

Evolution cyclique et branching évolutif
sous prédation et compétition
asymétrique

UE : Evolution Adaptation et Co-évolution (EVACO), Mr. Gauduchon
M2 Sciences de la mer

Table des matières

1	Introduction	3
2	Modèle de dynamique de population	3
2.1	Équilibres du système	3
2.2	Analyse via le discriminant du polynôme	4
3	Modèle de dynamique adaptative	4
3.1	Trait évolutif	4
3.2	Impact du trait sur le modèle	5
3.3	Modèle monomorphe et cycles évolutifs	6
3.4	Modèle monomorphe avec singularité évolutive	9
3.5	Analyse de la nature de la singularité	10
3.6	Modèle de co-évolution population dimorphe	11
4	Conclusion	13
5	Bibliographie	14

1 Introduction

L'hypothèse selon laquelle la taille corporelle influence la croissance des populations et l'intensité de la compétition intra-spécifique est largement documentée dans la littérature écologique. En général, un individu de grande taille exerce une compétition plus forte sur les individus plus petits, en raison d'un accès privilégié aux ressources, d'une capacité de prédation accrue ou simplement d'une demande énergétique supérieure (Persson L. et al, 1998). À l'inverse, une plus grande taille corporelle s'accompagne le plus souvent d'un taux de croissance intrinsèque plus faible : les individus plus grands investissent davantage dans la survie et la maintenance que dans la reproduction, ce qui réduit leur descendance moyenne (Blueweiss L. et al, 1978).

Ces deux relations, l'intensification asymétrique de la compétition et la diminution du taux de croissance avec la taille constituent un cadre pertinent pour explorer l'évolution de la taille corporelle au sein d'une population. Elles permettent de comprendre comment les forces écologiques conduisent à des phénomènes de convergence ou de branching évolutif (Geritz S.A.H. et al, 1998).

2 Modèle de dynamique de population

La première étape consiste à étudier la dynamique écologique du système en l'absence d'évolution, c'est-à-dire sans introduire pour l'instant de trait évolutif x . La population suit alors le modèle suivant :

$$\frac{dN}{dt} = (r - \alpha N)N - \frac{\beta P N^2}{c^2 + N^2},$$

où :

- $N(t)$: taille de la population au cours du temps,
- r : taux de croissance intrinsèque,
- α : intensité de la compétition intra-spécifique,
- β : efficacité du prédateur,
- P : densité de prédateur (constante),
- c : paramètre de demi-saturation

Tous les paramètres sont positifs ou nuls.

2.1 Équilibres du système

Les équilibres sont obtenus en résolvant :

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= 0 \\ (r - \alpha N)N - \frac{\beta P N^2}{c^2 + N^2} &= 0 \end{aligned}$$

On obtient immédiatement un premier équilibre trivial, $N_1 = 0$, puis un ou plusieurs équilibres non triviaux solutions du polynôme cubique :

$$-\alpha N^3 + rN^2 - (\alpha c^2 + \beta P)N + rc^2 = 0.$$

La résolution analytique du polynôme de degré 3 n'apporte aucune information utile dans le cadre de ce travail : l'analyse qualitative et l'intégration numérique suffisent amplement pour comprendre la dynamique.

2.2 Analyse via le discriminant du polynôme

Pour un polynôme général $f(x) = ax^3 + bx^2 + cx + d$ le discriminant Δ est donnée par :

$$\Delta = 18abcd - 4b^3d + b^2c^2 - 4ac - 27a^2d^2$$

Dans notre cas : $a = -\alpha$; $b = r$; $c = (-\alpha c^2 - \beta P)$ et $d = rc^2$. Après simplification on obtient :

$$\Delta = -4\left(c^2 + \frac{\beta P}{\alpha} - \frac{r^2}{3\alpha^2}\right)^3 - 27\left(\frac{r(\beta P\alpha - 18\alpha^2c^2 - 2r^2)}{27\alpha^3}\right)^2$$

Cette expression permet de déterminer le nombre de racines réelles du système :

Si $\Delta < 0$, il n'existe qu'une seule racine réelle noté $N2$ et donc deux équilibres $N1 = 0$ et $N = N2$ ou l'équilibre $N2$ est toujours stable.

Si $\Delta > 0$ alors il existe 3 racines réelles notées $N2$, $N3$, $N4$ respectivement dans l'ordre croissant. Dans ce cas la l'équilibre $N3$ sépare la dynamique respectivement vers $N2$ ou $N4$ si la valeur initiale de N est inférieur ou supérieur à $N3$. C'est un cas de basculement catastrophique, de bifurcation selle-nœud.

On note que l'état de transition $\Delta = 0$ correspond à la situation ou $N2 = N4$, les deux équilibres sont confondus et que si r devient trop faible ($r < 0.05$) alors seul $N1 = 0$ est stable.

La figure 1 illustre les 2 cas possibles en fonctions des valeurs de Δ .

