

Adaptation d'une population soumise à un environnement en mutation, via un régime quasi-stationnaire

Aurélien Velleret

Institut de Mathématiques de Marseille,
sous la direction d'Etienne Pardoux et de Michael Kopp

aurelien.velleret@ens.fr



Présentation du modèle

Quasi-ergodicité exponentielle

Structure de la preuve



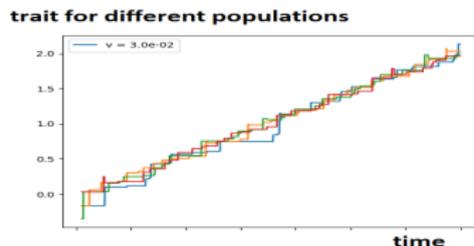
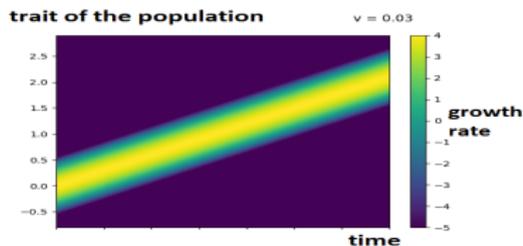
Un couplage entre les dynamiques écologiques et évolutives

$$(S) \left\{ \begin{array}{l} X_t = x - v t + \sum_{T_i \leq t} W_i, \\ \text{l'écart à l'optimum mobile} \\ N_t = n + \int_0^t (r(X_s) N_s - c_p (N_s)^2) ds + \sigma \int_0^t \sqrt{N_s} dB_s, \\ \text{la taille de la population} \\ \text{tant que } t \leq \tau_{\partial}, \end{array} \right.$$

où l'**extinction** de la population est naturellement définie par
 $\tau_{\partial} := \inf\{t, N_t = 0\}$:

Le modèle de l'optimum mobile

Fitness décroissante avec la distance à un **optimum mobile**
Profil en translation à **vitesse v**



Pour simplifier, les populations seront supposées **homogènes**
à tout instant t :

- ⇒ a priori plus adapté aux populations asexuées
- ⇒ temps de fixation négligé

Dynamique évolutive

- $(X_t)_{t \geq 0}$: écart à l'optimum
⇒ **translation** à **vitesse v** sans mutations
- Fixation des mutations régie par un processus ponctuel :
 - **Taux de fixation** d'une mutation $W \in dw$ ($X_{t-} \rightarrow X_{t-} + W$):
produit $f(N_t) \times g(X_{t-}, w) \times \nu(dw)$
 - $\nu(dw)$: **profil des mutations** pour un individu
 - $g(X_{t-}, w)$: probabilité de **fixation**
 - $f(N_t)$: taux d'**apparition** d'une mutation dans la population entière
→ $f(n) = C n$ est un choix naturel
 - Processus de Markov : pas d'autre dépendance dans le passé
⇒ **Processus ponctuel de Poisson**

Une dynamique écologique, mais pourquoi ?

- **Extinction plus probable** pour une population maladaptée
⇒ Un deuxième niveau de sélection naturelle
car seules les populations survivantes sont considérées
- Une **taille de population plus réduite** pour une population maladaptée
⇒ moins de mutations
⇒ premier niveau de sélection naturelle ralenti

Présentation du modèle

Quasi-ergodicité exponentielle

Interpretation

Convergence vers une unique QSD

Convergence exponentielle uniforme en la condition initiale :

Pour tout $L \geq \widehat{L}$, il existe une **unique QSD** $\alpha \in \mathcal{M}_1((-L, L) \times \mathbb{R}_+)$ telle que, avec $\tau_{\partial} := \inf\{t > 0, N_t = 0\} \wedge \inf\{t > 0, |X_t| \geq L\}$

$\exists C > 0, \exists \zeta > 0, \forall \mu \in \mathcal{M}_1((-L, L) \times \mathbb{R}_+), \forall t > 0,$

$$\|\mathbb{P}_{\mu}((X, N)_t \in (dx, dn) \mid t < \tau_{\partial}) - \alpha(dx, dn)\|_{TV} \leq Ce^{-\zeta t}$$

