

MEPI : INTRODUCTION TO ADAPTATIVE DYNAMICS

Frédéric HAMELIN

October 2023

Table des matières

1	INTRODUCTION	2
1.1	Optimizing selection	2
1.2	Sélection fréquence-dépendante	2
1.3	Dynamiques adaptatives	3
1.4	Émergence et maintien de la biodiversité	3
1.5	De l'écologie à l'évolution : la compétition de Lotka-Volterra	4
2	THEORIE GENERALE	6
2.1	Fitness d'invasion	6
2.2	Paysage adaptatif et pairwise invasibility plot (PIP)	7
2.3	Gradient de sélection	8
2.4	Stratégies singulières évolutives	9
2.5	Revue graphique des différentes dynamiques possibles	16
3	DISCUSSION	16
3.1	Spéciation sympatrique	16
3.2	L'évolution peut mener une population à l'extinction	17
3.3	L'évolution peut être cyclique ou chaotique	18
3.4	Pour aller plus loin...	18
4	EXERCICES	19
4.1	Q1 : Définir un modèle de compétition d'un unique trait monomorphe	19
4.2	Q2 : Généraliser ce modèle à deux phénotype	19
4.3	Q3 : Dédurre l'expression de la fitness d'invasion	19
4.3.1	Q3.1. Méthode intuitive	19
4.3.2	Q3.2. Méthode rigoureuse	20
4.4	Q4 : Exprimer le gradient de sélection	21
4.5	Q5 : Stabilité du point singulier x^*	23
4.6	Q6 : Attractivité de x^*	25

Vidéo utile : <https://www.youtube.com/watch?v=x3FnsyCq0I>

Lien Overleaf : <https://www.overleaf.com/project/653e903427f2242b1c1e5543>

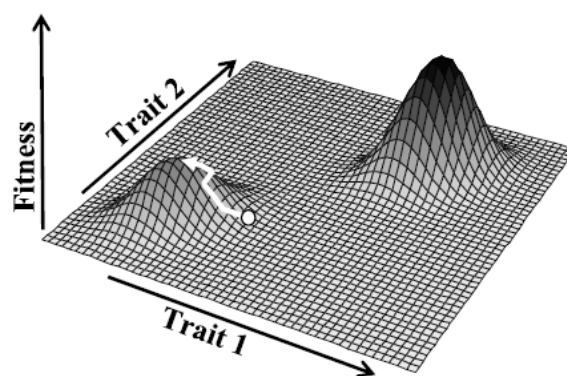
1 INTRODUCTION

1.1 Optimizing selection

Paradigme du paysage de fitness statique

Fisher (1930) - théorème fondamental de la sélection naturelle : le taux d'accroissement de la fitness d'un organisme à un moment donné est égal à la variance génétique de la fitness à ce moment donné

Wright (1932) - l'évolution adaptative comme un *climbing hill process* dans un paysage statique.



©Virginie Ravigné

L'idée est que l'évolution va optimiser le trait de façon à atteindre un maximum local de fitness. Dans ce cadre de pensée, on pense que la fitness ne peut pas baisser, elle ne peut que grimper jusqu'à atteindre un optimum.

1.2 Sélection fréquence-dépendante

Paradigme du paysage de fitness dynamique

Ici on considère que la fitness dépend de la fréquence des phénotypes dans la population (e.g. rouler à droite est adaptative si tout le monde roule à droite dans la population). Lié au concept de la théorie des jeux (Maynard-Smith, 1973). Ici on échange le réalisme génétique contre le réalisme écologique. Dans ce paradigme, on n'observe pas de principe d'optimisation général comme précédemment (e.g. équilibre de Nash).

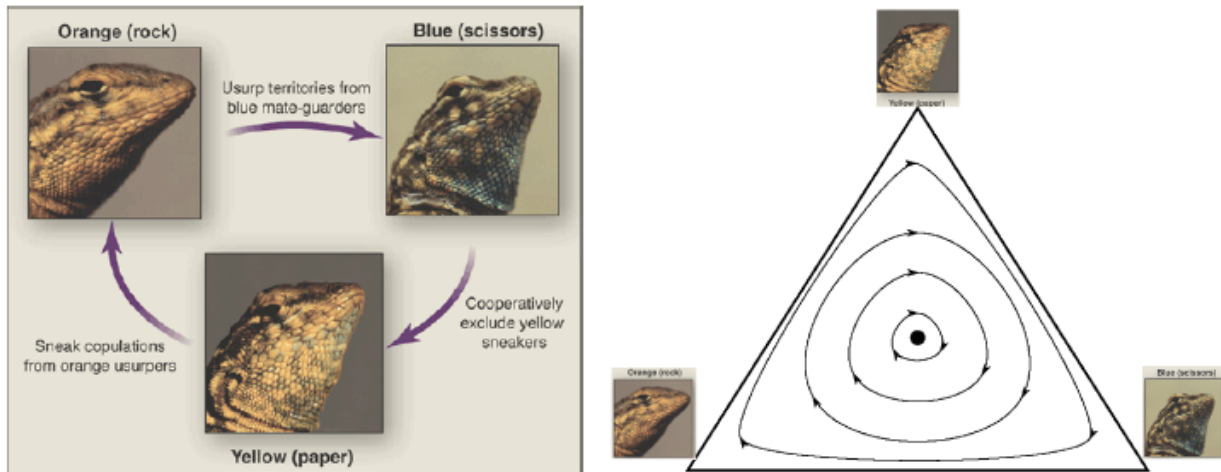


Figure 1 – e.g. lézard – dans la population : orange, bleue et jaune. 3 phénotypes associés à des stratégies de reproduction différentes : sneaker, dominant harem, monogame. Ici aucune stratégie n'est meilleure qu'une autre, elles dépendent de leur fréquence. Ici sommet du triangle = 100% de la stratégie considérée. Au milieu d'un bord = 50%/50% de deux stratégies et 0% d'une autre. Mais on observe jamais une fixation d'un phénotype dans la population à l'intérieur du triangle.

1.3 Dynamiques adaptatives

C'est un framework pour modéliser l'évolution phénotypique. Ici on va baser ces modèles évolutionnistes sur de la dynamique écologique. La fitness va être définie sur la base de cette dynamique évolutive (i.e. dynamique écologique comme proxy de la fitness).

Hypothèse principale : mutation rare [une à la fois]

Hypothèses subsidiaires

- Mutations ont des petits effets phénotypique
- Reproduction clonale

Les hypothèses ci-dessus servent de référence mais peuvent être modifiées. Ici la dynamique écologique est rapide par rapport aux dynamiques évolutives. La population résidente est 'challengee' par l'introduction d'un mutant d'une sub-population et on regarde comment ce mutant envahit la population ou non.

1.4 Émergence et maintien de la biodiversité

Cela a permis notamment de théoriser la spéciation sympatrique qui était considérée comme impossible ou anecdotique.

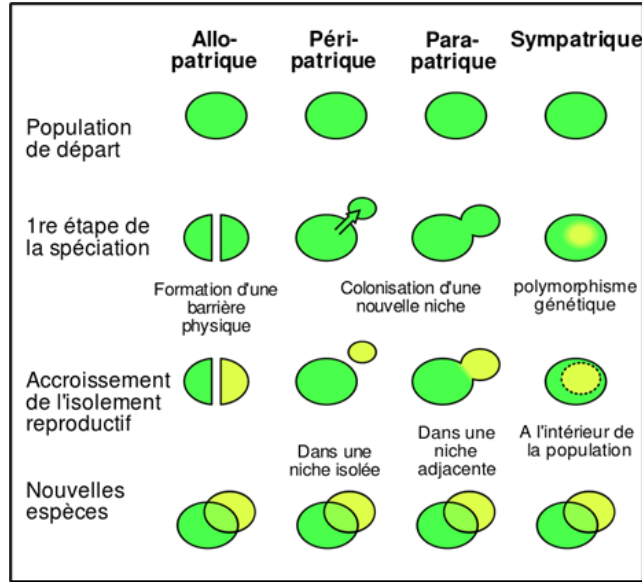


Figure 2 – Les différents types de spéciation

1.5 De l'écologie à l'évolution : la compétition de Lotka-Volterra

From Ecologie...

