

# Evolution de la migration en milieu aléatoire ("Should I stay or should I go")

E. Schertzer, with S. Levin and A. Berdahl.

August 28, 2014

- ▶ Les comportements migratoires sont très répandus chez les êtres vivants.
- ▶ Entreprise souvent périlleuse, prenant parfois l'allure de comportements suicidaires.



Figure: saumon



Figure: tern artique

- ▶ Les mécanismes de migration sont multiples et souvent très élaborés.
- ▶ Étant donné le fort impact de la migration sur la survie des individus, ils sont le résultat d'une forte sélection naturelle.
- ▶ Question : comment expliquer les comportements migratoires extrêmes à la lumière de la théorie de l'évolution



Figure: Aigrettes d'un pissenlit

L'impact de la migration est multi-échelle:

- ▶ **Individuel.**
- ▶ **Population.** La migration impacte directement les flux génétiques au sein d'une population, et impacte donc potentiellement la sélection d'autres traits – voir plus tard, et aussi (Kisdi '02), (Blanquart Gandon '14), (Billiard Lenormand '05), (Heinz, Mazzucco et Dieckmann '09) etc. .
- ▶ **Ecosystèmes.** circulation des nutriments ...

Il existe plusieurs forces évolutives susceptibles d'impacter la migration

- ▶ Fluctuations temporelles.
- ▶ Consanguinité et accumulation de mutations génétiques délétères.
- ▶ Pression des conspécifiques ( "kin selection" ).

# Kin selection (Hamilton, May '77)

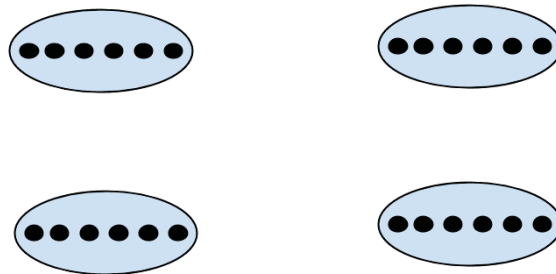
- ▶ Meta-population. Dèmes de taille  $K$ .
- ▶ Grand nombre d'îles (hypothèse de pop. infinie).
- ▶ Chaque individu  $x$  est caractérisé par une probabilité  $\nu_x \in [0, 1]$ .
- ▶ Life cycle: hard selection

- ▶ Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt. Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1-\nu_x$ . migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.

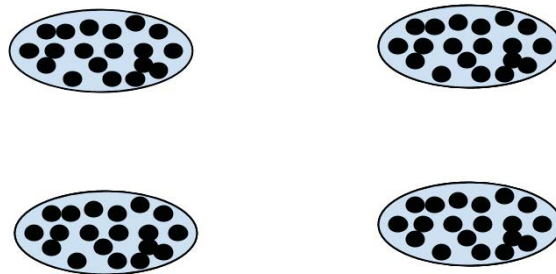


- ▶ Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt.  
Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1 - \nu_x$ .  
migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.



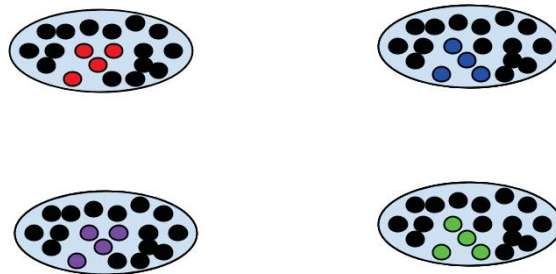


- ▶ Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt. Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1-\nu_x$ . migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.

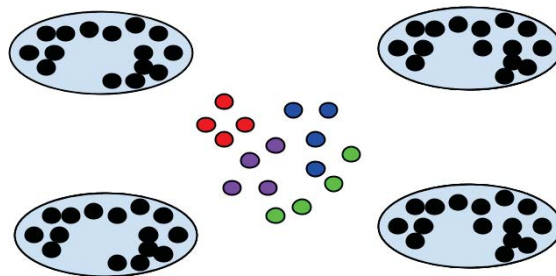


- ▶ Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt. Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1-\nu_x$ . migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.



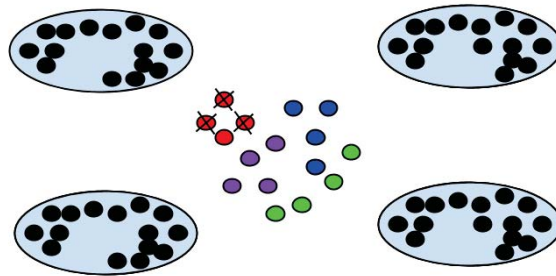
- ▶ Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt. Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1-\nu_x$ . migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.

×

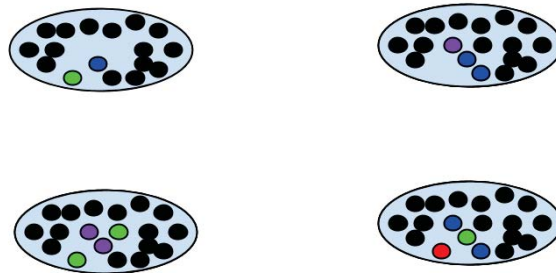


- Modèle en temps discret. Chaque temps se décompose en trois étapes successives.

