

1 Introduction

La dynamique adaptative est un outil prédictif puissant développé par Metz *et al.*, U. Diekmann et R. Law ; puis justifié mathématiquement par N. Champagnat, R. Ferrière et S. Méléard. Cette théorie permet de comprendre l'évolution phénotypique d'une espèce dont le processus de vie et de reproduction des individus est conditionné à la fois par leur phénotype et par leur environnement. Deux hypothèses fondamentales sont nécessaires :

- il y a **exclusion mutuelle** de deux phénotypes, c'est-à-dire que deux phénotypes ne peuvent coexister indéfiniment,
- **les échelles de temps de sélection naturelle et de mutation sont séparées** : les mutations se produisent rarement.

Notre but est d'étendre cette théorie pour prendre en compte le réseau trophique dans lequel se trouve l'espèce, et en particulier lorsqu'elle évolue en présence de prédateurs. L'interaction entre proies et prédateurs est régie par de nombreux mécanismes de défense des proies. L'évolution de ces défenses va dépendre de l'état de la communauté entière et donc des prédateurs présents.

On veut comprendre à la fois l'impact de la présence des prédateurs sur l'évolution de ces défenses et les conséquences de cette évolution sur la communauté.

2 Modèle individu centré et limite en grande population

2.1 Modèle individu-centré

On modélise la communauté par un **processus de naissance et mort à deux types** dans lequel les taux de naissance et mort de chaque individu dépendent de la composition de la communauté toute entière.

On supposera que chaque proie est caractérisée par un trait de défense x . Ces traits sont à valeurs dans \mathcal{X} compact de \mathbb{R}^d .

Supposons qu'à un instant $t \geq 0$, la communauté soit composée de N_t proies de traits x_1, \dots, x_{N_t} , et de H_t prédateurs dont on ne différencie pas les phénotypes. On représente alors la communauté par sa mesure empirique :

$$(\nu_t^K, H_t^K) = \left(\sum_{i=1}^{N_t} \frac{\delta_{x_i}}{K}, \frac{H_t}{K} \right),$$

où K est un **paramètre d'échelle** qui modélise la taille de la population.

Chaque individu évolue alors indépendamment de la manière suivante :

- **Une proie de trait x donne naissance à un taux $b(x)$** . À chaque naissance, avec une probabilité $1 - u_K$ le descendant porte le trait de son parent ; sinon avec une probabilité u_K , c'est un mutant dont le trait $x + l$ est distribué selon la loi $m(x, dl)$. **Le paramètre u_K gère la fréquence d'apparition des mutations.**
- **Une proie de trait x meurt à un taux qui dépend de la compétition avec les autres proies et de la prédation :**

$$d(x) + \sum_{i=1}^{N_t} \frac{\alpha(x, x_i)}{K} + H_t \frac{\beta(x)}{K}.$$

- **Un prédateur se reproduit à un taux qui dépend de ce qu'il consomme :**

$$\sum_{i=1}^{N_t} \frac{\beta(x_i)}{K}.$$

- **Un prédateur meurt au taux D .**

Si les taux de sauts sont bornés, et que l'on a des hypothèses de moments pour les conditions initiales, il existe un unique tel processus dans $\mathcal{D}(\mathbb{R}, \mathcal{M}_F(\mathcal{X}) \times \mathbb{R})$.

2.2 Limite en grande population

On s'intéresse au comportement en grande population du processus précédent lorsque $u_K \rightarrow 0$ quand $K \rightarrow \infty$.

Supposons qu'à l'instant initial, la communauté soit composée de proies de traits x_1, \dots, x_m et de prédateurs :

$$(\nu_0^K, H_0^K) = \left(\sum_{i=1}^m n_i^K(0) \frac{\delta_{x_i}}{K}, \frac{H_0^K}{K} \right).$$

Théorème 1. Si l'on suppose que la suite $(n_1^K(0)/K, \dots, n_m^K(0)/K, H_0^K/K)$ converge vers $(n_1(0), \dots, n_m(0), h(0))$ déterministe, alors pour tout $T > 0$, la suite de processus $(\nu_t^K, H_t^K)_{K \geq 0}$ converge en loi dans $\mathcal{D}([0, T], \mathcal{M}_F(\mathcal{X}) \times \mathbb{R})$ vers un couple d'applications continues déterministes (ξ, h) , avec $\xi_t = \sum_{i=1}^m n_i(t) \delta_{x_i}$.