Soit N espèces en compétition avec $i, j = 1, 2, \dots, N$:

$$\frac{dn_i}{dt} = rn_i \left[1 - \frac{\sum_{j=1}^N a(x_i, x_j) n_j}{K(x_i)} \right]$$

Avec n_i la densité de population de i et x_i le phénotype de l'espèce i .

On va considérer ici que les espèces sont en compétition car elles exploitent les mêmes ressources.

On définit donc une **fonction d'exploitation de la ressource** $K(x)$:

$$K(x) = K_0 - \lambda(x - x_0)^2$$

et une **fonction d'intensité de la compétition** $a(x_i, x_j)$:

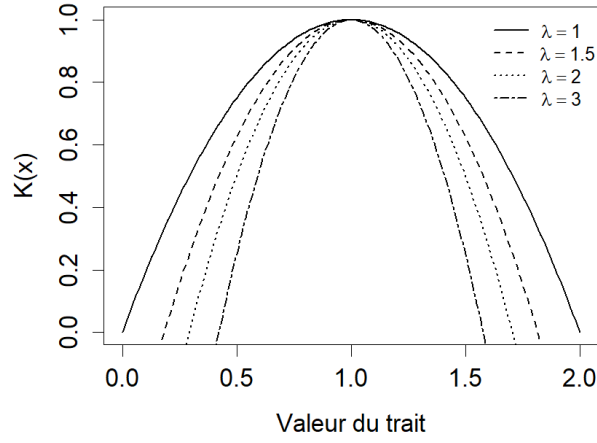
$$a(x_i, x_j) = e^{-\frac{1}{2}(x_i - x_j)^2 / \sigma_a^2}$$

Plus des espèces ont un phénotypes proches, plus la compétition sera importante. L'implication est qu'elles vont avoir tendance à se spécialiser dans une certaine gamme de la courbe de la fonction $K(x)$ pour éviter la compétition.

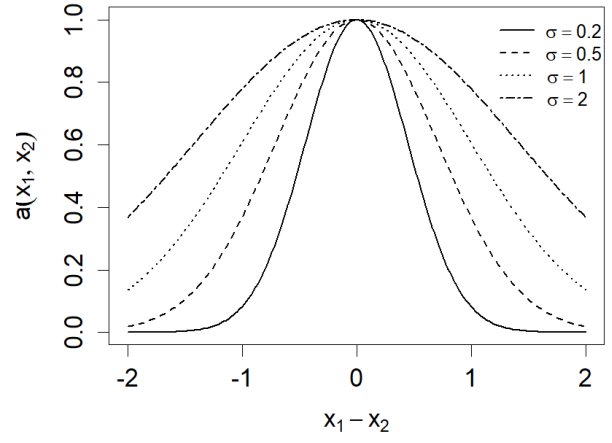
... to evolution

On considère que la population résidente (i.e. population dans la quelle le mutant va être inséré) est **monomorphique** de trait x_i (valeur de trait égal) et à **l'équilibre dynamique** \hat{n} (ou attracteur démographique : $\hat{n}_1, \dots, \hat{n}_N$). On va introduire dans cette population un trait mutant de trait (\tilde{x}) à très faible densité :

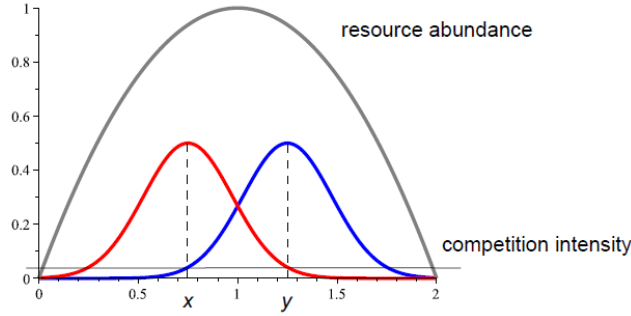
$$\frac{1}{\tilde{n}} \frac{d\tilde{n}}{dt} = r \left[1 - \frac{\sum_i^N a(\tilde{x}, x_i) \hat{n}_i}{K(\tilde{x})} \right]$$



(a) $K(x)$



(b) $a(x_i, x_j)$



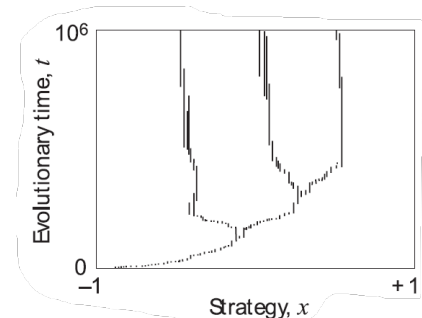
La **fitness d'invasion du mutant** dans une population résidente est définie comme le taux de croissance attendu d'un mutant initialement rare dans la population de résident. La fitness d'invasion d'un mutant de trait y dans cette population résidente de trait x serait :

$$s(x, y) = r \left[1 - a(x, y) \frac{K(x)}{K(y)} \right]$$

Par définition, $s(x, x) = 0 \quad \forall x$ (cas neutre). Si $s(x, y) < 0$ alors le mutant s'éteint et si $s(x, y) > 0$ le mutant envahit la population.

L'équation canonique de la dynamique adaptative est :

$$\frac{dx}{dt} = \underbrace{m(\hat{n}(x), x)}_{\text{Mutation rate}} \cdot \underbrace{\frac{\partial s(x, y)}{\partial y} \Big|_{y=x}}_{\text{Gradient de sélection}}$$

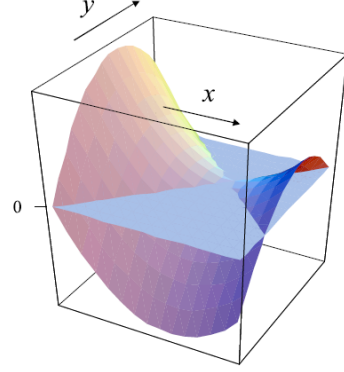


2 THEORIE GENERALE

2.1 Fitness d'invasion

Définition

$$s(x, y) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \left(\frac{\tilde{n}(t)}{\tilde{n}(0)} \right)$$



représentant la taux de croissance intrinsèque du **mutant** y contre les **résidents** x (Lya-punov exponent). Si $s(x, y) < 0$ alors le mutant est contre-sélectionné et si $s(x, y) > 0$ le mutant peut envahir la population.

Une population composée d'individus présentant le même caractère est dite monomorphe. Nous supposons que le caractère est un nombre réel et nous écrirons r (résident) et m (mutant) pour la valeur du caractère de la population résidente monomorphe et celle d'un mutant envahissant. celle d'un mutant envahissant.

L'exposant d'invasion $S_r(m)$ est défini comme *le taux de croissance attendu d'un mutant initialement rare dans l'environnement défini par le résident*. Pour chaque r , l'exposant d'invasion peut être considéré comme le paysage adaptatif vécu par un mutant initialement rare. Ce paysage change à chaque invasion réussie (figure 4), comme c'est le cas dans la théorie des jeux, mais *a contrario* de la vision classique de l'évolution comme un processus d'optimisation vers une fitness de plus en plus élevée. Nous supposons toujours que le résident se trouve à son attracteur démographique (équilibre de fitness) et que, par conséquent, $S_r(r) = 0$ pour tout r , faute de quoi la population croîtrait indéfiniment.

Le **gradient de sélection** est défini comme la pente de l'exposant d'invasion à $m = r$, $S'_r(r)$ (figure 4). Si le signe de l'exposant d'invasion est positif (négatif), les mutants ayant des valeurs de traits légèrement supérieures (inférieures) peuvent réussir à envahir. Cela découle de l'approximation linéaire $S_r(m) \approx S'_r(r)(m - r)$, qui est valable chaque fois que $m \approx r$.