**Reproduction.** Chaque individu produit  $m_0 \gg 1$  descendants et meurt. Chaque enfant hérite du trait parent.

**Migration.** reste sur le patch de naissance  $1-\nu_x$ . migre avec probabilité  $\nu_x$ . La probabilité de survie durant la migration est donnée par un nombre  $p \in (0, 1]$

**Competition.** (régulation des populations locales) On échantillonne  $K$  individus sur chaque site.



# Dynamique adaptative

- ▶ On peut complexifier la dynamique en introduisant de la mutation.
- ▶ Chaque individu mute avec probabilité  $\mu$

$$v'_x = v_x + \epsilon dv$$

avec  $P(\epsilon = \pm 1) = \frac{1}{2}$

- ▶ Hypothèse des mutations petites et rares.

- ▶  $K = 1$ .
- ▶ (HM ' 77) Il existe un équilibre stable au point

$$\nu^* = \frac{1}{2 - p}.$$

En particulier, pour  $p \ll 1$  (migration pratiquement suicidaire), on a

$$\nu^* = \frac{1}{2}.$$

- ▶ Tradeoffs entre deux forces évolutives:
  - (i) Risque lié a la migration.
  - (ii) Kin competition

# Une variante du modèle de HM

- ▶  $p = 1$ .
- ▶ Chaque patch est caractérisé par une variable écologique  $z$  distribuée aléatoirement selon la loi

$$\phi(z)dz = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp(-z^2/(2\sigma^2))dz$$

$\sigma$  quantifie le degré d'hétérogénéité de l'environnement.

- ▶ Chaque individu est caractérisé par deux traits  $(x, \nu)$ , où  $x$  quantifie le degré d'adaptation d'un individu à son environnement. En particulier,

$$m(x, z) = m_0 \exp(-(z - x)^2/2).$$

où  $m(x, z)$  est le nombre d'enfants d'un individu de type  $x$  sur un patch de type  $z$ .

- ▶ Comme dans HM, tradeoffs entre deux forces evolutionnaires
  - (i) Kin competition (migration  $\uparrow$ ).
  - (ii) atterrissage sur un mauvais site (migration  $\downarrow$ ).
- ▶ L'impact de ces forces dépend
  - (i) de la capacité de charge  $K$  ( $\Leftrightarrow$  kin competition).
  - (ii) de l'hétérogénéité de l'environnement ( $\Leftrightarrow$  risque lié à la migration).
- ▶ Principale différence avec HM :
  - (i) Dans HM,  $p$  est un facteur exogène.
  - (ii) Dans ce modèle, le risque lié à la migration dépend de l'adaptation locale des individus, qui elle-même est soumise à la sélection naturelle.
- ▶ feedbacks non-triviaux entre migration et adaptation locale. Selon le degré d'hétérogénéité dans l'environnement, on a émergence de deux stratégies:
  - (generalistes)  $x = 0$  et  $\nu$  grand.
  - (specialistes) une population polymorphe,  $\nu$  petit.



- (i) Il existe une unique “evolutionary singular strategy” au point  $(0, \nu^*)$ , avec  $\nu^*$  solution de l'équation:

