

Modélisation aléatoire de la dynamique adaptative et branchement évolutionnaire

Sylvie Méléard, Ecole Polytechnique, Palaiseau

SMF, Etat de la Recherche, 1-3 octobre 2009

Ce travail est issu de collaborations avec Nicolas Champagnat (INRIA Sophia-Antipolis), Régis Ferrière (ENS, Ecologie), Nicolas Fournier (Université Paris 12). Les notes présentées ici sont un résumé qui se veut pédagogique, mais en aucun cas exhaustif. Pour les détails des preuves, nous renvoyons aux travaux [14], [7], [8], [9].

1 Evolution darwinienne ou adaptative

Nous souhaitons modéliser la dynamique d'une population polymorphique, asexuée, qui se développe suivant la théorie darwinienne de l'évolution, considérant que cette population est apte à générer et à sélectionner la diversité individuelle. Nous supposons que l'aptitude à survivre ou à se reproduire de chaque individu est caractérisée par un paramètre quantitatif, que nous appellerons *un trait* (trait phénotypique) tel que la taille, l'âge à maturité, l'agressivité. L'évolution, agissant sur la distribution des traits dans la population, est la conséquence de trois mécanismes de base :

- l'hérédité : transmission des caractéristiques individuelles d'une génération à une autre.
- les mutations : créent de la variabilité dans les caractéristiques (traits) des individus, ce qui induit de la diversité à l'échelle de l'évolution.
- la sélection naturelle : conséquence des interactions entre les individus et leur environnement, et en particulier avec les autres individus de la population (l'écologie du système). La compétition entre les traits entraîne la sélection des traits les mieux adaptés.

Les modèles de dynamique adaptative se concentrent sur l'étude des liens entre ces différents mécanismes. Notre approche suit l'idée fondamentale de Darwin, qui est que la variabilité apparaît à l'échelle de l'individu qui subit les influences de toute la population.

Ainsi, notre modèle initial est un modèle microscopique, qui détaille la dynamique de chaque individu. La population est décrite par une mesure ponctuelle qui prend en compte le trait de chaque individu et son évolution temporelle est décrite par une équation différentielle stochastique dans l'espace de ces mesures. Cette dynamique se simule très facilement. Les observations (voir figures (a) et (b)), montrent la dynamique d'une population pour laquelle initialement tous les individus ont le même trait. Au cours du temps, la population cherche à s'adapter et à favoriser les traits qui maximisent le taux de croissance. C'est ce que l'on observe dans la figure (a). Toutefois, l'on peut aussi observer que au bout d'un temps assez long, la population se sépare en deux sous-populations distinctes, dont les valeurs des traits ont des supports largement distincts. Ce phénomène de séparation écologique est appelé *branchement évolutif* par les écologues. Il peut être vu comme une des explications possibles de séparation phénotypique sans barrière géographique (appelée quelquefois *spéciation sympatrique* bien que la population ne soit pas sexuée). Le but de ce cours est de comprendre la dynamique du processus stochastique décrivant la population sur une longue échelle de temps et d'étudier sous quelles conditions nous pouvons observer ce phénomène de *branchement*. En particulier, nous voulons prouver la conjecture de Metz et al. [23] et donner des conditions sur les paramètres écologiques qui permettent de prédire si l'on aura un *branchement évolutif* ou non.

Dans ce but, nous allons étudier une population sous les hypothèses de la dynamique adaptative, à savoir que l'on supposera les mutations rares et la population grande. Sous ces hypothèses, nous prouverons que le processus microscopique décrivant la dynamique écologique de la population peut être approché par un processus de saut pur dont les transitions décrivent la succession de phases d'invasion par des traits mutants invasifs. A l'échelle de temps des mutations, et pour de larges populations, les traits successifs sont obtenus suite à des phases rapides de compétition entre individus et donnés par les équilibres non triviaux de systèmes de Lotka-Volterra qui modélisent la taille de chaque sous-population de traits résidents ou du trait mutant. La limite met en évidence une séparation des échelles de temps explicite entre les temps de mutation et le temps nécessaire à une phase transitoire de compé-

tition entre les individus. Nous généralisons ainsi la situation introduite dans [23] et développée mathématiquement par Champagnat [8], dans laquelle la co-existence de deux traits est impossible. Le processus évolutionnaire est alors un processus de Markov dont chaque point a un support singleton (correspondant à une population monomorphique). Dans notre cas où plusieurs traits peuvent co-exister, le processus sera appelé processus évolutionnaire polymorphique (PEP).

Nous nous intéresserons ensuite à comprendre le phénomène de branchement évolutionnaire. Pour ce faire, nous supposerons de plus que la taille des amplitudes de mutation est petite. Nous définirons les singularités évolutionnaires et montreront que loin de ces singularités, le support du PES reste monomorphique et converge vers la solution d'une équation différentielle ordinaire connue sous le nom d'équation canonique de la dynamique adaptative. Nous caractériserons les situations où un branchement évolutionnaire peut avoir lieu avec grande probabilité, en adaptant à notre cas les résultats de Zeeman [25] sur le comportement asymptotique des systèmes de Lotka-Volterra compétitifs 3-dimensionnels.

Soulignons pour conclure l'importance des échelles relatives des paramètres et l'ordre des limites que l'on choisit d'étudier. Nous avons introduit les trois hypothèses biologiques suivantes :

- (1) grande population
- (2) mutations rares
- (3) petites mutations.

Nous pouvons comparer différents points de vue :

- Notre approche (Voir [23], [8], [7]) : (1) + (2) puis (3).
- L'approche des analystes (Citons par exemple [6], [10], [16]) : (1) puis (2)+(3).
- Une approche globale (Bovier-Champagnat, travail en cours) : (1)+(2)+(3).

2 Le modèle microscopique

2.1 Les transitions du processus microscopique - Simulations

Nous décrivons la dynamique de la population par un processus de naissance et mort avec mutation et sélection. L'approche individu-centré, prenant en compte les paramètres de chaque individu et décrivant tous les événements

de naissance et mort a été introduite heuristiquement par les biologistes. Citons Bolker-Pacala [3] pour un processus de dispersion de graines, Kisdi ;[19], Dieckmann-Law [12] pour des modèles de taille. Le modèle a été mathématiquement construit dans le cas spatial par Fournier-Méléard [14] et développé dans notre contexte par Champagnat-Ferrière-Méléard [7].

Chaque individu est caractérisé par un trait phénotypique $x \in X$ où X est un sous-ensemble compact de \mathbb{R} . (Nous avons choisi le cas réel par simplicité mais X pourrait tout aussi bien être un compact de \mathbb{R}^d).

Nous introduisons un paramètre K qui va échelonner la taille de la population. On peut aussi voir K comme un paramètre de ressources. Plus K est grand, plus la biomasse de chaque individu est petite, au sens où son influence sur les autres individus est petite. En effet, si le taux total de ressources est fixé, l'accroissement de la population entraîne une diminution des ressources individuelles et un affaiblissement de l'effet d'un individu sur les autres individus de la population. Si d'un autre point de vue, l'on considère que la taille des ressources croît, alors les ressources individuelles croissent et les individus ont de moins en moins besoin d'entrer en compétition avec leurs congénères, ce qui diminue la pression de sélection entre deux individus.

Nous supposons que chaque individu a un poids $\frac{1}{K}$, et nous définirons pour chaque entier K le processus de population

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{X_t^i}, \quad (1)$$

où N_t^K est le nombre d'individus vivant au temps t , δ_x désigne la masse de Dirac au point x et $X_t^1, \dots, X_t^{N_t^K}$ sont les traits des individus.

Décrivons maintenant les transitions du processus.

- Chaque individu de trait x donne naissance au taux $b(x)$ à un unique individu :
 - Avec probabilité $1 - u_K p(x)$, on a une reproduction clonale (le descendant porte également le trait x). La fonction p prend ses valeurs dans $[0, 1]$ et $u_K \in [0, 1]$ représente l'échelle du taux de mutation par rapport à K . Il jouera un rôle fondamental dans la suite.
 - Avec probabilité $u_K p(x)$, on a une mutation, et $m(x, h)dh$ est la loi du trait mutant $x + h$. On a donc $m(x, h) \geq 0$, $m(x, h) = 0$ dès que $x + h \notin X$, $\int m(x, h)dh = 1$.

- Chaque individu de trait x meurt de mort naturelle au taux $d(x)$.
- Chaque individu de trait x meurt dans la compétition avec un individu de trait y au taux $\frac{\alpha(x,y)}{K}$. Ainsi, le taux de mort individuel total est

$$d(x) + \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \alpha(x, x_i) = d(x) + \int_X \alpha(x, y) \nu_t^K(dy).$$

Par abus de notation, nous noterons pour une mesure ν

$$\alpha * \nu(x) = \int \alpha(x, y) \nu(dy).$$

Les Hypothèses sur les coefficients sont les suivantes.

Hypothèses (A) :

- b, d, α, p et m des fonctions régulières (au moins continues, et plus si nécessaire).
- b et d sont des fonctions bornées.
- Le taux de croissance de la population de type x est positif (population surcritique si il n'y a pas de compétition) : $\forall x \in X, \quad b(x) - d(x) > 0$.
- Le taux d'interaction entre deux individus est majoré et minoré par un nombre strictement positif, ce qui rend l'interaction de chaque paire d'individus effective : $0 < \underline{\alpha} \leq \alpha(x, y) \leq \bar{\alpha} < +\infty$.