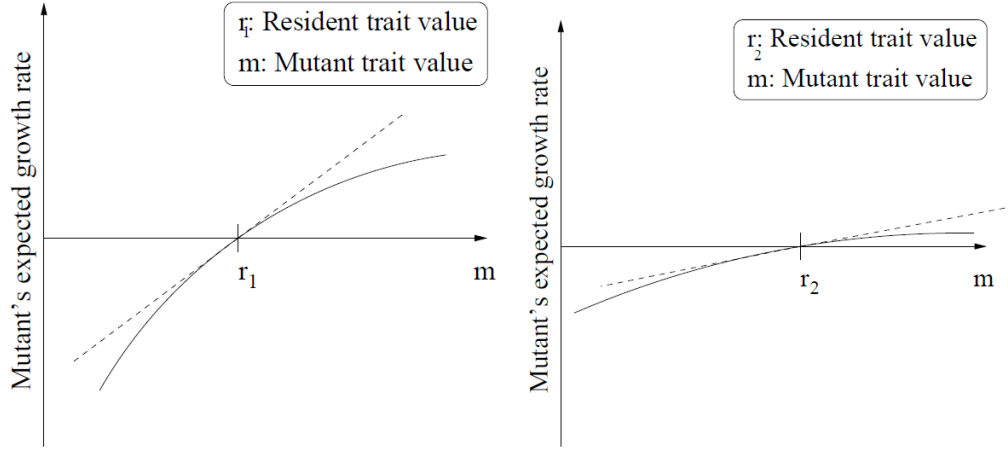


Figure 4 – Représentation graphique de la fitness d’invasion $S_r(m)$, le taux de croissance attendu d’un mutant rare dans l’environnement défini par le résident (lignes pleines), en fonction de la valeur du caractère mutant m , pour deux cas illustratifs. Les lignes en pointillé indiquent la tangente locale de $S_r(m)$ à $m = r$, dont la pente correspond au gradient de sélection $S'_r(r)$. **a)** La population est monomorphe et ne comprend que les phénotypes correspondant à la valeur de trait r_1 . Les mutants ayant une valeur de trait plus élevée ont un taux de croissance attendu positif et peuvent donc envahir. **b)** Un mutant ayant une valeur de trait r_2 a envahi la population et a remplacé avec succès le résident. Étant donné que la population est désormais composée d’un nouveau phénotype, à savoir celui correspondant à la valeur de trait r_2 , le paysage de fitness lui-même a changé. Notez que l’exposant d’invasion s’annule exactement lorsque le caractère du mutant est égal à celui du résident, $m = r$.

2.2 Paysage adaptatif et pairwise invasibility plot (PIP)

La fitness (ou exposant) d’invasion représente le paysage de fitness tel qu’il est vécu par un mutant rare. Dans une grande population (infinie), seuls les mutants ayant des valeurs de trait m pour lesquelles $S_r(m)$ est positif sont capables d’envahir avec succès. Le résultat générique d’une invasion est que le mutant remplace le résident et que le paysage de fitness tel qu’il est vécu par un mutant rare change. Pour déterminer l’issue de la série d’invasions qui en résulte, des diagrammes d’invasibilité par paire (*pairwise invasibility plot* : PIP) sont souvent utilisés. Ils montrent, pour chaque valeur de trait résident r , toutes les valeurs de trait mutant m pour lesquelles $S_r(m)$ est positif. Trois exemples sont donnés dans la figure 5. La zone grise marquée d’un “+” correspond aux paires r et m pour lesquelles un mutant avec la valeur de trait m peut envahir avec succès cette population résidente avec la valeur de trait r . C’est-à-dire que $S_r(m) > 0$. Notez que $S_r(m)$ est nul à la diagonale $m = r$. Dans les PIP, les paysages de fitness d’un mutant rare correspondent aux lignes verticales où la valeur du caractère résident r est constante (droite verticale à x^* au milieu de l’axe des x).

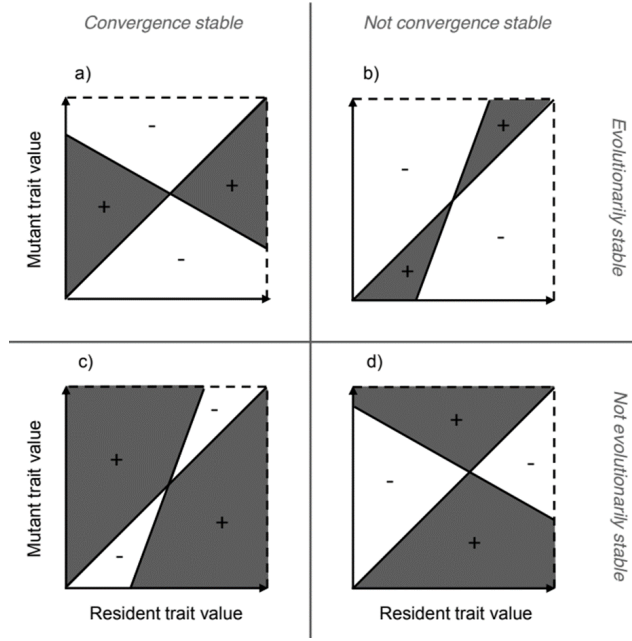


Figure 5 – Quatre combinaisons logiques de stabilité évolutive et de stabilité de convergence pour une stratégie singulière. **(a) Stabilité évolutive et stabilité de la convergence.** Une fin possible de l'évolution : la stratégie peut être atteinte progressivement et résistera alors à tout envahisseur avec succès. **(b) Stable du point de vue de l'évolution, mais non stable du point de vue de la convergence.** De telles stratégies singulières devraient rarement être réalisées dans la nature : bien que la stratégie ne puisse pas être envahie une fois qu'elle est réalisée, l'évolution à partir de n'importe quelle stratégie voisine s'éloignera progressivement de la stratégie singulière. **(c) Stabilité de convergence mais pas stabilité évolutive.** Scénario dans lequel une population peut devenir dimorphique : la stratégie singulière peut être établie progressivement, mais elle peut ensuite être envahie par des mutants à la fois au-dessus et au-dessous de la stratégie résidente. **(d) Ni stable du point de vue de l'évolution, ni stable du point de vue de la convergence.** Comme en (b), une population monomorphe évoluera en s'éloignant de la stratégie singulière. Il est toujours possible qu'une population dimorphique apparaisse, si la coexistence est favorisée, mais cela se produira probablement par le biais d'une étape mutationnelle majeure plutôt que par un processus graduel de ramification évolutive.

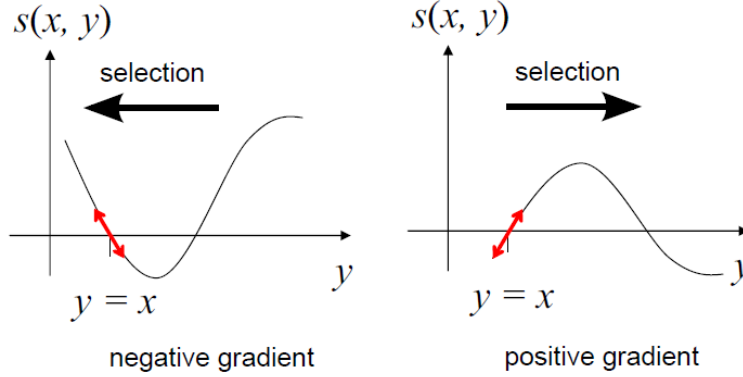
2.3 Gradient de sélection

Il est défini comme la pente de la fitness d'invasion à proximité de valeur de trait du résident (lorsque $x \approx y$) :

$$D(x) = \left. \frac{\partial s(x, y)}{\partial y} \right|_{y=x}$$

NOTE - une dérivée partielle en fonction de y représente comme le système évolue par rapport à y avec les autres variables comme constante. C'est la contribution de y à l'évolution du système.

Le signe du gradient de sélection fournit la direction de la sélection du trait.



2.4 Stratégies singulières évolutives

Le gradient de sélection $S'_r(r)$ détermine la direction du changement évolutif. S'il est positif (négatif), un mutant ayant une valeur de trait légèrement supérieure (inférieure) envahira généralement le résident et le remplacera. Mais que se passera-t-il si $S'_r(r)$ s'annule ? Apparemment, l'évolution devrait s'arrêter à ce moment-là. Bien qu'il s'agisse d'un résultat possible, la situation générale est plus complexe. Les traits ou stratégies r^* pour lesquels $S'_r(r^*) = 0$, sont connus comme des **stratégies singulières évolutives**. Près de ces points, le paysage de fitness tel qu'il est vécu par un mutant rare est localement "plat".