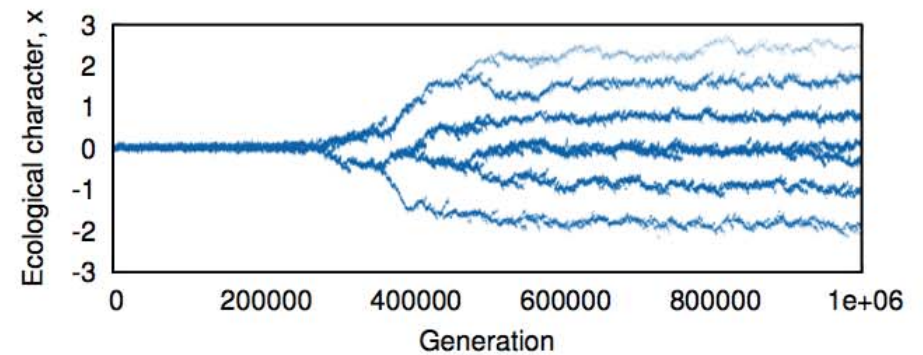
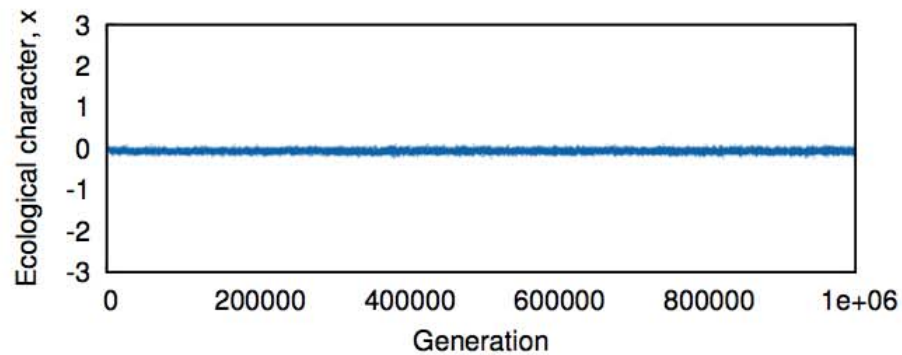
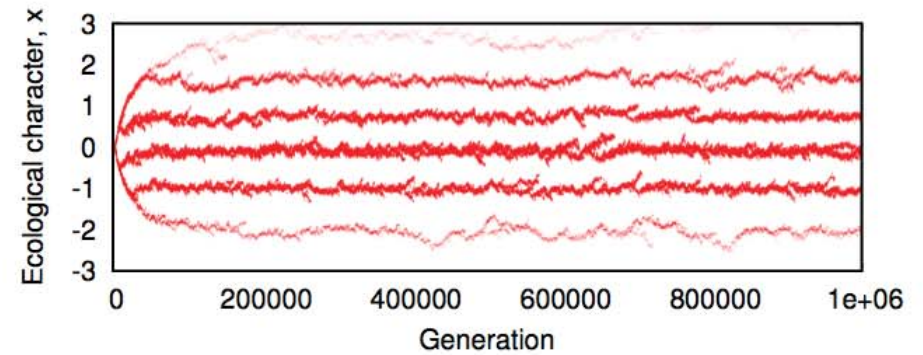
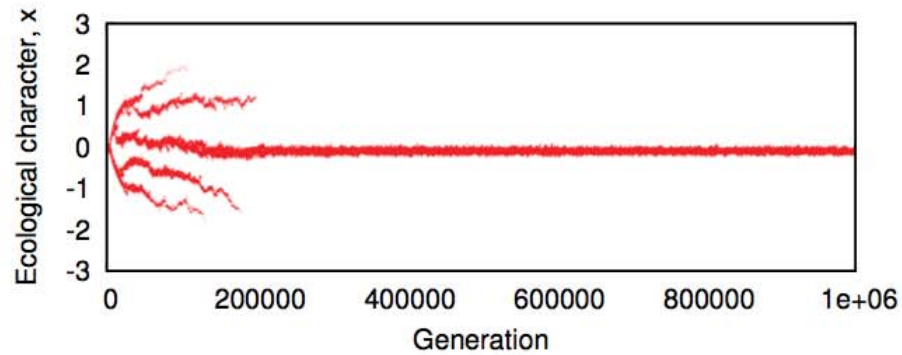
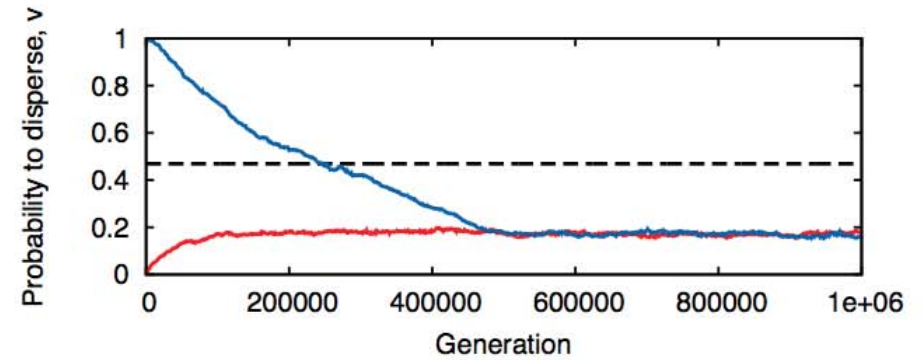
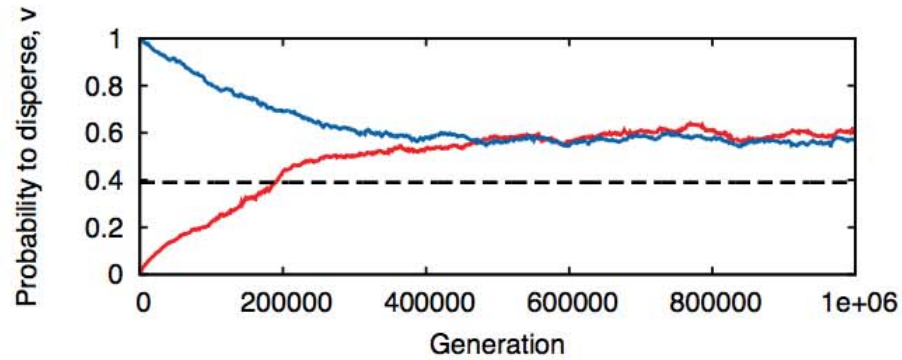
$$-\text{Var}(m(x, \cdot)) + \mathbb{E}(m(x, \cdot)g(F(\cdot, \nu))) = 0$$

- ▶  $g$  est une fonction croissante
- ▶  $F(z, \nu)$  : probabilité que le MRCA de deux individus dans un patch de type  $z$  appartienne a ce patch.
- ▶  $F(z, \nu)$  est une mesure du degré de parentée entre individus d'un même patch  $z$ .