De plus, le vecteur (n_1, \dots, n_m, h) est l'unique solution du système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} n_i(t) = n_i(t) \left(b(x_i) - d(x_i) - \sum_{k=1}^m \alpha(x_i, x_k) n_k(t) - h(t) \beta(x_i) \right) & \forall i \in \{1, \dots, m\} \\ \frac{d}{dt} h(t) = h(t) \left(\sum_{i=1}^m \beta(x_i) n_i(t) - D \right), \end{cases} \quad (1)$$

On retrouve alors un système d'équations différentielles de type Lotka-Volterra.

Cas particuliers :

- Si la population de proies est monomorphique de trait x , on connaît bien le comportement des solutions : pour toute condition initiale strictement positive, la solution $(n(t), h(t))$ du système converge lorsque $t \rightarrow \infty$ vers un **unique équilibre** $(n^*(x), h^*(x))$.

De plus, dès que $\beta(x) \frac{b(x) - d(x)}{\alpha(x, x)} - D > 0$, alors $h^*(x) > 0$.

- Dans le cas où $h^*(x) > 0$, et qu'un trait y est également présent, l'état final du système dépend en particulier de la **fitness d'invasion du trait y dans la population de trait x** :

$$f(y; x) = b(y) - d(y) - \alpha(y, x) n^*(x) - \beta(y) h^*(x).$$

L'exclusion mutuelle se traduit par le fait que : pour presque tout trait y , soit $f(y; x) < 0$, soit $f(y; x) > 0$ et $f(x; x) < 0$.

Alors les solutions $(n_x(t), n_y(t), h(t))$ convergent respectivement vers $(n^*(x), 0, h^*(x))$ ou $(0, n^*(y), h^*(y))$ (voir [4]).

3 Échelle des mutations rares

3.1 Séparation des échelles de temps

Pour comprendre la dynamique complète du système et observer des mutations, il faut ajuster **l'échelle des mutations**. Nous devons donc faire une hypothèse supplémentaire pour voir apparaître les phénomènes de sélection naturelle : c'est l'hypothèse de **séparation des échelles de temps** (voir [1]) :

$$\log K \ll \frac{1}{K u_K} \ll \exp(VK) \quad \forall V > 0.$$

3.2 Exemple d'évolution d'une défense quantitative

De nombreuses défenses envers la prédation consistent en la production de substances chimiques répulsives pour les prédateurs (tannins, nicotine, ...). L'efficacité de ces défenses dépend de la quantité produite : plus elle est importante, plus la proie est épargnée. Or, produire une grande quantité de défense consomme de l'énergie que la proie n'utilisera pas pour se reproduire par exemple : **il y a donc un coût associé aux défenses**.

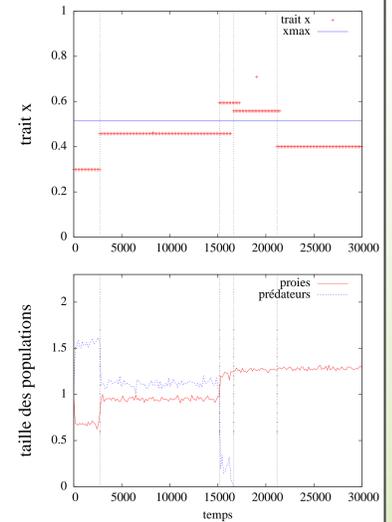
On notera x la quantité de défense produite. Le coût se traduit par un taux de croissance décroissant en x . Il existe alors un seuil x_{max} à partir duquel $h^*(x) = 0$: cela représente la quantité maximale de défense que peut ingérer le prédateur.

On observe ci-contre que **l'évolution entraîne une augmentation de x tant que les prédateurs sont présents**.

Une fois la valeur x_{max} franchie, il n'y a pas immédiatement extinction des prédateurs car on sort de l'hypothèse d'exclusion mutuelle.

L'évolution des proies entraîne un **meurtre évolutif**.

Une fois les prédateurs disparus, l'évolution diminue l'investissement dans les défenses.



Paramètres :
 $b(x) = \exp(-x/10)$, $d(x) = 0$,
 $\alpha(x, x) = \alpha_0 = 1.5$,
 $\beta(x) = \beta_0 \exp(-2x)$, $D = 0.5$,
 $K = 5000$, $u_K = 10^{-5}$.