Estimée de **couplage**

suivant les critères définis par N. Champagnat et D. Villemonais [1]

Conditions suffisantes

- Seules les mutations avantageuses sont fixées :
 $|x + w| > |x| \Leftrightarrow g(x, w) = 0$, sans quoi $g(x, w) > 0$
 - conditions de symétrie et de régularité
 - minorants de f , g et ν pour garantir que des mutations vont en effet apparaître et faire diffuser l'écart à l'optimum
 - g bornée par 1, ν mesure de probabilité.
- * Aucune valeur critique pour le changement environnemental v
Valable pour tout $v > 0$

Un quasi-équilibre ?

- α QSD \Rightarrow **mesure propre** "à gauche" du semi-groupe de transition, ie

$$\forall t > 0, \quad \mathbb{P}_\alpha((X, N)_t \in (dx, dn) \mid t < \tau_\partial) = \alpha(dx, dn)$$

- λ_0 : **taux d'extinction** $\rightarrow \forall t > 0, \mathbb{P}_\alpha(t < \tau_\partial) = e^{-\lambda_0 t}$
- la "**capacité de survie à long terme**" η :

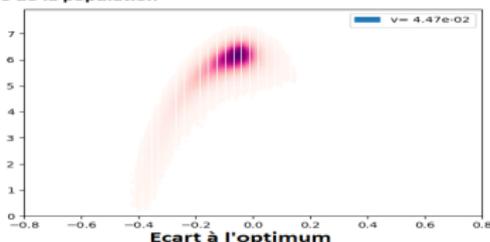
$$\frac{\mathbb{P}_{(x, n)}(t < \tau_\partial)}{\mathbb{P}_\alpha(t < \tau_\partial)} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \eta(x, n)$$

- η **fonction propre** "à droite" du semi-groupe de transition, ie

$$\forall t > 0, \forall (x, n), \quad \eta(x, n) = e^{+\lambda_0 t} \mathbb{E}_{(x, n)}[\eta(X_t, N_t); t < \tau_\partial]$$

Profils de QSD α

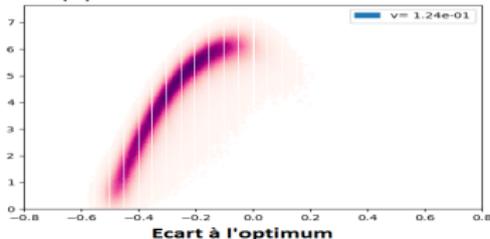
taille de la population



$$\mathbb{P}_{(x, n)} \left[(X, N)_t \in (dx, dn) \mid t < \tau_{\partial} \right] \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \alpha(dx, dn)$$

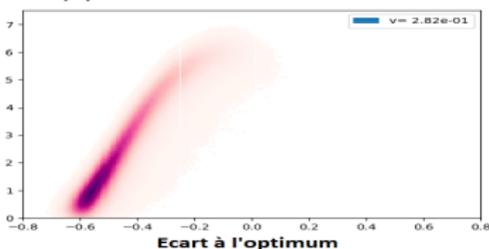
L'extinction améliore peu l'adaptation ici

taille de la population



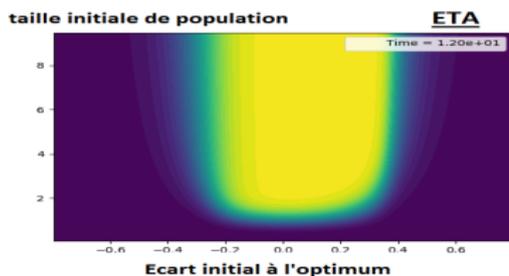
Régime intermédiaire

taille de la population



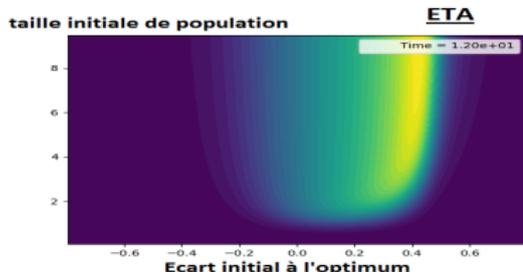
pseudo-adaptation : sélection par l'extinction