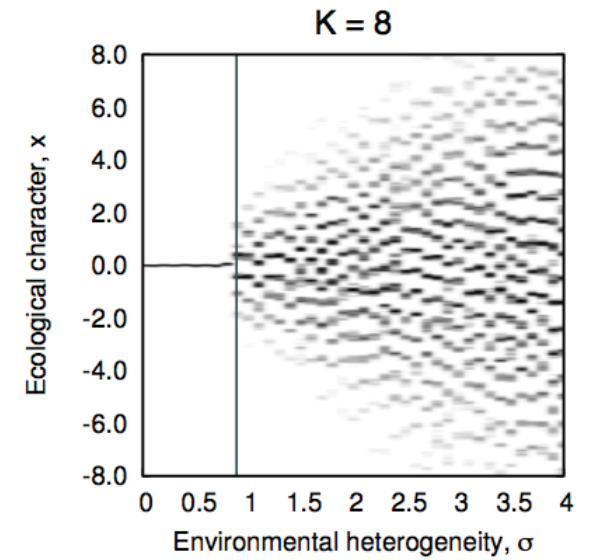
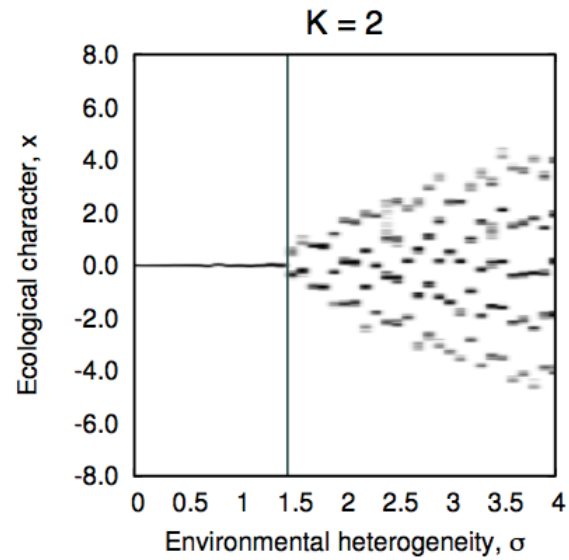
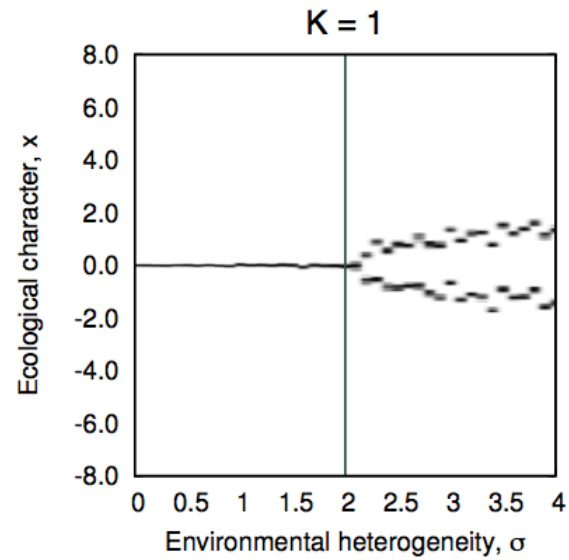
- (ii) Il existe une valeur critique  $\sigma_c$  au delà de laquelle la direction en  $x$  devient instable.

On observe un branchement évolutif.

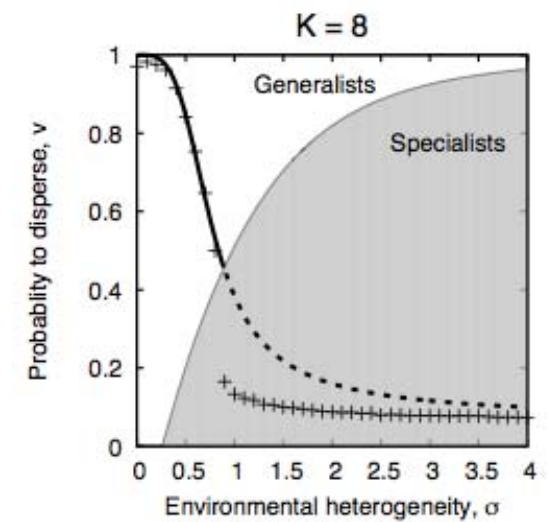
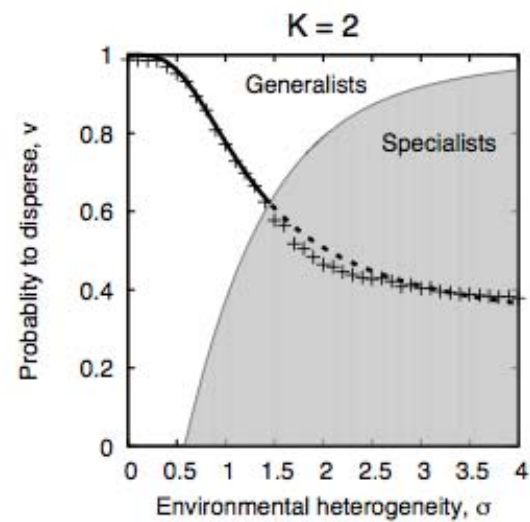
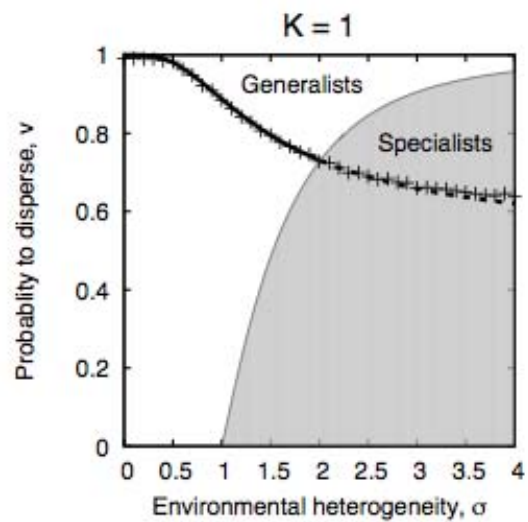
# Evolutionary dynamics: dependence on $\sigma$ .



# Evolutionary dynamics: dependence en $K$ et $\sigma$ .



# Evolutionary dynamics: dependence en $K$ et $\sigma$ .



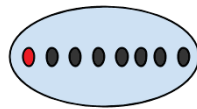
# Plan pour le reste de l'exposé

1. Expliquer la transition d'un équilibre monomorphe à un équilibre polymorphe.
2. Comprendre la nature de la discontinuité pour des valeurs assez large de la capacité de charge  $K$ .