Un exemple classique est celui développé dans Roughgarden (1979) puis Dieckmann-Doebeli (1999), et qui peut décrire l'évolution de la taille d'un bec d'oiseau. On suppose que $X = [-2, 2]$, que le taux de mort naturel est nul : $d(x) \equiv 0$, et que la probabilité de mutation est égale à p . Le noyau de mutation décrivant la distribution d'un mutant issu d'un individu de trait x est donné par la loi normale centrée sur x et de variance σ^2 , conditionnée au fait que $x + h \in X$.

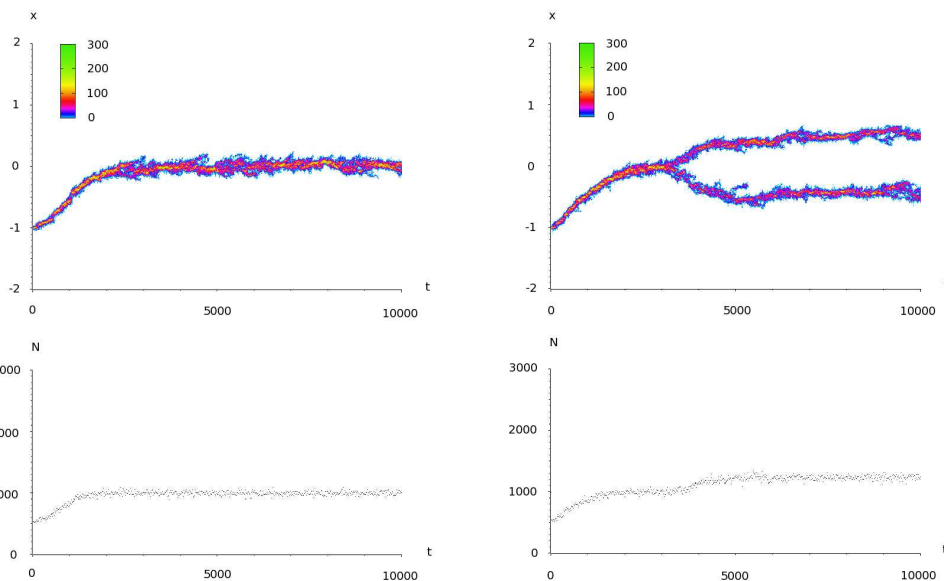
On suppose que $b(x) = \exp(-x^2/2\sigma_b^2)$ et que le noyau de compétition (symétrique) pour les ressources vaut

$$\alpha(x, y) = \exp(-(x - y)^2/2\sigma_\alpha^2).$$

Remarquons que sans compétition, le taux de croissance, qui est ici égal à $b(x)$, atteint son maximum pour $x = 0$. Ainsi, la population va chercher à

s'adapter grâce à des mutations favorables pour pouvoir atteindre ce trait $x = 0$. Les figures présentées ci-dessous sont des simulations de ce processus pour différents paramètres écologiques. La population initiale est une population monomorphique dont les K individus ont le même trait -1 . L'algorithme de simulation suit exactement les sauts aléatoires du processus de naissance et mort.

Dans tous les cas, les figures du haut représentent la distribution des traits et celles du bas la taille de la population.



(a) $p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$. (b) $p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

Dans cette première figure, on remarque des différences de comportement pour le processus évolutif en temps long. Dans le premier cas (a), comme l'on pouvait s'y attendre, la population cherche à maximiser son taux de croissance et se stabilise autour du trait 0. Dans le deuxième cas (b), un branchement se produit, dans une échelle de temps long. La population cherche à maximiser son taux de croissance, mais comme la compétition est très pointée autour du trait 0 (modélisé par un σ_α plus petit que dans le

premier cas), la population a intérêt pour favoriser sa survie à créer deux sous-populations qui vont se spécifier sur deux traits proches de 0, mais qui ne vont plus interagir entre elles, du fait que $\sigma_b > \sigma_\alpha$.

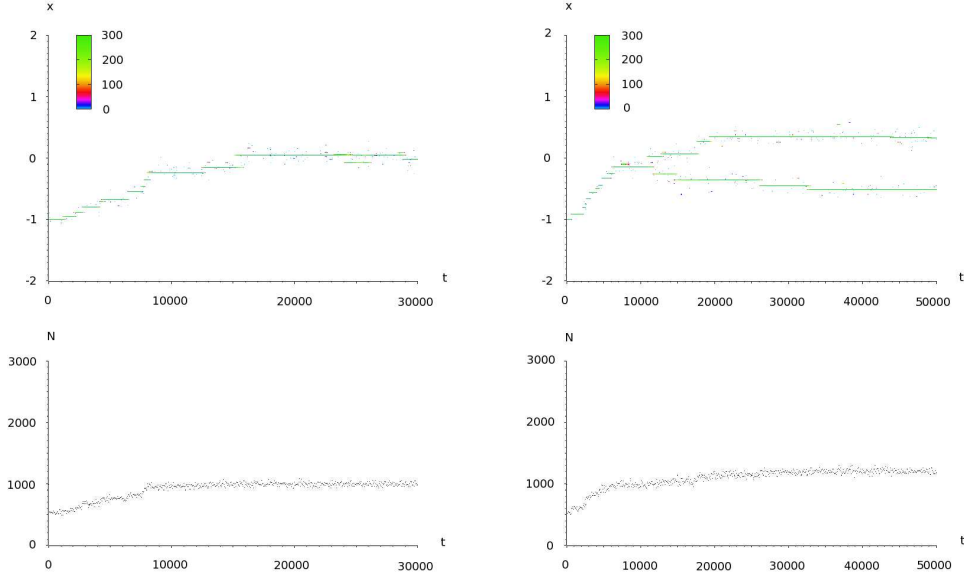
Ces deux figures diffèrent par les positions relatives de σ_b et de σ_α . Le but de ce mini-cours va être d'une part de caractériser ce qu'est un branchement évolutif, et de trouver les points possibles de branchement, d'autre part d'obtenir des conditions sur les coefficients permettant d'affirmer que le branchement aura lieu presque-sûrement. Dans l'exemple développé dans les simulations, on trouvera bien que la condition de branchement est donnée par $\sigma_b > \sigma_\alpha$.

Dans les figures (c)-(c)(e)-(f), nous ralentissons les mutations pour voir plus précisément comment fonctionne le processus de mutation-sélection. On remarque le même phénomène que dans les figures (a) et (b). Le processus microscopique a alors l'allure d'un processus de saut pur, qui suivant les cas, présente ou non un branchement évolutif. L'étude de ce processus, que nous appellerons processus évolutif polymorphique (PEP), sera l'objet de la première partie du cours. Ce processus a été heuristiquement introduit par Metz et al. en 1996 dans [23]. Nous obtenons ici sa construction comme limite du processus de naissance et mort, quand la taille de la population devient grande, le taux de mutation petit et le temps long. Dans les simulations (e) et (f), l'on compare les effets de la variance des mutations. Nous remarquons que plus la variance est grande, plus il y a de branchements.

2.2 Le processus microscopique

Rappelons que \mathcal{M}_K désigne l'ensemble des mesures ponctuelles avec poids $\frac{1}{K}$ sur l'espace compact X et M_F l'ensemble des mesures positives finies. M_F est muni de la topologie de la convergence étroite qui en fait un espace polonais (métrique complet séparable). On notera $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, M_F)$ l'ensemble des trajectoires continues à droites et limitées à gauche à valeurs dans M_F . Cet espace est doté de la topologie de Skorohod, une topologie qui prend en compte les sauts du processus et fait de $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, M_F)$ un espace polonais (cf. Billingsley [2]).

Pour chaque paramètre K , le processus de population est un processus de Markov, continu à droite et limité à gauche, prenant ses valeurs dans l'ensemble \mathcal{M}_K des mesures ponctuelles renormalisées par les poids $\frac{1}{K}$. On ap-



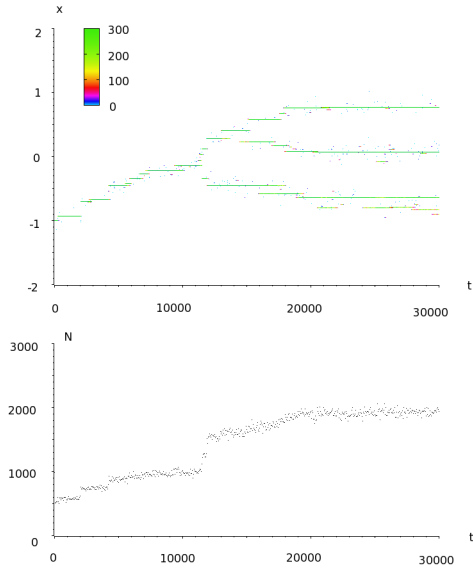
(c) $p = 0.0001$, $K = 1000$, $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$. (d) $p = 0.0001$, $K = 1000$, $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

pelle ν_0^K son état initial. Conditionnellement à l'état de la population à un certain instant, les naissances et les morts des individus sont indépendantes et suivent les transitions décrites dans le paragraphe précédent. Le processus peut être construit comme solution d'une équation différentielle stochastique dirigée par des mesures ponctuelles de Poisson qui permettent de décrire les occurrences des différents événements de saut, naissance clonale, naissance avec mutation, mort d'un individu. L'existence du processus est obtenu sous certaines conditions de moments. Dans toute la suite, nous supposons que

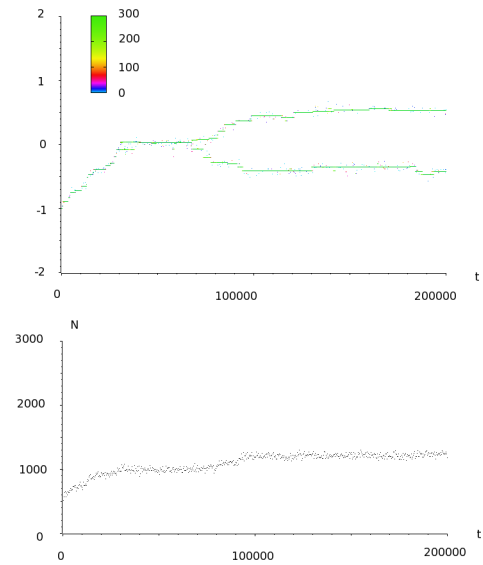
$$\sup_K \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, 1 \rangle^3) < \infty. \quad (2)$$

On peut trouver la preuve du théorème suivant (dans Fournier-Méléard [14] ou Champagnat-Ferrière-Méléard [7]).