Cela peut se produire de trois manières qualitativement différentes, comme le montre la figure 6. Seuls les cas non dégénérés correspondant aux maxima et minima de fitness nous intéressent ici (car dans les cas dégénérés, des étapes finies de l'évolution conduiraient à dépasser la "platitude" locale). Le premier cas, un maximum de fitness, est connu comme une stratégie **évolutivement stable** (ESS) qui, une fois établie, ne peut pas être envahie par des mutants proches. En revanche, la figure 5.b montre un minimum de fitness où une sélection perturbatrice se produira et où la population se ramifiera en deux morphes. Ce processus, connu sous le nom de **branchement évolutif**.

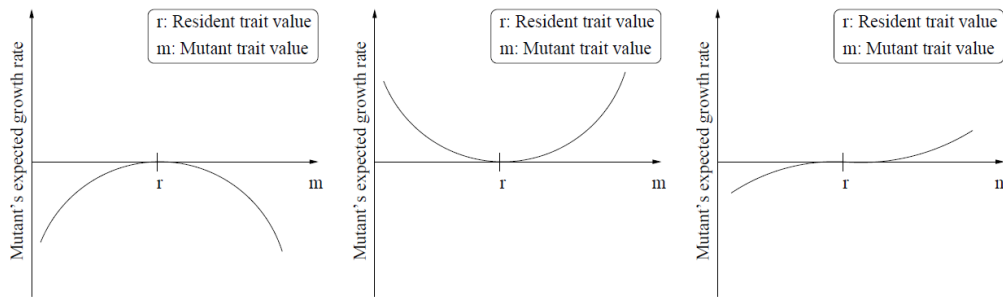


Figure 6 – Trois stratégies singulières qualitativement différentes : **a)** un maximum local de fitness représentant un point final possible du changement évolutif. **b)** un minimum local de fitness où une ramification évolutive peut se produire. **c)** un cas dégénéré où les critères de la section 2.4 échouent parce que la dérivée de second ordre de $S_r(m)$ s'annule, mais ces cas sont pratiquement sans importance, puisque des étapes finies de l'évolution conduiront l'évolution au-delà de ces points. Le fitness est défini ici comme le taux de croissance attendu d'un mutant initialement rare et est donné par l'exposant d'invasion.

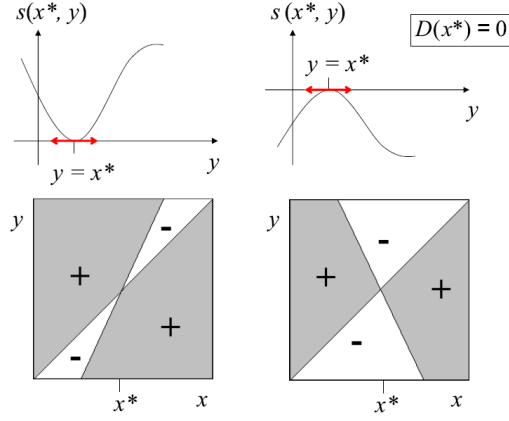


Figure 7 – Autres représentations des stratégies singulières

Si une stratégie est à la fois stable sur le plan de l'évolution et de la convergence, elle représente un point final (endpoint) possible du changement évolutif, tandis qu'une stratégie stable sur le plan de la convergence qui est un minimum de fitness est un point d'embranchement où la population deviendra dimorphique. Les stratégies singulières peuvent être localisées et classées une fois que le gradient de sélection est connu.

Pour localiser les stratégies singulières, il suffit de trouver les points pour lesquels le gradient de sélection s'annule, c'est-à-dire de trouver r^* tel que $S'_{r^*}(r^*) = 0$. Ces stratégies peuvent être classées en utilisant le test de la dérivée seconde du calcul de base. Si la dérivée seconde évaluée en r^* est négative (positive), la stratégie représente un maximum (minimum) local de fitness.

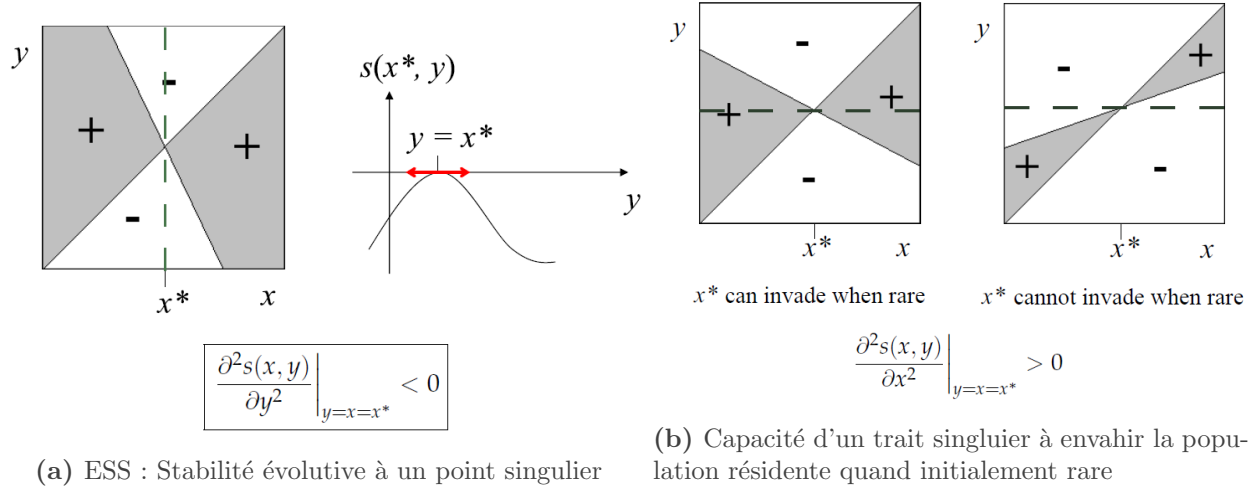
Ainsi, pour une **stratégie évolutivement stable (ESS)** r^* nous avons :

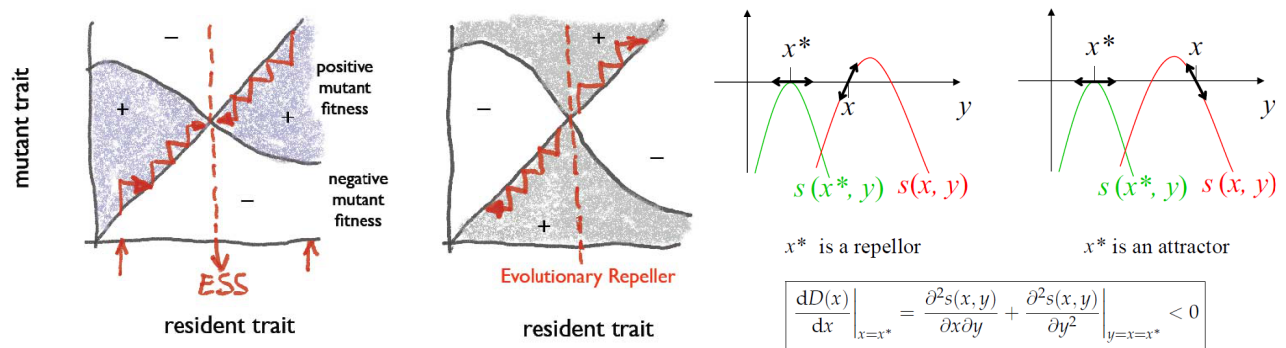
$$S''_{r^*}(r^*) < 0 \quad [\text{Ressource}] \quad \text{ou} \quad \left. \frac{\partial^2 s(x, y)}{\partial y^2} \right|_{y=x=x^*} < 0 \quad [\text{Hamelin}]$$

Si ce n'est pas le cas, la stratégie est instable du point de vue de l'évolution. Si elle est stable sur le plan de la convergence, une **ramification évolutive** finira par se produire. Pour qu'une stratégie singulière r^* soit stable du point de vue de la convergence, les populations monomorphes ayant des valeurs de caractères légèrement inférieures ou légèrement supérieures doivent être envahies par des mutants ayant des valeurs de traits plus proches de r^* . Pour que cela se produise, le gradient de sélection $S'_r(r)$ dans un voisinage de r^* doit être positif pour $r < r^*$ et négatif pour $r > r^*$. Cela signifie que la pente de $S'_r(r)$ en fonction de r au point r^* est négative, soit pour une **stratégie stable du point de la convergence (CSS)** :

$$\left. \frac{d}{dr} S'_r(r) \right|_{r=r^*} < 0 \quad [\text{ressource}] \quad \text{ou} \quad \left. \frac{dD(x)}{dx} \right|_{x=x^*} = \left. \frac{\partial^2 s(x, y)}{\partial x \partial y} + \frac{\partial^2 s(x, y)}{\partial y^2} \right|_{y=x=x^*} < 0 \quad [\text{Hamelin}]$$

Les critères de convergence et stabilité donné ci-dessus peuvent également être exprimé comme dérivée seconde de la fitness d'invasion de façon à préciser la classification (voir équation [Hamelin]).