Profils de la "capacité de survie à long terme"

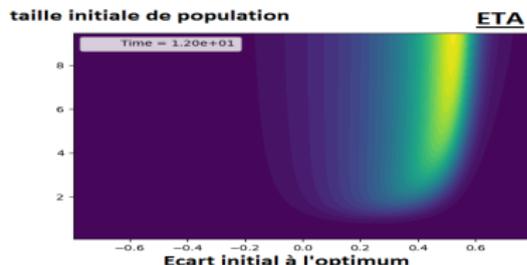


$$\eta(x, n) := \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbb{P}_{(x, n)}(t < \tau_{\partial})}{\mathbb{P}_{\alpha}(t < \tau_{\partial})}$$

L'extinction améliore peu l'adaptation ici



Régime intermédiaire



pseudo-adaptation : sélection par l'extinction

Critères à vérifier

Choisir α_c (mesure de couplage) vérifiant:

Génération de la mesure de couplage

il existe $t_1 > 0$, $c_1 > 0$ tels que :

$$\forall v \in \mathcal{V}, \quad \mathbb{P}_v(V_{t_1} \in dv \mid t_1 < \tau_\partial) \geq c_1 \alpha_c(dv)$$

Persistence de la mesure de couplage

il existe $t_2 > 0$, $c_2 > 0$ tels que :

$$\forall t \geq t_2, \quad \mathbb{P}_{\alpha_c}(t < \tau_\partial) \geq c_2 \sup_{v \in \mathcal{V}} \mathbb{P}_v(t < \tau_\partial)$$

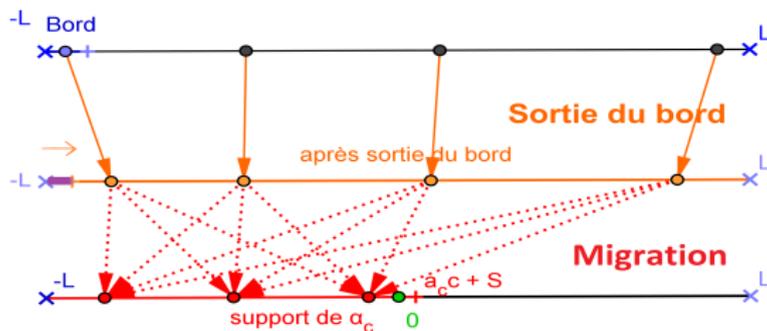
modèle couplé

1. $V_t = (X_t, N_t)$
2. $\mathcal{V} =]-L, L[\times \mathbb{R}_+$

2 grandes étapes pour la "génération"

$$\forall(x, n), \quad \mathbb{P}_{(x, n)}((X, Y)_{t_1} \in (dx, dn) \mid t_1 < \tau_{\partial}) \geq c_1 \alpha_c(dx, dn)$$

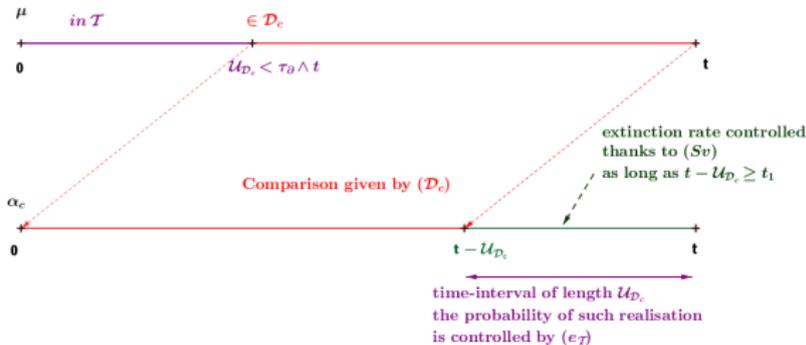
- Sortie du bord
- Migration d'un état quelconque aux états de α_c



3 grandes étapes pour la "persistance"

$$\mathbb{P}_{\alpha_c}(t < \tau_{\partial}) \geq c_2 \mathbb{P}_{(x, n)}(t < \tau_{\partial}), \quad \forall (x, n), \quad \forall t \geq t_2$$