3.3 Comment expliquer le mécanisme d'évolution ?

Dans ces échelles, partant d'une population monomorphique de trait x , les tailles de populations $(n^K(x), H^K)$ arrivent en temps fini au voisinage de l'équilibre déterministe.

Elles y restent jusqu'au temps T_{mut} de la première mutation.

Dans le cas où le mutant atteint une taille suffisante ε , les populations $(n^K(x), n^K(y), H^K)$ suivent l'évolution du système (1) qui conduit, si l'hypothèse d'exclusion mutuelle est vérifiée, à l'extinction de la population de trait x ; et $(n^K(y), H^K)$ entre au voisinage de l'équilibre $(n^*(y), h^*(y))$.

Sans l'hypothèse d'exclusion mutuelle, les comportements sont plus complexes. Ils dépendent de l'équilibre du système (1) associé aux traits présents.

3.4 Temps de sortie du voisinage de l'équilibre

Pour que les échelles de temps correspondent à la dynamique adaptative, il est nécessaire que les mutations se produisent alors que les tailles $(n^K(x), H^K)$ sont au voisinage de l'équilibre $(n^*(x), h^*(x))$. Pour ce faire, on utilise une **fonction de Lyapounov** associée au système différentiel et des propriétés des moments exponentiels de certaines martingales liées aux processus de sauts (voir [2]).

Théorème 2. Soit $x \in \mathcal{X}$. Pour tout ε assez petit, il existe une constante $V_\varepsilon > 0$ et $\varepsilon'' < \varepsilon$ tels que, pour toute condition initiale dans un ε'' voisinage de $(n^*(x), h^*(x))$, on note $T_\varepsilon^K = \inf\{t \geq 0, \|(N_t^K(x), H_t^K) - (n^*(x), h^*(x))\| > \varepsilon\}$, alors

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P}\left(T_\varepsilon^K > e^{V_\varepsilon K} \wedge \tau_{mut}\right) = 1.$$

3.5 Processus de saut associé

Si on accélère le temps, le processus pourra être décrit uniquement par les équilibres successifs associés aux traits présents.

Si l'on suppose que $\forall x \in \mathcal{X}, h^*(x) > 0$ et que l'hypothèse d'exclusion mutuelle est vérifiée.

Théorème 3. Alors le processus $(\nu_t^K, H_t^K)_{t \geq 0}$ converge vers un processus Λ_t markovien de saut pur à valeurs dans $\{(n^*(x) \delta_x, h^*(x)), x \in \mathcal{X}\}$, dont les transitions sont données par : $(n^*(x) \delta_x, h^*(x)) \rightarrow (n^*(x+l) \delta_{x+l}, h^*(x+l))$ à taux infinitésimal

$$\mu(x) b(x) n^*(x) \frac{[f(x+l; x)]_+}{b(x+l)} m(x, l) dl.$$

Ces hypothèses sont toutefois très restrictives, et ne permettent pas (en général) de décrire l'intégralité de l'évolution.

4 Conclusion et perspectives

La complexité des systèmes différentiels de type Lotka-Volterra associés au processus stochastique entraîne l'apparition de comportements complexes. En particulier, on observe souvent la **coexistence de plusieurs traits de proies** lorsque la prédation est peu intense.

De plus, la stratégie évolutive des proies est modifiée à l'extinction des prédateurs : il y a un changement brutal dans le paysage adaptatif des proies. **Il n'est plus possible de décrire la communauté uniquement par les traits de proies présents.**

Notre modèle n'a pas pris en compte l'évolution des prédateurs. Cette étude ouvre de nombreuses questions, en particulier sur **la vitesse d'évolution des prédateurs pour observer une adaptation aux défenses et une préservation de la communauté.**

Références

- [1] N. Champagnat. A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stochastic Processes and their Applications*, 116(8) : 1127 – 1160, 2006.
- [2] N. Champagnat, P.-E. Jabin, and S. Méléard. Adaptation in a stochastic multi-resources chemostat model. *ArXiv e-prints*, February 2013.
- [3] E. M. Lind and al. Life-history constraints in grassland plant species : a growth-defence trade-off is the norm. *Ecology Letters*, 16(4) : 513–521, 2013.
- [4] Yasuhiro Takeuchi and Norihiko Adachi. Existence and bifurcation of stable equilibrium in two-prey, one-predator communities. *Bulletin of Mathematical Biology*, 45(6) : 877–900, 1983.