(a) PIP d'attraction de la fitness d'invasion

(b) Dérivées de la fitness d'invasion

Figure 9 – Attraction évolutive de points singuliers

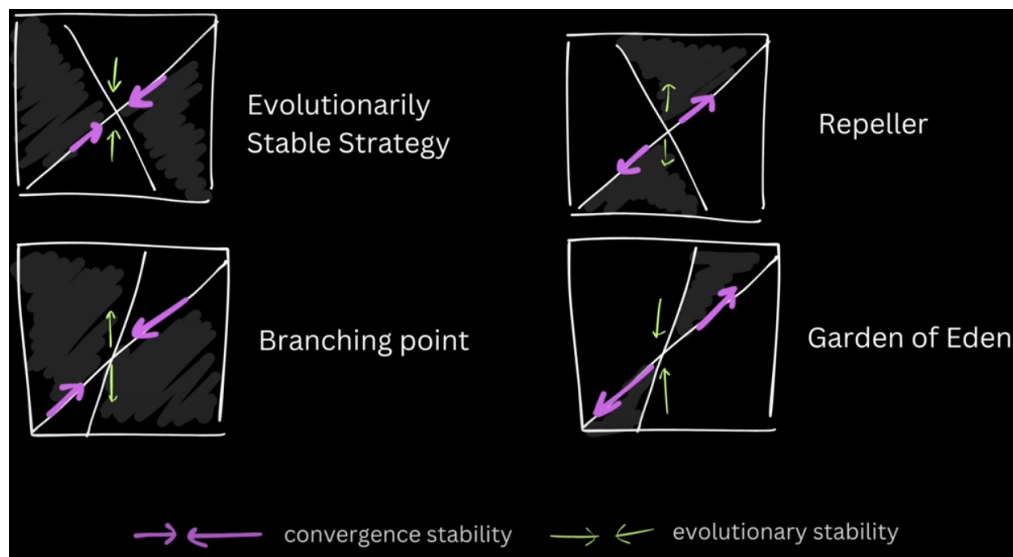


Figure 10 – L'attraction n'implique pas forcément la stabilité!

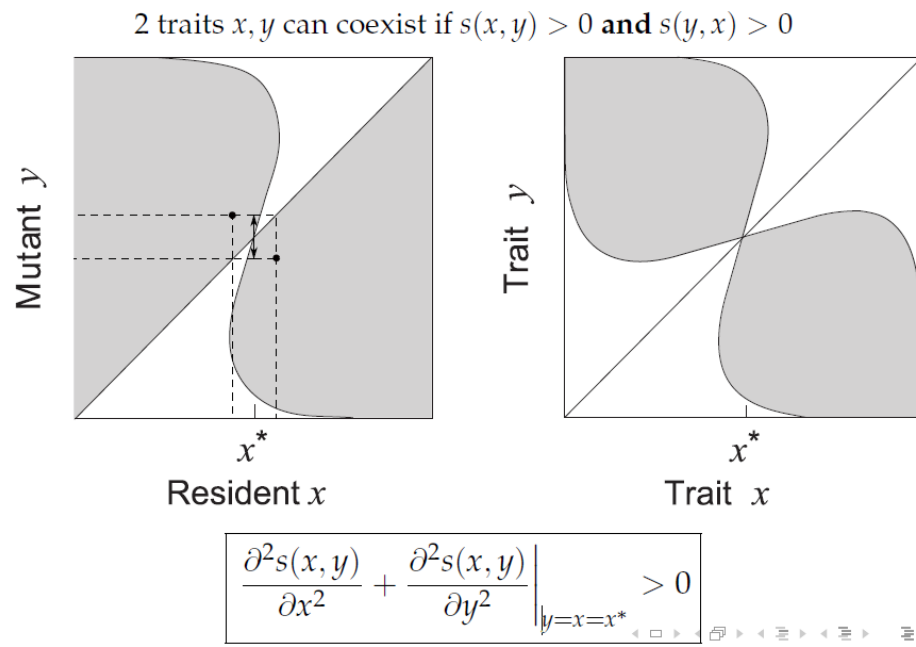


Figure 11 – Invasion mutuelle et maintenance du polymorphisme (coexistence des traits)

Conditions d'un embranchement évolutif

1. Le gradient de sélection est nul au point d'embranchement x^*

$$\left. \frac{\partial s(x, y)}{\partial y} \right|_{y=x=x^*} = 0$$

2. x^* est un point évolutif attracteur

$$\left. \frac{dD(x)}{dx} \right|_{x=x^*} = \left. \frac{\partial_s^2(x, y)}{\partial_x \partial_y} + \frac{\partial_s^2(x, y)}{\partial_{y^2}} \right|_{y=x=x^*} < 0$$

3. x^* est évolutivement instable

$$\left. \frac{\partial_s^2(x, y)}{\partial_{y^2}} \right|_{y=x=x^*} > 0$$

4. Les valeurs de traits proche de x^* (+ et -) peuvent coexister

$$\left. \frac{\partial_s^2(x, y)}{\partial_{x^2}} + \frac{\partial_s^2(x, y)}{\partial_{y^2}} \right|_{y=x=x^*} > 0$$

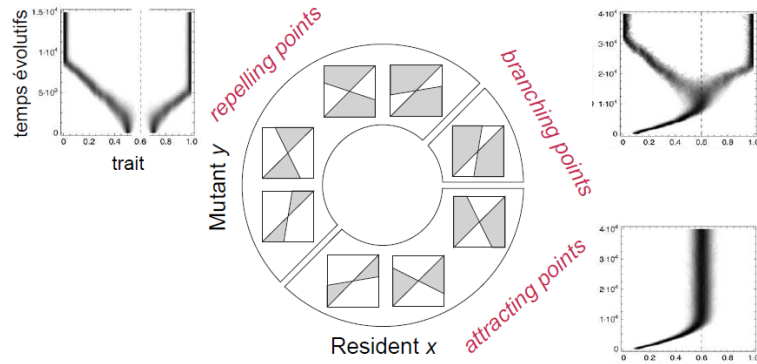
En résumé

La stabilité d'une stratégie fait référence à la capacité d'un système adaptatif à maintenir un état d'équilibre ou un comportement souhaité dans le temps, même en présence de perturbations ou de changements dans l'environnement. En d'autres termes, une stratégie est considérée stable si elle tend à rester proche de son état d'équilibre malgré les variations ou les chocs extérieurs. La stabilité peut être évaluée en examinant comment le système réagit aux perturbations et en vérifiant si les perturbations sont amorties ou compensées au fil du temps.

La convergence d'une stratégie, en revanche, se rapporte à la capacité d'un système adaptatif à évoluer vers un état d'équilibre ou un comportement optimal prédéfini au fil du temps. Cela signifie que le système s'ajuste progressivement pour se rapprocher de la meilleure stratégie possible. La convergence peut être évaluée en observant comment les actions du système changent au fil du temps, en se rapprochant de la meilleure réponse possible en fonction des informations disponibles.