- \mathcal{D}_c : domaine accessible depuis α_c (sans conditionnement)
- Etats transitoires + Etats mortifères :
moment exponentiel du temps de sortie contrôlé par $(e_{\mathcal{T}})$
- Estimée de régénération :
définit le moment exponentiel



Objectif de travail en cours

Convergence exponentielle plus générale :

Il existe une **unique QSD** α telle que,

$$\text{avec } \tau_{\partial} := \inf\{t > 0, N_t = 0\}$$

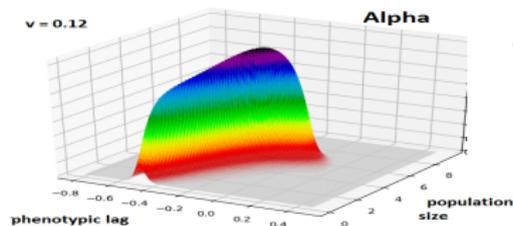
$$\exists \zeta > 0, \forall \mu \in \mathcal{M}_1(\mathbb{R} \times \mathbb{R}_+), \exists C(\mu) > 0, \forall t > 0,$$

$$\|\mathbb{P}_{\mu}((X, N)_t \in (dx, dn) \mid t < \tau_{\partial}) - \alpha(dx, dn)\|_{TV} \leq C(\mu) e^{-\zeta t}$$

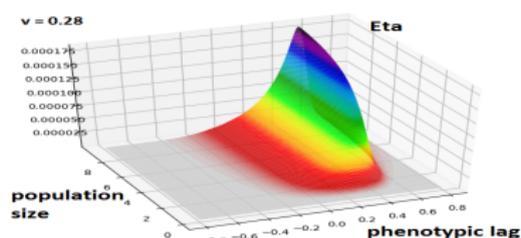
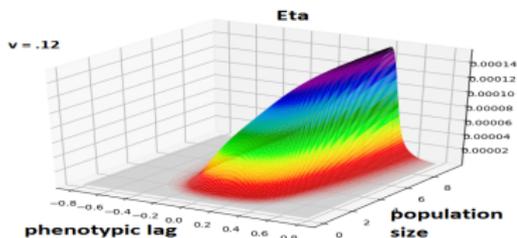
Requiert d'aller au-delà des critères obtenus en [1]

Perspectives

- Plus de réalisme au modèle (en cours)
 - Limite $L \rightarrow \infty$ vers le modèle $X \in \mathbb{R}$?
 - Inclure des mutations délétères
 - Variation de l'environnement plus générale
 \Rightarrow borne uniforme sur une classe de fonctions : $t \mapsto E_t$
(le modèles précédent correspond au cas $E_t^0 := v t$)
- Description de la QSD
 - Régularité : densité solution d'une EDP non-locale
 - Dérivée de la QSD selon ses différents paramètres
- Convergence du profil empirique des mutations vers un profil déterministe (qui dépend de α et η)



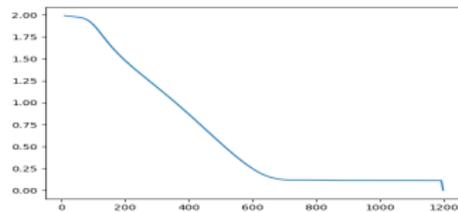
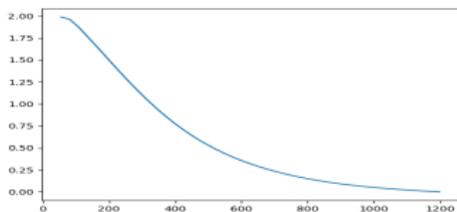
Je vous remercie pour votre attention
Des questions?