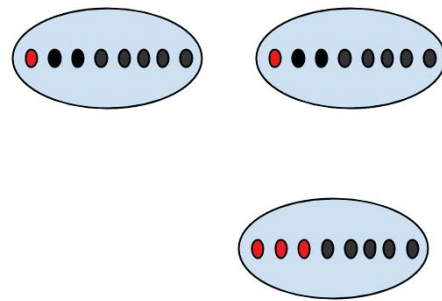
# Existence d'une transition

- ▶ On s'inspire des techniques de (Ajar '03) développées dans un contexte déterministe. Voir aussi (Metz and Gyllenberg' 01) entre autres references.
- ▶ Population résidente monomorphe de trait  $(x, \nu)$ .
- ▶ Mutant  $(x', \nu')$ .
- ▶ La dynamique de la population mutante dans un patch suit une marche aléatoire dont les probabilités de transitions sont explicites.
- ▶ (Au début de l'invasion) 0 est un point d'absorption pour la marche aléatoire.

- ▶ Durant la persistance de la pop. mutante sur le site (i.e., jusqu'à extinction locale), la pop. mutante engendre des migrants qui colonisent potentiellement d'autres patches.
- ▶ En partant d'un individu sur un site de type  $z$  arbitraire, on interprète l'ensemble de ces patches comme la  $0^{th}$  génération de patches envahis durant le processus d'invasion.
- ▶ Au commencement du processus d'invasion, les générations successives de patches colonisés suivent la loi d'un processus de branchement classique.

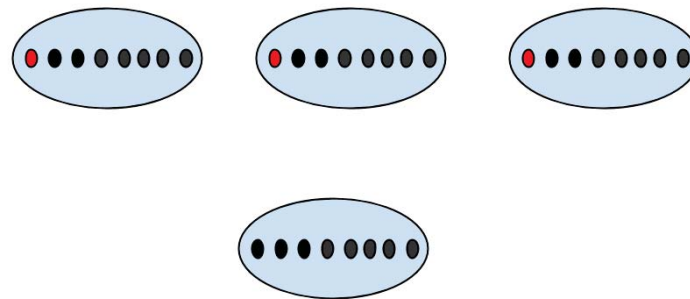


- ▶ Durant la persistance de la pop. mutante sur le site (i.e., jusqu'à extinction locale), la pop. mutante engendre des migrants qui colonisent potentiellement d'autres patches.
- ▶ En partant d'un individu sur un site de type  $z$  arbitraire, on interprète l'ensemble de ces patches comme la  $0^{th}$  génération de patches envahis durant le processus d'invasion.
- ▶ Au commencement du processus d'invasion, les générations successives de patches colonisés suivent la loi d'un processus de branchement classique.





- ▶ Durant la persistance de la pop. mutante sur le site (i.e., jusqu'à extinction locale), la pop. mutante engendre des migrants qui colonisent potentiellement d'autres patches.
- ▶ En partant d'un individu sur un site de type  $z$  arbitraire, on interprète l'ensemble de ces patches comme la  $0^{th}$  génération de patches envahis durant le processus d'invasion.
- ▶ Au commencement du processus d'invasion, les générations successives de patches colonisés suivent la loi d'un processus de branchement classique.



$R_{(x,\nu)}(x', \nu')$  : nombre moyen de demes capturées avant extinction locale d'un patch fraîchement colonisée.

- ▶ Invasion si  $R_{(x,\nu)}(x', \nu') > 1$
- ▶ Extinction sinon

On décompose le calcul en deux étapes.

1. Conditionnement à la variable écologique  $z$ , le nombre de sites capturés avant extinction locale est directement proportionnel au temps d'absorption de la marche aléatoire en 0.
  - ▶ Problème d'algèbre linéaire en dimension  $K$ .
2.  $z$  est distribuée selon la loi

$$\tilde{\phi}(z)dz = \phi(z)dz \frac{1}{(1 - \nu)m(x, z) + \nu\mathbb{E}(m(x, \cdot))} / Z \quad (1)$$

i.e., la distribution du milieu biaisée par la probabilité de capture.

$$R_{x,\nu}(x', \nu') = \int_{\mathbb{R}} \tilde{\phi}(dz) \cdot R_{(x,\nu)}^z(x', \nu')$$

- ▶ Hypothèse des petites mutations.
- ▶ Dans le cas neutre,  $R_{(x,\nu)}(x, \nu) = 1$ .
- ▶ Dans l'hypothèse des mutations petites et rares, on a

$$R_{(x,\nu)}(x + dx, \nu) = 1 + \partial_{x'} R_{(x,\nu)}(x', \nu)|_{x=x'} dx + \text{h.o.t.}$$

$$R_{(x,\nu)}(x, \nu + d\nu) = 1 + \partial_{\nu'} R_{(x,\nu)}(x, \nu')|_{\nu=\nu'} d\nu + \text{h.o.t.}$$

- ▶ (*mutations rares*) les directions infinitésimales de la population sont soit selon l'axe des  $x$  ou  $\nu$ .
- ▶ (*petites mutations*) D'autre part, l'évolution est toujours dirigée selon les composantes du gradient évolutionnaire

$$\frac{\partial}{\partial \nu'} R_{(x,\nu)}(x, \nu')|_{\nu'=\nu}, \quad \frac{\partial}{\partial x'} R_{(x',\nu)}(x', \nu)|_{x'=x}$$

# Monomorphic evolutionary stable strategy

- ▶ Il existe un unique point  $\mathcal{T}^* = (0, \nu^*(\sigma))$  tel que

$$\frac{\partial}{\partial \nu'} R_{(x, \nu)}(x, \nu')|_{\nu'=\nu}, \quad \frac{\partial}{\partial x'} R_{(x', \nu)}(x', \nu)|_{x'=x} = 0$$

Evolutionary Singular Strategy.