Théorème 1. *Supposons (2). Alors pour chaque paramètre K entier, il existe un processus de Markov $(\nu_t^K, t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_K)$ dont la dy-*



(e) $p = 0.0001$, $K = 1000$, $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.4$.



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

namique est décrite par le générateur infinitésimal suivant, défini pour les fonctions ϕ mesurables bornées de \mathcal{M}_K dans \mathbb{R} .

$$Si \nu = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^N \delta_{x_i},$$

$$\begin{aligned}
L^K \phi(\nu) &= \sum_{i=1}^N b(x_i)(1 - u_K p(x_i)) \left(\phi\left(\nu + \frac{1}{K} \delta_{x_i}\right) - \phi(\nu) \right) \\
&+ \sum_{i=1}^N b(x_i) u_K p(x_i) \int \left(\phi\left(\nu + \frac{1}{K} \delta_{x_i+h}\right) - \phi(\nu) \right) m(x_i, h) dh \\
&+ \sum_{i=1}^N \left(d(x_i) + \frac{1}{K} \sum_{j=1}^N \alpha(x_i, x_j) \right) \left(\phi\left(\nu - \frac{1}{K} \delta_{x_i}\right) - \phi(\nu) \right) \\
&= \int_X K \left\{ \left(\phi\left(\nu + \frac{\delta_x}{K}\right) - \phi(\nu) \right) (1 - u_K p(x)) b(x) \right. \\
&+ \int_{\mathbb{R}} \left(\phi\left(\nu + \frac{\delta_{x+h}}{K}\right) - \phi(\nu) \right) u_K p(x) b(x) m(x, h) dh \\
&\left. + \left(\phi\left(\nu - \frac{\delta_x}{K}\right) - \phi(\nu) \right) \left(d(x) + \int_X \alpha(x, y) \nu(dy) \right) \right\} \nu(dx). \quad (3)
\end{aligned}$$

De plus, on a pour tout $T > 0$,

$$\sup_K \mathbb{E} \left(\sup_{t \in [0, T]} \langle \nu_t^K, 1 \rangle^3 \right) < \infty. \quad (4)$$

En utilisant la propriété de Markov, on peut décrire plus finement la dynamique probabiliste de ν^K . En effet, dans ce cas,

$$\phi(\nu_t^K) - \phi(\nu_0^K) - \int_0^t L^K \phi(\nu_s^K) ds$$

est une martingale pour des fonctions ϕ telles que chaque terme ci-dessus est intégrable. On en déduit que pour chaque fonction f mesurable et bornée sur X , le processus $t \rightarrow \langle \nu_t^K, f \rangle$ est une semi-martingale. Plus précisément, on a

$$\langle \nu_t^K, f \rangle = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} f(X_t^i) = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} f(X_0^i) + M_t^{K,f} + A_t^{K,f}, \quad (5)$$

où $M^{K,f}$ est une martingale et $A^{K,f}$ un processus à variation finie (continu

en temps). En remplaçant $\nu \rightarrow \phi(\nu)$ par $\nu \rightarrow \langle \nu, f \rangle$ dans (3), on obtient

$$A_t^{K,f} = \int_0^t \int_X \left\{ (b(x)(1 - u_K p(x)) - (d(x) + \alpha * \nu_s^K(x))) f(x) + u_K p(x) b(x) \left(\int_{\mathbb{R}} f(x+h) m(x,h) dh \right) \right\} \nu_s^K(dx) ds. \quad (6)$$

En identifiant (3) appliqué à $\nu \rightarrow \langle \nu, f \rangle^2$ et la formule d'Itô pour le carré de (5), nous pouvons calculer la variation quadratique de la partie martingale. Comme corollaire, nous en deduisons que

$$\mathbb{E}((M_t^{K,f})^2) = \frac{1}{K} \left\{ \int_0^t \int_X \left\{ (b(x)(1 - u_K p(x)) + d(x) + \alpha * \nu_s^K(x)) f^2(x) + u_K p(x) b(x) \left(\int_{\mathbb{R}} f^2(x+h) m(x,h) dh \right) \right\} \nu_s^K(dx) ds \right\} \quad (7)$$

Nous sommes alors en mesure d'étudier le comportement asymptotique du processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ quand K tend vers l'infini. Les choix d'échelles des différent paramètres ont une importance fondamentale (cf. [7]). Dans le paragraphe suivant nous allons étudier les équilibres écologiques, à savoir le comportement asymptotique du processus de population quand le paramètre K échelonnant la taille de la population tend vers l'infini, les autres paramètres restant d'ordre un.

3 Equilibres écologiques

Rappelons tout d'abord le théorème de convergence prouvé initialement dans [14] pour les processus de dispersion de graines et adapté à ce cas dans [7].

Théorème 2. *On suppose que les hypothèses (A) sont satisfaites. On suppose de plus que quand K tend vers l'infini, la suite u_K tend vers une constante u , et que la suite de v.a. ν_0^K converge en loi vers une mesure déterministe ξ_0 . Alors, pour tout temps terminal $T > 0$, le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi dans $\mathbb{D}([0, T], M_F)$ vers l'unique fonction déterministe ξ continue et à valeurs mesures (positives finies), solution faible de l'équation intégrodifférentielle suivante : Pour toute fonction f mesurable bornée de X dans*

\mathbb{R} , on a

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle &= \int_X f(x) \xi_t(dx) = \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\mathbb{R}} \left\{ f(x) [(1 - up(x))b(x) - d(x) - \alpha * \xi_s(x)] \right. \\ &\quad \left. + up(x)b(x) \left(\int_{\mathbb{R}} f(x+h)m(x,h)dh \right) \right\} \xi_s(dx) ds. \end{aligned} \quad (8)$$

(Remarquons qu'il est possible de considérer dans (8) une interaction plus compliquée (cf. [7])).

Idée de la preuve : La preuve de la convergence consiste en une preuve d'unicité de la limite et de compacité des lois des processus. L'unicité est obtenue en introduisant la distance en variation $\|\xi\|_V = \sup_{\|f\|_\infty \leq 1} \langle \xi, f \rangle$, et en montrant grâce aux hypothèses (A) que si l'on a deux solutions ξ^1 et ξ^2 , alors pour tout $t > 0$,

$$\|\xi_t^1 - \xi_t^2\|_V \leq C^{te} \int_0^t \|\xi_s^1 - \xi_s^2\|_V ds.$$

Le lemme de Gronwall permet alors de conclure.

La compacité de la suite des lois des v.a. $(\nu^K)_K$ est obtenue en utilisant le théorème de Prokhorov qui caractérise cette compacité par la tension uniforme des lois. Rappelons que cette tension se traduit par le fait que les mesures ν^K ont, à η près, leur support inclus dans le même compact de $\mathbb{D}([0, T], M_F(X))$:

$$\forall \eta > 0, \exists K_\eta \text{ compact de } \mathbb{D}([0, T], M_F(X)), \text{ tel que } \sup_K \mathbb{P}(\nu^K \notin K_\eta) \leq \eta.$$

Les compacts de $\mathbb{D}([0, T], M_F(X))$, muni de la topologie de Skorohod, peuvent être caractérisés, comme dans le lemme classique d'Ascoli pour la topologie de la convergence uniforme, en utilisant un module de continuité propre à la topologie de Skorohod. L'espace de mesures M_F est muni de la topologie de la convergence étroite. D'après un résultat de Roelly [24], il suffit de prouver la tension uniforme pour les lois des $(\langle \nu^K, f \rangle)_K$. Comme ces processus sont des semi-martingales, on peut appliquer le critère d'Aldous [1] et en déduire la tension grâce aux bornes uniformes (4).

Par ailleurs, toujours grâce au fait que les moments sont uniformément bornés, il est facile de prouver, en utilisant (7), que

$$\mathbb{E}((M_t^{K,f})^2) \rightarrow_{K \rightarrow \infty} 0.$$

Ainsi, les fluctuations aléatoires disparaissent quand K tend vers l'infini. Finalement, on peut remarquer que

$$\sup_{\|f\|_\infty \leq 1} \sup_{t \leq T} |\langle \nu_t^K, f \rangle - \langle \nu_t^-, f \rangle| \leq \frac{C^{te}}{K}.$$

Nous en déduisons que les valeurs d'adhérence de la suite (ν^K) sont nécessairement des processus déterministes continus en temps. L'identification de la limite se fait en utilisant une caractérisation du problème de martingale limite.

Développons maintenant quelques cas particuliers qui nous seront utiles par la suite. Remarquons tout d'abord que si ξ_0 admet une densité par rapport à la mesure de Lebesgue, on peut montrer (cf. [14]) que pour tout $t > 0$, il en est de même pour ξ_t : $\xi_t(dx) = \xi_t(x)dx$. La densité $\xi_t(x)$ (souvent appelée densité de nombre) est alors solution faible de l'équation aux dérivées partielles non linéaires

$$\begin{aligned} \partial_t \xi(x) &= ((1 - up(x))b(x) - d(x) - \alpha * \xi_t(x)) \xi_t(x) \\ &\quad + \int m(y, x) up(y) b(y) \xi_t(y) dy. \end{aligned}$$

Les modèles d'équations aux dérivées partielles sont donc des approximations en grande population de modèles microscopiques de naissance et mort. La question de la convergence des solutions quand $t \rightarrow \infty$ est ouverte, même si il y a des avancées en ce sens. Voir les travaux récents de Laurent Desvillettes, Pierre-Emmanuel Jabin, Gael Raoul.

