Introduction à la Dynamique Adaptative

Thomas Koffel

Ecole-chercheur sur les modèles ressources-consommateurs

Introduction

- S’ancre naturellement dans la **théorie des jeux** (Von Neumann, Smith & Price, Hofbauer & Sigmund, Nowak).
- Nombreux précurseurs en **écologie théorique** et des communautés (Peter Abrams).
- Développements dans les années 90, notamment autour de Hans Metz (1996) : Diekmann, Geritz, Kisdi, Meszéna, Ferrière, Doebeli, Rinaldi…
- Approche plus générale, modèles aléatoires individus-centrés (2000): Méléard, Champagnat…

L’évolution

Le mécanisme de l’évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*
- 2) Héritabilité
  - *hérédité, culture, épigénétique…*

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*
- 2) Héritabilité
  - *hérédité, culture, épigénétique…*
- 3) Variation
  - *polymorphisme, mutations…*

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*
- 2) Héritabilité
  - *hérédité, culture, épigénétique…*
- 3) Variation
  - *polymorphisme, mutations…*

La sélection

Partant des idées de Malthus (1789)…

"the increase of population is **necessarily limited by the means of subsistence,** […] the actual population [is] kept equal to the means of subsistence, by **misery and vice**"

… Darwin les transpose aux populations naturelles :

"[…] as more individuals are produced that can possibly survive,
there must in every case be a **struggle for existence**,
either one individual **with another of the same species**,
or with the individuals of **distinct species**,
or with the **physical conditions of life**."

La sélection

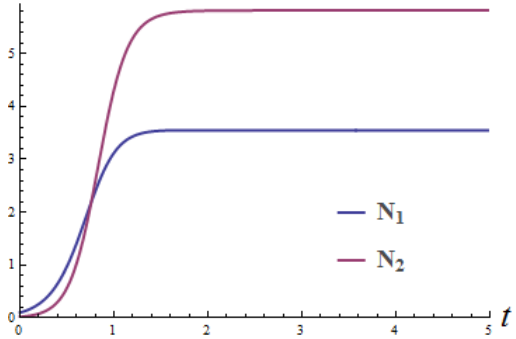
Au cœur des **modèles de dynamique des populations,** au travers de **la compétition** :

$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2)\,N_1$$
$$\frac{dN_2}{dt} = (r_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)\,N_2$$

La sélection

Au cœur des **modèles de dynamique des populations,** au travers de **la compétition** :

$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2)\,N_1$$
$$\frac{dN_2}{dt} = (r_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)\,N_2$$

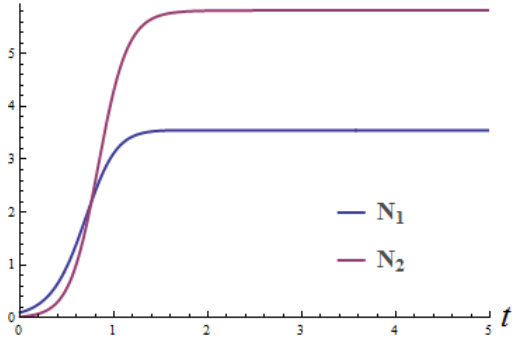


« struggle for existence »

La sélection

Au cœur des **modèles de dynamique des populations,** au travers de **la compétition** :

$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2)\,N_1$$
$$\frac{dN_2}{dt} = (r_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)\,N_2$$



« struggle for existence »

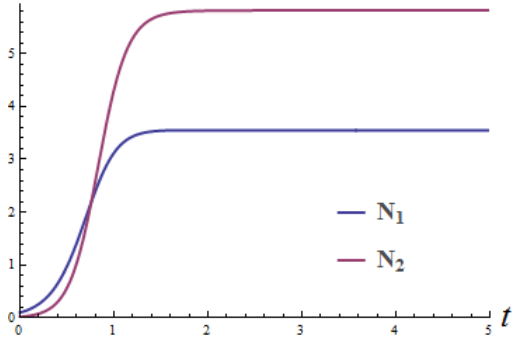
Naturellement inclus dans les modèles **ressource-consommateur** :

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha RN$$

La sélection

Au cœur des **modèles de dynamique des populations,** au travers de **la compétition** :

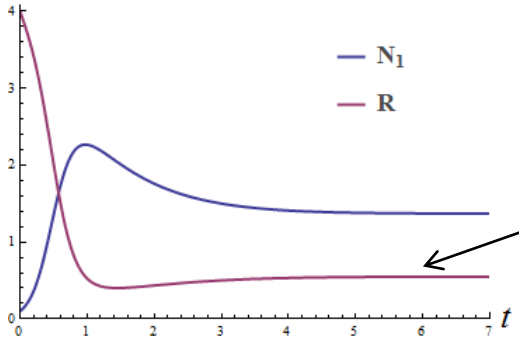
$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2)\,N_1$$
$$\frac{dN_2}{dt} = (r_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)\,N_2$$



« struggle for existence »

Naturellement inclus dans les modèles **ressource-consommateur** :

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha RN$$

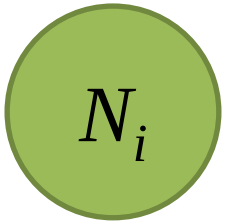


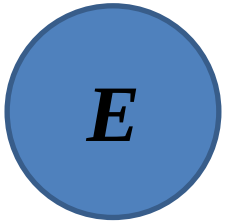
« struggle for existence »

La sélection

Ces interactions se synthétisent formellement en introduisant un vecteur environnement $\boldsymbol{E}$:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i(\boldsymbol{E})N_i$$



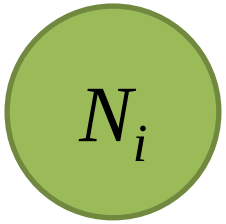


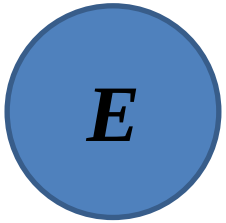
La sélection

Ces interactions se synthétisent formellement en introduisant un vecteur environnement $\boldsymbol{E}$:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i(\boldsymbol{E})N_i$$

- ressources
- prédateurs
- parasites
- maladies
- …



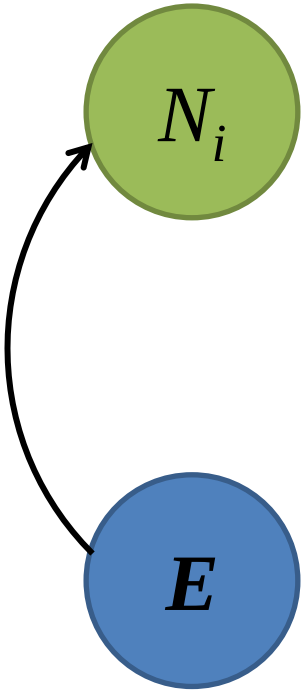


La sélection

Ces interactions se synthétisent formellement en introduisant un vecteur environnement $\boldsymbol{E}$:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i(\boldsymbol{E})N_i$$

- ressources
- prédateurs
- parasites
- maladies
- …



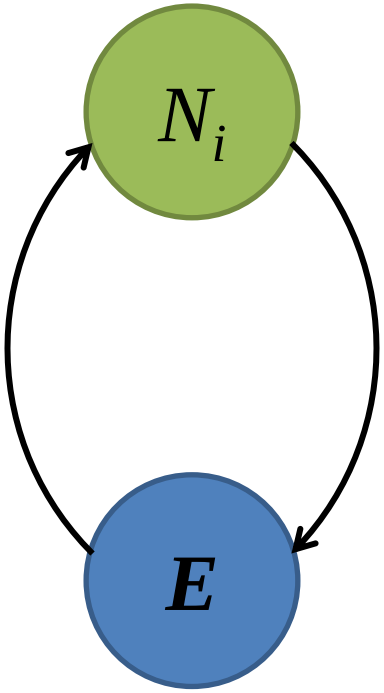
- Les conditions environnementales déterminent le taux de croissance de la population

La sélection

Ces interactions se synthétisent formellement en introduisant un vecteur environnement $\boldsymbol{E}$:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i(\boldsymbol{E})N_i$$

- ressources
- prédateurs
- parasites
- maladies
- …



boucle de rétroaction environnementale

- Les conditions environnementales déterminent le taux de croissance de la population
- La taille de la population détermine les conditions environnementales

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*
- 2) Héritabilité
  - *hérédité, culture, épigénétique…*
- 3) Variation
  - *polymorphisme, mutations…*

Héritabilité

- Limitant le réalisme génétique à son minimum, supposons qu'en l'absence de mutations :
  - la reproduction est **clonale** (pas de sexualité)
  - Le phénotype est **complètement hérité** (pas de génotype)

Héritabilité

- Limitant le réalisme génétique à son minimum, supposons qu'en l'absence de mutations :
  - la reproduction est **clonale** (pas de sexualité)
  - Le phénotype est **complètement hérité** (pas de génotype)
- Cadre naturel des modèles de dynamique des population :
  - Une densité N_i décrit une **population de clones**. Les paramètres démographiques $\boldsymbol{u_i}$ de cette population, aussi appelés **traits**, sont déterminés par le phénotype de ces clones.

L'évolution

Le mécanisme de l'évolution par sélection naturelle repose sur **trois ingrédients clés** (Darwin, 1859) :

- 1) Sélection
  - *« struggle for existence »*
- 2) Héritabilité
  - *hérédité, culture, épigénétique…*
- 3) Variation
  - *polymorphisme, mutations…*

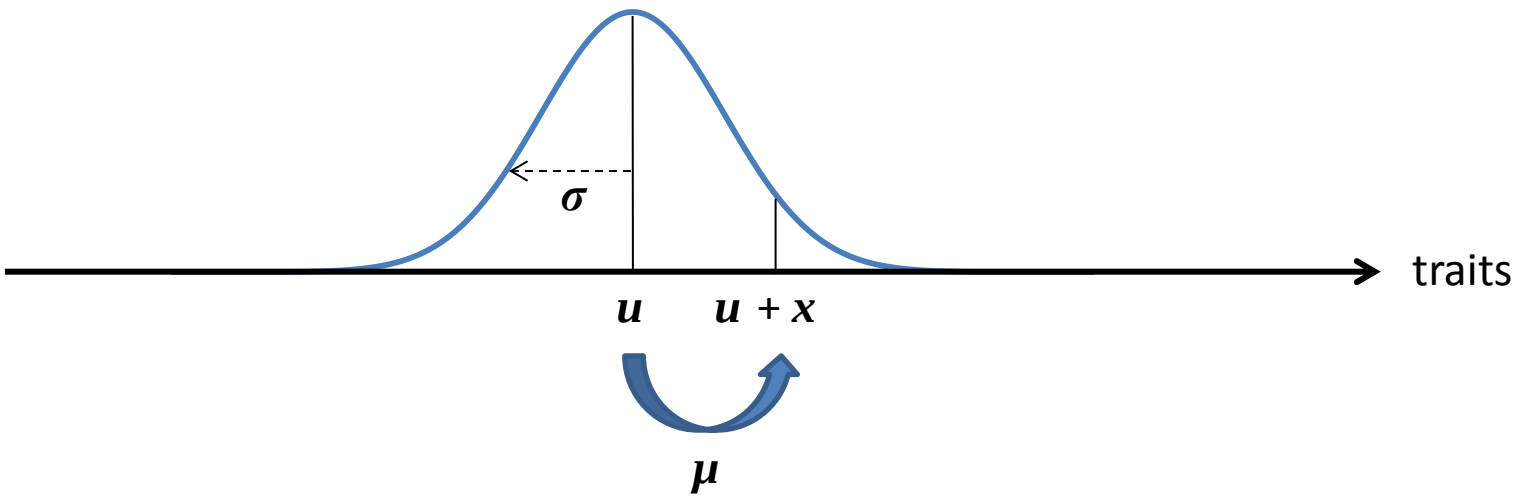
Variation

- La variation dans la population est entretenue par un **mécanisme de mutation** ad-hoc :

Variation

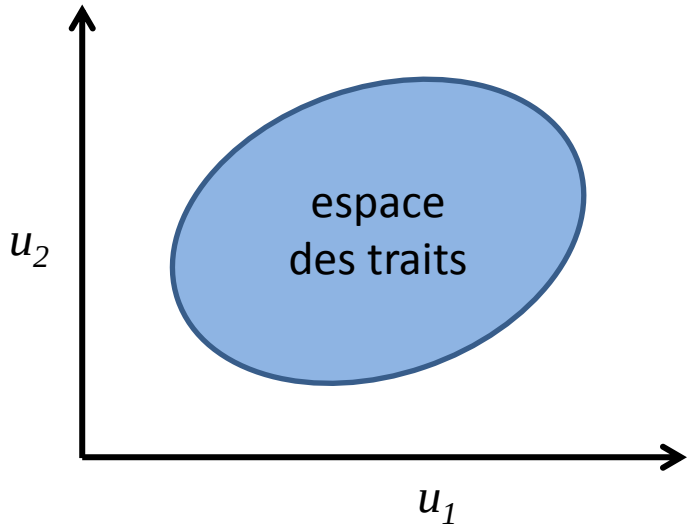
- La variation dans la population est entretenue par un **mécanisme de mutation** ad-hoc :

Une **population** de traits $\boldsymbol{u}$
génère des individus mutants à un **taux** $\boldsymbol{\mu}$
de traits $\boldsymbol{v} = \boldsymbol{u} + \boldsymbol{x}$ tirés selon une loi de probabilité d'**écart type** $\boldsymbol{\sigma}$



Espace des traits

- Les traits sont des **nombres réels**.
- **Les traits peuvent être liés entre eux par des contraintes implicites.**
- La dimension est donnée par le nombre de **traits indépendants**.

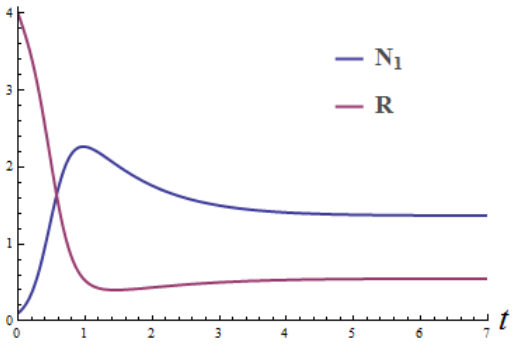


- Les bords de l'espace traduisent des inégalités entre traits résultant de **compromis d'allocation**, ou « trade-offs ».

Espace des traits

- Exemple du chemostat à une ressource :

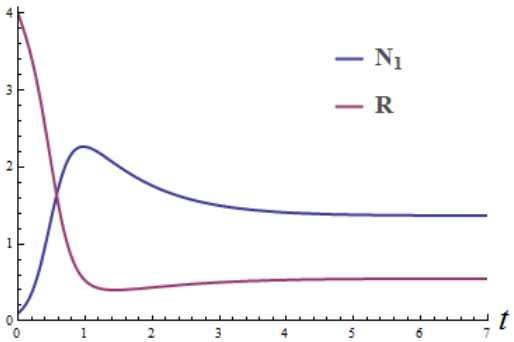
$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$



Espace des traits

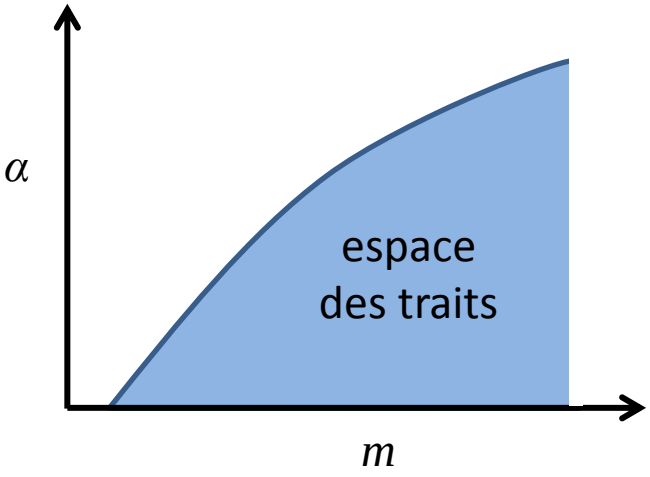
- Exemple du chemostat à une ressource :

$$\boxed{\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N}$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$



- Trade-off entre α et m :

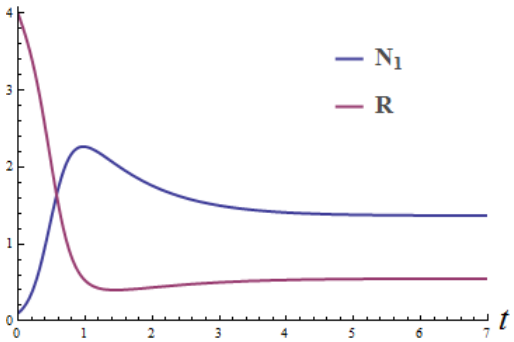
$$X_\alpha + X_m \leq 1$$



Espace des traits

- Exemple du chemostat à une ressource :

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$

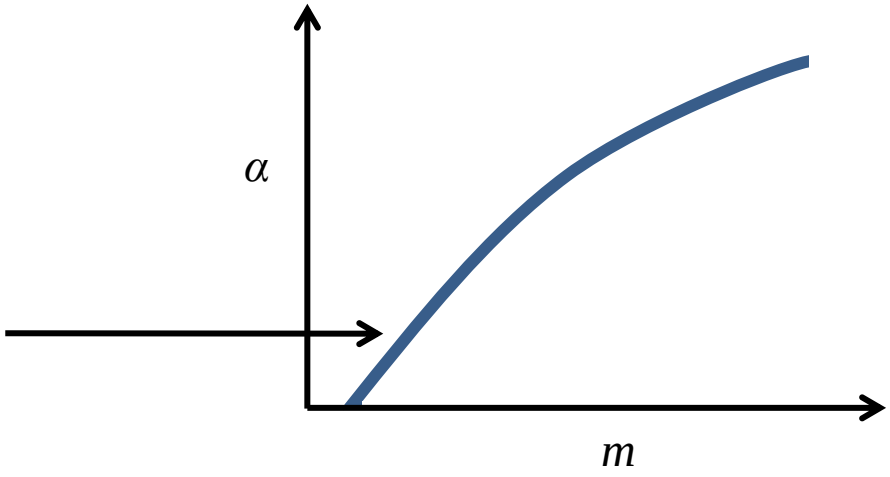


- Trade-off entre α et m :

$$X_\alpha + X_m \leq 1$$

si pris saturé :

$$\alpha = f(m)$$



Récapitulatif

- Ingrédients pour la dynamique adaptative :
  - Des traits
  - Des compromis ou « trade-offs »
  - Un **modèle mécaniste** d'interactions entre populations
  - Des mutations

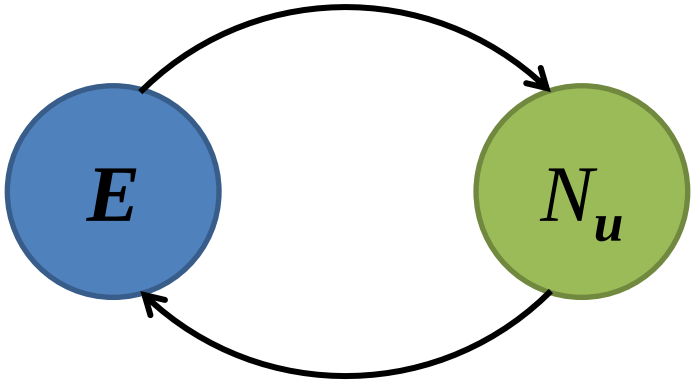
Récapitulatif

- Ingrédients pour la dynamique adaptative :
  - Des traits
  - Des compromis ou « trade-offs »
  - Un **modèle mécaniste** d'interactions entre populations
  - Des mutations

Quelle définition de la fitness ?