Concept	Description
Fitness d'invasion	Fonction du taux de croissance attendu par un mutant rare dans une population résidente
Gradient de sélection	Dérivée de l'exposant d'invasion par rapport au caractère mutant évalué à la valeur du caractère résident. Donne des informations sur la direction et la vitesse du changement évolutif
Stratégie évolutivement singulière	Point ou stratégie où le gradient de sélection s'annule
Stratégie évolutivement stable	Stratégie singulière qui ne peut pas être envahit localement par les mutants voisins
Stratégie stable de convergence	Stratégie singulière qui, à l'intérieur d'un voisinage, est approché progressivement
Population monomorphique	Population consistant en un phénotype unique
Population dimorphique	Population consistant en deux phénotypes
Population polymorphique	Population consistant en plusieurs phénotypes
PIP	Illustration graphique du succès d'invasion pour populations monomorphiques
Equation canonique	Equation différentielle décrivant l'approximation déterministe de dynamiques évolutives avec des petites étapes de mutation

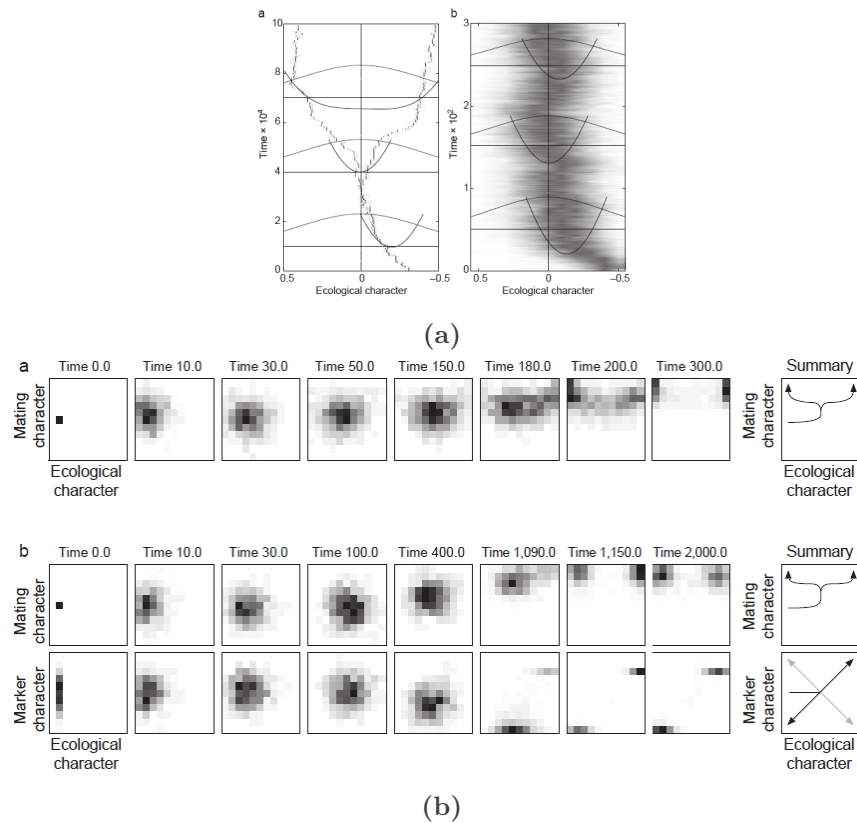
2.5 Revue graphique des différentes dynamiques possibles



3 DISCUSSION

3.1 Spéciation sympatrique

Ces méthodes de modélisation ont permis de théoriser pour la première fois les spéciations sympatriques.



(Dieckmann et al., 1990 : On the origin of species by sympatric speciation, **Nature**).

Cette modélisation était basée sur l'assortative mating sur soit (i) un caractère / phénotype affectant l'utilisation des ressources (figure b.a) ou (ii) un caractère neutre (figure b.b). Dans le premier graphique (a) on voit que la sélection shift de *directionnelle* à *disruptive* lorsqu'elle atteint x_0 dans une population à l'origine monomorphique. Cette embranchement a lieu uniquement dans le cas asexué (graphique de gauche) et pas dans la reproduction sexuée (graphique de droite) puisque dans cette dernière, les valeurs de traits sont systématiquement moyennés, empêchant la bifurcation.

3.2 L'évolution peut mener une population à l'extinction

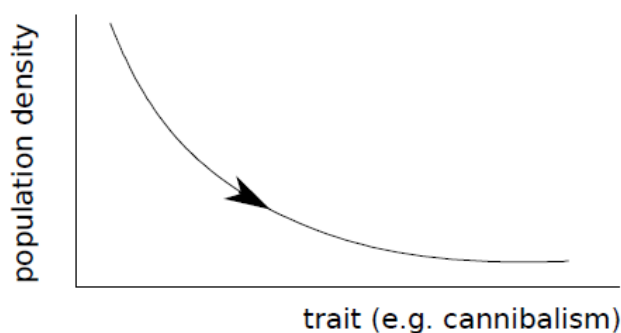


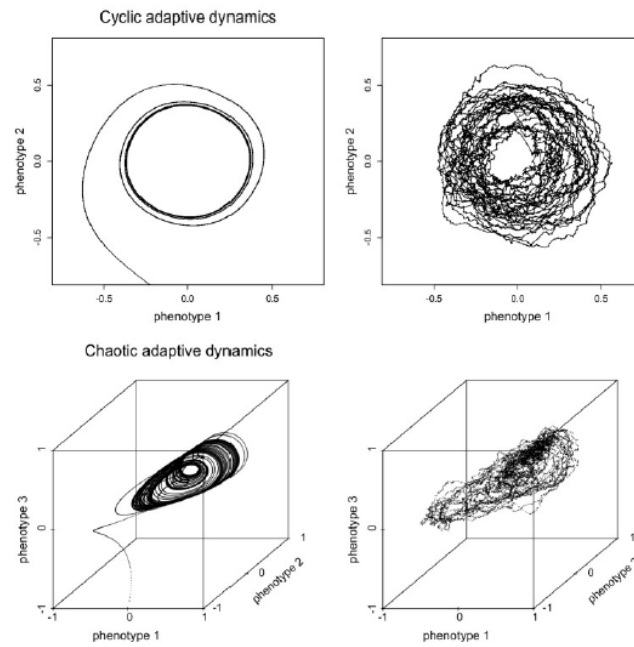
Figure 13 – e.g. Evolution du cannibalisme

La sélection à court-terme pour des comportements égoïstes comme le cannibalisme peut mener à des issues sub-optimales pour la population.

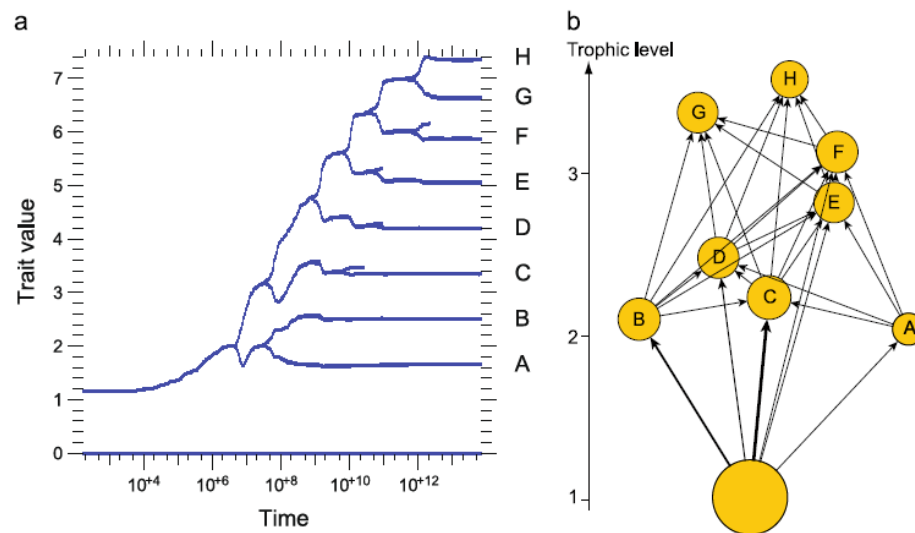
Cela peut-être mis en lien avec la **tragédie des biens communs** (*tragedy of the commons*) en économie (Garrett Hardin, 1968). La tragédie des biens communs, ou tragédie des communs, est un concept décrivant un phénomène collectif de surexploitation d'une ressource commune que l'on retrouve en économie, en écologie, en sociologie, etc. La tragédie des biens communs doit se produire dans une situation de compétition pour l'accès à une ressource limitée (créant un conflit entre l'intérêt individuel et le bien commun) face à laquelle la stratégie économique rationnelle aboutit à un résultat perdant-perdant. L'exemple typique utilisé pour illustrer ce phénomène est celui d'un champ de fourrage commun à tout un village, dans lequel chaque éleveur vient faire paître son propre troupeau. Hardin décrit l'utilité que chaque éleveur a à ajouter un animal de plus à son troupeau dans le champ commun comme étant la valeur de l'animal, tandis que le coût encouru par ce même éleveur est seulement celui de l'animal divisé par le nombre d'éleveurs ayant accès au champ. En clair, l'intérêt d'accaparer le plus de ressources communes possible dépasse toujours le prix à payer pour l'utilisation de ces ressources. Rapidement, chaque éleveur emmène autant d'animaux que possible paître dans le champ commun pour empêcher, autant que faire se peut, les autres éleveurs de prendre un avantage sur lui en utilisant les ressources communes, et le champ devient vite une mare de