Étudions maintenant des cas où le taux de mutation est nul ($u_K = 0, \forall K$). Supposons que la population initiale soit monomorphique, composée d'individus de trait x : $\nu_0^K = n_0^K \delta_x$. On suppose que $n_0^K \rightarrow n_0$. Alors la population reste monomorphique, et, d'après le Théorème 2, $\nu_t^K = n_t^K \delta_x$ converge vers $n_x(t) \delta_x$, et $(n_x(t), t \geq 0)$ est solution de l'équation logistique

$$\frac{d}{dt} n_x(t) = n_x(t)(b(x) - d(x) - \alpha(x, x)n_x(t)) ; n_0(x) = n_0. \quad (9)$$

Nous avons supposé (Hypothèses (A)) que pour tout $x \in X$, $b(x) - d(x) > 0$ et que $\alpha(x, x) > 0$. L'équation (9) admet un seul état stationnaire stable

$$\bar{n}(x) = \frac{b(x) - d(x)}{\alpha(x, x)}, \quad (10)$$

appelé capacité de charge. Dans la suite, nous noterons le taux de croissance

$$r(x) = b(x) - d(x).$$

Supposons maintenant que la population initiale soit dimorphique : $\nu_0^K = n_x^K(0)\delta_x + n_y^K(0)\delta_y$, avec $n_x^K(0) \rightarrow n_x(0)$ et $n_y^K(0) \rightarrow n_y(0)$. Puisqu'il n'y a pas de mutation, la population est dimorphique en tout temps t , de traits x et y . Le processus de population $n_x^K(t)\delta_x + n_y^K(t)\delta_y$ converge vers $n_x(t)\delta_x + n_y(t)\delta_y$, où $(n_x(t), n_y(t))$ est solution du système de Lotka-Volterra de condition initiale $(n_x(0), n_y(0))$ et satisfaisant

$$\begin{aligned} \dot{n}_x &= n_x(r(x) - \alpha(x, x)n_x - \alpha(x, y)n_y); \\ \dot{n}_y &= n_y(r(y) - \alpha(y, x)n_x - \alpha(y, y)n_y). \end{aligned} \quad (11)$$

Il y a dans ce cas 4 équilibres : $(0, 0)$, $(\bar{n}(x), 0)$, $(0, \bar{n}(y))$, et un équilibre non trivial $(\bar{n}_{xy}^1, \bar{n}_{xy}^2)$ dans $(\mathbb{R}_+^*)^2$.

Plus généralement, si la population initiale est composée d'individus portant d traits distincts $x_1, \dots, x_d \in X$, la dynamique de la population converge vers la solution du système de Lotka-Volterra compétitif noté $LV(d, \mathbf{x})$, (où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d)$), défini par

$$\dot{n}_t = F^{\mathbf{x}}(n(t)), \quad (12)$$

où $n(t) = (n_1(t), \dots, n_d(t))$, $F_i^{\mathbf{x}}(n) = n_i G_i^{\mathbf{x}}(n)$, et

$$G_i^{\mathbf{x}}(n) = r(x_i) - \sum_{j=1}^d \alpha(x_i, x_j)n_j.$$

Remarque 1. Les équilibres de $LV(d, \mathbf{x})$ sont donnés par l'intersection des hyperplans $(P_i)_{1 \leq i \leq d}$, où P_i a pour équation : $n_i = 0$ ou $G_i^{\mathbf{x}}(n) = 0$.

Nous allons introduire à présent la notion de *traits co-existants*.

Définition 1. On dira que $x_1, \dots, x_d \in X$ co-existent si le système $LV(d, \mathbf{x})$ admet un unique équilibre non trivial $\bar{n}(\mathbf{x}) \in (\mathbb{R}_+^*)^d$ stable, au sens où les valeurs propres de la matrice Jacobienne de $LV(d, \mathbf{x})$ au point $\bar{n}(\mathbf{x})$ ont toutes une partie réelle strictement négative.

Ces traits vérifient en particulier que pour tout $i \in \{1, \dots, d\}$, $G_i^{\mathbf{x}}(\bar{n}(\mathbf{x})) = 0$. De plus,

$$\begin{aligned}\partial_i F_i^{\mathbf{x}}(n) &= G_i^x(n) + n_i \partial_i G_i^{\mathbf{x}}(n) \\ &= G_i^{\mathbf{x}}(n) - n_i \alpha(x_i, x_i)\end{aligned}$$

et pour $j \neq i$,

$$\partial_j F_i^{\mathbf{x}}(n) = -n_i \alpha(x_i, x_j).$$

Nous en déduisons que la matrice Jacobienne de $F^{\mathbf{x}}$ au point $\bar{n}(\mathbf{x})$ vaut

$$DF^{\mathbf{x}}(\bar{n}(\mathbf{x})) = ((-\alpha(x_i, x_j) \bar{n}_i(\mathbf{x})))_{1 \leq i, j \leq d}.$$

Dans toute la suite, nous allons nous intéresser à l'invasion d'un trait mutant dans une population résidente. La population correspondant au trait mutant est alors quasiment nulle et dans une première approximation, on peut la négliger. Nous allons introduire la *fonction de fitness d'invasion du trait mutant*. Cette fonction est une approximation du taux de croissance de la population mutante au début de son développement dans une population résidente à l'équilibre. Elle décrit l'aptitude du trait mutant à envahir la population résidente. Supposons que les traits x_1, \dots, x_d co-existent et qu'un individu de trait mutant y apparaisse. La fonction de fitness d'invasion du mutant de trait y dans la population résidente de traits x_1, \dots, x_d est définie par

$$f(y; x_1, \dots, x_d) = r(y) - \sum_{j=1}^d \alpha(y, x_j) \bar{n}_j(\mathbf{x}), \quad (13)$$

où $\bar{n}(\mathbf{x})$ est l'équilibre non trivial de $LV(d, \mathbf{x})$.

Donnons quelques cas particuliers :

- 1) La population résidente est monomorphique de trait x . La fonction de fitness d'invasion de y vaut alors

$$f(y; x) = b(y) - d(y) - \alpha(y, x) \bar{n}(x). \quad (14)$$

Remarquons que $f(x; x) = 0$, et que la fonction f n'est pas symétrique.

On peut caractériser la stabilité des équilibres du système $LV(2, x, y)$ (11) grâce aux signes des fonctions de fitness.

- $(\bar{n}(x), 0)$ est instable si $f(y; x) > 0$ et stable si $f(y; x) < 0$.
 - Si $f(y; x) > 0$ et $f(x; y) < 0$, $(0, \bar{n}(y))$ est stable. (On a fixation du trait y).
 - Si $f(y; x) > 0$ et $f(x; y) > 0$, il y a un équilibre non-trivial et stable (On a coexistence de x et y).
- 2) La population résidente est dimorphique de traits x et y qui co-existent. Un individu de trait mutant z a alors la fonction de fitness d'invasion

$$f(z; x, y) = b(z) - d(z) - \alpha(z, x)\bar{n}_{xy}^1 - \alpha(z, y)\bar{n}_{xy}^2. \quad (15)$$

Remarquons que $f(x; x, y) = f(y; x, y) = 0$. Ici aussi, la positivité de la fitness décrit la possible fixation du mutant z .

4 Limite des mutations rares - Convergence vers le processus évolutif polymorphique

4.1 Le contexte

Nous allons maintenant nous intéresser à la modélisation du processus évolutif que nous avons mis en évidence sur les simulations.

Nous allons nous placer dans les échelles classiques de la dynamique adaptative :

- Grande population
- Petite bio-masse
- Mutations rares
- Temps long, échelle de temps des mutations.

Dans le prochain paragraphe nous introduirons de plus une hypothèse de petites mutations.

Le processus de saut que nous allons obtenir a été heuristiquement introduit dans [23], et rigoureusement étudié dans [8], sous le nom de Trait Substitution Sequence dans le cas où les coefficients écologiques sont tels que la co-existence de deux traits n'arrive jamais. Nous allons ici généraliser cette approche en permettant la co-existence de deux traits et en étudiant dans ce cas l'impact de l'arrivée d'un troisième trait.

Nous allons supposer qu'il y a une séparation des échelles de temps entre

- L'échelle de temps écologique où les compétitions s'opèrent et où la population retourne à l'équilibre, qui est une phase rapide.
- l'échelle de temps des mutations qui est beaucoup plus longue.

Sous l'hypothèse de mutations rares, la sélection a le temps d'opérer et de supprimer un mutant désavantageux, ou de fixer dans la population un mutant plus adapté, avant l'arrivée d'un nouveau mutant. L'hypothèse de grande population permet d'approcher la dynamique des naissances et des morts entre les temps de mutation par une dynamique déterministe qui est en fait un système de Lotka-Volterra. On va alors pouvoir prédire quelle sera l'issue de chaque période de compétition entre traits, grâce à l'étude du système.