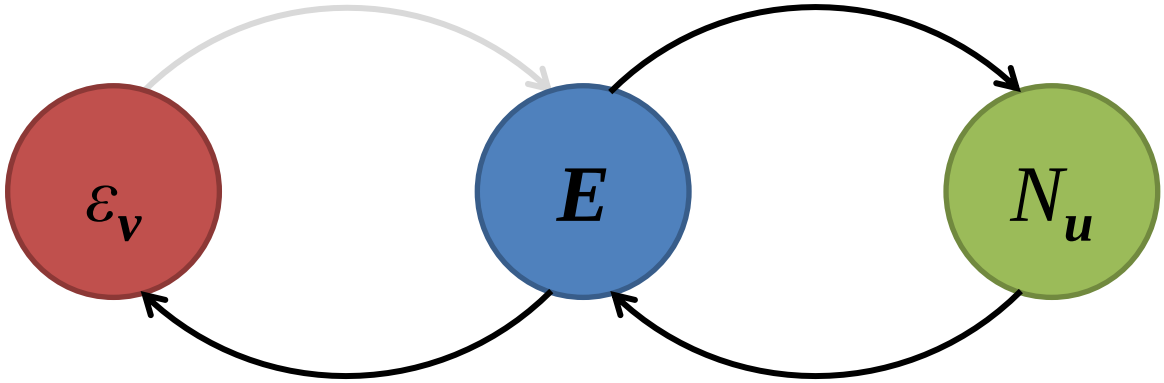
Fitness d'invasion

- On considère une population de **résidents $\boldsymbol{u}$**



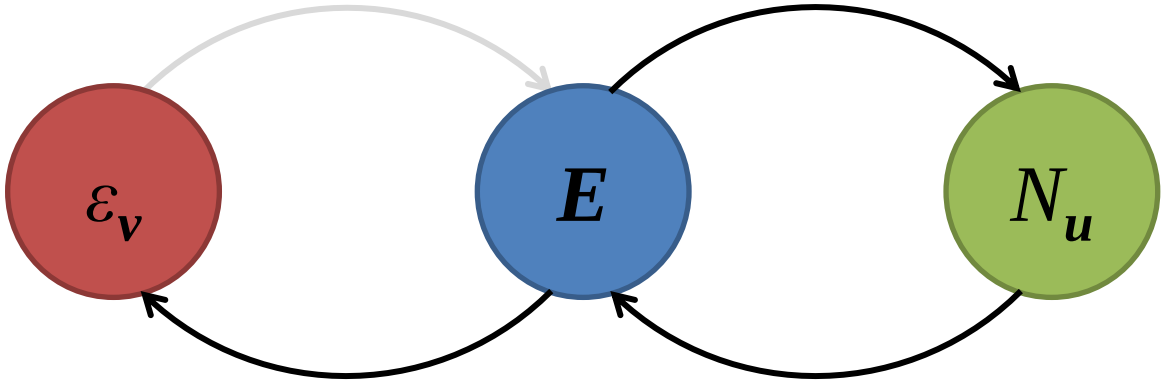
Fitness d'invasion

- On considère une population de **résidents u** dans laquelle on introduit **un mutant v**



Fitness d'invasion

- On considère une population de **résidents** $\boldsymbol{u}$
  dans laquelle on introduit **un mutant** $\boldsymbol{v}$



- Le **destin** du mutant est donné par sa capacité à envahir le système :

$$\frac{1}{\epsilon_{\boldsymbol{v}}}\frac{d\epsilon_{\boldsymbol{v}}}{dt} = \boxed{r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]}$$

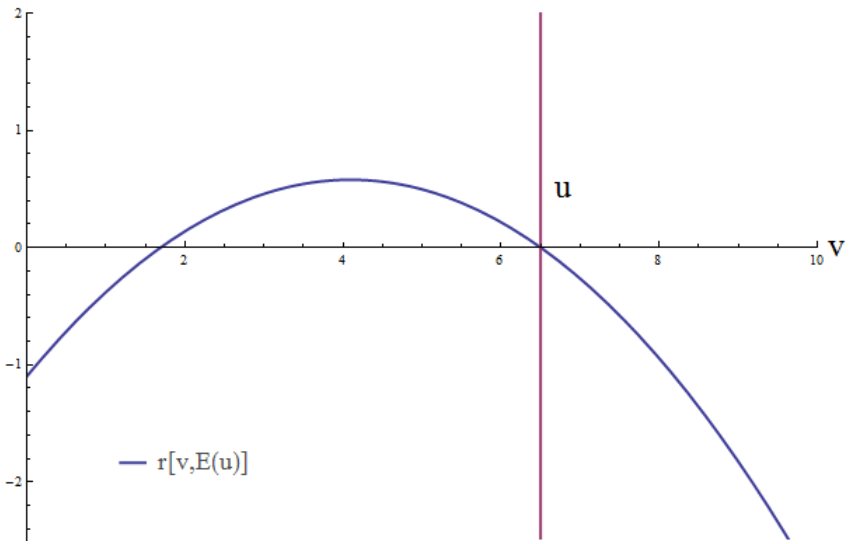
fitness d'invasion

Fitness d'invasion

- **Paysage de fitness** :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$$

à traits $\boldsymbol{u}$ du résident **fixés**

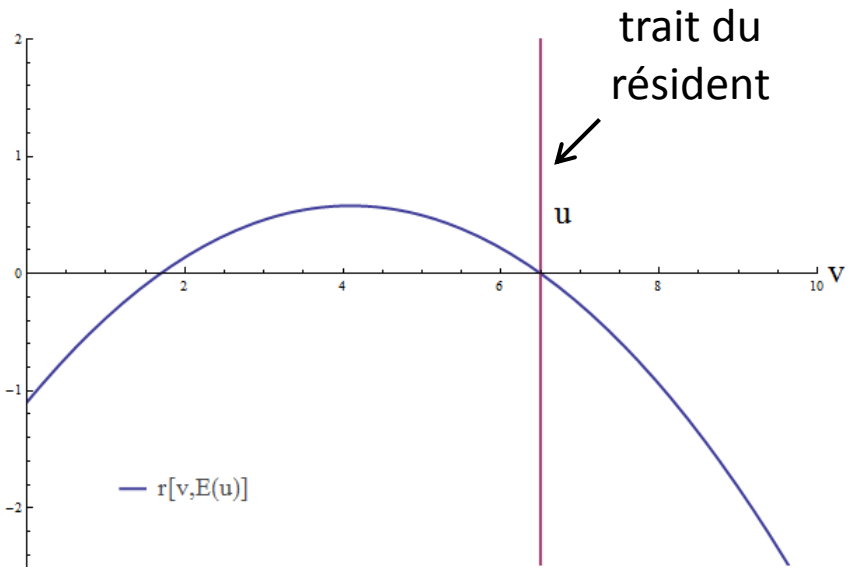


Fitness d'invasion

- **Paysage de fitness** :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$$

à traits $\boldsymbol{u}$ du résident **fixés**



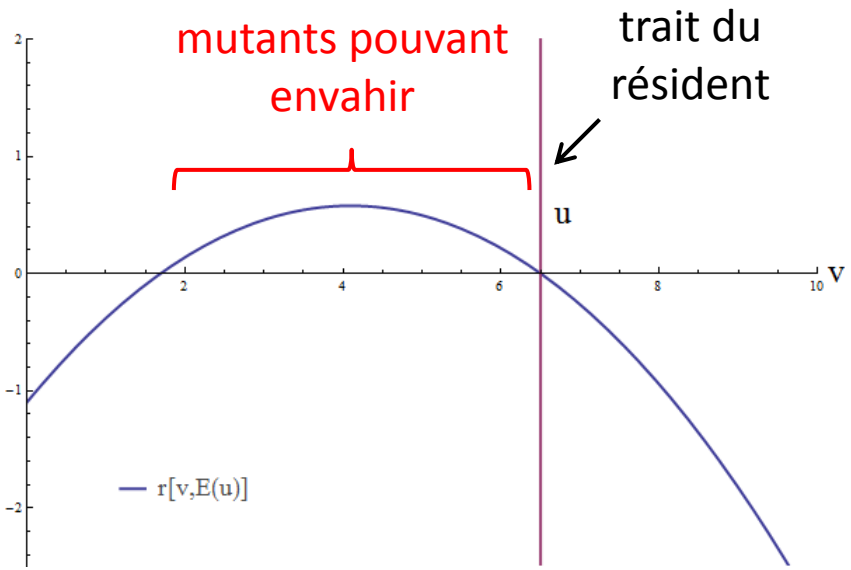
- Noter que $r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] = 0$.

Fitness d'invasion

- **Paysage de fitness** :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$$

à traits $\boldsymbol{u}$ du résident **fixés**



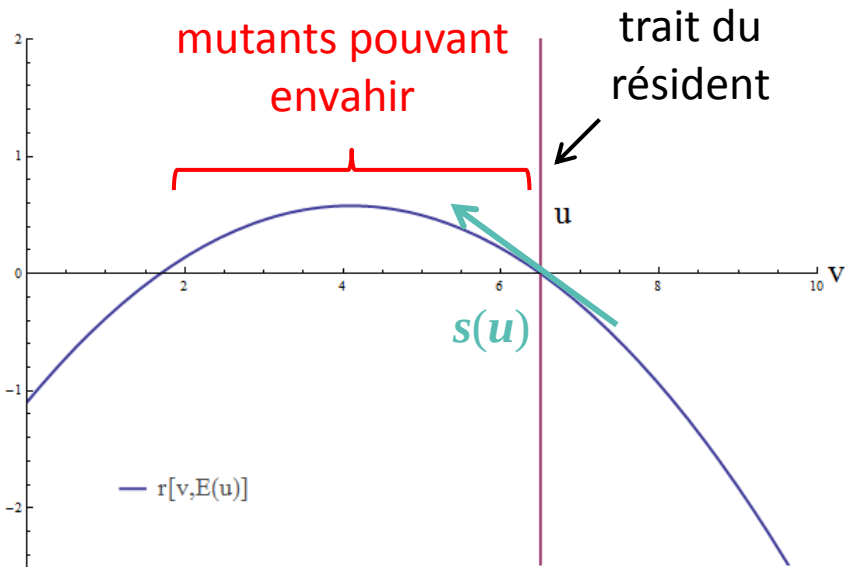
- Noter que $r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] = 0$.

Fitness d'invasion

- **Paysage de fitness** :

$$\boxed{r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]}$$

à traits $\boldsymbol{u}$ du résident **fixés**



- Noter que $r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] = 0$.

- Pour des petites mutations :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] \simeq \cancel{r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]} + (\boldsymbol{v} - \boldsymbol{u}).\boxed{\left.\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\right|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}}}$$

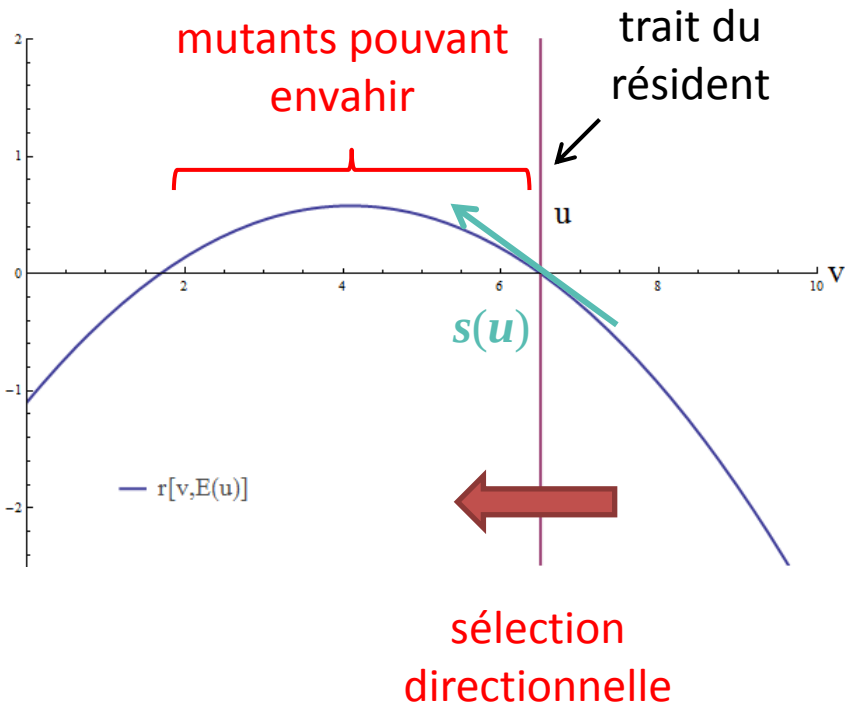
gradient de fitness $\boldsymbol{s}(\boldsymbol{u})$

Fitness d'invasion

- **Paysage de fitness** :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$$

à traits $\boldsymbol{u}$ du résident **fixés**



- Noter que $r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] = 0$.