Références

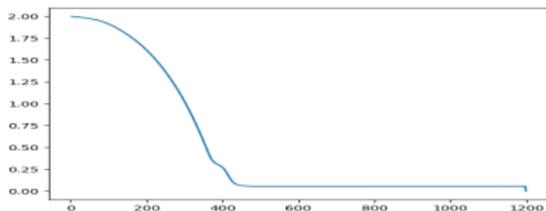
-  Champagnat N and Villemonais D, Exponential convergence to quasi-stationary distribution and Q-process, Probability Theory and Related Fields, volume 164, pages 243–283, 2016
-  Champagnat N and Villemonais D, Exponential convergence to quasi-stationary distribution for one-dimensional diffusions, ArXiv e-prints, June 2015.
-  Kopp M and Hermisson J (2009) The genetic basis of phenotypic adaptation II: The distribution of adaptative substitutions of the moving optimum model. Genetics 183: 1453-1476
-  Nassar E, thèse : Modèles probabilistes de l'évolution d'une population dans un environnement variable, sous la direction de Kopp M et Pardoux E, 2016
-  Nassar E, Pardoux E : On the long time behavior of the solution of an SDE driven by a Poisson Point Process, to appear in Journal of Applied Probability

Convergence in total variation towards the QSD



Population naturally adapting :
little risk of extinction

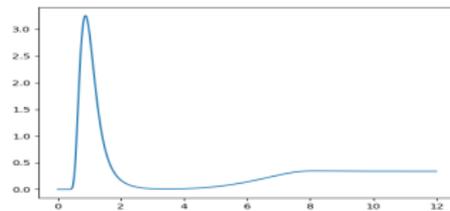
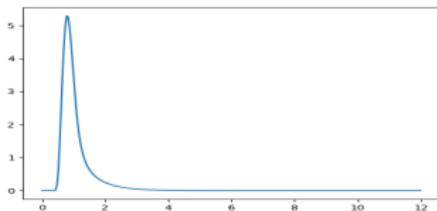
Intermediate regime



Mortality dominates

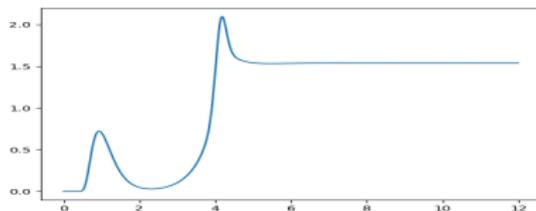
Convergence of the mortality rate

Different regimes visible for the gap relative to the moving optimum :



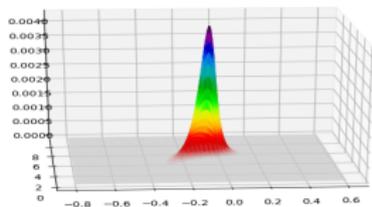
Population naturally adapting :
little risk of extinction

Intermediate regime

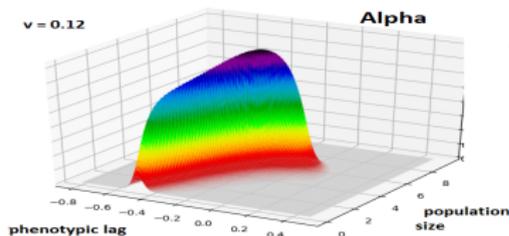


Mortality dominates

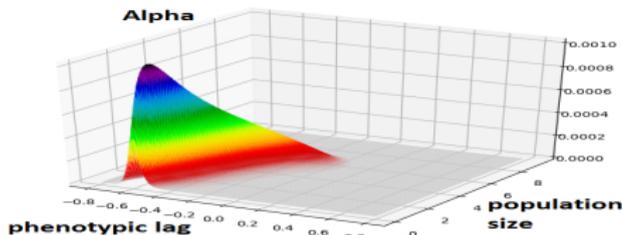
3D view of the QSD



Population naturally adapting :
little risk of extinction

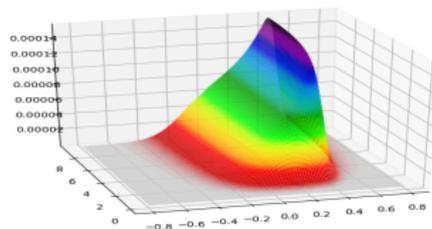
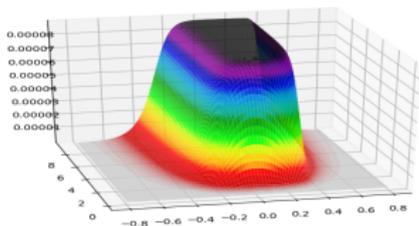