4.2 Le théorème

Condition initiale (CI) : Nous allons supposer que la population initiale est composée d'individus de traits $x_1, \dots, x_d \in X$ qui co-existent. On suppose que $\nu_0^K = \sum_{i=1}^d n_i^K \delta_{x_i}$, et que

$$n_i^K \rightarrow \bar{n}_i(\mathbf{x}),$$

quand K tend vers l'infini, où $\bar{n}(\mathbf{x}) = (\bar{n}_1(\mathbf{x}), \dots, \bar{n}_d(\mathbf{x}))$ désigne l'équilibre non trivial de $LV(d, \mathbf{x})$.

Rappelons que u_K désigne le taux de mutation individuel (qui va tendre vers 0 quand K tend vers l'infini). Le taux total de mutation pour toute la population est donc d'ordre Ku_K , et si t est un temps d'ordre un dans l'échelle des naissances et des morts, $\frac{t}{Ku_K}$ représentera un temps à l'échelle des mutations. Nous allons étudier le comportement du processus dans cette échelle de temps, et plus précisément le comportement asymptotique de $(\nu_{\frac{t}{Ku_K}}^K, t \geq 0)$, quand K tend vers l'infini.

Introduisons maintenant les hypothèses nécessaires à notre étude (outre l'hypothèse (A)). Nous les commenterons en donnant les idées de la preuve du Théorème 3.

Hypothèses (B) : Rappelons que x_1, \dots, x_d désignent d traits qui co-existent, et que la fonction de fitness d'invasion du trait y dans la population résidente de traits x_1, \dots, x_d est donnée par

$$f(y; \mathbf{x}) = f(y; x_1, \dots, x_d) = r(y) - \sum_{i=1}^d \alpha(y, x_i) \bar{n}_i(\mathbf{x}).$$

Nous supposons

- Hypothèse (B1) : Pour presque tout mutant y tel que $f(y; x_1, \dots, x_d) > 0$, on a convergence de $LV(d+1, (x_1, \dots, x_d, y))$ vers l'unique équilibre n^* issu de $(\bar{n}^1(x), \dots, \bar{n}^d(x), 0)$.
- Hypothèse (B2) : n^* est un équilibre stable. (la matrice jacobienne a des valeurs propres de partie réelle strictement négatives).

Nous pouvons alors énoncer le théorème de convergence et définir le processus évolutif polymorphique.

Théorème 3. *Supposons que les hypothèses (A), (CI) et (B) soient satisfaites. On suppose que l'on a la séparation d'échelles de temps suivante : pour tout $C > 0$,*

$$\ln K \ll \frac{1}{Ku_K} \ll e^{CK}. \quad (16)$$

(où $f \ll g$ signifie que $\frac{f}{g}$ tend vers 0). Alors le processus $(\nu_{\frac{Kt}{Ku_K}}^K, t \geq 0)$ converge au sens des marginales fini-dimensionnelles sur M_F , vers un processus de saut pur $(\Lambda_t, t \geq 0)$, à valeurs dans

$$\mathcal{M}_0 = \left\{ \sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} ; (x_1, \dots, x_d) \text{ coexistent et } \bar{n}(\mathbf{x}) \text{ équilibre } LV(d, \mathbf{x}) \right\},$$

et de transitions allant

$$\text{de } \sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} \quad \text{à} \quad \sum_{i=1}^d n_i^*(x_1, \dots, x_d, x_{j+h}) \delta_{x_i} + n_{d+1}^* \delta_{x_{j+h}}$$

au taux infinitésimal

$$p(x_j) b(x_j) \bar{n}_j(x) \frac{[f(x_{j+h}; \mathbf{x})]_+}{b(x_j + h)} m(x_j, h) dh.$$

Nous appellerons $(\Lambda_t, t \geq 0)$ le processus évolutif polymorphique (PEP).

Remarquons que si la population initiale est monomorphique de trait x , alors elle le reste jusqu'au premier temps de co-existence de deux traits

dans la population, c'est-à-dire au premier temps τ où $f(X_\tau; X_{\tau-}) > 0$ et $f(X_{\tau-}; X_\tau) > 0$. Si les coefficients du modèle sont tels qu'il n'y a jamais co-existence entre deux traits, le processus Λ se met alors sous la forme

$$\Lambda_t = \bar{n}_{X_t} \delta_{X_t}.$$

Le processus de Markov $(X_t, t \geq 0)$ (avec $X_0 = x_0$) décrivant le support de $(\Lambda_t, t \geq 0)$ est un processus de saut pur de générateur infinitésimal défini pour toute fonction mesurable bornée φ par

$$A\varphi(x) = \int (\varphi(x+h) - \varphi(x)) p(x) b(x) \bar{n}(x) \frac{[f(x+h; x)]_+}{b(x+h)} m(x, h) dh. \quad (17)$$

C'est le Trait Substitution Sequence (TSS).

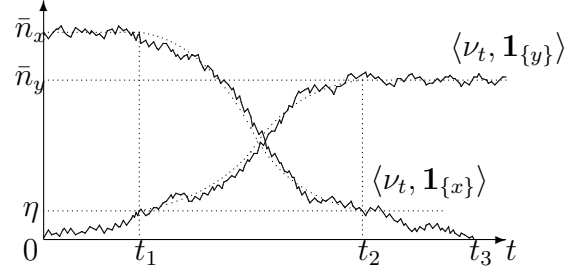
Donnons maintenant les idées de la preuve. Pour une preuve détaillée de ce résultat, nous renvoyons à Champagnat-Méléard [9].

On doit décrire les étapes d'invasion des mutants et les étapes de stabilisation de la population.

Fixons $\eta > 0$. Supposons qu'au temps $t = 0$, les traits x_1, \dots, x_d co-existent et que la condition (CI) est vérifiée. Nous avons vu que pour t et K suffisamment grands, le processus $(\langle \nu_t^K, \mathbf{1}_{x_1} \rangle, \dots, \langle \nu_t^K, \mathbf{1}_{x_d} \rangle)$ des densités de chaque trait dans la population se trouve dans un η -voisinage de $\bar{n}(\mathbf{x})$ avec grande probabilité. Nous souhaitons que le processus reste dans ce voisinage avant que le premier mutant n'arrive. Pour cela, on utilise un résultat de grandes déviations sur le problème de sortie de domaine (Freidlin-Wentzell [15]). Le temps que va mettre le processus de densité pour quitter le η -voisinage de $\bar{n}(\mathbf{x})$ est plus grand que $\exp(CK)$, pour un $C > 0$, avec grande probabilité. Ainsi, le premier mutant apparaîtra avec grande probabilité avant le temps de sortie du η -voisinage de $\bar{n}(\mathbf{x})$ si l'on suppose que

$$\frac{1}{Ku_K} \ll \exp(CK).$$

La deuxième étape consiste à étudier la dynamique de l'invasion du mutant de trait y . Nous allons diviser cette phase d'invasion en trois étapes, comme décrit dans la figure ci-dessous (présentée dans le cas où la population initiale est monomorphique de trait x). Cette approche est développée dans [8].



Première phase : Entre 0 et t_1 , le nombre d'individus de trait mutant y est petit et la taille de population résidente est proche de $\bar{n}(\mathbf{x})$. Ainsi la dynamique du mutant est proche de celle d'un processus de naissance et mort de taux respectifs $b(y)$ et $d(y) + \sum_{i=1}^d \alpha(y, x_i) \bar{n}_i(x)$. Son taux de croissance est donc approximativement égal à la fonction de fitness d'invasion $f(y; x_1, \dots, x_d) = r(y) - \sum_{i=1}^d \alpha(y, x_i) \bar{n}_i(\mathbf{x})$, qui décrit donc l'aptitude du mutant initialement introduit **par un unique individu** à envahir la population résidente à l'équilibre. Si $f(y; x_1, \dots, x_d) > 0$, le processus de naissance et mort est sur-critique, et l'on a

$$\begin{aligned} & \mathbb{P}(\text{taille de la population mutante atteint } \eta) \\ & \simeq \mathbb{P}(\text{le processus de branchement atteint } \eta K) \\ & \simeq \frac{[f(y; x_1, \dots, x_d)]_+}{b(y)} \quad (\text{probabilité de survie}), \end{aligned}$$

quand K est grand.

Deuxième phase : Entre les temps t_1 et t_2 , se passe l'étape proprement dite de compétition. Quand K tend vers l'infini, le processus des densités $(\langle \nu_t^K, \mathbf{1}_{x_1} \rangle, \dots, \langle \nu_t^K, \mathbf{1}_{x_d} \rangle, \langle \nu_t^K, \mathbf{1}_y \rangle)$ se rapproche de la solution du système $LV(d+1, x_1, \dots, x_d, y)$ (pour les mêmes conditions initiales). On peut alors appliquer l'hypothèse (B1) et en déduire que pour η petit et avec grande probabilité, le processus de population va atteindre un η -voisinage de n^* en un temps t_2 . Sur la figure précédente, $n^* = (0, \bar{n}_y)$.

Troisième étape : Stabilisation. On suppose de plus que (B2) est satisfaite. Les processus de densités des traits x_j tels que $n_j^* = 0$ peuvent être approchés par des processus de naissance et mort sous-critiques. Nous en déduisons qu'ils vont atteindre 0 en temps fini. Ainsi, le processus de population va se stabiliser autour des traits x_j tels que $n_j^* > 0$.

On prouve que la durée de ces trois phases est de l'ordre de $\ln K$. C'est l'ordre de grandeur de l'espérance du temps d'extinction d'un processus de naissance et de mort dont la population initiale est d'ordre K . Ainsi, sous l'hypothèse

$$\ln K \ll \frac{1}{Ku_K},$$

et avec grande probabilité, ces trois phases de compétition-stabilisation pourront avoir lieu avant que la mutation suivante ne survienne. Nous pourrions alors réitérer ce raisonnement.