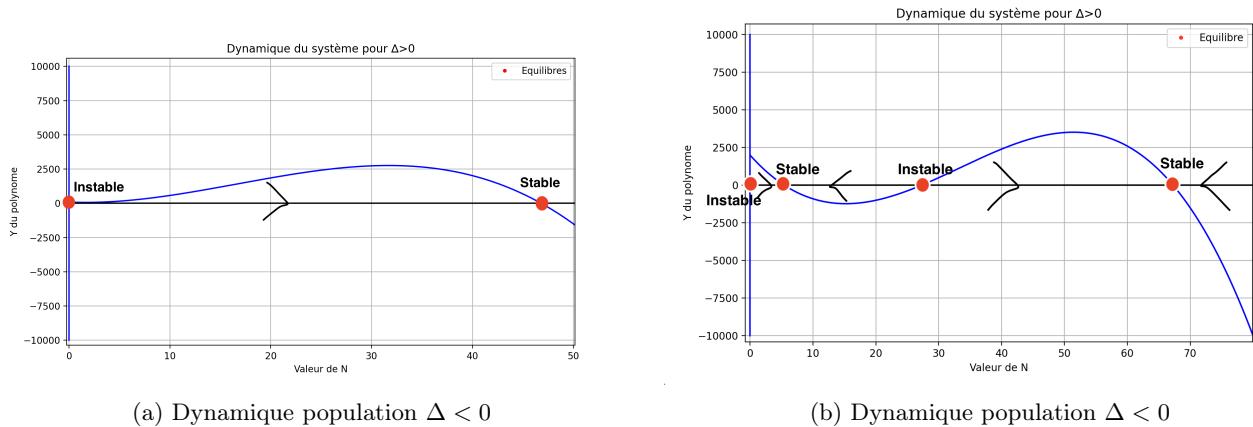


FIGURE 1 – Dynamique de la population dans les cas ou $\Delta > 0$ et ou $\Delta < 0$

3 Modèle de dynamique adaptative

3.1 Trait évolutif

On introduit maintenant un trait évolutif x , représentant la taille corporelle des individus. Ce trait influence deux composantes écologiques fondamentales : le taux de croissance intrinsèque et l'intensité de la com-

pétition intra-spécifique. On suppose que :

$$r(x) = R_{\max} e^{-ax}$$

$$\alpha(x - x') = c \left(1 - \frac{1}{1 + \nu e^{-k(x-x')}} \right)$$

où x désigne le trait du résident et x' celui du mutant.

La fonction $r(x)$ décroît exponentiellement avec la taille : les individus de grande taille ont un taux de croissance intrinsèque plus faible, ce qui reflète un investissement accru dans la survie ou la compétition plutôt que dans la reproduction.

La fonction $\alpha(x - x')$ modélise la compétitivité asymétrique entre deux types. Elle augmente de façon logistique avec la différence de taille : plus un individu est grand par rapport à son compétiteur, plus il exerce une pression compétitive forte sur celui-ci. Réciproquement, une population constituée d'individus plus petits subit une compétition accrue lorsqu'elle fait face à un mutant plus grand.

Ces deux dépendances opposées introduisent probablement un compromis évolutif naturel. On peut donc s'attendre à l'existence d'une valeur intermédiaire du trait pour laquelle les effets antagonistes de croissance et de compétition "se compensent", conduisant potentiellement à un équilibre évolutif, voire à des phénomènes de diversification selon la structure écologique du système.

3.2 Impact du trait sur le modèle

L'introduction du trait évolutif x modifie directement la dynamique écologique. Le modèle de population devient alors :

$$\frac{dN}{dt}(x) = (r(x) - \alpha(0)N)N - \frac{\beta P N^2}{c^2 + N^2}$$

où $r(x)$ et $\alpha(0)$ s'expriment via les fonctions définies précédemment. Ici, $\alpha(0)$ désigne la compétition intra-spécifique au sein d'une population monomorphe (résident de trait x uniquement).

Pour la suite de l'étude et jusqu'à ce que ce soit spécifié, les paramètres prendront les valeurs suivantes : $R_{\max} = 15$; $a = 0.4$; $\nu = 0.2$; $k = 1$; $\beta = 3$; $P = 7$; $c = 1$. Ces valeurs ont été choisies de manière à obtenir, pour certains intervalles de x , une configuration de basculement catastrophique, c'est-à-dire un régime bistable caractérisé par $\Delta > 0$.

Afin de comprendre l'impact de x sur la structure des équilibres, nous calculons tous les équilibres écologiques du modèle pour l'ensemble des valeurs de x telles que $N \geq 0$. Le résultat est présenté en figure 2.

On distingue trois régimes écologiques principaux (en excluant l'équilibre trivial $N = 0$) :

- Pour $x < \text{crit}N_4 \approx 0.85$: le système possède un unique équilibre stable, noté N_4 , correspondant à une densité relativement élevée.
- Pour $\text{crit}N_4 < x < \text{crit}N_2 \approx 3.5$: on observe un régime de bistabilité. Trois équilibres existent :

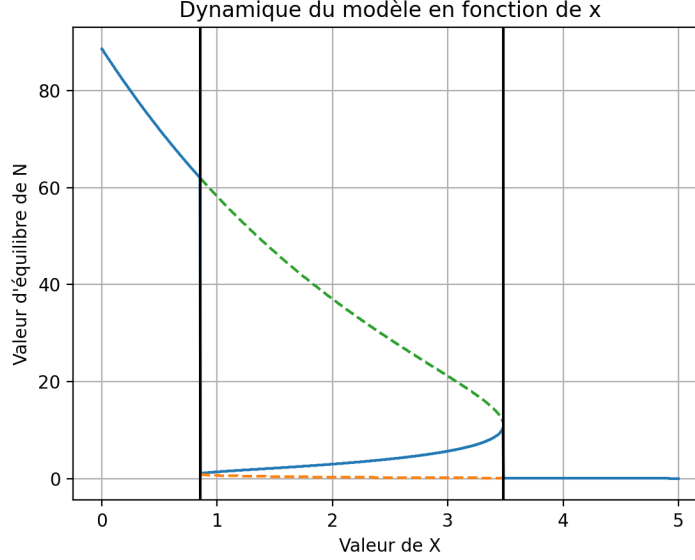


FIGURE 2 – Dynamique du modèle en fonction de x pour les paramètres $R_{max} = 15$; $a = 0.4$; $nu = 0.2$; $k = 1$; $\beta = 3$; $P = 7$; $c = 1$

$N_2 < N_3 < N_4$, avec N_2 et N_4 stables (pointillés orange et vert), séparés par un point selle N_3 (trait bleu). La dynamique dépend alors de la condition initiale : le système peut converger vers un état de faible ou de forte abondance, illustrant un basculement écologique possible.