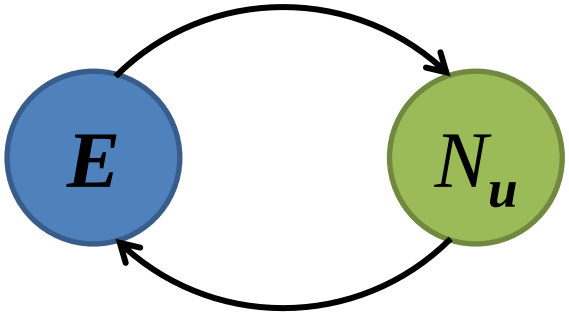
- Pour des petites mutations :

$$r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] \simeq r[\boldsymbol{u}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})] + (\boldsymbol{v} - \boldsymbol{u}).\boxed{\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}}}$$

gradient de fitness $s(u)$

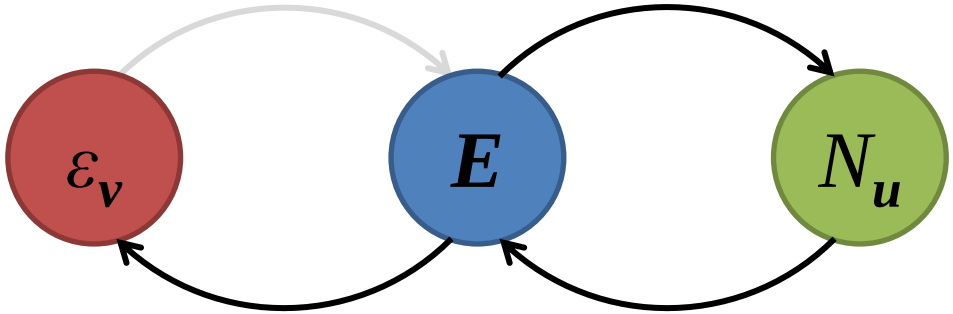
Fitness d'invasion

- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**



Fitness d'invasion

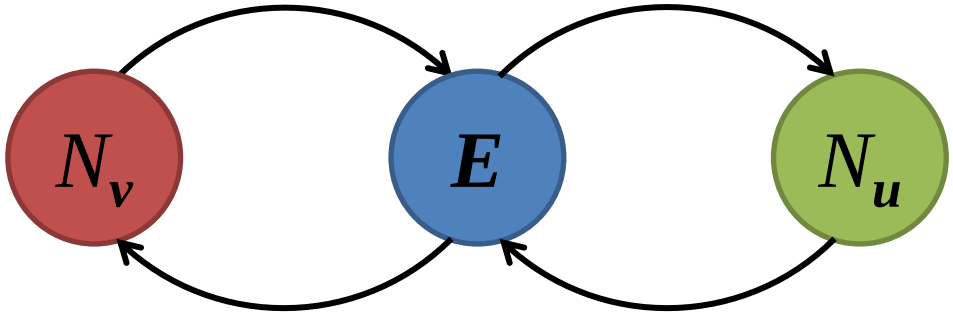
- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**



  – 1) **Invasion** par le mutant

Fitness d'invasion

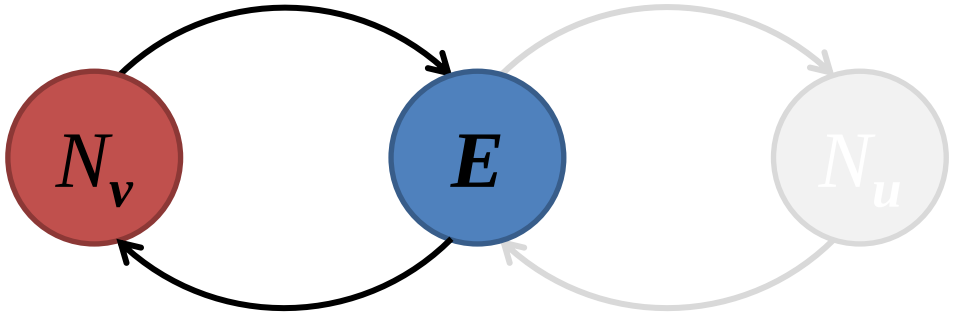
- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**



  - 1) **Invasion** par le mutant
  - 2) **Compétition** mutant-résident

Fitness d'invasion

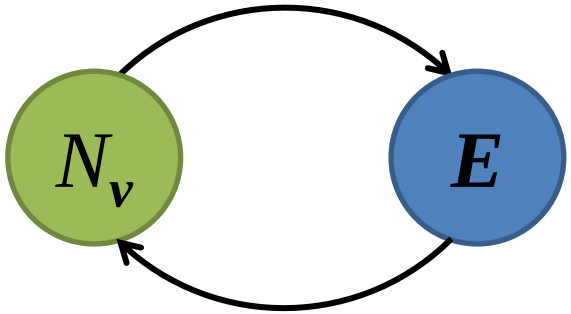
- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**



  - 1) **Invasion** par le mutant
  - 2) **Compétition** mutant-résident
  - 3) **Substitution** de l'ancien résident

Fitness d'invasion

- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**

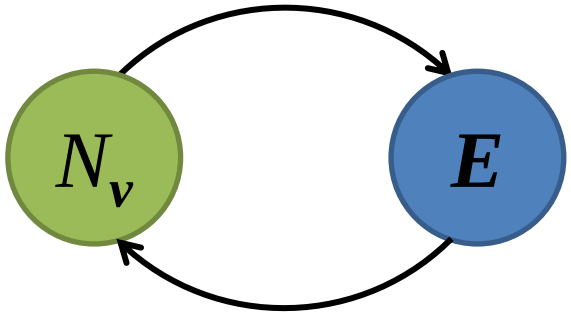


- Retour au point de départ avec un résident de trait $\boldsymbol{v}$.
  Séquence de Substitution de Traits (TSS)

- Repose sur le théorème « **Invasion implique substitution** » :

Fitness d'invasion

- Que se passe-t-il une fois qu'un **mutant a envahi ?**

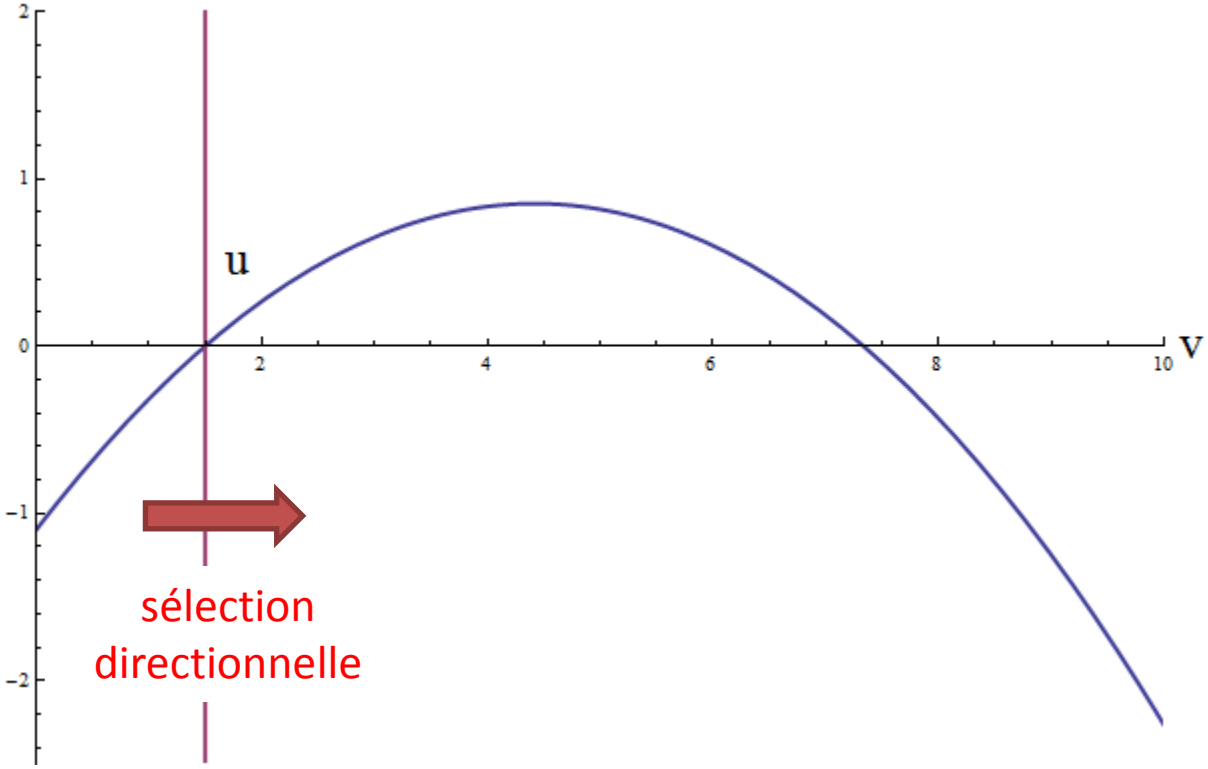


- Retour au point de départ avec un résident de trait $\boldsymbol{v}$.
  Séquence de Substitution de Traits (TSS)

- Repose sur le théorème « **Invasion implique substitution** » :
  - Sous plusieurs hypothèses, dont rareté et faible amplitude des mutations… (Dercole & Rinaldi)

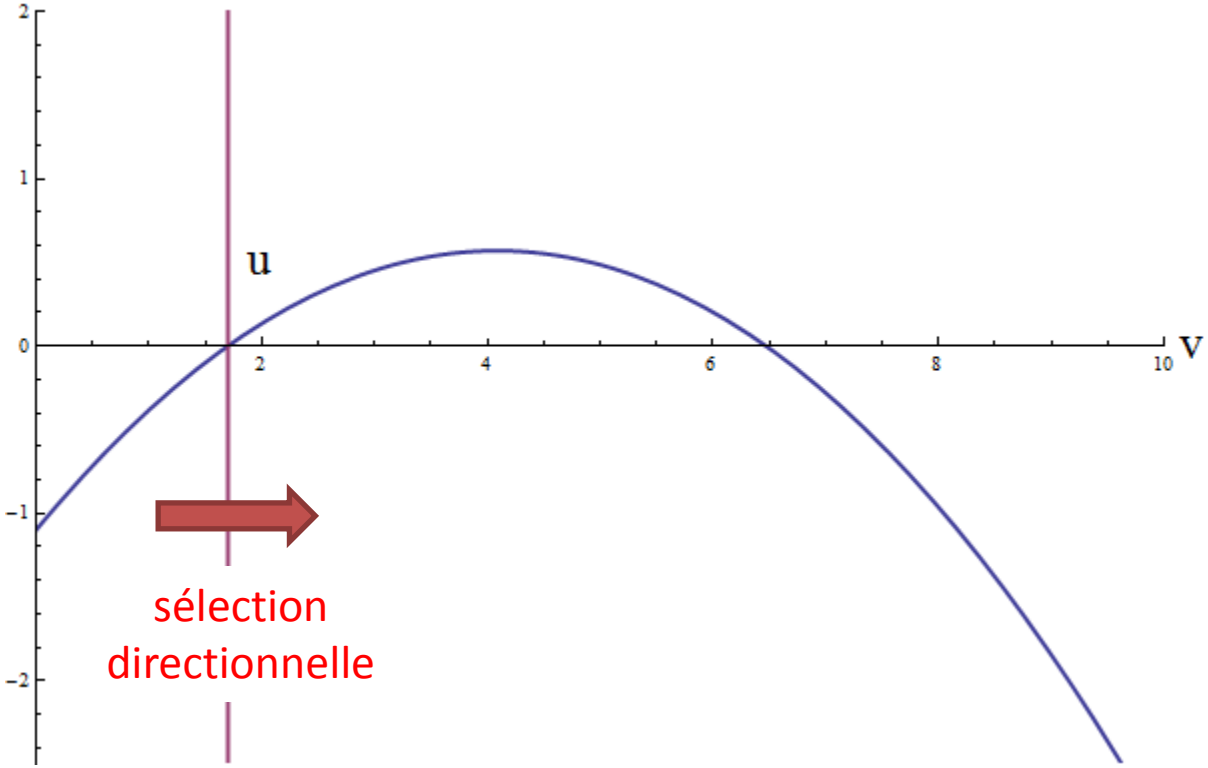
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



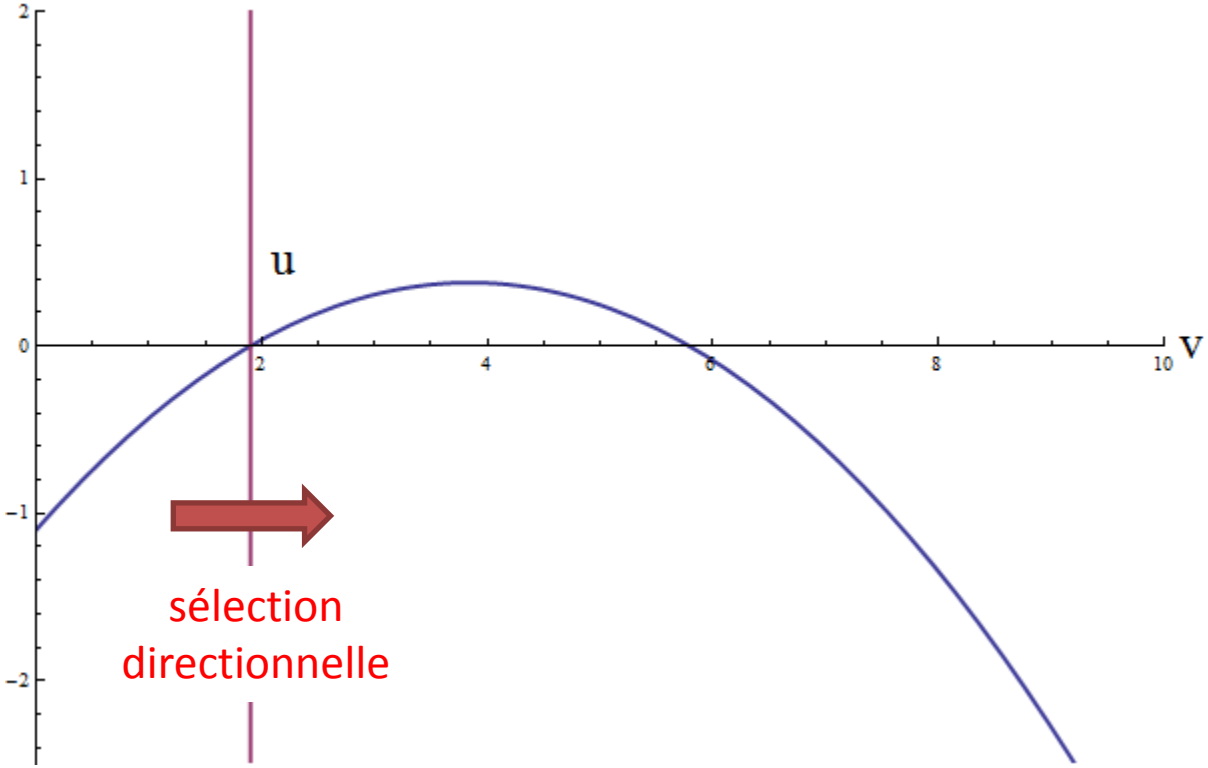
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



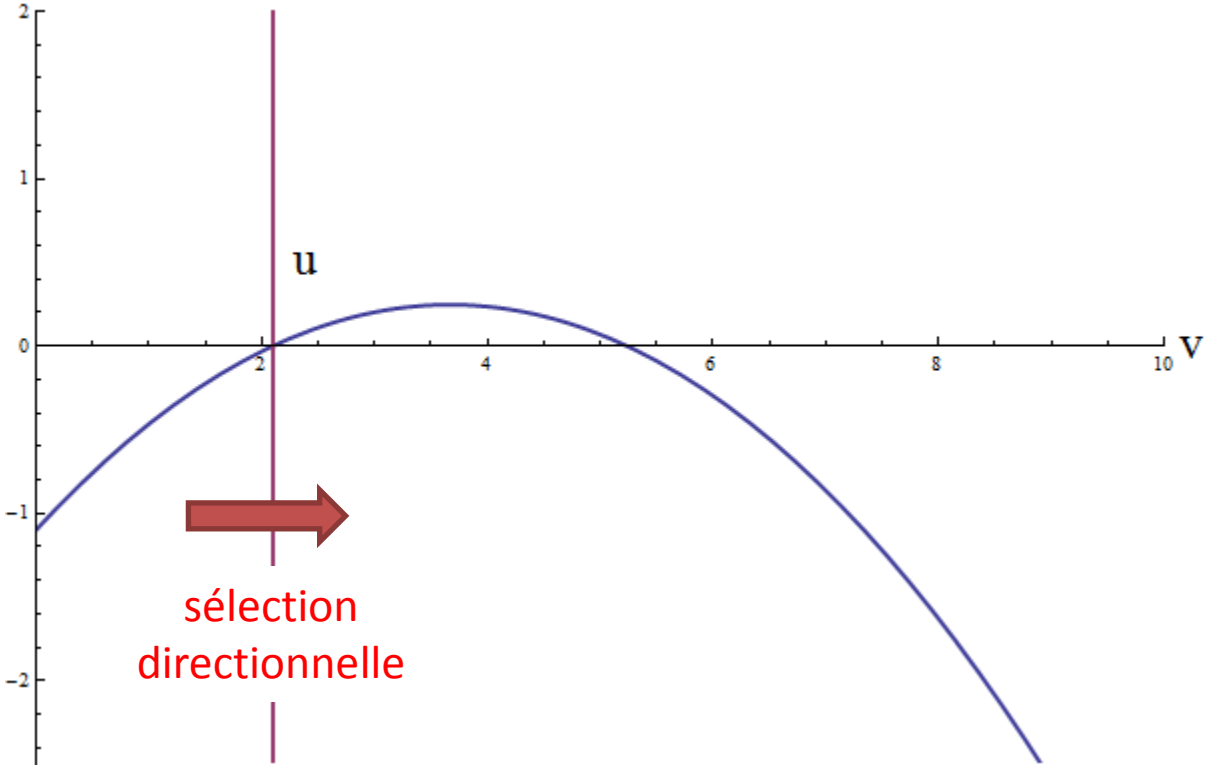
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



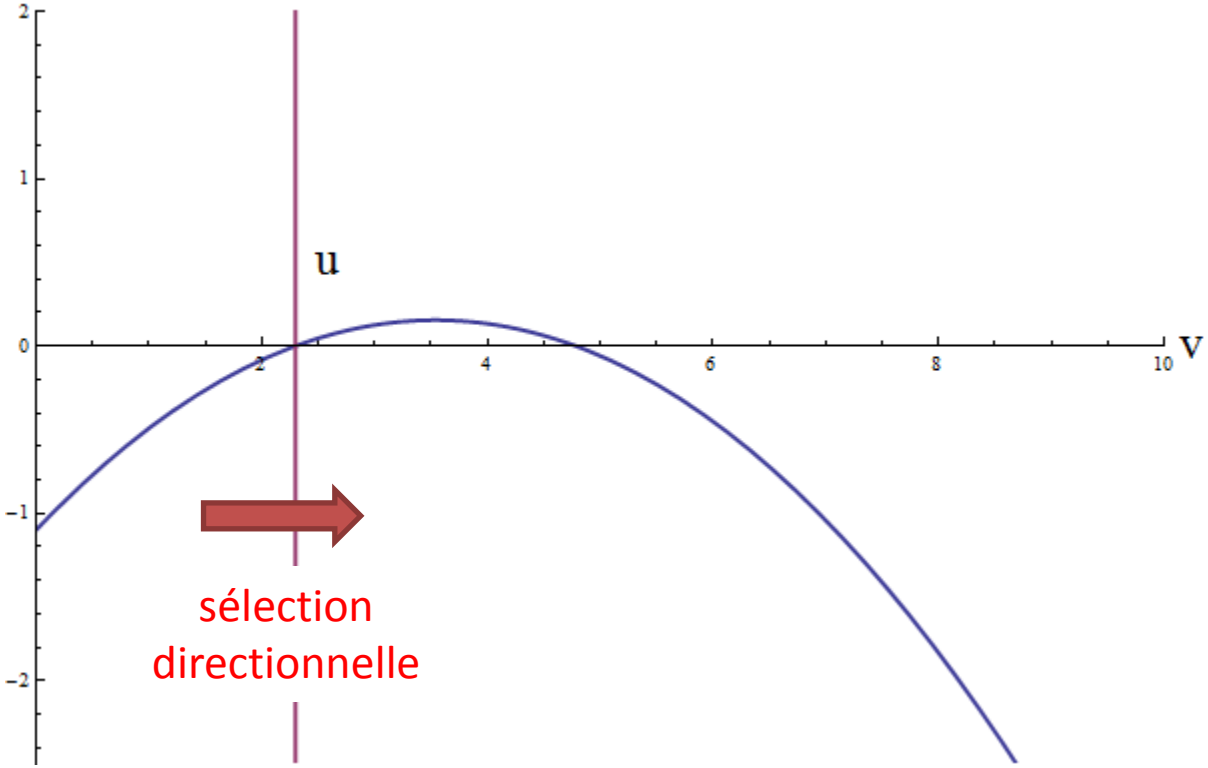
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