- ▶ Condition nécessaire et suffisante pour la stabilité,

$$\frac{\partial^2}{\partial \nu'^2} R_{(x, \nu)}(x, \nu')|_{\nu'=\nu}, \quad \frac{\partial^2}{\partial x'^2} R_{(x', \nu)}(x', \nu)|_{x'=x} < 0$$

- ▶ Il existe une valeur critique  $\sigma_c$  au delà de laquelle une instabilité se développe selon la direction en  $x$ .
- ▶ On observe un branchement évolutif.

# Comprendre la discontinuité

- ▶ Soit une population dimorphe avec deux types  $(x_1, \nu_1)$  et  $(x_2, \nu_2)$  à l'équilibre écologique. (équilibre **sans mutation**)
- ▶ On définit

$$R_{(x_1, \nu_1), (x_2, \nu_2)}(x', \nu')$$

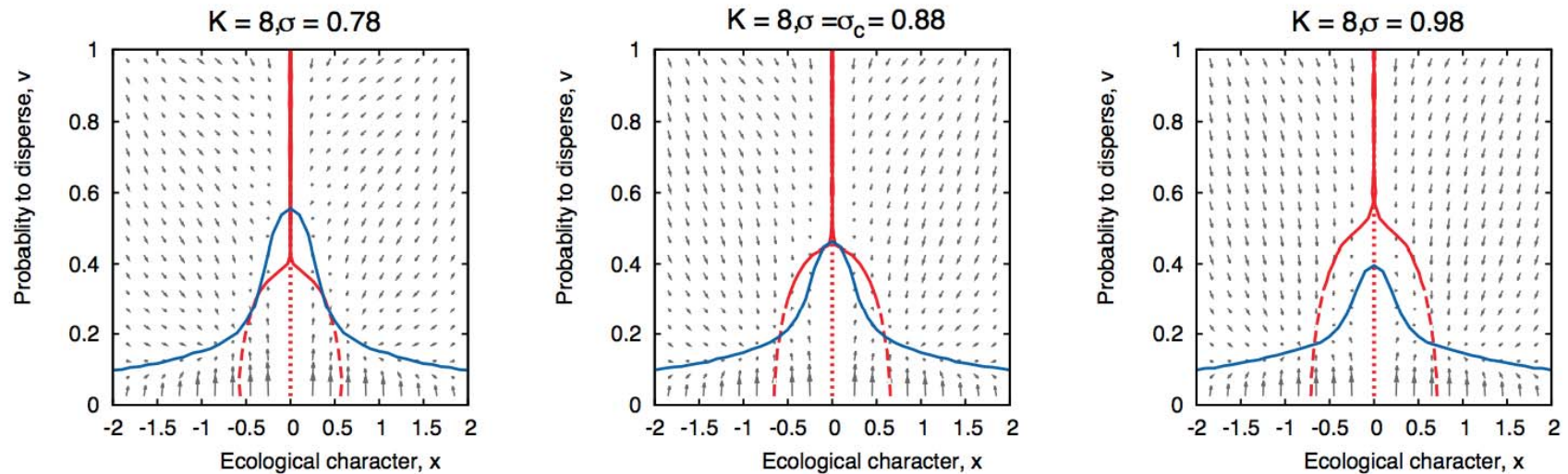
la mesure de fitness associée d'un mutant  $(x', \nu')$  introduit dans cette population de manière analogue au cas monomorphe.

- ▶ Pour plus d'intuition, on se réduit à la variété symétrique dimorphe

$$\{(x_1, \nu_1), (x_2, \nu_2) : x_1 = -x_2, \nu_1 = \nu_2\},$$

i.e., on s'intéresse à la fitness d'un mutant  $R_{(x, \nu), (-x, \nu)}(x', \nu')$