— Pour $x > \text{crit}N_2$ seul l'équilibre N_2 subsiste, et il est stable.

Plusieurs remarques sur la figure 2 :

Tout d'abord, la variable de trait x est naturellement bornée entre $x \in [0, 5]$. Au-delà de $x = 5$, on obtient systématiquement $N = 0$ (croissance nulle).

La densité à l'équilibre décroît globalement avec la taille : une population constituée d'individus plus grands a tendance à atteindre une abondance plus faible.

Le régime de bistabilité (nécessaire aux phénomènes de basculement catastrophique) n'existe que pour $x \in [\text{crit}N_4, \text{crit}N_2]$

L'équilibre de haute densité N_4 n'existe que pour $x < \text{crit}N_2$, tandis que l'équilibre de faible densité N_2 n'existe que pour $x > \text{crit}N_4$.

3.3 Modèle monomorphe et cycles évolutifs

Pour analyser l'évolution du trait x , on considère un système mutant-résident monomorphe. Le résident possède le trait x et occupe la population à densité N , tandis qu'un mutant de trait x' apparaît à densité initialement négligeable $N' \approx 0$. Le modèle écologique associé est :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= [r(x) - \alpha(0)N - \alpha(x - x')N' - \frac{\beta P(N + N')}{c^2 + (N + N')^2}]N \\ \frac{dN'}{dt} &= [r(x') - \alpha(0)N' - \alpha(x' - x)N - \frac{\beta P(N + N')}{c^2 + (N + N')^2}]N'\end{aligned}$$

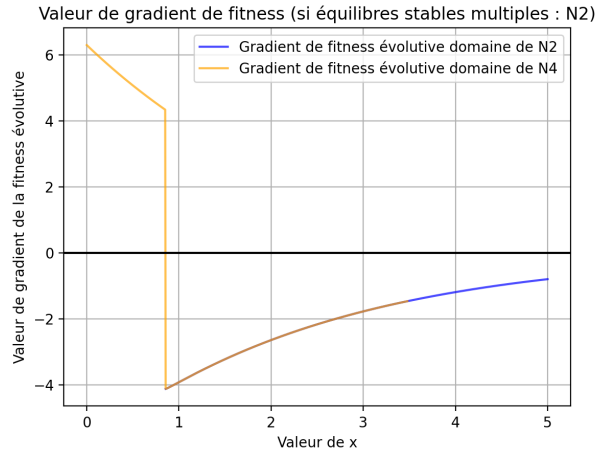
On définit alors la fitness d'invasion du modèle en prenant le taux de croissance de $\frac{dN'}{dt}$, en considérant $N' = 0$ car la mutation apparaît en fréquence extrêmement faible vis-à-vis d'une population que l'on considère elle à l'équilibre $N_{eq}(x)$. Alors la fitness d'invasion vaut :

$$f(x, x') = r(x') - \alpha(x' - x)N_{eq}(x) - \frac{\beta P N_{eq}(x)}{c^2 + N_{eq}(x)^2}$$

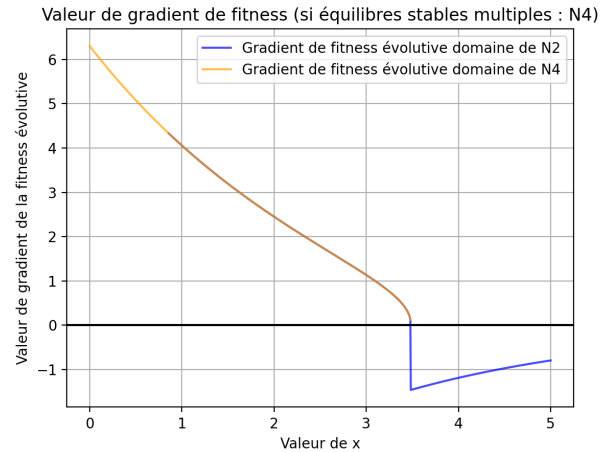
Le gradient de fitness s'obtient en dérivant la fitness par rapport à x' au voisinage de $x' = x$ tel que :

$$\begin{aligned}\frac{\partial f}{\partial x'}(x, x) &= r'(x) - \frac{\partial \alpha}{\partial x'}(0)N_{eq}(x) \\ \frac{\partial f}{\partial x'}(x, x) &= -aR_{max}e^{-ax} + \frac{ck\nu}{(1 + \nu)^2}N_{eq}(x)\end{aligned}$$

Notre objectif est d'identifier la ou les valeurs de singularité évolutive du système. C'est à dire les valeurs de x pour lesquelles $\frac{\partial f}{\partial x'}(x, x) = 0$, pour $x \in [0, 5]$. Cependant, la valeur de $N_{eq}(x)$ dépend de la structure écologique : selon x , le système peut se trouver sur l'équilibre stable N_2 (faible abondance) ou N_4 (forte abondance), lorsque la dynamique est bistable. Pour cette raison, nous calculons séparément le gradient évolutif en supposant que la population résidente se trouve soit toujours sur N_2 , soit toujours sur N_4 . On obtient alors la figure 3.