Grâce à cette analyse, nous sommes en mesure de décrire le processus évolutif polymorphique $(\Lambda_t, t \geq 0)$. Il décrit les états évolutifs successifs de la population, en ne retenant que les mutations non délétères. Il prend ses valeurs dans

$$\mathcal{M}_0 = \left\{ \sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i}; x_1, \dots, x_d \text{ co-existent} \right\}.$$

Supposons qu'il ait la valeur $\sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i}$. Avant le temps de sortie du η -voisinage de $\bar{n}(\mathbf{x})$, le taux de mutation à partir d'un individu de trait x_i est proche de $b(x_i)u_K p(x_i)K \bar{n}_i(\mathbf{x})$. Ainsi dans l'échelle de temps " $\frac{t}{Ku_K}$ ", il vaut approximativement $b(x_i)p(x_i)\bar{n}_i(\mathbf{x})$. Quand une mutation arrive, le nouveau trait $x_i + h$ est choisi suivant la loi $m(x_i, h)dh$. La probabilité d'invasion est alors approximativement la probabilité de survie du mutant de trait y dans la population résidente, à savoir

$$\frac{[f(y; x_1, \dots, x_d)]_+}{b(x_i + h)}.$$

Dans le cas d'une invasion, le nouvel état du processus est alors donné par l'état asymptotique du système $LV(d+1, x_1, \dots, x_d, x_i + h)$, à savoir

$$\sum_{i=1}^d n_i^*(x_1, \dots, x_d, x_{j+h}) \delta_{x_i} + n_{d+1}^* \delta_{x_{j+h}}$$

.

Cas particuliers :

Il est facile de voir que si $d = 1$, les hypothèses (B) sont satisfaites dès que les points (x, y) qui annulent la fonction de fitness $f(y; x)$ sont de mesure de Lebesgue nulle, (ce qui est une hypothèse très légère). Ainsi le processus de population tué au premier temps de co-existence converge vers le PES tué correspondant $(\Lambda_t^1, t \geq 0)$ qui sera de support monomorphique.

Si $d = 2$: nous devons étudier si les hypothèses (B) sont satisfaites dans le cas où x et y co-existent. L'arrivée d'un troisième trait z nécessite l'étude des points stationnaires du système de Lotka-Volterra 3-dimensionnel. L'étude est beaucoup moins facile que dans le cas 2-dimensionnel et M.L. Zeeman [25] a recensé 33 cas limites possibles dans le cas compétitif (le noyau α est positif). Toutefois, puisque nous savons que x et y co-existent, cela réduit le nombre de cas à 10, comme décrit dans la figure ci-dessous (les numéros reprennent la nomenclature de M.L. Zeeman) :

Nous pouvons montrer par une analyse fine de ces cas que hors des quatre derniers cas, l'équation (B) est satisfaite si les fonctions de fitness (pour 2 et 3 variables) ne s'annulent que sur un ensemble de mesure de Lebesgue nulle. On notera C l'ensemble des triplets de traits tels que le système de Lotka-Volterra correspondant soit dans les "mauvais" cas. Ainsi le processus de population tué au premier temps de triple co-existence tel que les 3 traits correspondants ne soient pas dans C converge vers le PES Λ^2 , tué au même instant. En fait, la connaissance de ce processus nous suffit pour l'étude des branchements évolutifs.

5 L'équation canonique de la dynamique adaptative

Notre but est maintenant de comprendre le phénomène de branchement évolutif. Pour cela il va nous falloir ajouter une nouvelle hypothèse inhérente à la dynamique adaptative, à savoir une hypothèse de petites amplitudes de mutation.

Dans la suite, l'espace des traits X est supposé convexe, et symétrique (pour simplifier). Nous introduisons un nouveau paramètre $\varepsilon > 0$ qui va échelonner la taille des mutations. Soit H_ε la fonction définie par $H_\varepsilon(h) = \varepsilon h$ et définissons la nouvelle probabilité qui régit la distribution des mutations issues

d'un trait x par

$$m_\varepsilon(x, dh) = (m(x, h)dh) \circ H_\varepsilon^{-1}.$$

Cela nous permet de définir un nouveau processus $(\Lambda_t^\varepsilon, t \geq 0)$. Celui-ci saute de x à $x + \varepsilon h$ avec taux de saut

$$p(x)b(x)\bar{n}(x) \frac{[f(x + \varepsilon h)]_+}{b(x + h)} m(x, h)dh.$$

Si l'on ne fait pas d'autre changement sur le processus, il va converger vers sa condition initiale quand ε tend vers 0. Nous allons, pour observer une limite intéressante, re-échelonner le temps en posant

$$\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon = \Lambda_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon.$$

Dans toute la suite nous supposons l'hypothèse (A') : les coefficients vérifient l'hypothèse (A) et de plus

- $m(x, h)dh$ a des moments d'ordre 3 bornés sur X .
- $x \rightarrow m(x, h)dh$ est Lipschitzienne (avec la distance de Vaserstein sur l'ensemble des probabilités).
- Les coefficients sont suffisamment réguliers.

Nous allons dans un premier temps étudier la convergence du TSS renormalisé associé, quand ε tend vers 0. Rappelons que dans le cas où le processus Λ reste monomorphique, le TSS X est le processus qui décrit la dynamique du support, de générateur donné par (17). Nous noterons X^ε le processus associé à la distribution de mutation m_ε .

Théorème 4. *Supposons que les hypothèses (A') et (B) soient satisfaites et que $\tilde{X}_0^\varepsilon = x_0$, pour $x \in X$. Alors le processus $(X_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon, t \geq 0)$ converge en loi, quand ε tend vers 0, vers le processus monomorphique déterministe $t \rightarrow \bar{n}(x(t))\delta_{x(t)}$, où $x(\cdot)$ est l'unique solution de l'équation différentielle ordinaire*

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2}p(x)\bar{n}(x)\partial_1 f(x; x) \int_{\mathbb{R}} h^2 m(x, h)dh, \quad (18)$$

issue de x_0 .

Dans le cas où la loi des traits mutants m n'est pas symétrique, nous avons aussi convergence vers une EDO, qui ne s'écrit pas directement en fonction

de la variance de la probabilité m . Cette équation a été introduite heuristiquement par Dieckmann et Law [11] et porte le nom d'*équation canonique de la dynamique adaptative*.

Idée de Preuve : La preuve repose ici encore sur un argument d'unicité-compacité. L'unicité se démontre facilement sous les bonnes hypothèses de régularité des coefficients. (Comme X est compact, les bornitudes s'en suivent). Le générateur du TSS est donné en (17) et nous pouvons ici en déduire le générateur du processus renormalisé :

$$L^\varepsilon \varphi(x) = \frac{1}{\varepsilon^2} \int_{\mathbb{R}} (\varphi(x + \varepsilon h) - \varphi(x)) p(x) b(x) \bar{n}(x) \frac{[f(x + \varepsilon h; x)]_+}{b(x + \varepsilon h)} m(x, h) dh. \quad (19)$$

Nous allons faire un développement limité à l'ordre 2 autour de $\varepsilon = 0$ de $\varphi(x + \varepsilon h)$ et de $f(x + \varepsilon h; x)$. Comme $f(x; x) = 0$, il est clair que la bonne renormalisation est bien $\frac{1}{\varepsilon^2}$ (et non pas $\frac{1}{\varepsilon}$ comme on aurait pu s'y attendre). Nous pouvons alors facilement montrer que

$$L^\varepsilon \varphi(x) \rightarrow_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{1}{2} p(x) \bar{n}(x) \partial_1 f(x; x) \varphi'(x) \int_{\mathbb{R}} h^2 m(x, h) dh, \quad (20)$$

ce qui est bien le générateur (dégénéré) lié à l'équation (18). Le processus $(X_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon, t \geq 0)$ est une semi-martingale. La tension uniforme (en ε) des lois des $(X_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon)$ provient de contrôles uniformes pour les parties martingale et à variation finie de sa décomposition. La caractérisation du problème de martingale limite se déduit facilement de (20).

Nous supposons dans la suite que pour tout $x \in X$, $\int_{\mathbb{R}} h^2 m(x, h) dh \neq 0$ (biologiquement, cela veut dire que l'on peut avoir des mutations effectives issues de tout trait). Les équilibres de cette équation sont alors les points x^* tels que $\partial_1 f(x^*; x^*) = 0$. Ces points vont jouer un rôle fondamental dans la caractérisation des branchements évolutifs, comme nous le verrons ci-dessous.

Définition 2. *On appelle singularité évolutive (notée ES), tout point x^* de X satisfaisant*

$$\partial_1 f(x^*; x^*) = 0. \quad (21)$$

Remarquons que puisque pour tout $x \in X$, $f(x; x) = 0$, nous en déduisons que

$$\partial_1 f(x; x) + \partial_2 f(x; x) = 0; \quad (22)$$

$$\partial_{11} f(x; x) + 2\partial_{12} f(x; x) + \partial_{22} f(x; x) = 0. \quad (23)$$

Ainsi, pour $x \in X$ et h petit,

$$f(x + h; x - h) = h(\partial_1 f - \partial_2 f)(x; x) + O(h^2)$$

$$f(x - h; x + h) = h(\partial_2 f - \partial_1 f)(x; x) + O(h^2).$$

Rappelons que deux traits x et y ne peuvent coexister que si $f(x; y) > 0$ et $f(y; x) > 0$. Nous en déduisons que la coexistence ne peut avoir lieu que dans le voisinage de points x^* tels que $\partial_1 f(x^*; x^*) = 0$, donc de singularités évolutives.