Intermediate regime



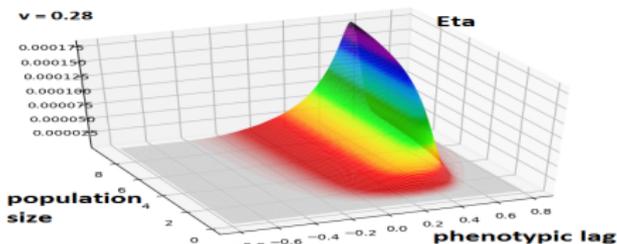
Mortality dominates

3D view of the capacity of survival



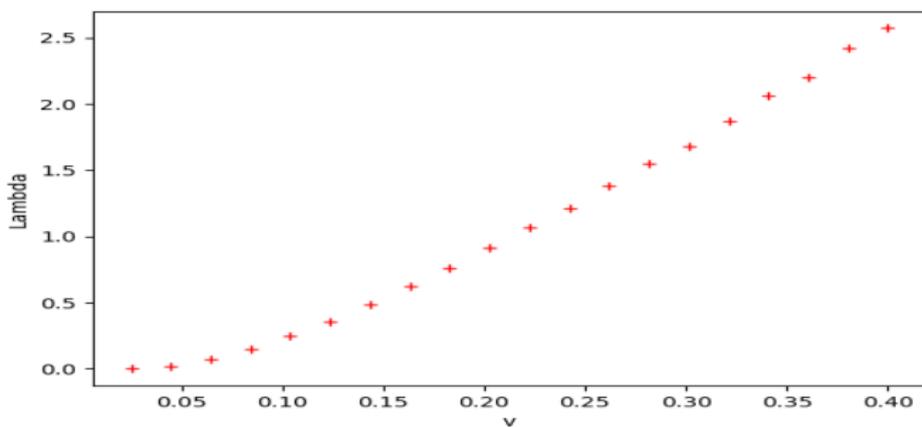
Population naturally adapting :
little risk of extinction