(a) Gradient de fitness évolutive, équilibre N_2



(b) Gradient de fitness évolutive, équilibre N_4

FIGURE 3 – Gradient de fitness évolutive lorsque l'on se place toujours sur N_2 ou sur N_4 . L'intervalle de x pour lequel la courbe est jaune correspond à l'intervalle où seul N_4 existe. L'intervalle de x pour lequel la courbe est bleu correspond à l'intervalle où seul N_2 existe. L'intervalle de x pour lequel la courbe est marron existe correspond à l'intervalle où N_2 et N_4 existe, donc l'intervalle de bascule

Ces résultats montrent une structure évolutive très particulière. Lorsque le système est évalué sur l'équilibre N_2 , le gradient évolutif est toujours négatif : aucune singularité évolutive n'existe dans ce régime et l'évolution est poussée vers des valeurs de x plus faibles. Or, la figure 2 montre que lorsque x atteint la valeur critique $x = \text{crit}N_4 \approx 0.85$, l'équilibre stable devient N_4 , la dynamique écologique bascule.

Sur l'équilibre N_4 , la situation s'inverse : le gradient est cette fois positif pour les valeurs de x considérées, ce qui pousse l'évolution vers des tailles plus grandes. Lorsque x dépasse $\text{crit}N_2$, le système rebasculé à nouveau sur N_2 déclenchant un mouvement évolutif inverse.

On passe alors successivement de N_2 à N_4 avec des valeurs de x qui augmente puis diminue. Un cycle apparaît alors. Pour le visualiser, on intègre l'équation canonique suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma N_{eq} \frac{\partial f}{\partial x'}(x, x)$$

On observe alors l'apparition de ces cycles évolutifs en figure 4.

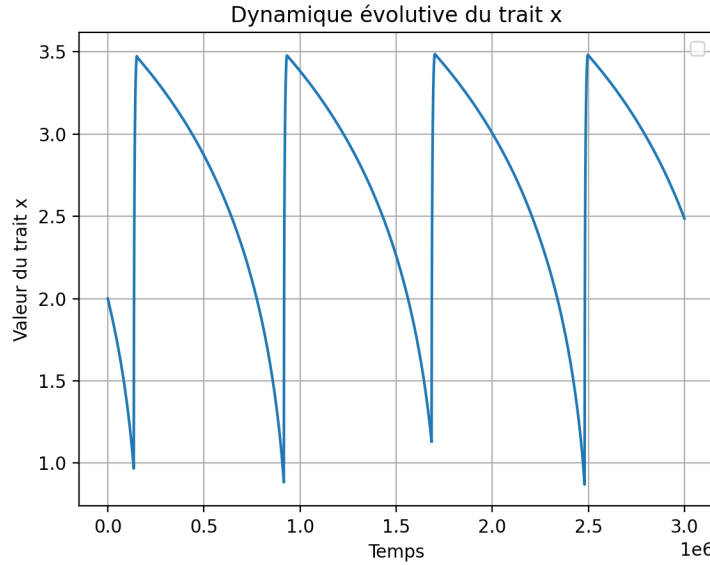


FIGURE 4 – Dynamique du trait x pour les paramètres $R_{max} = 15$; $a = 0.4$; $nu = 0.2$; $k = 0.1$; $\beta = 3$; $P = 7$; $c = 1$

Ces cycles présentent une forme en "dent-de-scie". Le passage de valeurs faibles de x vers des valeurs élevées est très rapide : la transition de N_4 vers N_2 se produit brusquement (environ 20 000 pas de temps dans la simulation). En revanche, la phase inverse, le retour de fortes valeurs de x vers des valeurs faibles, est beaucoup plus lente (environ 750 000 pas de temps).

On observe donc qu'avec ces paramètres la dynamique du trait x est cyclique. Il y a donc une alternance entre des valeurs faibles et élevées de x plus ou moins rapidement. En effet, dans une population de taille donnée, un organisme de plus grande taille sera plus compétitif donc se reproduira mieux et son trait sera transmis. La population sera alors de plus grande taille, mais sa croissance intrinsèque diminuera (voir formule de $r(x)$) donc le nombre d'individus diminuera, ce phénomène est très rapide comme on l'a vu sur la figure 4. Mais comme le nombre d'individus

diminue, la prédation a plus d'impact sur la population car P est constant. Alors, un individu dont la taille est plus petite que les autres dans ces conditions aura un taux de croissance intrinsèque plus grand et donc produira plus de descendants. Grâce à leur nombre plus élevé il y a plus de chance que le trait le plus petit "survive" à la prédation contrairement au trait le plus grand. Donc la taille de la population diminue et son nombre d'individus augmente. Ce phénomène est lent comme vu sur la figure 4. Puis lorsque la population est à nouveau suffisamment grande, un trait x plus grand devient plus compétitif et s'installe et ainsi de suite.

3.4 Modèle monomorphe avec singularité évolutive

Le cas étudié précédemment montre l'apparition de cycles évolutifs pour certaines valeurs de paramètres. Cependant, cette dynamique n'est pas universelle : d'autres choix de paramètres conduisent à une dynamique complètement différente, notamment à l'apparition d'une singularité évolutive convergente.

Nous conservons une structure écologique identique à celle présentée dans la figure 2, c'est-à-dire un système possédant une zone de bifurcation $\Delta > 0$ et donc une bistabilité entre N_2 et N_4 . Mais nous modifions les paramètres de compétition en prenant : $R_{\max} = 15$, $a = 0.4$, $\nu = 0.15$, $k = 0.5$, $\beta = 3$, $P = 7$, $c = 1$. Ici, la fonction de compétition $\alpha(x - x')$ est moins abrupte que dans le cas précédent (compétition "aplatie"), ce qui modifie profondément la structure du gradient évolutif. De plus, en analysant les valeurs d'équilibre du modèle en fonction de x avec les nouveaux paramètres, on observe que $x \in [0, 7]$.