boue où plus rien ne pousse.

3.3 L'évolution peut être cyclique ou chaotique



3.4 Pour aller plus loin...



Brnnstrm A, Loeuille N, Loreau M, Dieckmann U (2011) Emergence and maintenance of biodiversity in an evolutionary food web model. Theor. Ecol.

4 EXERCICES

4.1 Q1 : Définir un modèle de compétition d'un unique trait monomorphe

Soit le modèle de compétition de Lotka-Volterra :

$$\frac{dN}{dt} = rn\left(1 - \frac{aN}{K}\right)$$

4.2 Q2 : Généraliser ce modèle à deux phénotype

Soit deux populations à deux phénotypes : x_1 et x_2 :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = rN_1 \left(1 - \frac{a(x_1, x_2)N_1 + a(x_1, x_2)N_2}{K(x_1)}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{a(x_2, x_1)N_2 + a(x_2, x_1)N_1}{K(x_2)}\right) \end{cases}$$

4.3 Q3 : Dédurre l'expression de la fitness d'invasion

4.3.1 Q3.1. Méthode intuitive

N_2 représente la densité du mutant de trait x_2 . Par définition, la densité de N_2 est extrêmement faible avec $N_2 \ll N_1$ et donc $N_1 \approx K(x_1)$ car la population résidente est supposée à l'état d'équilibre. On peut donc négliger la compétition mutant x mutant.

Soit :

$$\frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{\overbrace{a(x_2, x_1)N_2}^{\text{Négligeable}} + a(x_2, x_1)N_1}{K(x_2)}\right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{a(x_2, x_1) \overbrace{N_1}^{\approx K(x_1)}}{K(x_2)}\right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{a(x_2, x_1)K(x_1)}{K(x_2)}\right)$$

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = r \left(1 - a(x_2, x_1) \frac{K(x_1)}{K(x_2)}\right) = s(x_1, x_2)$$

4.3.2 Q3.2. Méthode rigoureuse

Une autre façon de parvenir au même résultat est de considérer que le mutant vient perturber l'équilibre du résident $(N_1, N_2) = (K(x), 0)$. Si l'équilibre du résident est stable dans le plan (N_1, N_2) alors le mutant ne peut pas envahir. Soit :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = rN_1 \left(1 - \frac{a(x_1, x_2)N_1 + a(x_1, x_2)N_2}{K(x_1)} \right) = f(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{a(x_2, x_1)N_2 + a(x_2, x_1)N_1}{K(x_2)} \right) = g(N_1, N_2) \end{cases}$$

Afin d'étudier la stabilité de cet équilibre, on écrit la matrice Jacobienne J définie telle que :

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial N_1}(N_1, N_2) & \frac{\partial f}{\partial N_2}(N_1, N_2) \\ \frac{\partial g}{\partial N_1}(N_1, N_2) & \frac{\partial g}{\partial N_2}(N_1, N_2) \end{pmatrix}$$

Avec $(uv)' = u'v + uv'$, et en fixant $a(x, x) = 1$ et $a(y, y) = 1$ [même phénotype donc compétition maximum] on obtient :

$$\frac{\partial f}{\partial N_1}(N_1, N_2) = r \left[1 - \frac{N_1 + (a(x, y)N_2)}{K(x)} \right] - rN_1 \frac{1}{K(x)}$$

$$\frac{\partial f}{\partial N_2}(N_1, N_2) = -rN_1 \frac{a(x, y)N_2}{K(x)}$$

$$\frac{\partial g}{\partial N_1}(N_1, N_2) = -rN_2 \frac{a(y, x)}{K(y)}$$

$$\frac{\partial g}{\partial N_2}(N_1, N_2) = r \left[1 - \frac{N_2 + (a(y, x)N_1)}{K(y)} \right] - rN_2 \frac{1}{K(y)}$$

Nous sommes intéressés ici par $J(K(x), 0)$ correspond au point d'équilibre *mutant free* de x^* . Soit :

$$\frac{\partial f}{\partial N_1}(K(x), 0) = -r$$

$$\frac{\partial f}{\partial N_2}(K(x), 0) = -ra(x, y)$$

$$\frac{\partial g}{\partial N_1}(K(x), 0) = 0$$

$$\frac{\partial g}{\partial N_2}(K(x), 0) = r \left[1 - a(y, x) \frac{K(x)}{K(y)} \right]$$

D'où la matrice Jacobienne suivante :

$$J(K(x), 0) = \begin{pmatrix} -r & -ra(x, y) \\ 0 & r \left[1 - a(y, x) \frac{K(x)}{K(y)} \right] \end{pmatrix}$$

C'est une matrice triangulaire, donc ses valeurs propres sont égales aux termes diagonaux, soit :

$$\lambda_1 = -r < 0$$

$$\lambda_2 = r \left[1 - a(y, x) \frac{K(x)}{K(y)} \right]$$

Donc l'équilibre du résident est instable si et seulement si :

$$\lambda_2 = r \left[1 - a(y, x) \frac{K(x)}{K(y)} \right] > 0 \iff r \left[1 - a(x, y) \frac{K(x)}{K(y)} \right] > 0 = s(x, y) > 0$$

car $a(y, x) = a(x, y)$. On retrouve ici l'équation de fitness d'invasion du mutant !

4.4 Q4 : Exprimer le gradient de sélection

Cela revient à demander le point singulier de la dynamique adaptative, là où $s(x, y) = 0$. Un point singulier de la dynamique adaptative x^* est défini tel que :

$$s'(x, y) = 0 \iff \frac{\partial s}{\partial y}(x, y) \Big|_{y=x=x^*} = 0$$

En se souvenant que $(\frac{u}{v})' = \frac{u'v - uv'}{v^2}$, on exprime :

$$\frac{\partial s}{\partial y}(x, y) = -rK(x) \frac{\frac{\partial a}{\partial y}(x, y)K(y) - a(x, y)K'(y)}{K(y)^2} = -rK(x) \frac{\frac{\partial F}{\partial y}(x - y)K(y) - F(x - y)K'(y)}{K(y)^2}$$

Avec $a(x, y) = F(x - y)$ avec $F(0) = 1$ et $F'(0) = 0$.