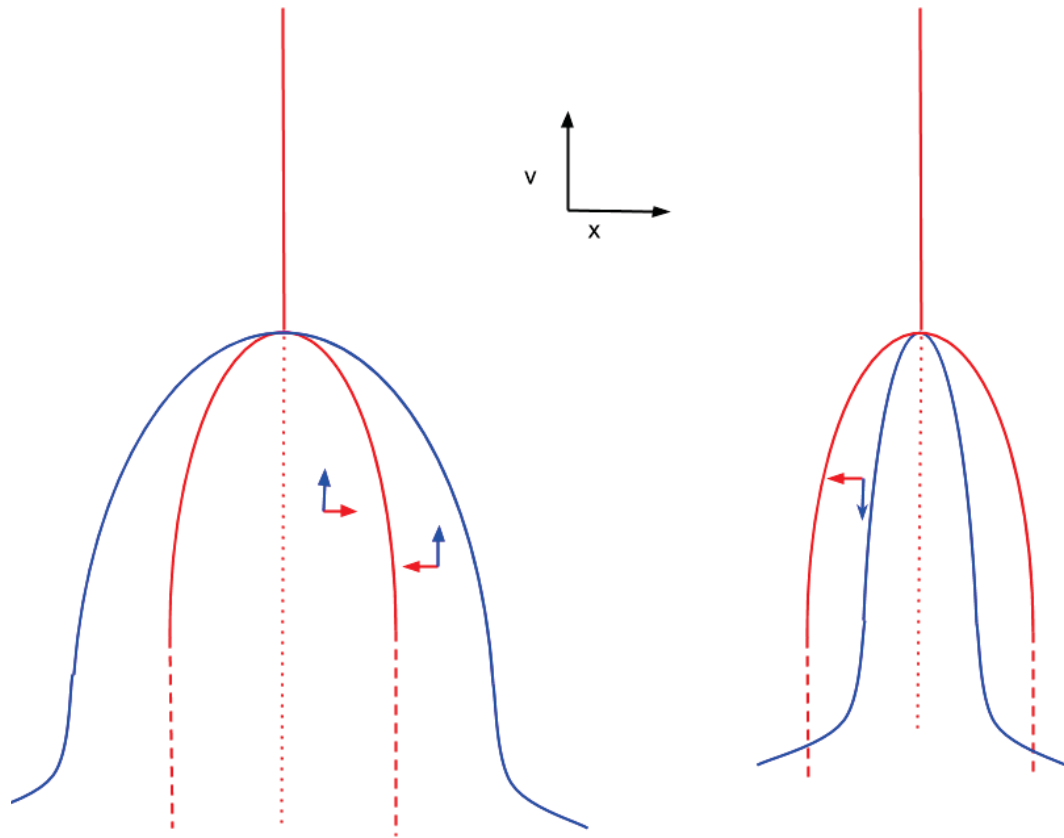
# Gradient évolutif



- ▶ Courbe bleue : équilibre évolutif monomorphe  $\nu$  pour une valeur fixe de la population dimorphe  $(-x, x)$ .
- ▶ Courbe rouge : équilibre dimorphe  $(-x, x)$  pour une valeur fixe du trait  $\nu$ .
- ▶ Au point critique, les deux courbes sont tangentes.

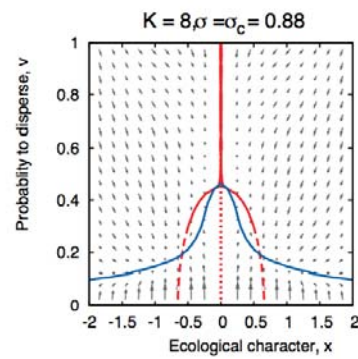
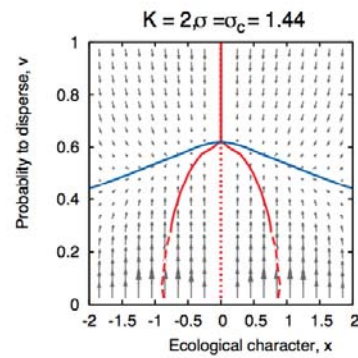
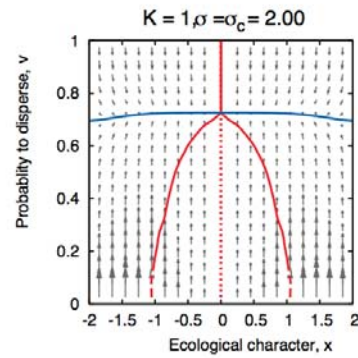
# Au point critique

- La nature de la transition de phase dépend directement de la convexité relative des deux courbes au point de tangence.

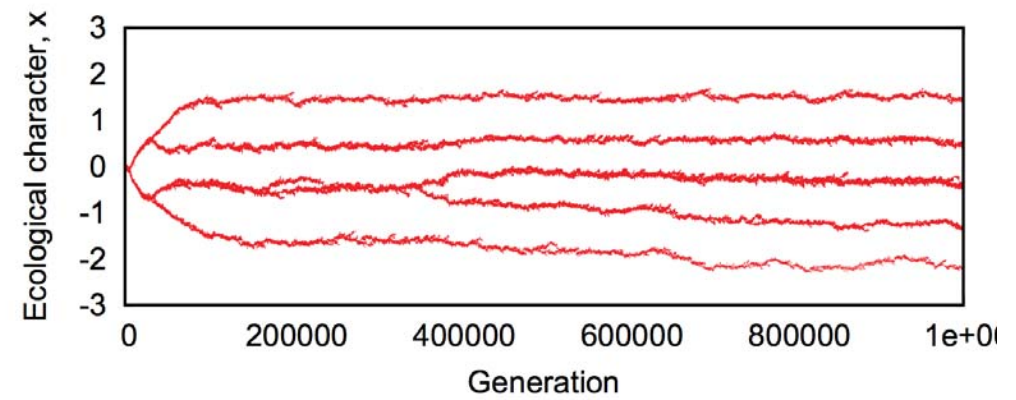
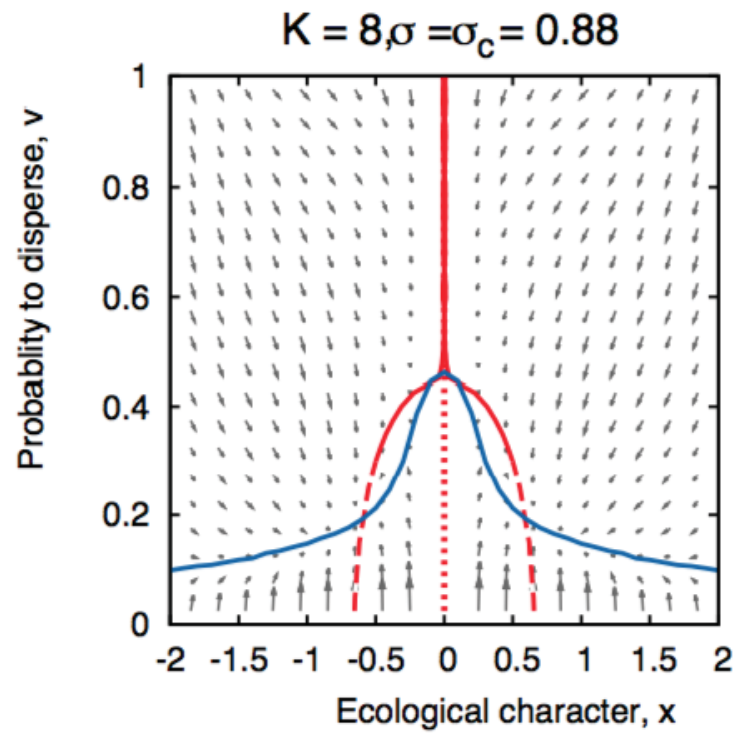