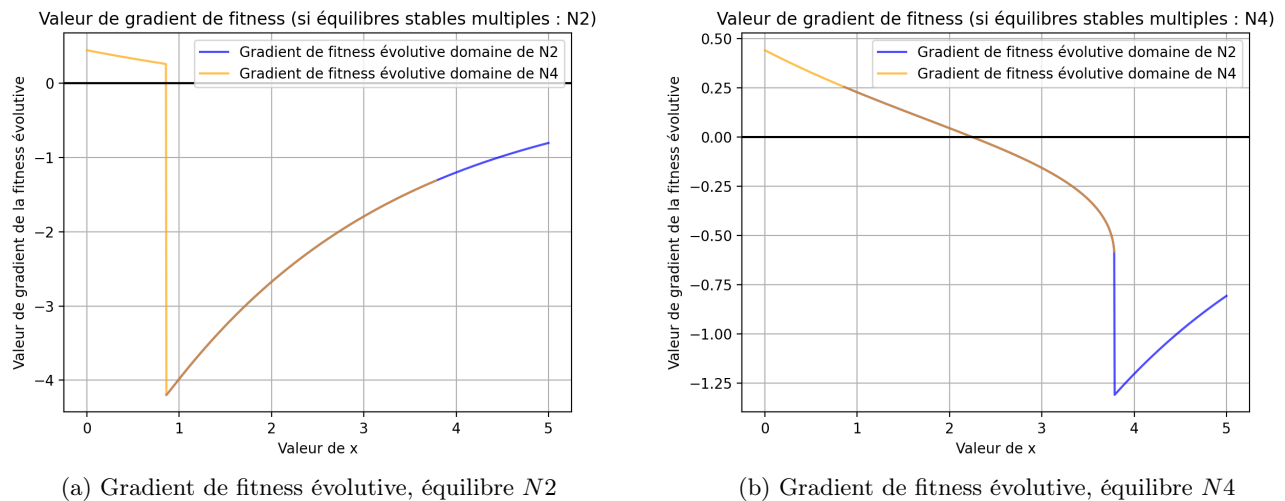


FIGURE 5 – Gradient de fitness évolutive lorsque l'on se place toujours sur N_2 ou sur N_4 . L'intervalle de x pour lequel la courbe est jaune correspond à l'intervalle où seul N_4 existe. L'intervalle de x pour lequel la courbe est bleu correspond à l'intervalle où seul N_2 existe. L'intervalle de x pour lequel la courbe est marron existe correspond à l'intervalle où N_2 et N_4 coexistent, donc l'intervalle de bascule.

En répétant l'analyse du gradient évolutif comme précédemment, on obtient une dynamique très différente :

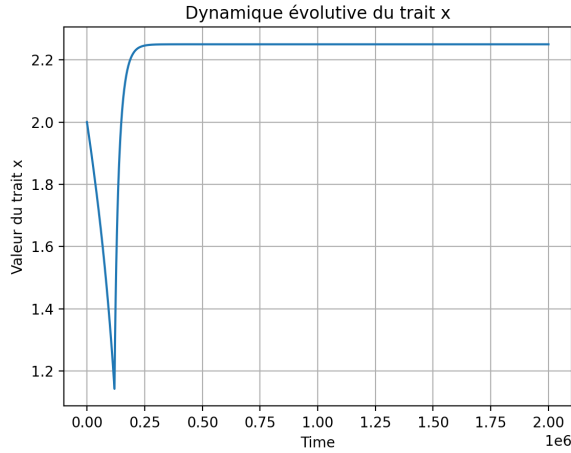
- **Sur N_2** : la dynamique évolutive est identique au cas précédent. Le gradient est négatif dans la zone bistable, donc la singularité présente sur N_4 n'est pas accessible : l'évolution pousse systématiquement x vers des valeurs plus faibles.
- **Sur N_4** : la situation est radicalement différente. Ici, le gradient s'annule pour une valeur $x =$

$x_{singularity} \approx 2.25$, et ce point fixe se trouve dans la zone où N_2 et N_4 coexistent. La singularité est donc réelle, car elle appartient au domaine écologique où le système peut effectivement résider.

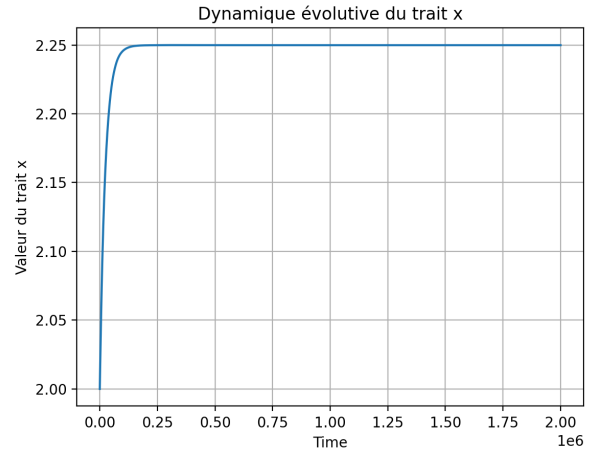
La dynamique évolutive complète est obtenue en intégrant l'équation canonique tel que :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma N_{eq} \frac{\partial f}{\partial x'}(x, x)$$

Le résultat de cette intégration est présenté en figure 6 sur laquelle on observe que : si la simulation démarre sur N_2 , le trait x diminue jusqu'à atteindre la frontière de stabilité où le système bascule vers N_4 . Une fois sur N_4 , l'évolution renverse sa direction et converge vers la singularité $x_{singularity} \approx 2.25$ qui constitue un attracteur évolutif



(a) Dynamique évolutive du trait x avec $N_{initial} = N_2$



(b) Dynamique évolutive du trait x avec $N_{initial} = N_4$

FIGURE 6 – Dynamique évolutive dans le cas où une singularité évolutive convergente existe

Biologiquement, cela correspond à un compromis entre d'un côté, l'avantage compétitif des individus plus grands et de l'autre, la diminution de $r(x)$ donc l'augmentation de l'impact du prédateur à faible abondance.