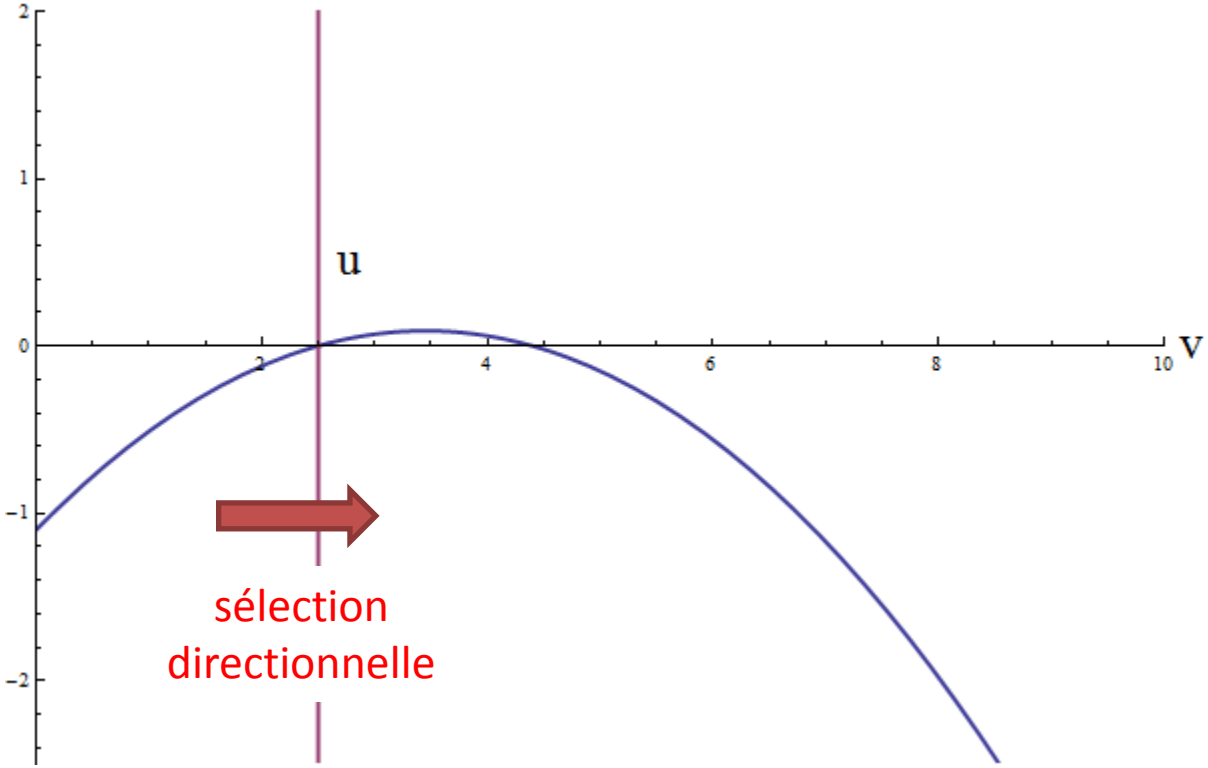
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



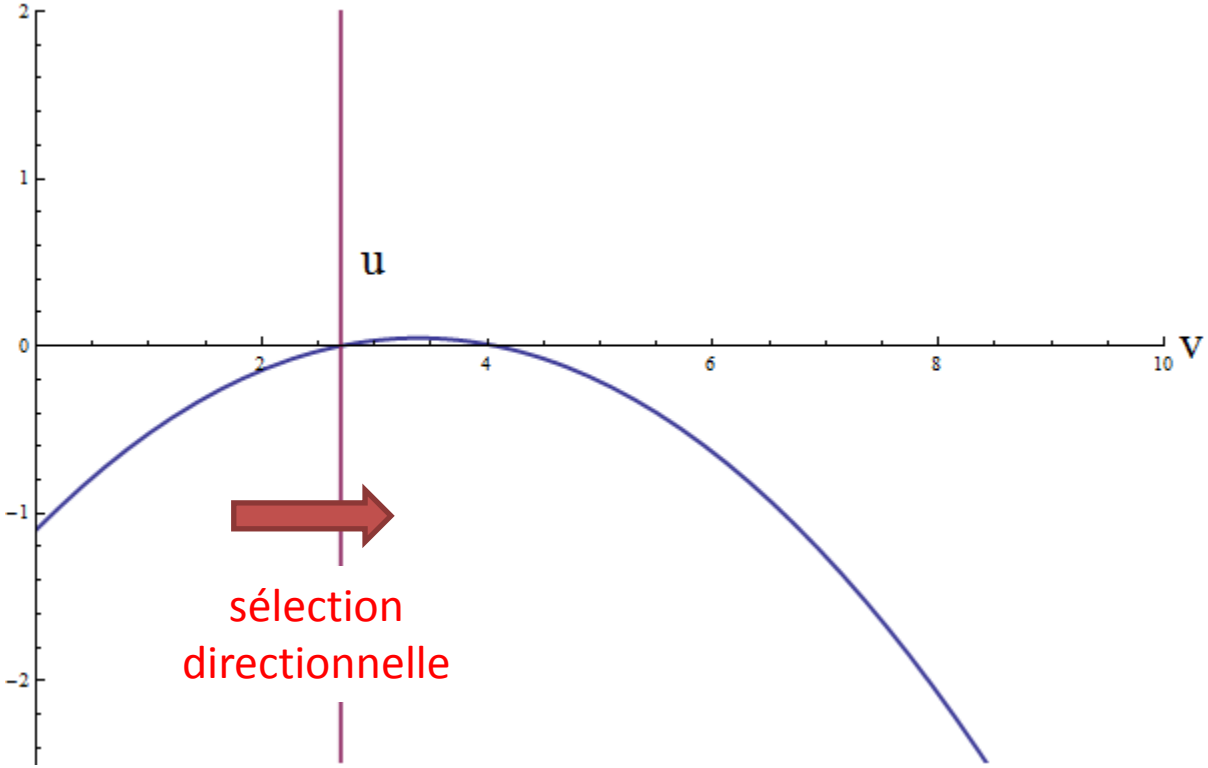
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



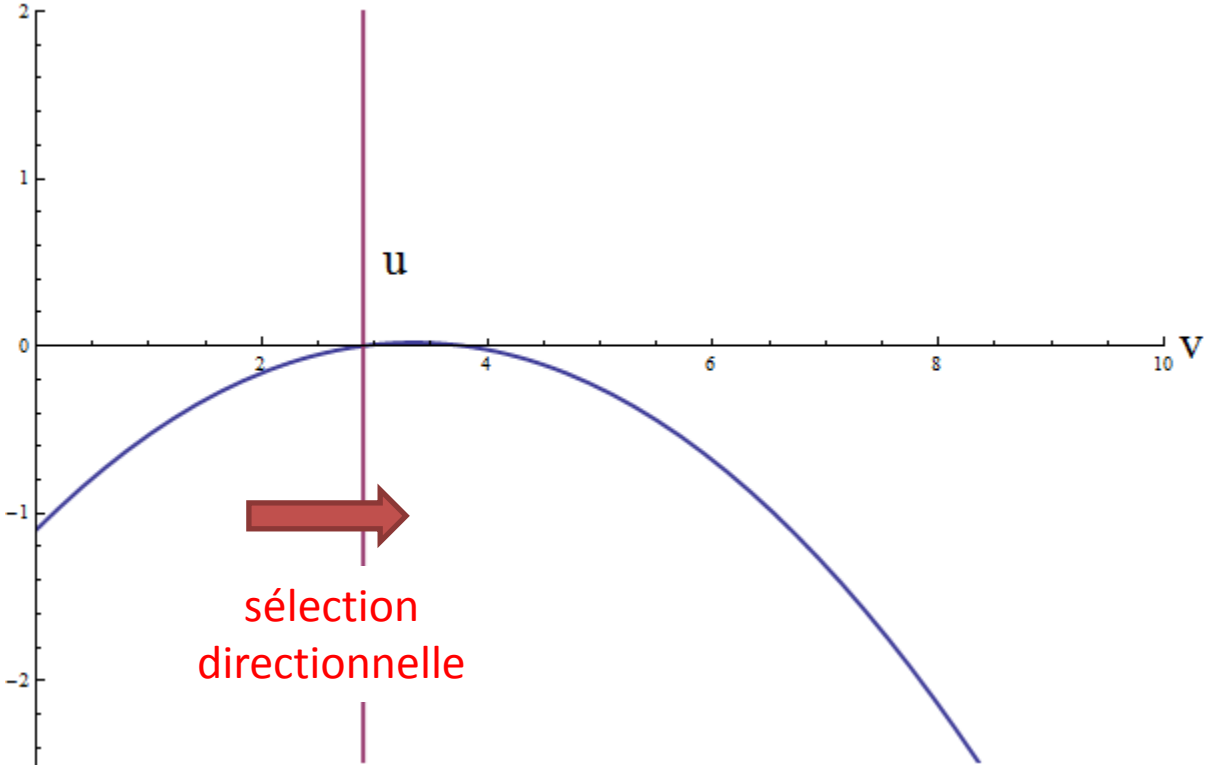
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



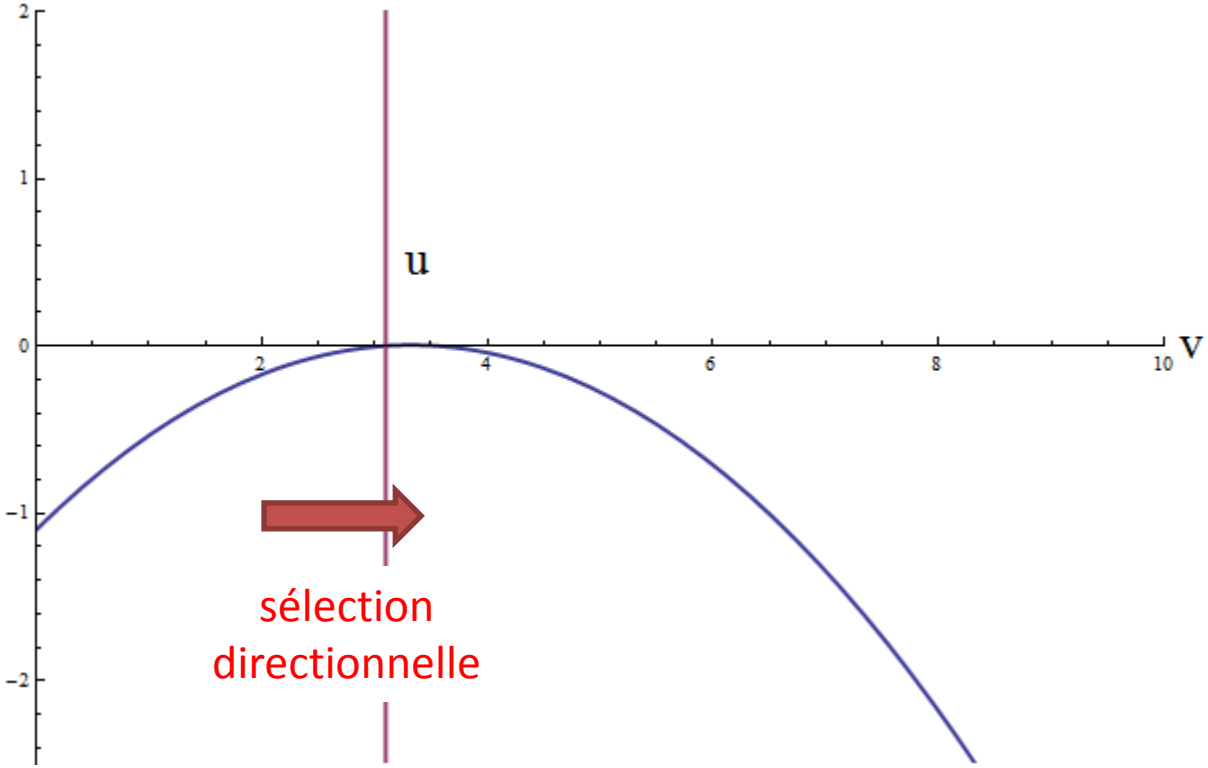
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



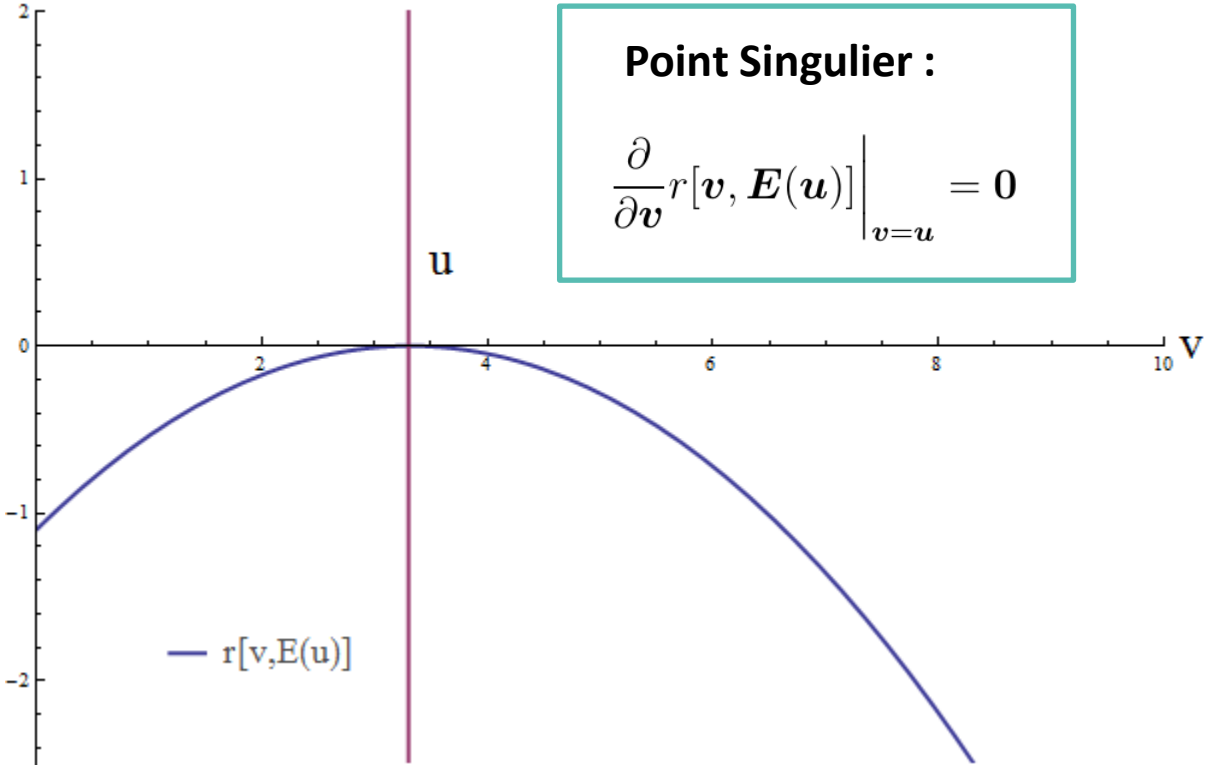
Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :

