons que x^ est une singularité évolutive telle que $c > a$. Alors, pour tout $\eta > 0$ suffisamment petit, il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$,*

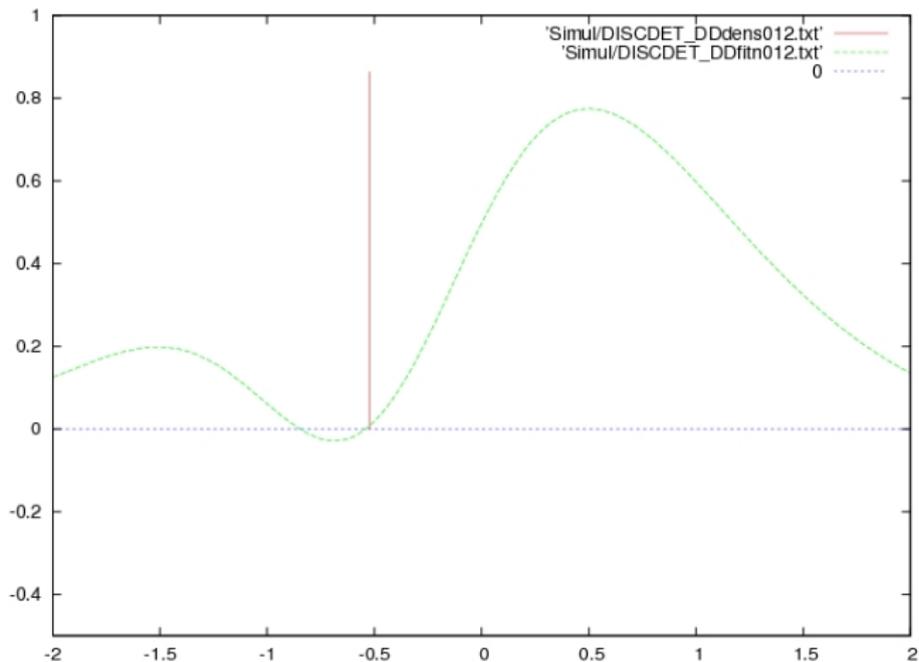
- *Si $a > 0$, alors $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branching}) = 1$.*
- *Si $a < 0$, alors $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branching}) = 0$.*