En étudiant finement les propriétés de la solution de (18), nous pouvons montrer le lemme suivant :

Lemme 1. *Supposons que la condition initiale x_0 de (18) n'est pas un ES, alors la solution x ne peut pas atteindre un ES en temps fini. De plus, si $I(T) = \{x(t), t \in [0, T]\}$, alors pour tous x et y suffisamment proches de $I(T)$ et proches entre eux, la quantité $(y - x)f(y; x)$ est de signe constant et on n'a pas co-existence de x et y .*

Si $\tilde{\Lambda}_0^\varepsilon = \bar{n}(x)\delta_x$, le support de $Supp(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon)$ avant le temps de co-existence de deux traits, a la dynamique du processus $(X_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon, t \geq 0)$. Ainsi, avant la co-existence, ses valeurs vont, pour tout $\eta > 0$, être dans un η -voisinage de $I(T)$ avec probabilité 1. Le lemme 1 nous permet alors d'en déduire qu'un branchement évolutif ne peut avoir lieu que sur une échelle de temps plus longue que $\frac{T}{\varepsilon^2}$, pour tout $T > 0$. Plus formellement nous aurons le théorème suivant.

Théorème 5. *Supposons que les hypothèses (A') et (B) soient satisfaites. Supposons que $\tilde{\Lambda}_0^\varepsilon = \bar{n}_x \delta_x$. Définissons le premier instant τ^ε de co-existence :*

$$\tau^\varepsilon = \inf\{t > 0, f(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon; \tilde{\Lambda}_{t-}^\varepsilon) > 0; f(\tilde{\Lambda}_{t-}^\varepsilon; \tilde{\Lambda}_t^\varepsilon) > 0\},$$

et le premier instant dans un η -voisinage d'une ES x^*

$$\theta_\eta^\varepsilon = \inf\{t \geq 0, \text{Supp}(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon) \cap (x^* - \eta; x^* + \eta) \neq \emptyset\}.$$

Alors on a

$$1) \forall T > 0, \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{P}(\tau^\varepsilon > T) = 1.$$

$$2) \forall \eta > 0,$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{P}(\forall t \in [0, T], \text{Card}(\text{Supp}(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon)) = 1 ; \|\text{Supp}(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon) - x(t)\| \leq \eta) = 1.$$

3) Il existe $\varepsilon_0 > 0$, tel que pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$, on a

$$\mathbb{P}(\theta_\eta^\varepsilon < \tau^\varepsilon) = 1;$$

$$\mathbb{P}(\text{le processus } t \rightarrow \tilde{\Lambda}_{t \wedge \theta_\eta^\varepsilon}^\varepsilon \text{ est monotone}) = 1.$$

Comme nous l'avons dit ci-dessus, la preuve du théorème repose sur le lemme 1 et sur la convergence du PEP tué au premier temps de co-existence vers la solution de l'équation canonique, qui découle du Théorème 3. Nous pouvons résumer par le corollaire suivant les propriétés des trajectoires du processus $(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon, t \geq 0)$.

Corollaire 1. *Supposons que $\tilde{\Lambda}_0^\varepsilon = \bar{n}_x \delta_x$. Le processus $(\Lambda_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon, t \geq 0)$ converge en loi, quand ε tend vers 0, vers le processus déterministe $(\bar{n}(x(t))\delta_{x(t)}, t \geq 0)$, où la fonction x est l'unique solution de l'équation (18). De plus, avec grande probabilité, la fonction $t \rightarrow \Lambda_{\frac{t}{\varepsilon^2}}^\varepsilon$ est monotone avant le premier temps d'entrée dans un voisinage d'un ES x^* , temps qui précède τ^ε .*

Le processus évolutionnaire ne peut devenir polymorphique qu'en s'approchant d'une singularité évolutionnaire x^* . Toutefois certaines de ces singularités sont des points répulsifs pour l'équation canonique. Nous donnons ci-dessous une condition sur la fonction de fitness, qui peut être montrée en étudiant finement l'équation canonique, et qui nous assure du contraire.

Proposition 1. *Sous les hypothèses du Théorème 5, la co-existence de deux traits ne peut avoir lieu que pour des singularités évolutives qui ne sont pas répulsives. Cette propriété est caractérisée par*

$$\partial_{22}f(x^*; x^*) \geq \partial_{11}f(x^*, x^*). \quad (24)$$

6 Le branchement évolutif

Dans toute la suite, on supposera que pour tout $x \in X$, la mesure $m(x, h)dh$ est non nulle. Nous allons maintenant définir rigoureusement ce que nous appellerons un phénomène de branchement évolutif.

Fixons $\eta > 0$ et soit x^* une singularité évolutif attractive (satisfaisant la condition de non-répulsion (24)).

Définition 3. On appelle η -branchement l'événement

- Il existe un temps t_1 tel que $\text{Supp}(\tilde{\Lambda}_{t_1}^\varepsilon)$ est un singleton appartenant à $[x^* - \eta; x^* + \eta]$.
- Il existe un temps $t_2 > t_1$ tel que $\text{Card}\left(\text{Supp}(\tilde{\Lambda}_{t_2}^\varepsilon)\right) = 2$, et les points de ce support sont distants de plus de $\frac{\eta}{2}$.
- Entre les temps t_1 et t_2 , le support du PES est un sous-ensemble de $[x^* - \eta; x^* + \eta]$ qui est composé d'au plus deux points et a un diamètre croissant (en temps).

Nous sommes alors en mesure d'énoncer le théorème qui caractérise l'apparition d'un branchement évolutif. Soit \mathbb{P}^ε la loi du processus $\tilde{\Lambda}^\varepsilon$.

Théorème 6. On suppose que les hypothèses (A') et (B) sont satisfaites. On suppose que x^* est une singularité évolutif attractive, satisfaisant

$$\begin{aligned} \partial_{22}f(x^*; x^*) &> \partial_{11}f(x^*, x^*), \\ \partial_{22}f(x^*; x^*) + \partial_{11}f(x^*, x^*) &\neq 0. \end{aligned}$$

Alors, pour tout $\eta > 0$, il existe ε_0 tel que pour tout $\varepsilon < \varepsilon_0$,

- (a) Si $\partial_{11}f(x^*, x^*) > 0$, $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branchement}) = 1$.
- (b) Si $\partial_{11}f(x^*, x^*) > 0$, $\mathbb{P}^\varepsilon(\eta\text{-branchement}) = 0$. De plus, dans ce cas,

$$\mathbb{P}^\varepsilon(\forall t \geq \theta_\eta^\varepsilon, \text{Card}(\text{Supp}(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon)) \leq 2 \text{ et } \text{Supp}(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon) \subset (x^* - \eta, x^* + \eta)) = 1.$$

Nous avons donc une condition explicite que l'on peut calculer directement sur les coefficients écologiques qui nous permet de prédire avec grande probabilité l'apparition d'une séparation phénotypique. Cette condition apparaissait comme une conjecture dans Metz et al. [23].

Dans l'exemple développé au paragraphe 2 et dans les simulations, il est facile de voir que l'unique singularité évolutionnaire est $x^* = 0$. On vérifie aussi que

$$\partial_{11}f(0;0) = \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_b^2} ; \partial_{22}f(0;0) = \frac{1}{\sigma_\alpha^2} + \frac{1}{\sigma_b^2}.$$

Il est ainsi facile de vérifier que 0 est une singularité évolutionnaire qui vérifie les conditions du Théorème 6. De plus

$$\partial_{11}f(0;0) > 0 \Leftrightarrow \sigma_\alpha < \sigma_b.$$

Idée de la preuve du théorème. Supposons que les hypothèses du théorème soient satisfaites pour une ES x^* .

1) La première étape consiste à trouver un développement limité des fonctions de fitness pour 2 traits et 3 traits, au voisinage de x^* . Notons

$$a = \partial_{11}f(x^*, x^*) ; c = \partial_{22}f(x^*, x^*).$$

On montre que, au voisinage de (x^*, x^*) ,

$$f(y; x) = \frac{1}{2}(y - x)(a(y - x^*) - c(x - x^*)) + o(|y - x|(|x - x^*| + |y - x^*|)), \quad (25)$$

et que

$$f(z; x, y) = \frac{a}{2}(z - x)(z - y) + o(|z - x||z - y|). \quad (26)$$

2) La condition $a + c > 0$ permet d'assurer que pour tout voisinage \mathcal{U} de x^* , il existe x et y dans \mathcal{U} qui co-existent. Plus précisément, la zone de co-existence au voisinage de x^* est délimitée par la droite $\{x = y\}$, par une courbe γ admettant au point (x^*, x^*) la tangente $a(y - x^*) = c(x - x^*)$, et la courbe γ^s définie de manière identique à γ en inversant les variables x et y . Cette zone est donnée en Figure 2 dans le cas $c > a > 0$. Le développement limité de la fonction de fitness montre que cette fonction change de signe en passant les frontières de la zone de co-existence.

Nous pouvons alors étudier précisément les différents équilibres mis en évidence par Zeeman [25], en particulier les 10 cas de la Figure 1. Nous prouvons que pour toute ES x^* satisfaisant les hypothèses du Théorème 6 et tel que

$a \neq 0$, il existe un voisinage \mathcal{U}_0 de x^* tel aucun triplet de traits x, y, z dans \mathcal{U}_0 ne peuvent co-exister.

3) Supposons tout d'abord que $a < 0$ et que deux traits x et y co-existent dans ce voisinage de x^* . Alors, (26) montre que la fonction $f(z; x, y)$ est localement concave et s'annule aux deux points x et y . Elle est donc positive sur l'intervalle $[x, y]$. Ainsi, les seuls traits mutants z qui pourraient se fixer dans la population se situent dans cet intervalle. Après la compétition entre les trois traits, la population redevient monomorphique ou dimorphique, mais dans ce cas, la distance entre les deux traits du support du PEP a diminué. Ainsi nous pouvons montrer qu'il ne peut pas y avoir de η -branchement presque-sûrement.