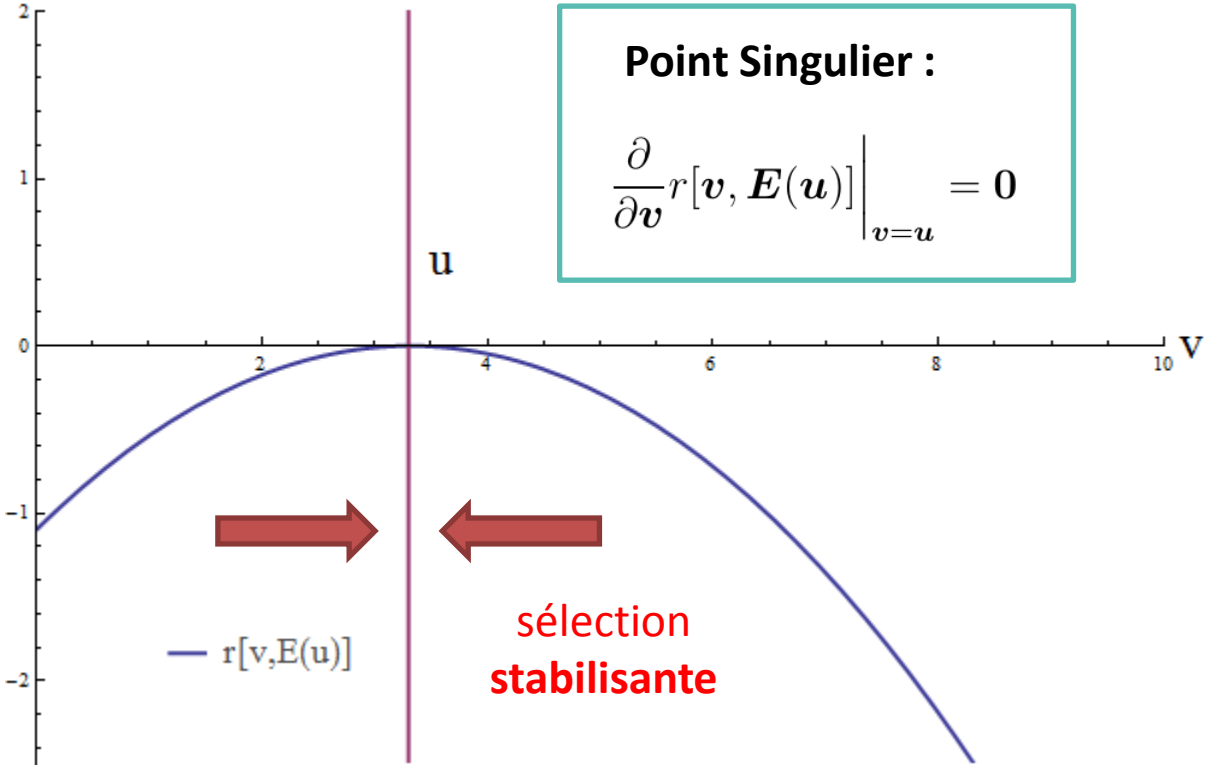


Point Singulier :

$$\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}} = \mathbf{0}$$

Fitness d'invasion

- Paysages de fitness :



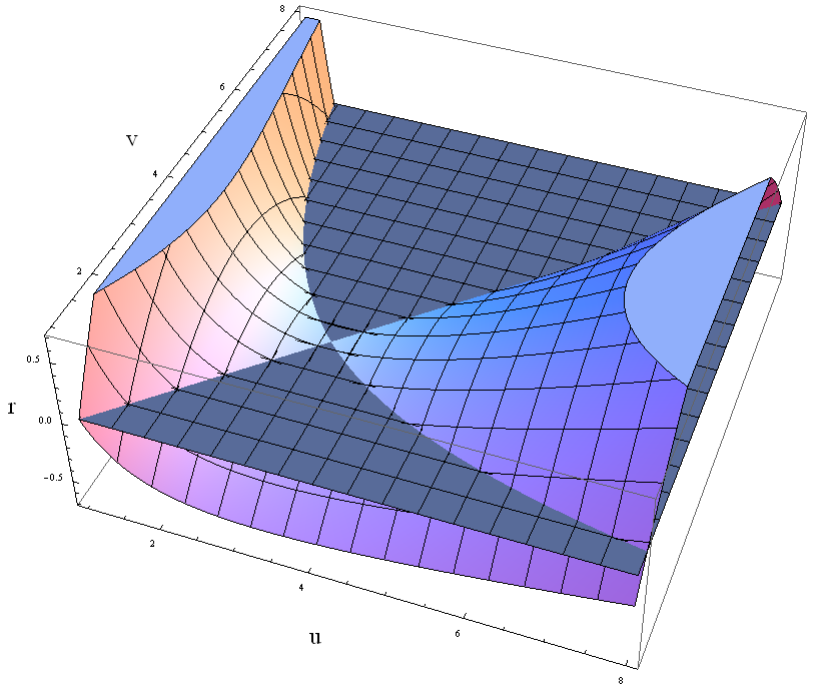
Point Singulier :

$$\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}} = 0$$

- Ici, Stratégie Evolutivement Stable (ESS)

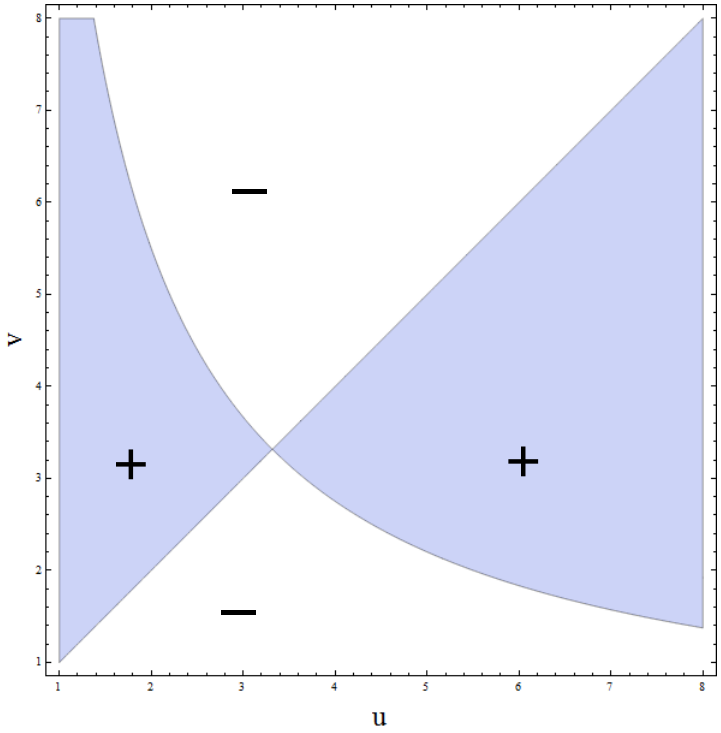
Fitness d'invasion

- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…



Fitness d'invasion

- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :

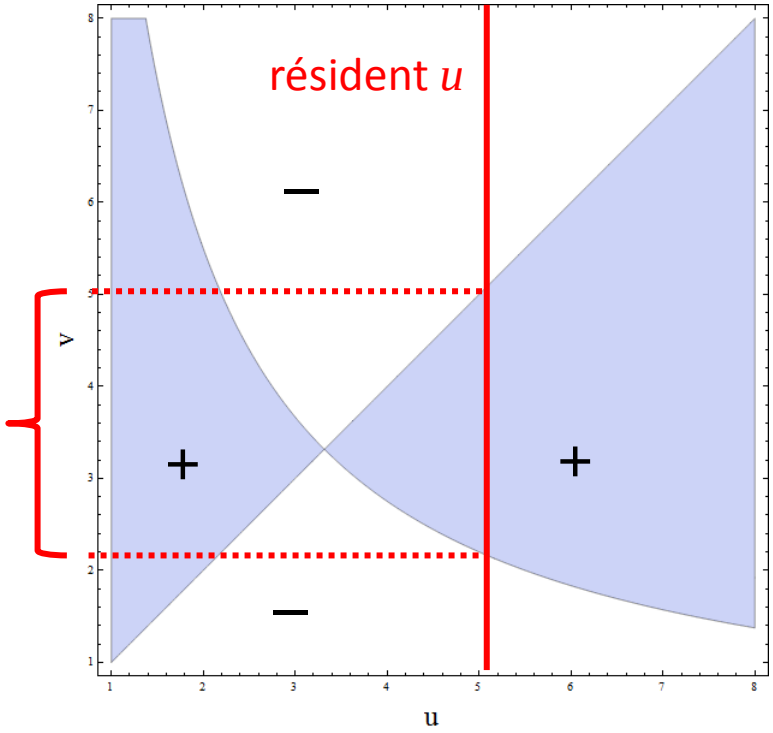


Pairwise Invasibility Plot (PIP)

Fitness d'invasion

- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :

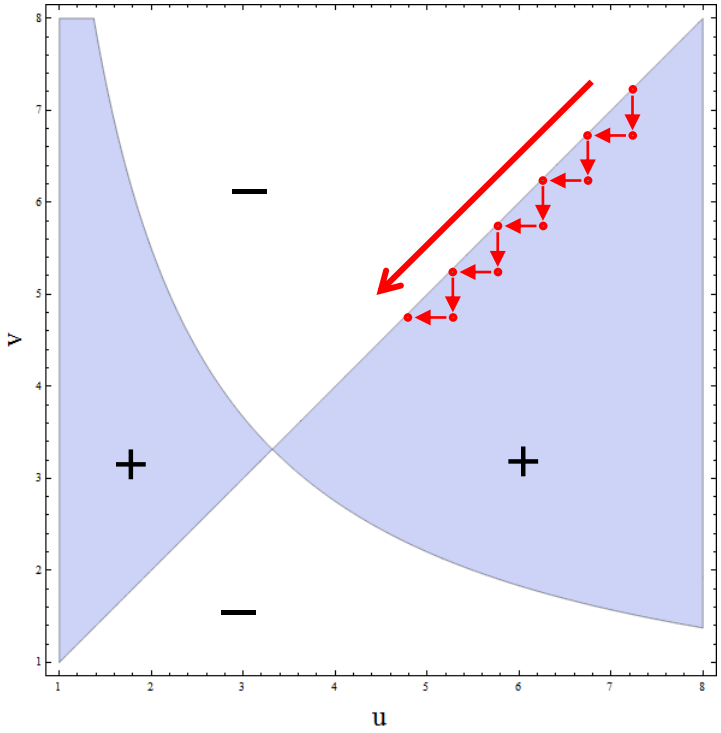
mutants v pouvant envahir



Pairwise Invasibility Plot (PIP)

Fitness d'invasion

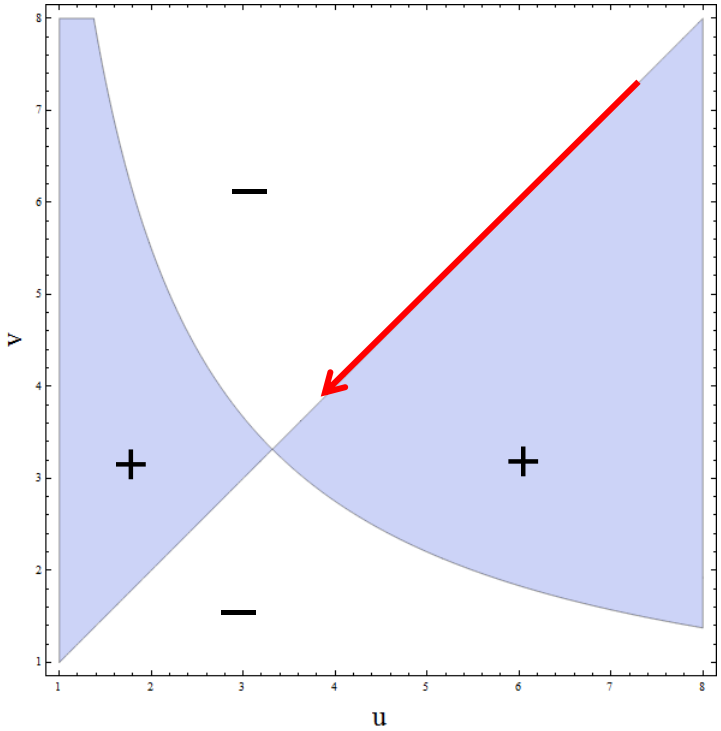
- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :



Trait Substitution Sequence (TSS)

Fitness d'invasion

- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :



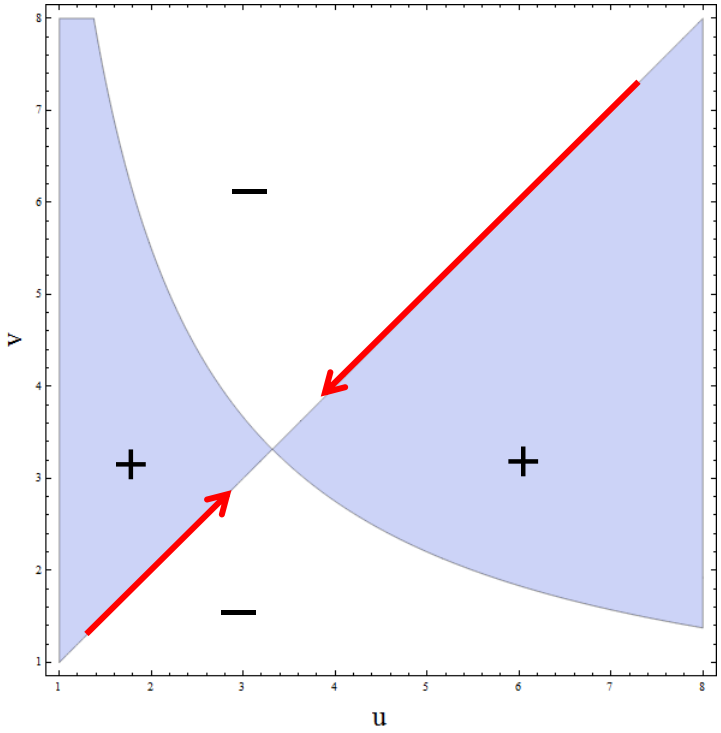
Dans le cas de mutations **infinitésimales**

Equation canonique de la dynamique adaptative :

$$\frac{d\boldsymbol{u}}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma^2 N(\boldsymbol{u}).\ \frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}}$$

Fitness d'invasion

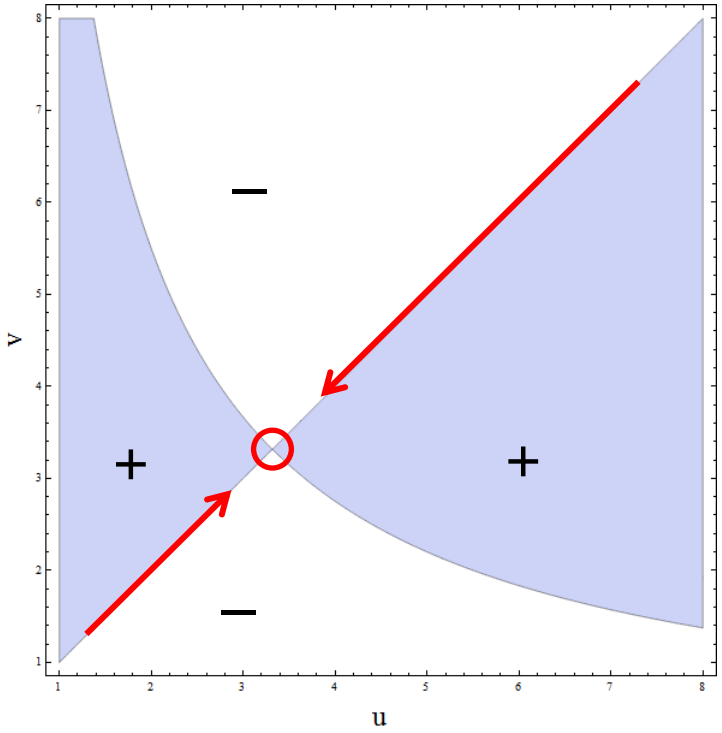
- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :



Où l'évolution s'arrête-t-elle ?

Fitness d'invasion

- Autre manière de la représenter :
  - $r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]$ comme une fonction à deux variables…
  - … ou seulement son **signe** :



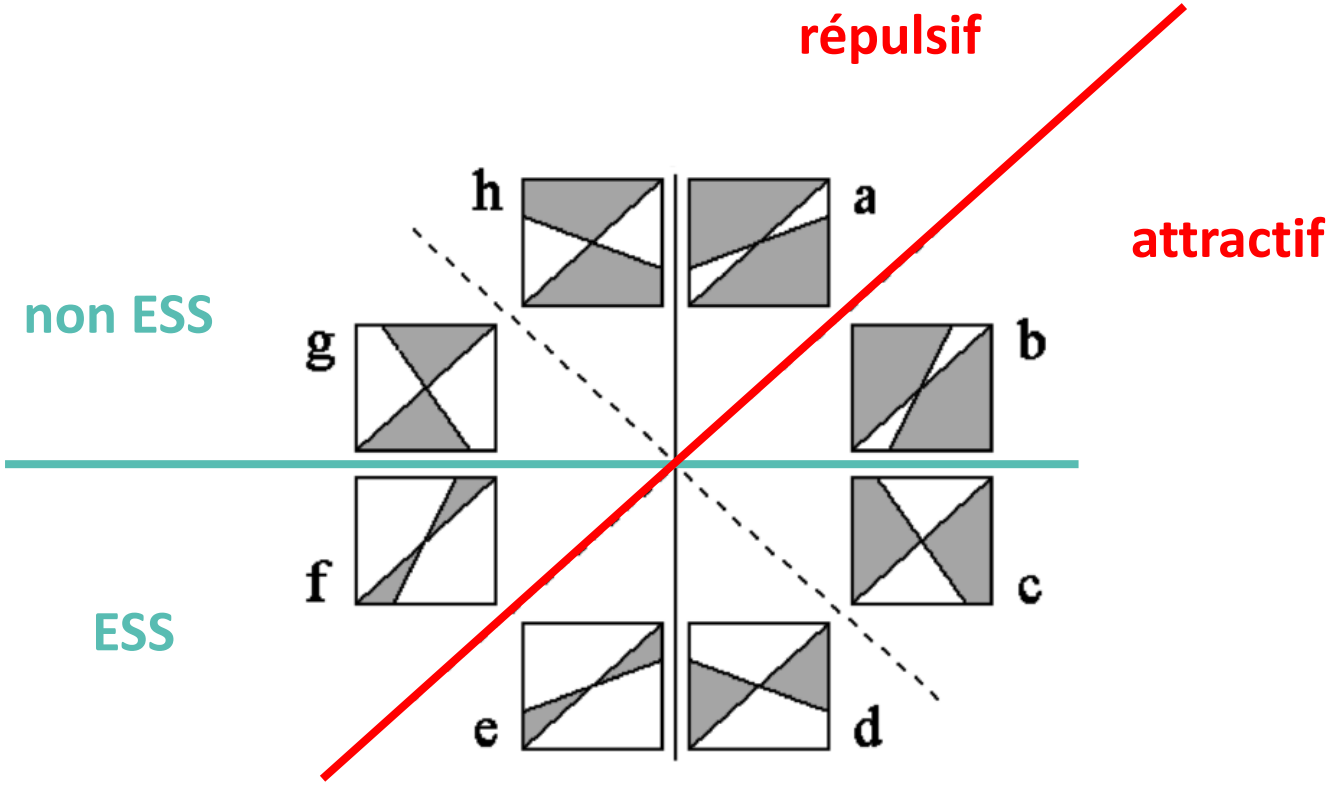
Où l'évolution s'arrête-t-elle ?