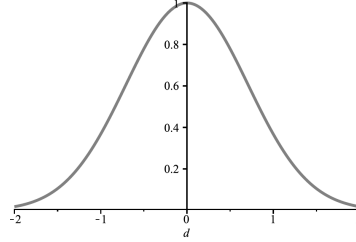


Figure 14 – Fonction de compétition de distance $d = x_i - x_j$

Soit $G(y) = x - y$. On a $F(x - y) = F(G(y)) = (F \circ G)(y)$. En se souvenant que $(u \circ v)' = (u' \circ v) \times v'$, on obtient :

$$\frac{\partial F}{\partial y}(x - y) = -F'(x - y)$$

Ainsi :

$$\frac{\partial s}{\partial y}(x, y) = -rK(x) \frac{-F'(x - y)K(y) - F(x - y)K'(y)}{K(y)^2}$$

Il vient :

$$\left. \frac{\partial s}{\partial y}(x, y) \right|_{y=x} = -rK(x) \frac{-\overbrace{F'(0)}^{=0} K(x) - \overbrace{F(0)}^{=1} K'(x)}{K(x)^2} = r \frac{F(0)K'(x)}{K(x)}$$

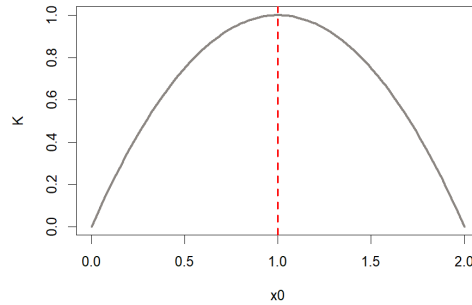


Figure 15 – $K(x)$

D'où x^* est un point singulier tel que $D(x^*) = K'(x^*) = 0 \iff x^* = x_0$.

4.5 Q5 : Stabilité du point singulier x^*

Cela revient à se poser la question :

$$0 > K''(x_0) > F''(0) < 0$$

car nous avons vu en cours que x^* est évolutivement stable si :

$$\left. \frac{\partial_s^2}{\partial y^2}(x, y) \right|_{y=x=x^*} < 0$$

En se souvenant que $(\frac{u}{v})' = \frac{u'v - uv'}{v^2}$ et que $(u^2)' = 2u'u$, on dérive :

$$\begin{aligned} \frac{\partial_s^2}{\partial y^2}(x, y) &= -rK(x) \frac{\frac{\partial}{\partial y} \left[-F'(x-y)K(y) - F(x-y)K'(y) \right] K(y)^2}{K(y)^4} \\ &\quad + rK(x) \frac{\left[-F'(x-y)K(y) - F(x-y)K'(y) \right] 2K'(y)K(y)}{K(y)^4} \\ &= -rK(x) \frac{\left[F''(x-y)K(y) - F(x-y)K''(y) \right]}{K(y)^2} \\ &\quad + rK(x) \frac{\left[-F'(x-y)K(y) - F(x-y)K'(y) \right] 2K'(y)}{K(y)^3} \end{aligned}$$

En posant $y = x$, il vient :

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial_s^2}{\partial y^2}(x, y) \right|_{y=x=x^*} &= -rK(x) \frac{\left[-F''(0)K(x) - F(0)K''(x) \right]}{K(x)^2} \\ &\quad + rK(x) \frac{\left[-F'(0)K(x) - F(0)K'(x) \right] 2K'(x)}{K(x)^3} \\ &= -r \frac{\left[F''(0)K(x) - K''(x) \right]}{K(x)} \\ &\quad - r \frac{2K'(x)^2}{K(x)^2} \end{aligned}$$

Enfin, en utilisant $K'(x) = 0$ et $K(x^*) = K(x_0) = K_0 = 1$, on obtient :

$$\left. \frac{\partial_s^2}{\partial y^2}(x, y) \right|_{y=x=x^*} = -r[F''(0) - K''(x^*)] = r[K''(x^*) - F''(0)]$$

La condition de stabilité est donc lorsque : $K''(x^*) > F''(0)$

Avec $(e^u)' = u'e^u$ et $(uv)' = u'v + uv'$ et $F(x - y) = F(d) = e^{\left(\frac{-2d}{\sigma_a^2}\right)}$ on obtient :

$$F(d) = e^{\left(\frac{-2d}{\sigma_a^2}\right)}$$

$$F'(d) = \frac{-2}{\sigma_a^2} \cdot e^{\left(\frac{-2d}{\sigma_a^2}\right)}$$

$$F''(d) = \frac{-2}{\sigma_a^2} \cdot e^{\left(\frac{-2d}{\sigma_a^2}\right)} - \left(\frac{-2}{\sigma_a^2}\right) \cdot \left(\frac{-2}{\sigma_a^2}\right) \cdot e^{\left(\frac{-2d}{\sigma_a^2}\right)}$$

Soit $F''(0) = \frac{-2}{\sigma_a^2}$

On calcule maintenant $K''(x)$:

$$K(x) = K_0 - \lambda(x - x_0)^2$$

$$K'(x) = -2\lambda(x - x_0)$$

Soit $K''(x) = -2\lambda$

On en déduit la condition de stabilité :

$$\begin{aligned} K''(0) > F''(x_0) &\iff \frac{-2}{\sigma_a^2} > -2\lambda \\ &\iff \frac{1}{\lambda} > \sigma_a^2 \end{aligned}$$

Pour qu'il y ait stabilité, il faut donc que la compétition s'étale assez pour laisser la place à plusieurs espèces dans la niche de ressource modélisée par $K(x)$!

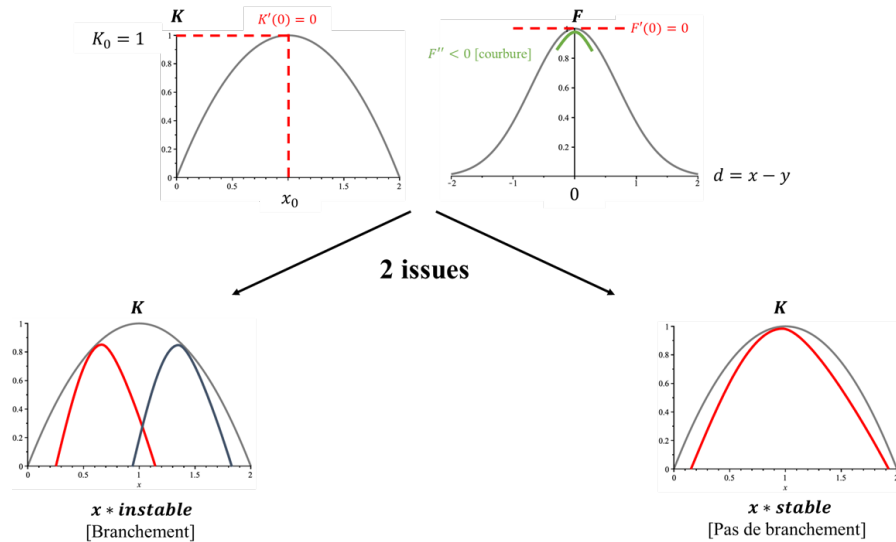


Figure 16 — On a un embranchement quand on peut placer plusieurs fonctions de compétition sous la courbe des ressources K

4.6 Q6 : Attractivité de x^*

On calcule la dérivée du gradient de sélection par rapport à x :

$$D'(x) = \frac{dD(x)}{dx} < 0$$

avec

$$D(x) = \frac{\partial s}{\partial y}(x, y) = -rK(x) \left(\frac{-F'(x-y)K(y) - F(x-y)K'(y)}{K(y)^2} \right)$$

Soit :

$$\begin{aligned} D(x) = \frac{\partial s}{\partial y}(x, y) \Big|_{x=y} &= -rK(x) \left(\frac{-\overbrace{F'(0)}^{=0} K(\textcolor{red}{x}) - \overbrace{F(0)}^{=1} K'(\textcolor{red}{x})}{K(\textcolor{red}{x})^2} \right) \\ &= \frac{r}{K(x)} K'(x) \end{aligned}$$

Donc

$$D'(x) = \frac{r}{K(x)^2} \left(K''(x)K(x) - K'(x)^2 \right)$$

On s'intéresse maintenant à $D'(x^* = x_0)$ en sachant $K'(x_0) = 0$ et $K(x_0) = K_0$ d'où :

$$\begin{aligned} D'(x^* = x_0) &= \frac{r}{K_0^2} \left(K''(x_0) \cancel{K_0} \right) \\ &= \frac{r}{K_0} \left(K''(x_0) \right) \end{aligned}$$

$\frac{r}{K_0} \left(K''(x_0) \right) < 0$ car $K''(x) < 0 \quad \forall x$ car la fonction est concave. x_0 est donc toujours attractif !