Supposons maintenant que $a > 0$. La fonction de fitness $f(z; x, y)$ est alors localement convexe au voisinage de x^* et s'annule aux deux points x et y . Elle est donc positive sur le complémentaire de l'intervalle $[x, y]$, ce qui peut permettre à des mutants hors de $[x, y]$ de se fixer dans la population.

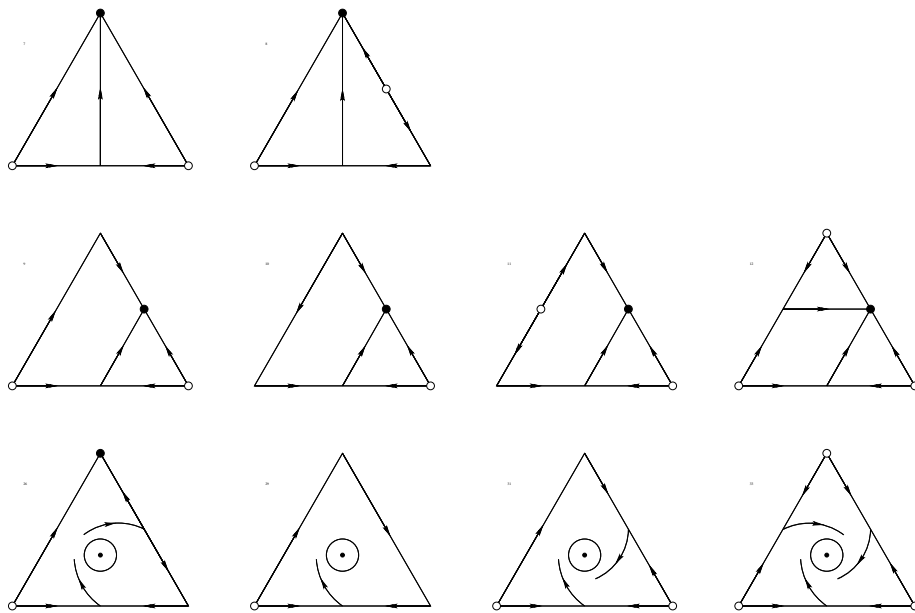
Fixons $\eta > 0$ suffisamment petit. Nous montrons que sous l'hypothèse $c > a > 0$, et pour ε suffisamment petit, le premier temps de co-existence τ^ε est fini presque-sûrement et que $Supp(\tilde{\Lambda}_t^\varepsilon) \subset (x^* - \eta; x^* + \eta)$. En effet, la condition $c > a$ assure que le point x^* n'est pas répulsif et l'étude du PEP (dont les sauts sont représentés par des flèches sur la figure 2), montre que celui-ci, qui ne saute que vers des mutants qui rendent positive la fonction de fitness d'invasion, va entrer dans la zone de co-existence avec probabilité 1. Après le temps τ^ε , la distance entre deux points du support du PEP est croissante. En effet nous montrons que le processus ne peut pas redevenir (localement) monomorphique. De plus, l'étude du signe de la fonction de fitness entraîne que si par exemple $x < y$, le support $\{x, y\}$ du PEP peut sauter en $\{z, y\}$ avec $z < x$ ou en $\{x, z\}$ avec $z > y$. On peut montrer plus précisément que presque-sûrement, la distance entre les deux points du support du PEP après τ^ε est croissante et devient presque-sûrement plus grande que $\frac{\eta}{2}$ en temps fini, avant que le PEP ne sorte de l'intervalle $(x^* - \eta; x^* + \eta)$. La probabilité d'obtenir un η -branchement dans ce cas est égale à 1.

Références

- [1] Aldous, D. : Stopping times and tightness. Ann. Probab. **6**, 335–340 (1978).

- [2] Billingsley, P. : *Convergence of Probability measures*, Wiley (1968).
- [3] Bolker, B., Pacala, S.W. : Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor. Pop. Biol.* **52**, 179–197 (1997).
- [4] Bolker, B.M., Pacala, S.W. : Spatial moment equations for plant competition : Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am. Nat.* **153**, 575–602 (1999).
- [5] Bürger, R. : *The Mathematical Theory of Selection, Recombination, and Mutation*. John Wiley & Sons, Chichester, (2000).
- [6] Carrillo, José Antonio ; Cuadrado, Sílvia ; Perthame, Benoît Adaptive dynamics via Hamilton-Jacobi approach and entropy methods for a juvenile-adult model. *Math. Biosci.* 205 (2007), no. 1, 137–161.
- [7] Champagnat, N. ; Ferrière, R. ; Méléard, S. : From individual stochastic processes to macroscopic models in adaptive evolution. *Stoch. Models* 24 (2008), suppl. 1, 2–44
- [8] Champagnat, N. : A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stochastic Process. Appl.* 116 (2006), no. 8, 1127–1160 .
- [9] Champagnat, N. ; Méléard, S. : Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching, arXiv 0812.1655
- [10] Desvillettes, Laurent ; Jabin, Pierre-Emmanuel ; Mischler, Stéphane ; Raoul, Gaël On selection dynamics for continuous structured populations. *Commun. Math. Sci.* 6 (2008), no. 3, 729–747.
- [11] Dieckmann, U., Law, R. : The dynamical theory of coevolution : A derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34**, 579–612 (1996).
- [12] Dieckmann, U., Law, R. : Relaxation projections and the method of moments. Pages 412-455 in *The Geometry of Ecological Interactions : Symplifying Spatial Complexity* (U Dieckmann, R. Law, J.A.J. Metz, editors). Cambridge University Press, Cambridge, (2000).
- [13] Ethier, S.N., Kurtz, T.G. : *Markov Processes, characterization and convergence*. John Wiley & Sons, New York (1986).
- [14] Fournier, N., Méléard, S. : A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *Ann. Appl. Probab.* **14**, 1880–1919 (2004).

- [15] Freidlin, M.I., Wentzel, A.D. : Random Perturbations of Dynamical Systems. Springer-Verlag, Berlin, (1984).
- [16] Genieys, S. ; Bessonov, N. ; Volpert, V. Mathematical model of evolutionary branching. *Math. Comput. Modelling* 49 (2009), no. 11-12, 2109–2115.
- [17] Istas, J. : *Mathematical modeling for the life sciences*, Springer (2005).
- [18] Joffe, A., Métivier, M. : Weak convergence of sequences of semimartingales with applications to multitype branching processes. *Adv. Appl. Probab.* **18**, 20–65 (1986).
- [19] Kisdi, E. : Evolutionary branching under asymmetric competition. *J. Theor. Biol.* **197**, 149–162 (1999).
- [20] Law, R., Murrell, D.J., Dieckmann, U. : Population growth in space and time : Spatial logistic equations. *Ecology* **84**, 252–262 (2003).
- [21] Méléard, S., Roelly, S. : Sur les convergences étroite ou vague de processus à valeurs mesures. *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. I Math.* **317**, 785–788 (1993).
- [22] Metz J.A.J., Nisbet, R.M., Geritz, S.A.H. : How should we define fitness for general ecological scenarios. *Trends Ecol. Evol.* **7**, 198–202 (1992).
- [23] Metz, J.A.J., Geritz, S.A.H., Meszeena, G., Jacobs, F.A.J., van Heerwaarden, J.S. : Adaptive Dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. Pages 183-231 in *Stochastic and Spatial Structures of Dynamical Systems* (S.J. van Strien, S.M. Verduyn Lunel, editors). North Holland, Amsterdam, (1996).
- [24] Roelly-Coppoletta, S. : A criterion of convergence of measure-valued processes : application to measure branching processes. *Stoch. Stoch. Rep.* **17**, 43–65 (1986).
- [25] Zeeman, M.L. : Hopf bifurcations in competitive three dimensional Lotka-Volterra systems. *Dynam. Stability Systems* 8 (3), 189–217, (1993).



32
 FIG. 1 – Classification des systèmes LV 3d avec compétition (M.-L. Zeeman, 1993)

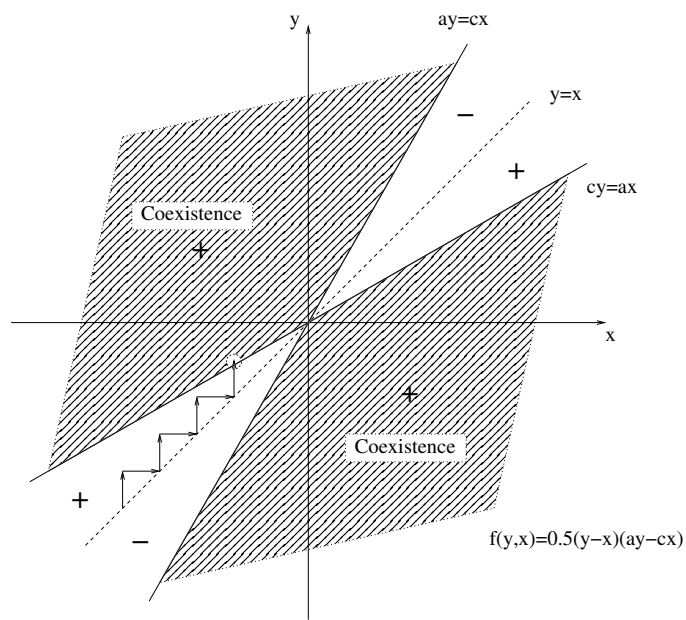


FIG. 2 – Région de co-existence, cas $c > a > 0$