Point singulier :

$$\left.\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\right|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}} = 0$$

Points singuliers

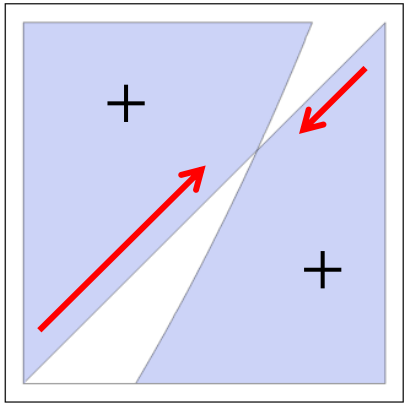
- **Classification** des points singuliers :



(Geritz et al., 1997)

Points singuliers

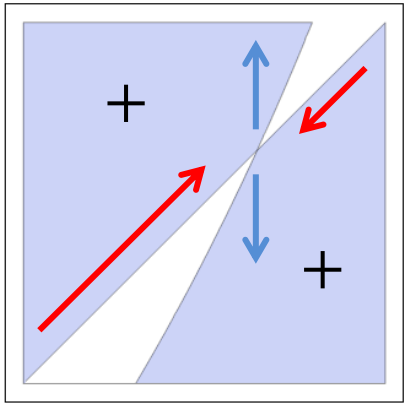
- Point de branchement :



Convergent

Points singuliers

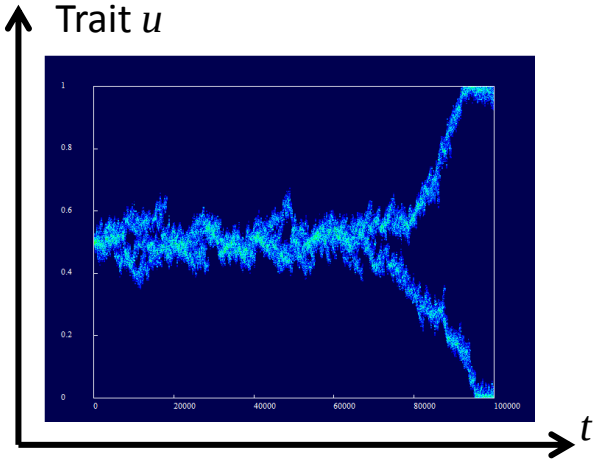
- Point de branchement :



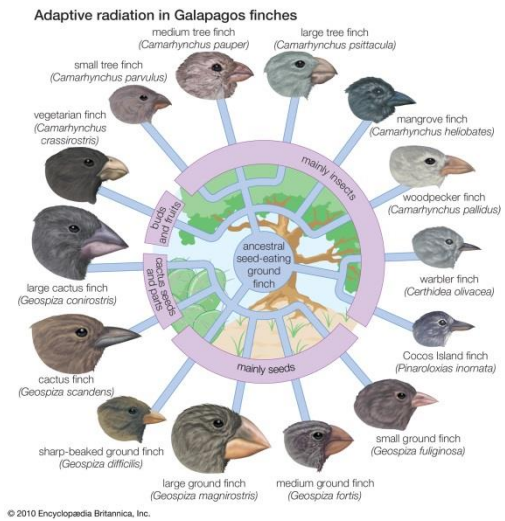
Convergent

MAIS

évolutivement **instable**

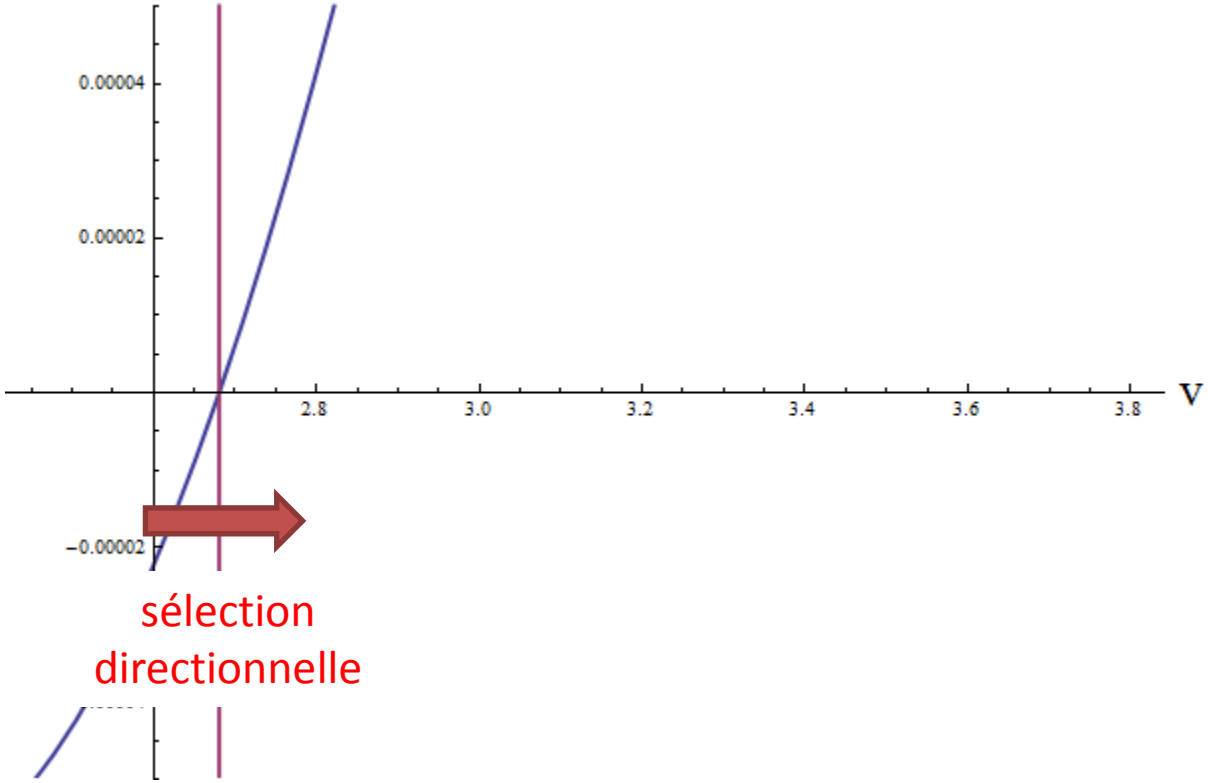


Sélection disruptive



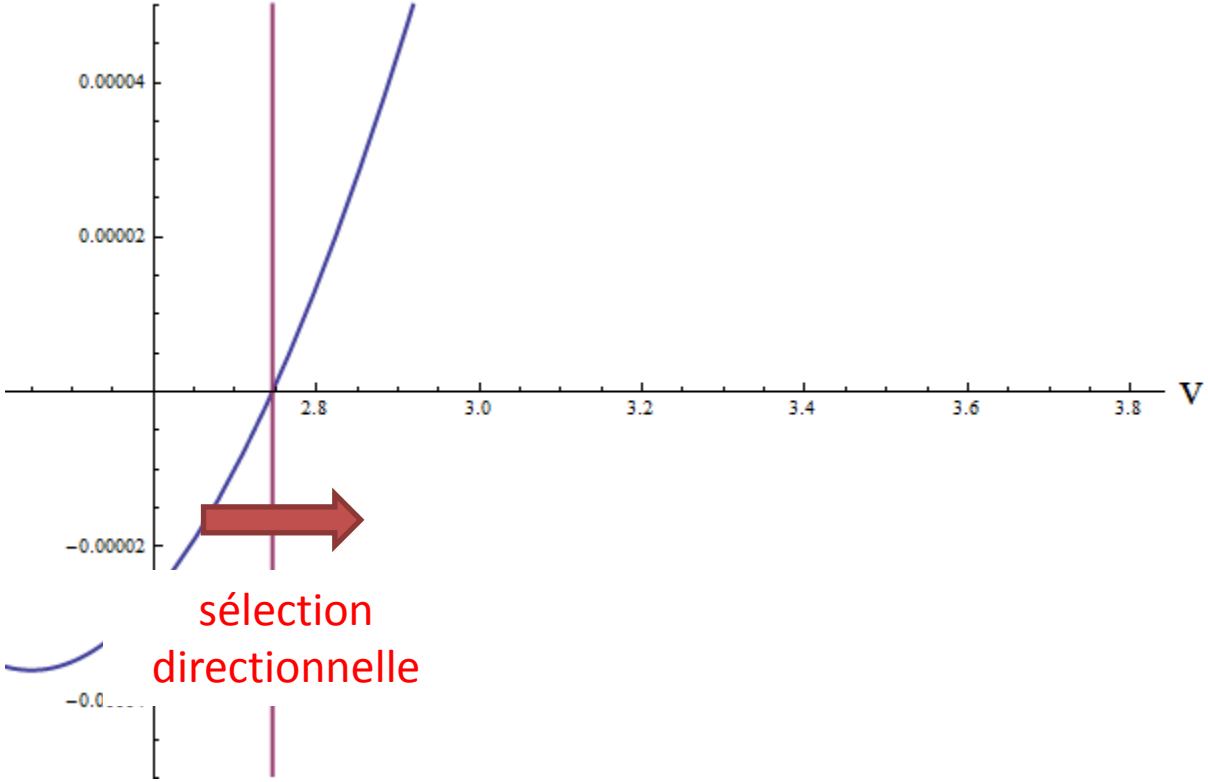
Points singuliers

- Paysages de fitness :



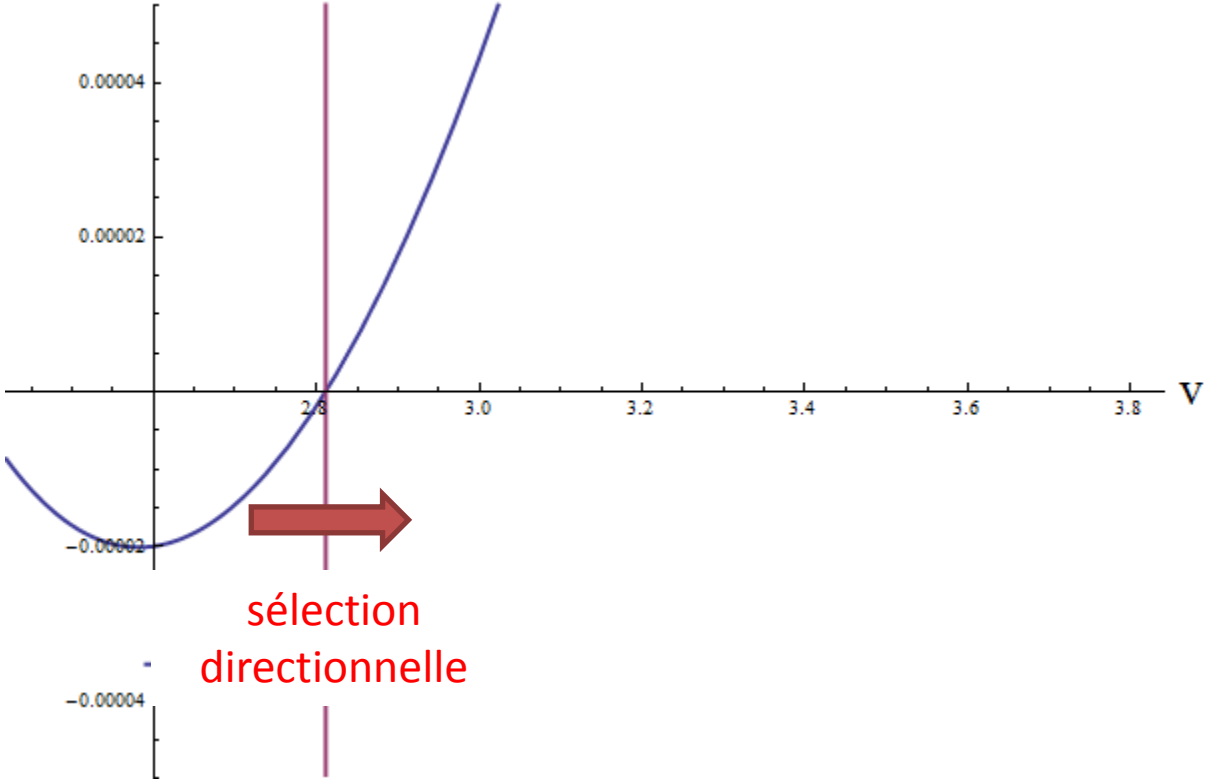
Points singuliers

- Paysages de fitness :



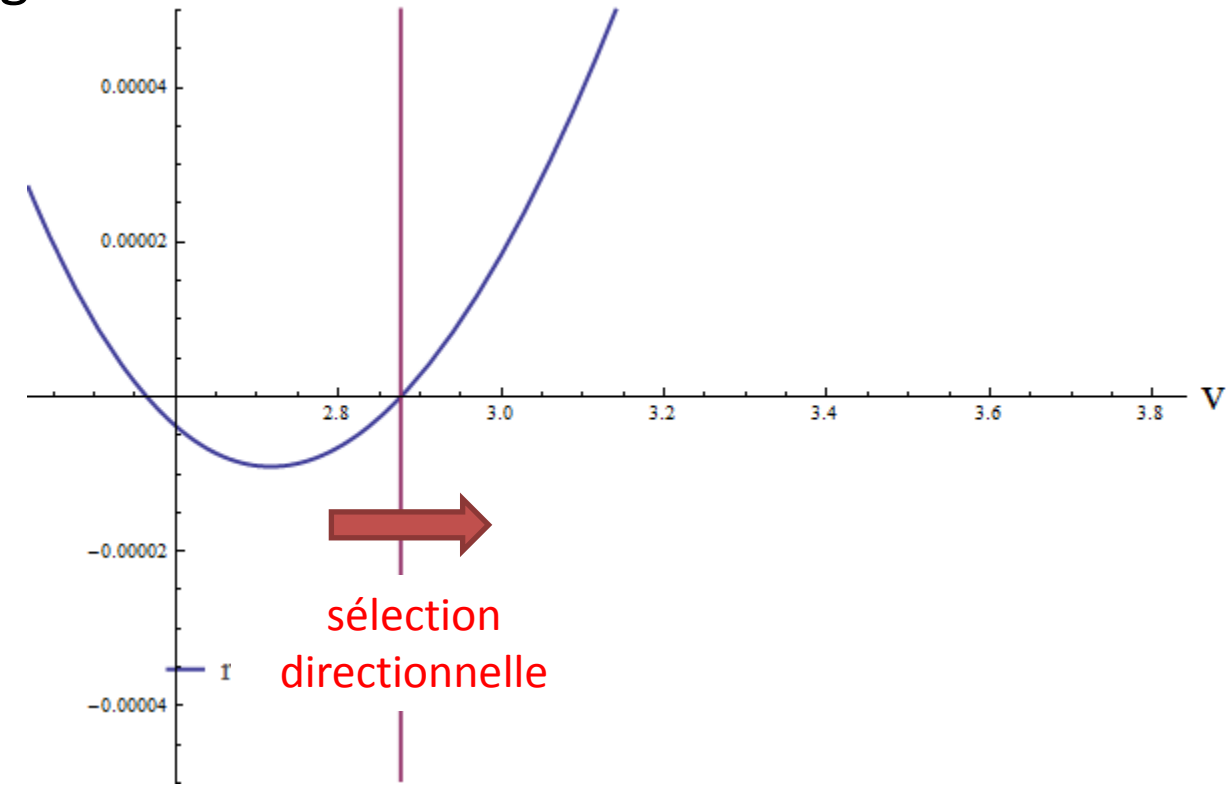
Points singuliers

- Paysages de fitness :