3.5 Analyse de la nature de la singularité

On veut maintenant connaître les caractéristiques de cette singularité. On sait déjà qu'elle est convergente stable (CS) car la dynamique évolutive tend vers cette singularité. Maintenant ce qui serait le plus discriminant est que la singularité soit non-ESS, dans ce cas là, ce serait un cas de branching évolutif. Pour tester cette condition on doit vérifier si :

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial x'^2}(x_{singularity}, x_{singularity}) &= r''(x) - \frac{\partial^2 \alpha}{\partial x'^2}(0) N_{eq}(x) > 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x'^2}(x_{singularity}, x_{singularity}) &= a^2 R_{max} e^{-ax_{singularity}} - \frac{ck^2 \nu (1 - \nu)}{(1 + \nu)^3} > 0 \end{aligned}$$

Or pour les valeurs de paramètres on trouve que cette expression vaut 0.075. Donc la singularité est CS et non-ESS, c'est donc un cas de branching évolutif. Pour confirmer ce résultat, traçons le PIP de cette singularité (voir figure 7).

La structure du PIP confirme bien que la singularité est CS et non-ESS donc qu'il s'agit d'un cas de branching

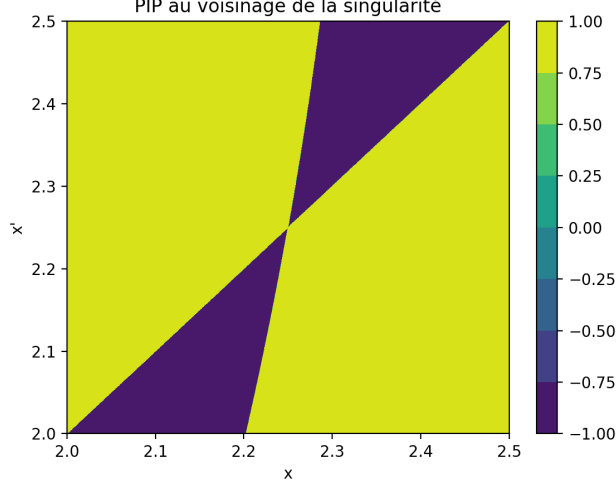


FIGURE 7 – Pairwise Invasibility Plot au voisinage de $x_{singularity}$

évolutif. Deux traits très proches peuvent donc diverger à partir de cette singularité rendant la population dimorphe et entraînant une co-évolution entre les lignées.

3.6 Modèle de co-évolution population dimorphe

Étant donné que la singularité qu'on a trouvé est un cas de branching, deux phénotypes très proche de la singularité vont alors diverger autour de $x_{singularity} \approx 2.25$, rendant la population dimorphe. On appellera ces deux phénotypes x_1 et x_2

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= [r(x_1) - \alpha(0)N_1 - \alpha(x_1 - x_2)N_2 - \frac{\beta P(N_1 + N_2)}{c^2 + (N_1 + N_2)^2}]N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= [r(x_2) - \alpha(0)N_2 - \alpha(x_2 - x_1)N_1 - \frac{\beta P(N_1 + N_2)}{c^2 + (N_1 + N_2)^2}]N_2\end{aligned}$$

On considère alors que 2 traits peuvent apparaître, x_1' et x_2' , cela permet alors de poser le système à 3 équations tel que :

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= [r(x_1) - \alpha(0)N_1 - \alpha(x_1 - x_2)N_2 - \alpha(x_1 - x_1')N_1' - \frac{\beta P(N_1 + N_2 + N_1')}{c^2 + (N_1 + N_2 + N_1')^2}]N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= [r(x_2) - \alpha(0)N_2 - \alpha(x_2 - x_1)N_1 - \alpha(x_2 - x_1')N_1' - \frac{\beta P(N_1 + N_2 + N_1')}{c^2 + (N_1 + N_2 + N_1')^2}]N_2 \\ \frac{dN_1'}{dt} &= [r(x_1') - \alpha(0)N_1' - \alpha(x_1' - x_1)N_1 - \alpha(x_1' - x_2)N_2 - \frac{\beta P(N_1 + N_2 + N_1')}{c^2 + (N_1 + N_2 + N_1')^2}]N_1' \\ \frac{dN_2'}{dt} &= [r(x_2') - \alpha(0)N_2' - \alpha(x_2' - x_1)N_1 - \alpha(x_2' - x_2)N_2 - \frac{\beta P(N_1 + N_2 + N_2')}{c^2 + (N_1 + N_2 + N_2')^2}]N_2'\end{aligned}$$