Intermediate regime



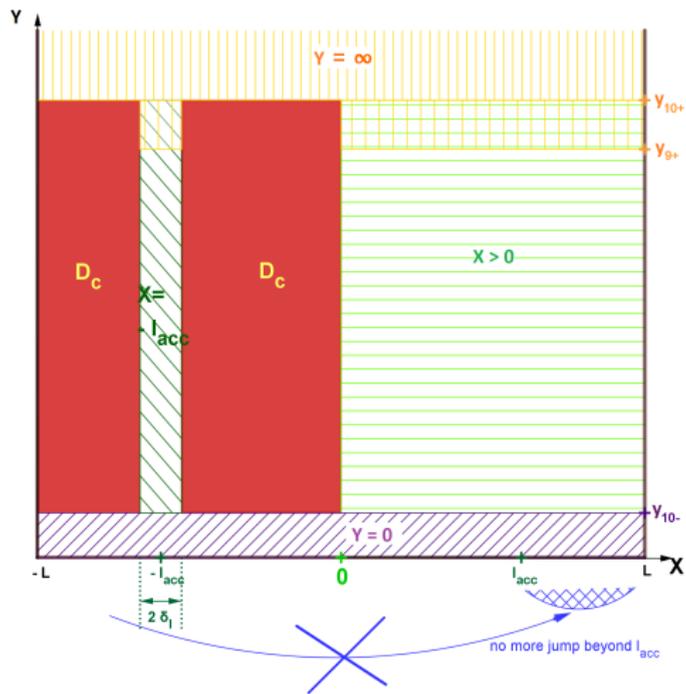
Mortality dominates

rate of extinction as a function of environmental change

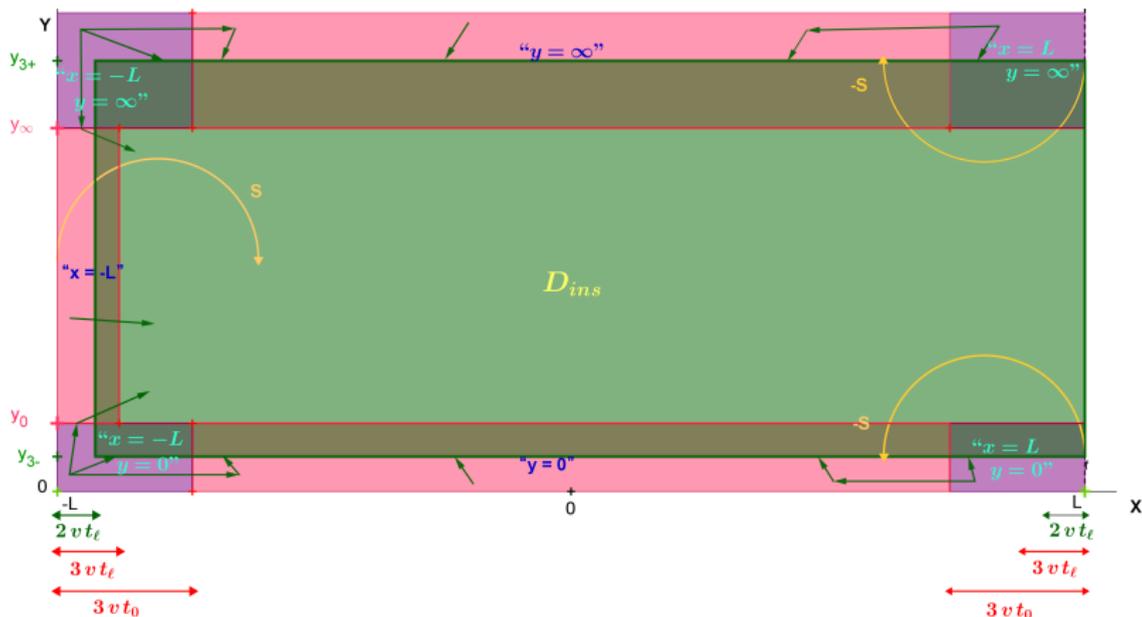


Persistence : escape from the transitory domain

Numerous domains to consider :

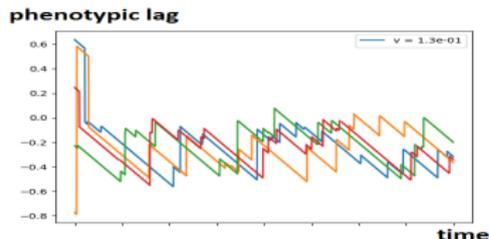
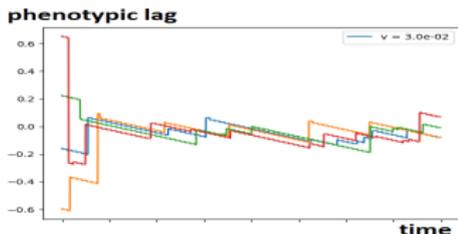


Escape out of the boundary



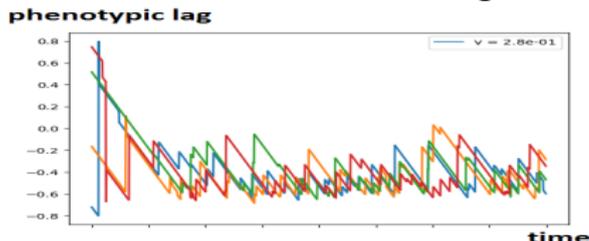
Dynamique évolutive (2)

Différent régimes visible pour l'écart à l'optimum :



Adaptation spontanée : faible
taux d'extinction

Régime intermédiaire



La disparition des populations trop mal-adaptée explique l'adaptation apparente

Modèle simplifié

$$(S1) \begin{cases} X_t = x - v t + \int_{[0,t] \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+} w \mathbf{1}_{\{u \leq h(X_{s-}, w)\}} M(ds, dw, du) \\ \text{tant que } t < \tau_{\partial}, \end{cases}$$

avec extinction au temps t ($\tau_{\partial} = t$) :

- à taux $\rho(X_t)$
- ou dès lors que X sort de $] - L, L[$