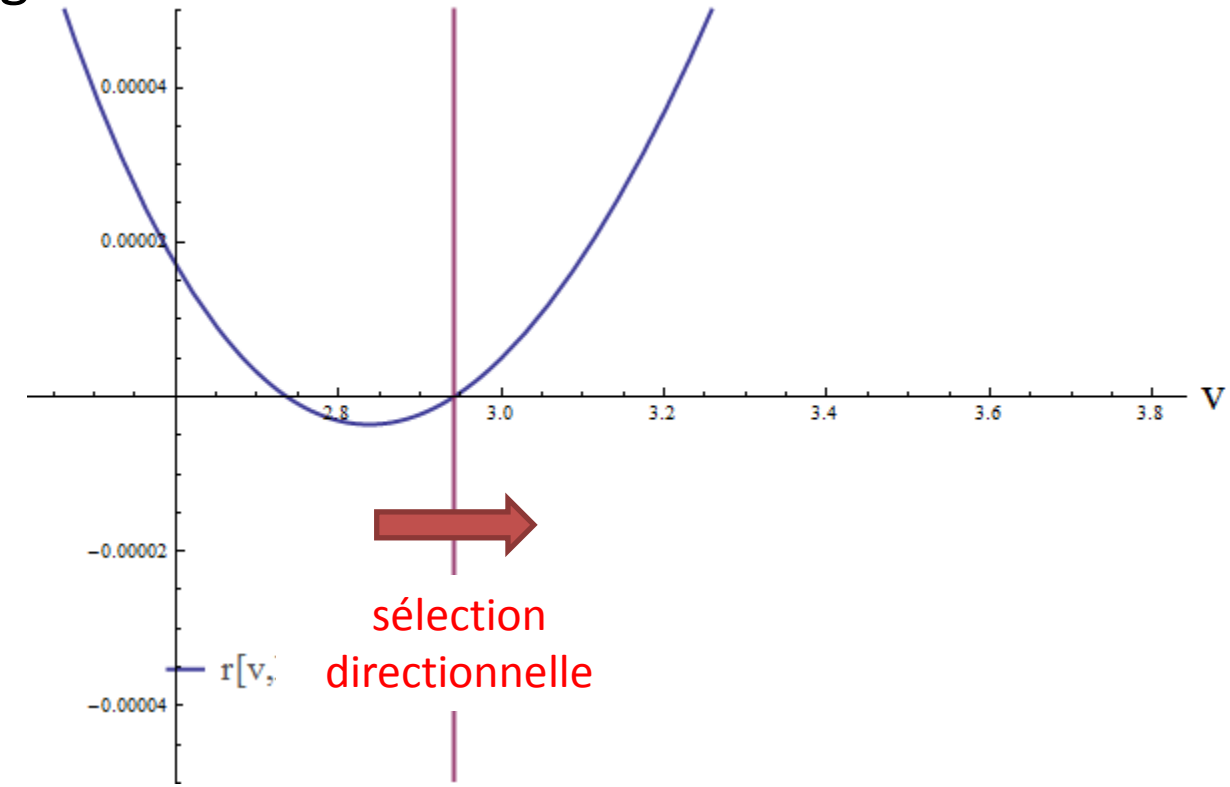
Points singuliers

- Paysages de fitness :



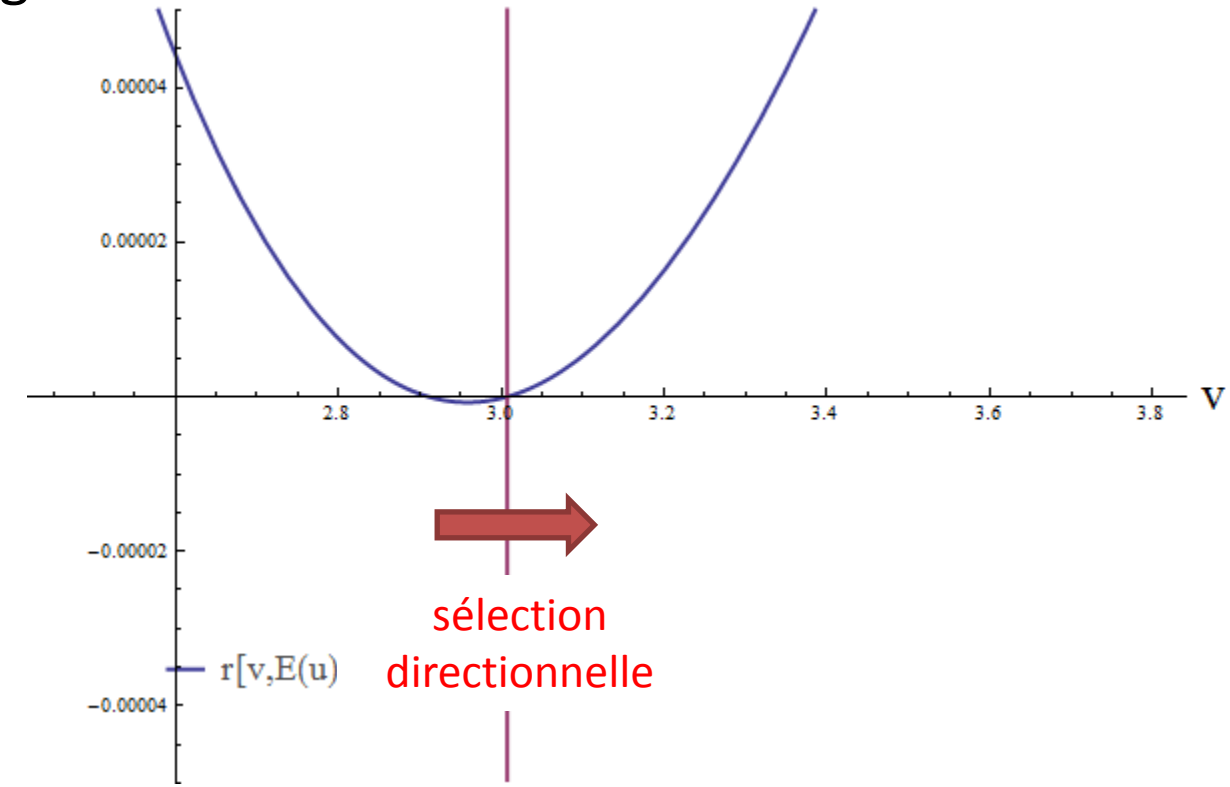
Points singuliers

- Paysages de fitness :



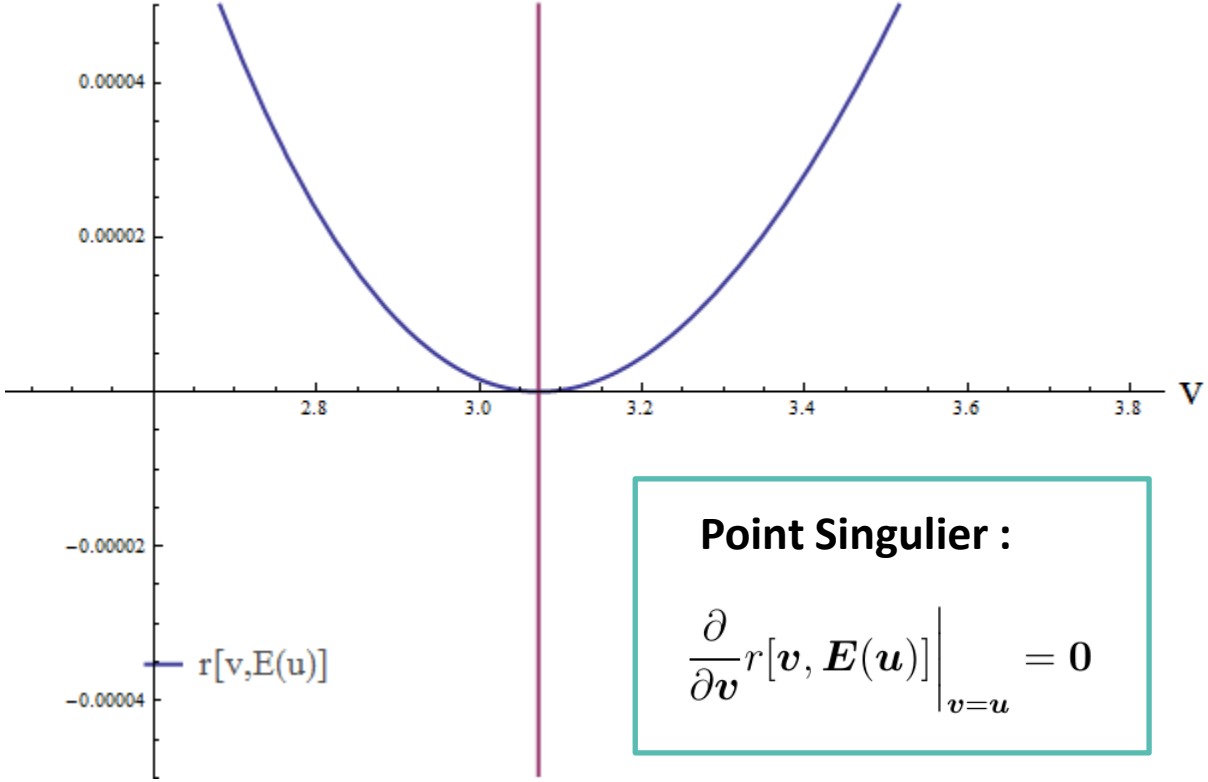
Points singuliers

- Paysages de fitness :



Points singuliers

- Paysages de fitness :

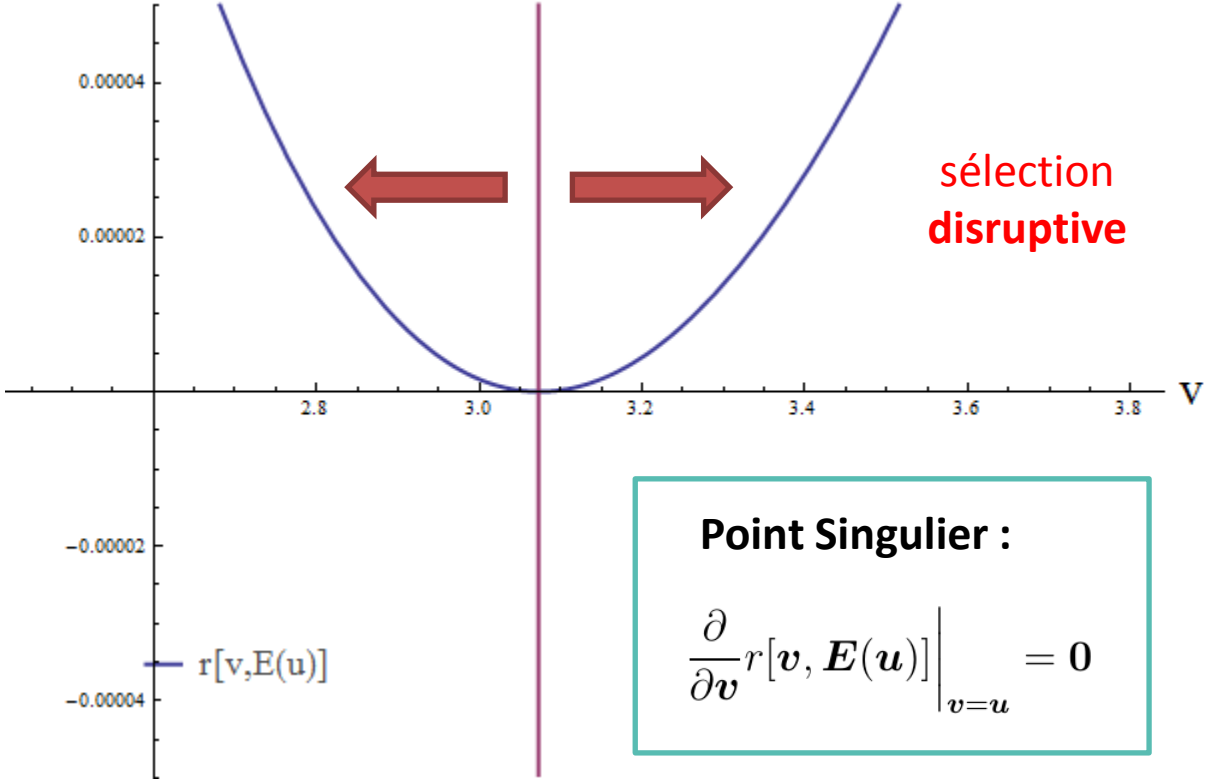


Point Singulier :

$$\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}} = 0$$

Points singuliers

- Paysages de fitness :



Point Singulier :

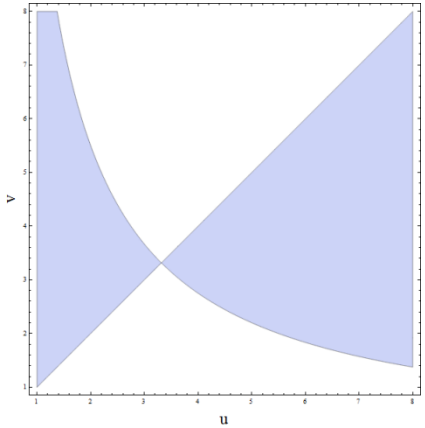
$$\left.\frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\right|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}} = 0$$

- Stratégie Evolutivement **Instable** !

Applications

- Chemostat à une ressource :

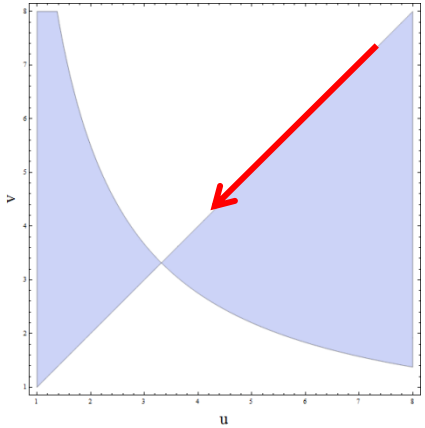
$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$



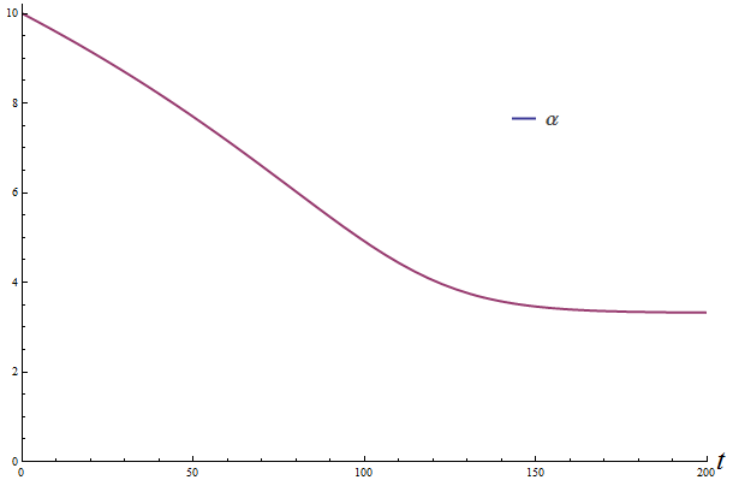
Applications

- Chemostat à une ressource :

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$



- Trajectoire évolutive :



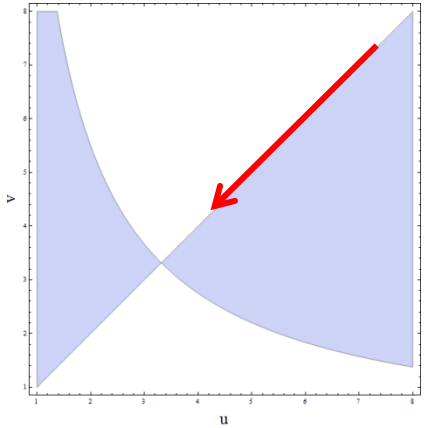
Equation canonique :

$$\frac{d\boldsymbol{u}}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma^2 N(\boldsymbol{u}).\ \frac{\partial}{\partial \boldsymbol{v}} r[\boldsymbol{v}, \boldsymbol{E}(\boldsymbol{u})]\Big|_{\boldsymbol{v}=\boldsymbol{u}}$$

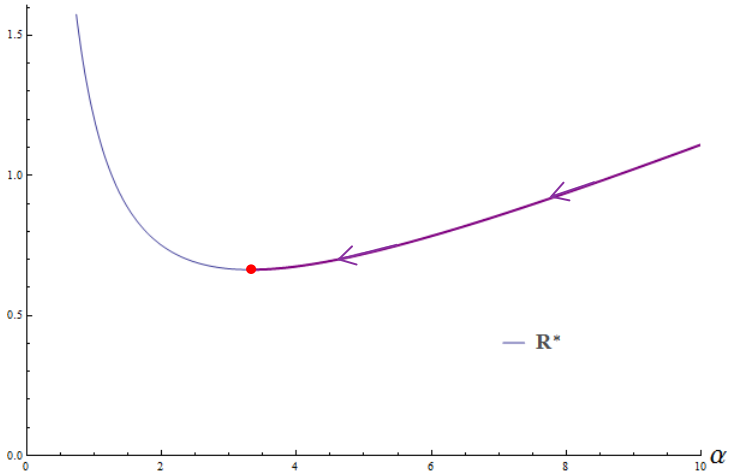
Applications

- Chemostat à une ressource :

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha R - m - d)N$$
$$\frac{dR}{dt} = d(R_0 - R) - \alpha R N$$



- Trajectoire évolutive :



« descente de gradient »
ou minimisation de R*(α)

On évolue vers la stratégie capable de tolérer le plus faible niveau de ressource dans le système.