On peut alors en déduire le système de fitness d'invasion pour x_1' et x_2' tel que :

$$f(x1'; x1, x2) = r(x1') - \alpha(x1' - x1)N1_{eq} - \alpha(x1' - x2)N2_{eq} - \frac{\beta P(N1_{eq} + N2_{eq})}{c^2 + (N1_{eq} + N2_{eq})^2}$$

$$f(x2'; x1, x2) = r(x2') - \alpha(x2' - x1)N1_{eq} - \alpha(x2' - x2)N2_{eq} - \frac{\beta P(N1_{eq} + N2_{eq})}{c^2 + (N1_{eq} + N2_{eq})^2}$$

On en déduit alors les gradients de fitness évolutive tel que :

$$\frac{\partial f}{\partial x1'}(x1; x1, x2) = r'(x1) - \frac{\partial \alpha}{\partial x1'}(0)N1_{eq} - \frac{\partial \alpha}{\partial x1'}(x1 - x2)N2_{eq}$$

$$\frac{\partial f}{\partial x2'}(x2; x1, x2) = r'(x2) - \frac{\partial \alpha}{\partial x2'}(x2 - x1)N1_{eq} - \frac{\partial \alpha}{\partial x2'}(0)N2_{eq}$$

$$\frac{\partial f}{\partial x1'}(x1; x1, x2) = -aR_{max}e^{-ax1} + \frac{ck\nu}{(1 + \nu)^2}N1_{eq} + \frac{ck\nu e^{k(x1-x2)}}{(1 + \nu e^{k(x1-x2)})^2}N2_{eq}$$

$$\frac{\partial f}{\partial x2'}(x2; x1, x2) = -aR_{max}e^{-ax2} - \frac{ck\nu e^{k(x2-x1)}}{(1 + \nu e^{k(x2-x1)})^2}N1_{eq} + \frac{ck\nu}{(1 + \nu)^2}N2_{eq}$$

On peut alors établir les équations canoniques de $x1'$ et $x2'$ comme :

$$\frac{dx1}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma N1_{eq} \frac{\partial f}{\partial x1'}(x1; x1, x2)$$

$$\frac{dx2}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma N2_{eq} \frac{\partial f}{\partial x2'}(x2; x1, x2)$$

Cependant, contrairement au cas monomorphe, il n'existe pas d'expression analytique pour déterminer $N1_{eq}$, $N2_{eq}$. En effet, chaque équilibre dépend de l'autre par des équations polynomiales couplées du troisième degré. Nous estimons donc ces équilibres en intégrant numériquement le système écologique puis en prenant la moyenne des 50 dernières valeurs une fois la convergence atteinte. En prenant $x1 = 2.247$ et $x2 = 2.253$, deux traits issus de la singularité après branching et en intégrant le système canonique, on obtient la dynamique évolutive de la figure 8. On observe que le trait $x1$ évolue rapidement vers des valeurs très faibles, jusqu'à $x = 0$, la taille minimale. À ce niveau, $r(x)$ est maximal et la compétition α minimale, ce qui permet à la population $N1$ d'atteindre une abondance très élevée. À l'inverse, le trait $x2$ évolue vers des valeurs très grandes et se stabilise autour de $x = 5.85$. Cette taille permet d'être compétitif mais oblige un taux de croissance intrinsèque très faible, donc la population à une abondance très faible.

Ainsi, la branche $x2$ converge vers une stratégie maximisant la compétition au détriment de la croissance, menant à une population très faible mais de grande taille. Tandis que la branche $x1$ converge vers une stratégie maximisant la croissance au détriment de la compétition menant à une population très dense mais de petite taille. On voit donc que le système converge vers une bistabilité évolutive, on peut alors regarder les devenir de chacun de ces deux équilibres évolutifs. Pour cela on peut regarder les courbes de gradient de fitness en se plaçant sur cette bistabilité ($x1 = 0$ et $x2 = 5.85$) et regarder comment le gradient de fitness de $x1$ évolue si $x1'$ augmente. Puis comment le gradient de fitness de $x2$ évolue si $x2'$ augmente ou diminue (figure 9).

On observe sur la figure 9 que la singularité $x2 = 5.85$ est convergente, stable. Aucune invasion n'est possible car un

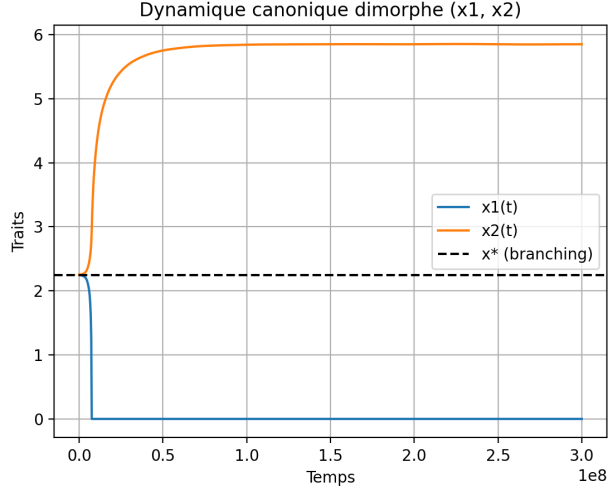


FIGURE 8 – Dynamique évolutive des traits x_1 et x_2 dans une population dimorphe à la suite d'un événement de branching

individus plus petit seraient moins compétitifs et s'éteindraient, au contraire un individu plus grand n'aurait pas assez de descendance pour compenser la prédation donc son trait s'éteindrait également.

Dans le cas de la valeur "stable" $x_1 = 0$, on observe que le système possède deux singularités évolutives stables $x_1 = 0$ et $x_1 \approx 2.17$, séparées par la singularité point-selle $x_1 \approx 1.6$. Cependant comme le système a convergé vers $x_1 = 0$, il n'est pas possible que le trait subisse une mutation qui pousse le trait après la valeur $x_1 \approx 1.6$. Donc le système pousse la population N_1 vers la valeur minimale de x .