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

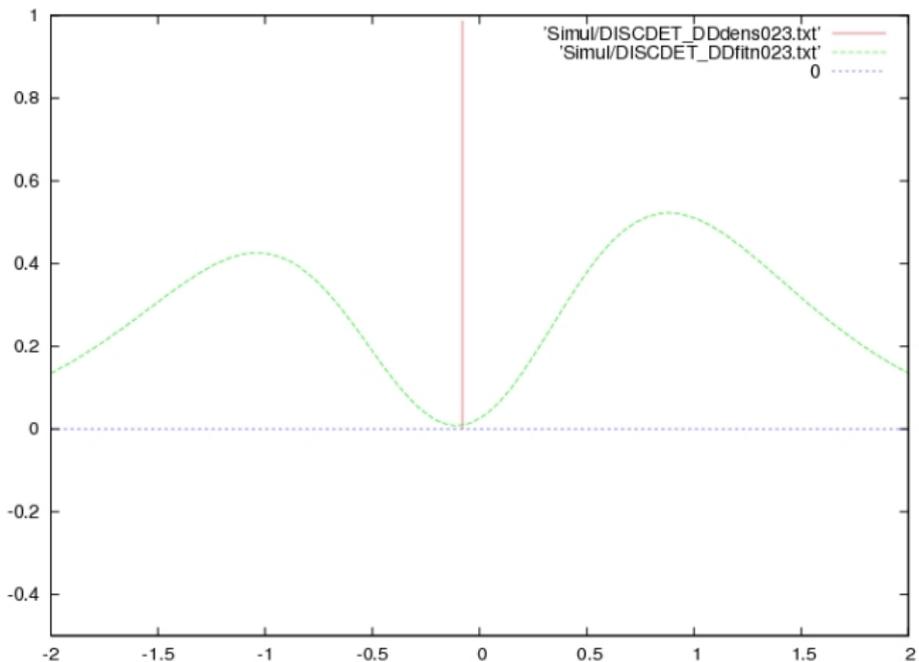
Evolution sur paysage adaptatif



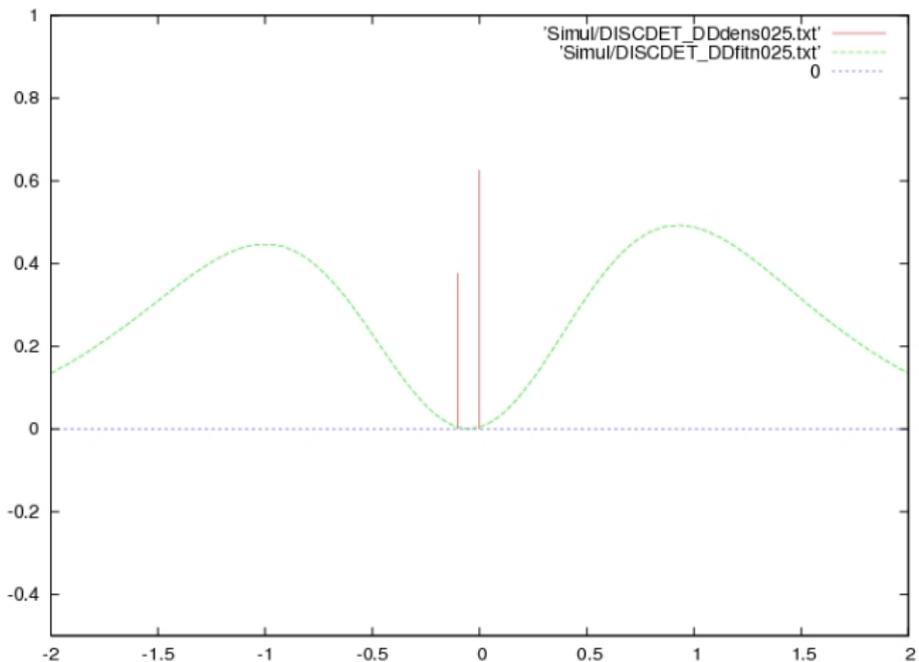
Evolution sur paysage adaptatif



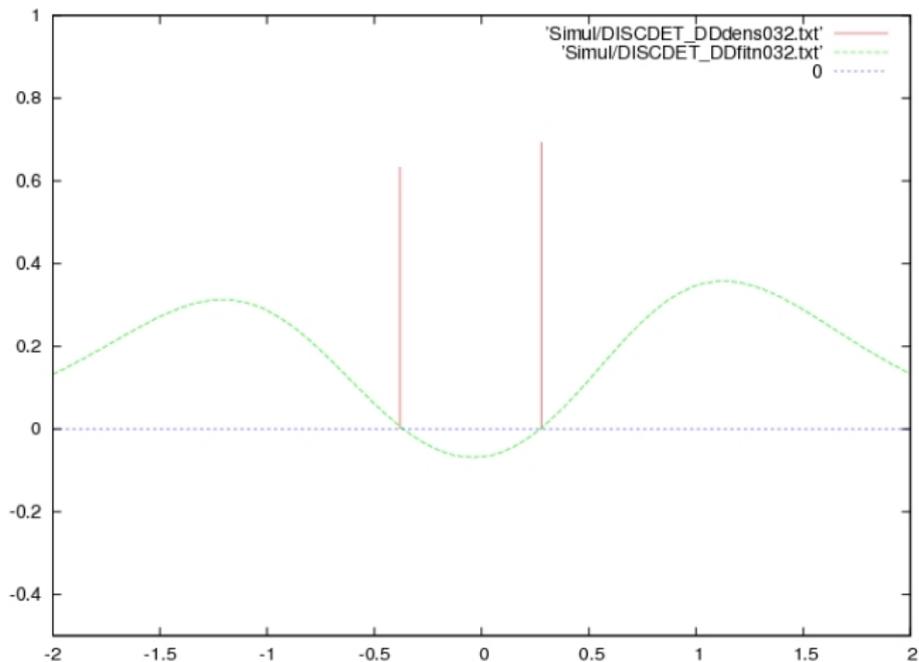
Evolution sur paysage adaptatif



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 ?

Bibliographie succincte

- Champagnat, N. et Méléard, S.. Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching. Preprint 2009
- Champagnat, N., Ferrière, R. et Méléard, S.. Unifying evolutionary dynamics: From individual stochastic processes to macroscopic evolution. *Theor. Pop. Biol.*, **69**, 297–321 (2006).
- Dieckmann, U. et Doebeli, M. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* **400**, 354–357, (1999).
- Dieckmann, U. et Law, R. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.*, **34**, 579–612 (1996).
- Metz, J.A.J., Geritz, S.A.H., Meszéna, G., Jacobs, F.J.A. et van Heerwaarden, J.S. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In *Stochastic and spatial structures of dynamical systems (Amsterdam 1995)*, Konink. Nederl. Akad. Wetensch. Vehr. Afd. Natuurk. Eerste Reeks, 45, pp. 183–231. North-Holland, Amsterdam, 1996.
- Zeeman, M.-L. Hopf bifurcation in competitive three-dimensional Lotka-Volterra systems. *Dynam. Stability Systems*, **8**, 189–217 (1993).