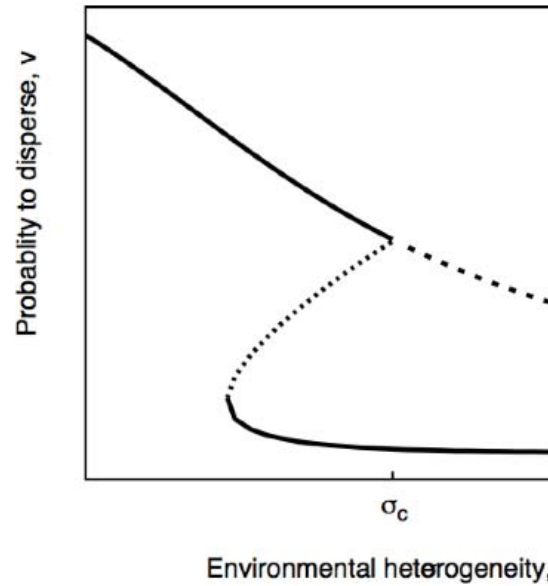
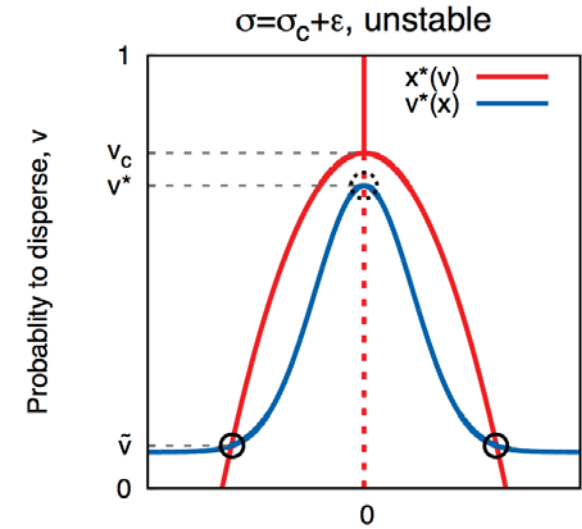
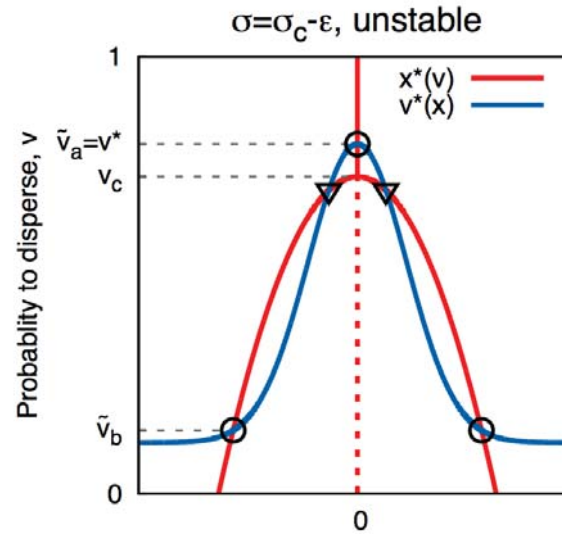
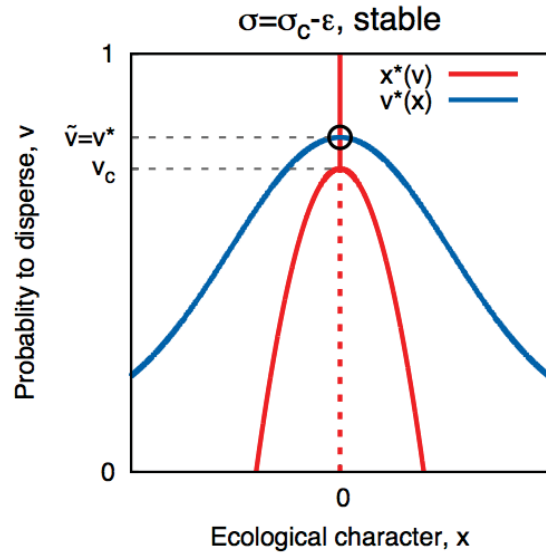
# Convexite relative comme fonction de la capacité de charge.



# Cascade de branchements



# Hysteresis



# Perspectives

- ▶ Pour une valeur critique de  $\sigma$ , chute du paramètre de migration et forte adaptation locale – reminiscence de l'adaptation radiative.
- ▶ Sous-populations adaptées à leur environnement local.
- ▶ On peut facilement étendre notre modèle à des populations sexuées.
- ▶ Pour de telles populations, à cause de la recombinaison, l'apparition d'un nouveau type est conditionnée à une forte réduction du flux génétique entre les types, et donc à l'apparition de nouvelles espèces.
- ▶ Notre modèle pourrait fournir un mécanisme de spéciation, et plus particulièrement un mécanisme écologique derrière l'adaptation radiative.
- ▶ Mécanisme de nature écologique puisqu'il n'existe pas de barrières géographiques dans notre modèle (i.e.,  $p = 1$ ).