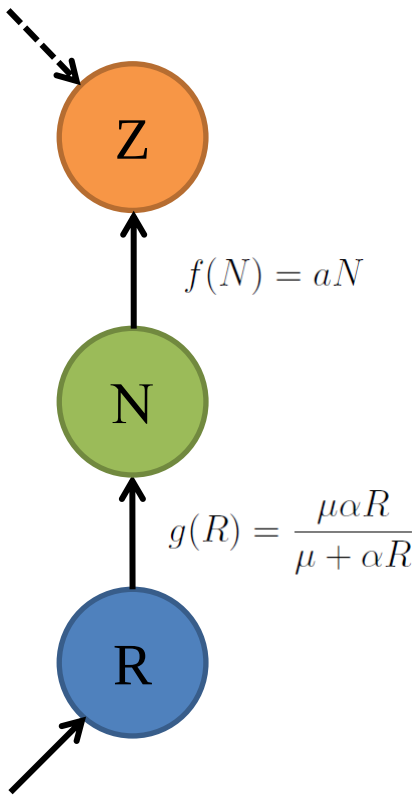
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

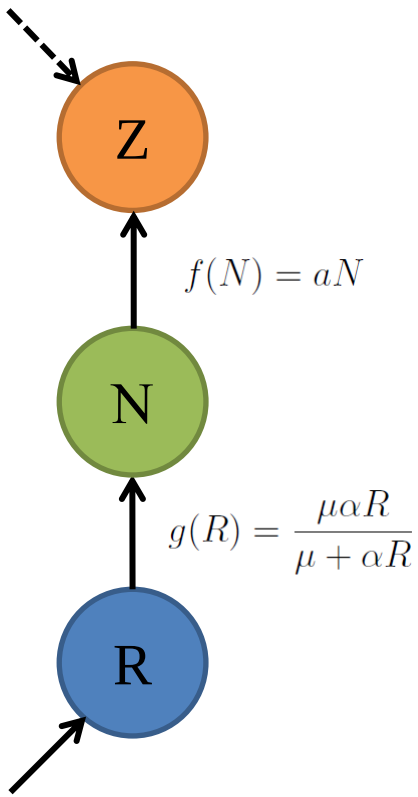
1. Système écologique



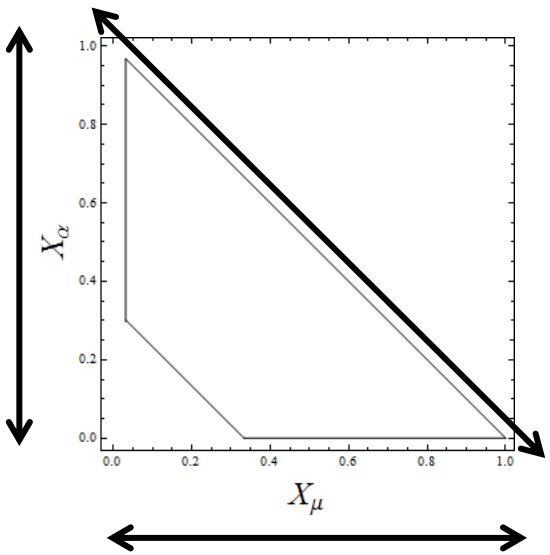
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

1. Système écologique



2. Espace des stratégies



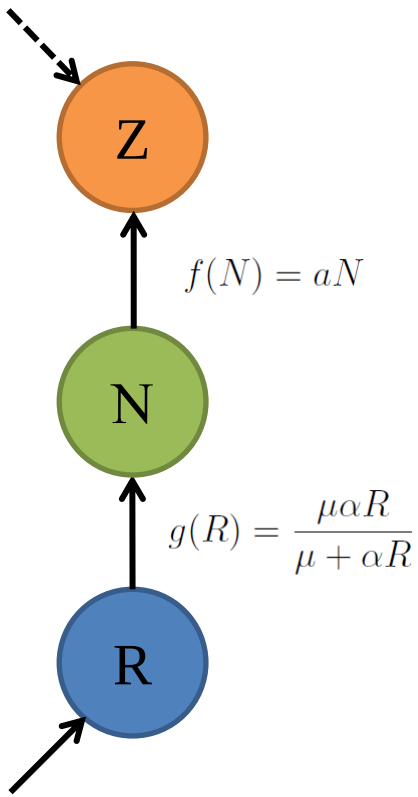
Trade-off:

$X_a + X_\alpha + X_\mu < 1$

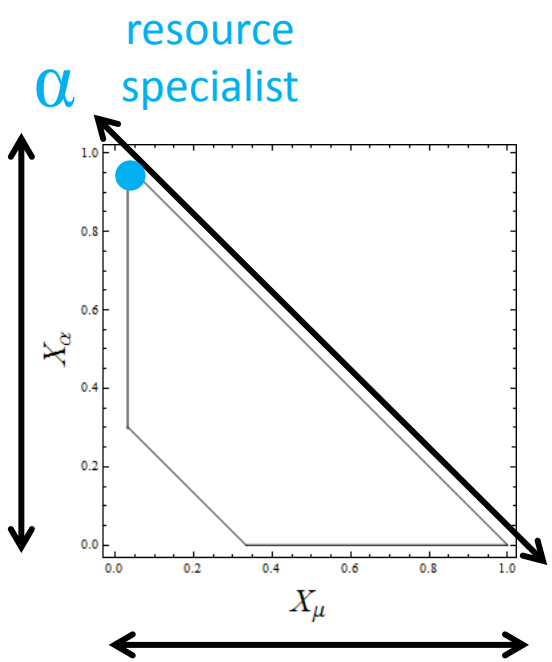
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

1. Système écologique



2. Espace des stratégies



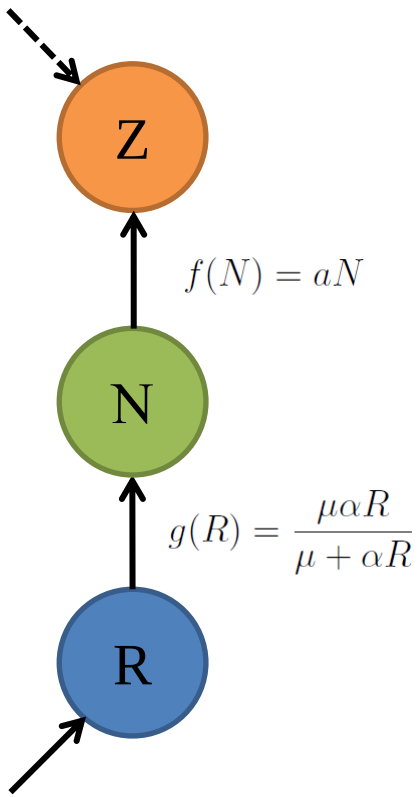
Trade-off:

$X_a + X_\alpha + X_\mu < 1$

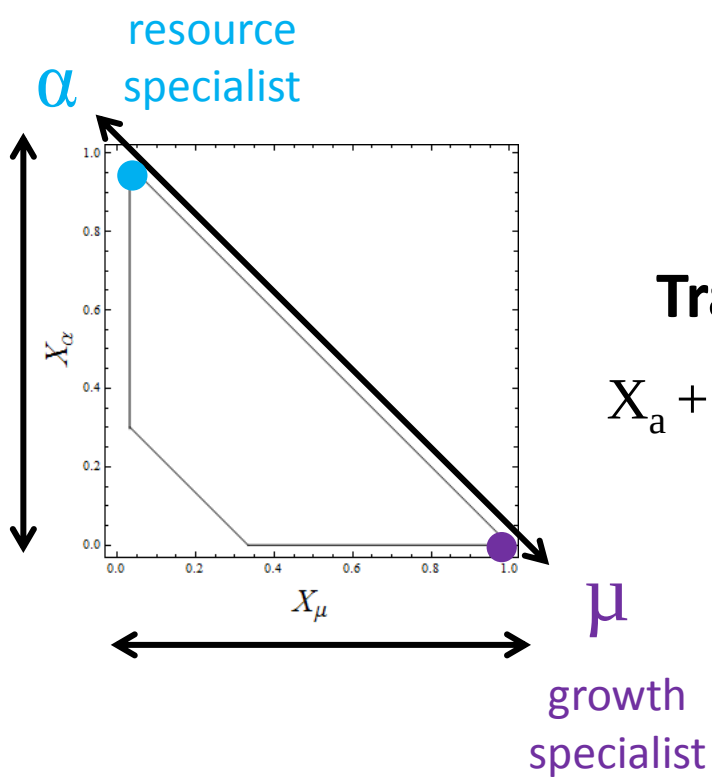
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

1. Système écologique



2. Espace des stratégies



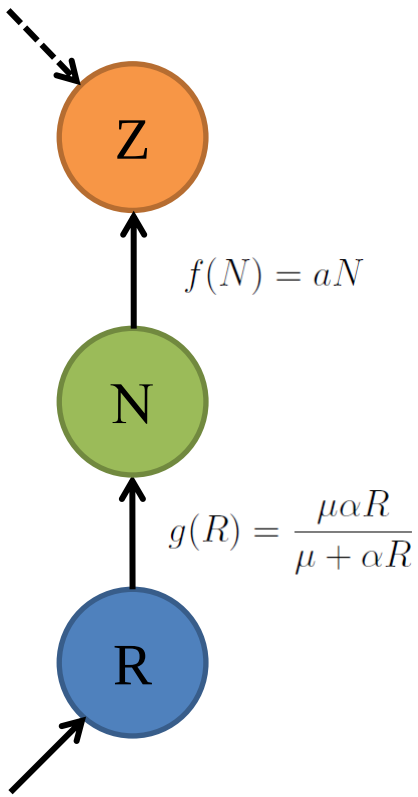
Trade-off:

$$X_a + X_\alpha + X_\mu < 1$$

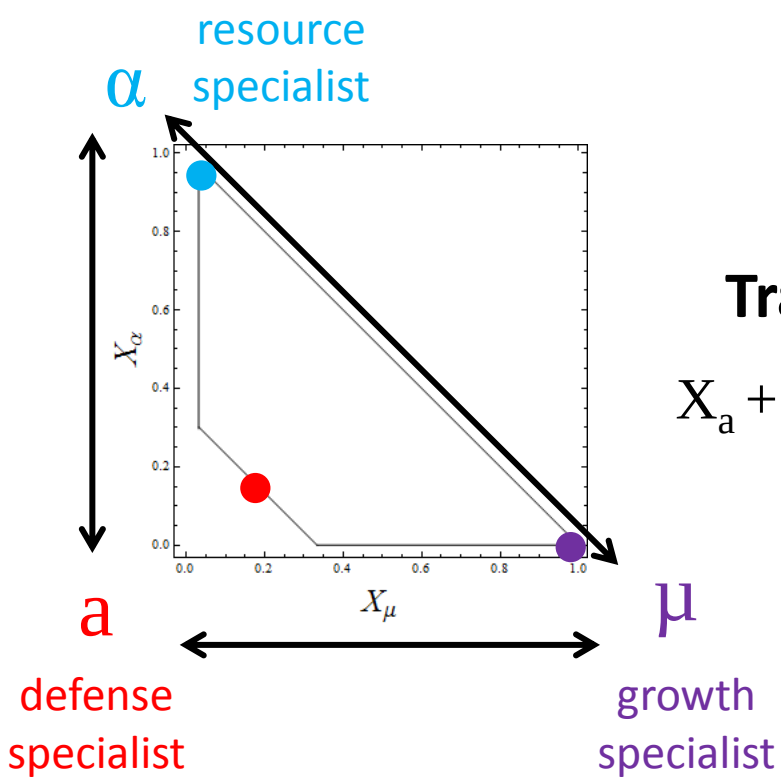
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

1. Système écologique



2. Espace des stratégies



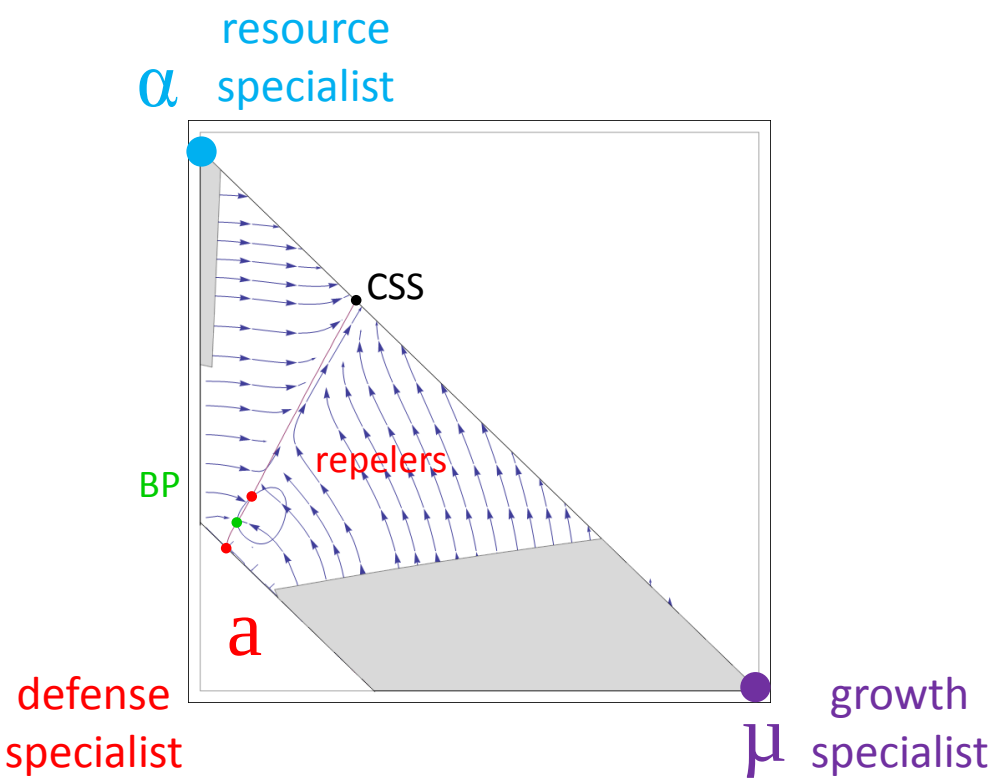
Trade-off:

$$X_a + X_\alpha + X_\mu < 1$$

Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

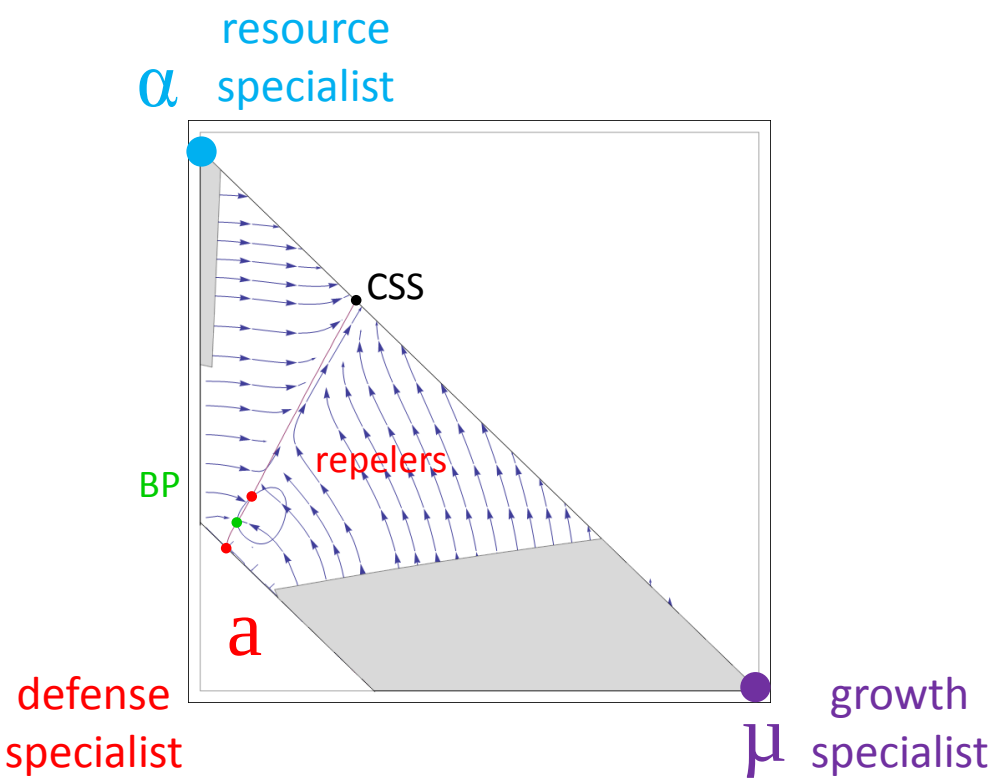
3. Trajectoires évolutives



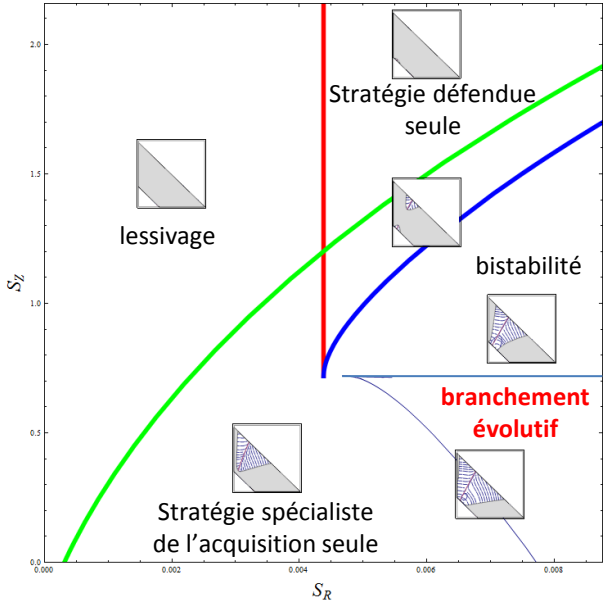
Applications

- Système ressource-plante-herbivore en chemostat :

3. Trajectoires évolutives



4. Diagrammes de bifurcation



Classification des différents attracteurs éco-évolutifs dans l'espace des paramètres