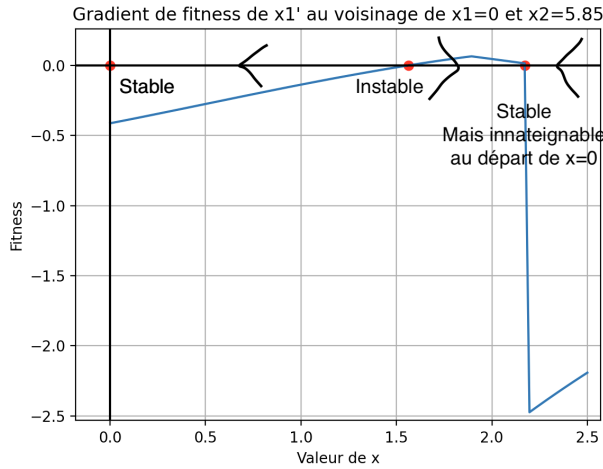
Autrement dit, la population de grande taille atteint un équilibre entre compétition et prédation et aucun mutant ne peut envahir cette population, un individu plus petit serait "écrasé" par compétition et un individu plus grand qui se reproduit moins, qui est donc moins nombreux, verrait son trait s'éteindre par prédation.

Au contraire la population de taille minimale a un taux de croissance très élevé donc une population très grande, alors la prédation n'est pas une menace. De plus, son nombre lui permet de supporter la compétition très forte de la population de grande taille. Cependant si un mutant plus grand l'envahit, il sera certes plus compétitif vis-à-vis de la petite population. Mais la diminution de son taux de croissance ne lui permettra pas de compenser sa mortalité liée à la compétition de la population de grande taille, donc il s'éteint. Alors la population de petite taille sera toujours poussée vers la valeur minimale de x .

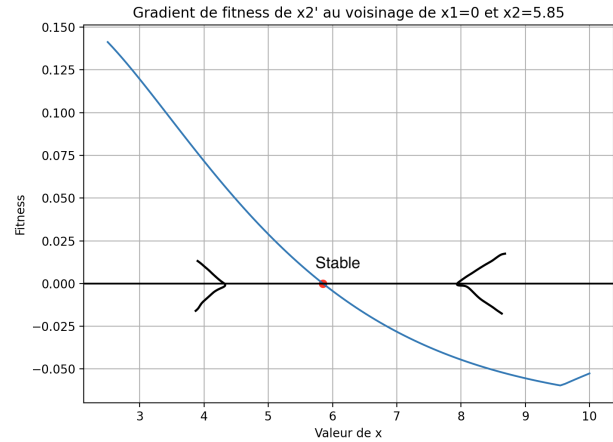
4 Conclusion

L'étude présentée dans ce rapport met en évidence la richesse des dynamiques évolutives d'un modèle écologique simple dans lequel la taille des individus influence la croissance intrinsèque et la compétition. L'introduction d'une compétition asymétrique et d'une prédation saturante conduit à une structure écologique dominée par une bistabilité entre deux équilibres stables (N_2 et N_4), séparés par un point selle. Cela conditionne fortement les trajectoires évolutives possibles du trait x , la taille des individus.

Dans un premier modèle de population, monomorphe, nous avons montré que le gradient de fitness peut engendrer soit des cycles évolutifs, soit l'apparition d'une singularité évolutive convergente selon les paramètres du modèle. Lorsque l'intensité de la compétition est forte, la dynamique alterne de manière répétée entre les deux équilibres



(a) Gradient de fitness évolutive de x_1



(b) Gradient de fitness évolutive de x_2

FIGURE 9 – Gradient de fitness évolutive au voisinage de x_1 , x_2 , convergent. Le cas a montre le gradient de fitness de x_1 avec $x_2 = 5.85$ fixé et x_1 variable autour de $x_1 = 0$. Le cas b montre le gradient de fitness de x_2 avec $x_1 = 5.85$ fixé et x_1 variable autour de $x_1 = 0$.

N_2 et N_4 , donnant lieu à un cycle adaptatif en « dent-de-scie » résultant de la croissance, la compétition et la prédation.

Puis lorsque la compétition est plus modérée, une singularité évolutive convergente $x_{singularity}$ apparaît. L'analyse de la "nature" de cette singularité révèle qu'elle n'est pas ESS, ce qui caractérise un cas de branching évolutif donc deux traits voisins peuvent coexister à l'équilibre écologique et former une population dimorphe.

Dans un second modèle, dimorphe cette fois-ci, l'étude de la co-évolution de deux sous-populations montre que le "post-branching" peut s'accompagner de trajectoires évolutives opposées : l'un des traits converge vers une taille minimale et donc un nombre d'individus élevé ce qui lui permet de compenser la prédation et la compétition. Tandis que l'autre voit sa taille augmenter, donc son nombre diminuer jusqu'à un équilibre entre taux de croissance seuil pour résister à la prédation et compétition.

On a donc coexistence de deux populations de taille strictement opposé, intuitivement on peut donc imaginer que cette situation pousse les deux population à de la spéciation.

5 Bibliographie

Références

- [1] Persson, L., Leonardsson, K., De Roos, A. M., Gyllenberg, M., Christensen, B. (1998). Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical population biology*, 54(3), 270-293.
- [2] Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R., Sams, S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, 37(2), 257-272.
- [3] Geritz, S. A., Kisdi, E., Mesze NA, G., Metz, J. A. (1998). Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary ecology*, 12(1), 35-57.