

Modélisation probabiliste de l'Évolution : approches complémentaires

Amaury Lambert



Centre d'Alembert, 12 janvier 2011

Plan

- 1 Modélisation probabiliste de l'Évolution
- 2 Modèles bottom-up
- 3 Modèles top-down
- 4 Dynamique adaptative

Pourquoi probabiliste ? (1)

- Les processus évolutifs ne peuvent **pas** être répliqués
- **Seule leur issue** est connue
- Hasard à toutes les **échelles**



Pourquoi probabiliste ? (2)

La **modélisation probabiliste** permet :

- d'identifier quelles caractéristiques des données observées auraient pu survenir **par hasard** et lesquelles **requièrent une interprétation biologique**
- de décider si un processus donné **plutôt qu'un autre** est responsable des données observées



Comment ? Deux types de modèles

- **Modèles ‘bottom-up’**

- le bruit est présent dans la description à l'**échelle microscopique**
- les propriétés des **variables macroscopiques...**
- ...**émerge** des interactions des agents microscopiques.

- **Modèles ‘top-down’**

- le bruit est ajouté directement à l'**échelle macroscopique**
- des **modèles nuls** choisis dans le **catalogue des processus stochastiques connus**
- ou des **perturbations ad hoc, par bruitage** d'un modèle déterministe.

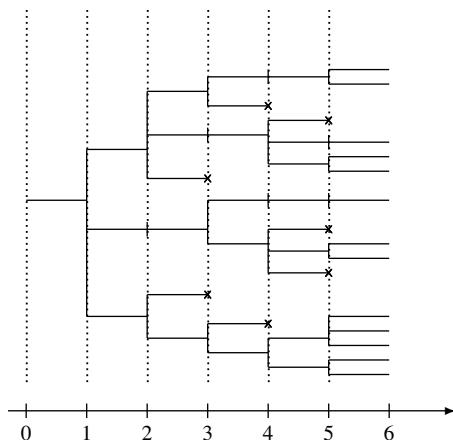
Plan

- 1 Modélisation probabiliste de l'Évolution
- 2 Modèles bottom-up
- 3 Modèles top-down
- 4 Dynamique adaptative

Exemple 1 : le processus de Bienaymé–Galton–Watson

Population asexuée de **taille** Z_n à la génération n :

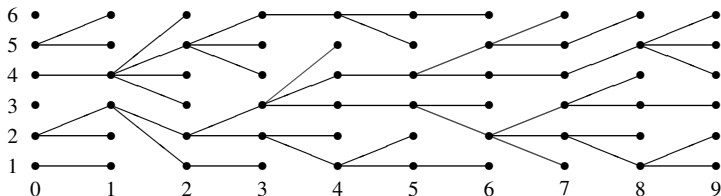
“Les nombres d'enfants des individus de la génération n sont **indépendants** et **de même loi**”.



Exemple 2 : le processus de Wright–Fisher

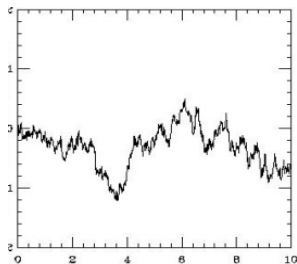
Population asexuée de **taille fixe N** :

“Chaque individu de la génération $n + 1$ choisit **indépendamment** sa mère et **uniformément** dans la génération n (avec remise)”.



L'approche bottom-up est *nécessaire*

Exemple 1 : Fluctuations d'une grande population



Is it Brownian motion
that we observe ?

L'approche bottom-up est *nécessaire*

Exemple 1 : Fluctuations d'une grande population

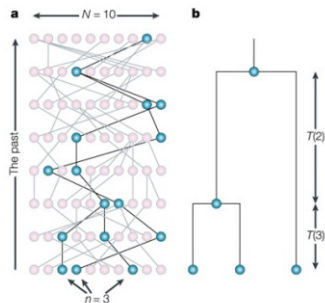
- Population asexuée dont les individus se reproduisent **indépendamment**
- Initialement Ax individus
- Nombre d'enfants per capita : **moyenne** $\sim r/A$ et **variance** σ
- Z_t = taille de population renormalisée par A , au temps At
- Principe d'invariance $A \rightarrow \infty$: **diffusion de Feller** (Feller 1951)

$$dZ_t = rZ_t dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t$$

MAIS PAS un mouvement brownien...

L'approche bottom-up *fonctionne*

Exemple 2 : Généalogie d'un échantillon



Random genealogy :
total population and sample

L'approche bottom-up *fonctionne*

Exemple 2 : Généalogie d'un échantillon

- Population asexuée de **taille constante N**
- Echantillon de n individus dans cette population
- Généalogie de cet échantillon il y a Nt unités de temps
- Principe d'invariance $N \rightarrow \infty$: coalescent de Kingman (Kingman 1982)
où le temps d'attente $T(k)$ de k à $k - 1$ lignées est **exponentiel** de paramètre $k(k - 1)/2$.
- Universel, simple, source d'inspiration...

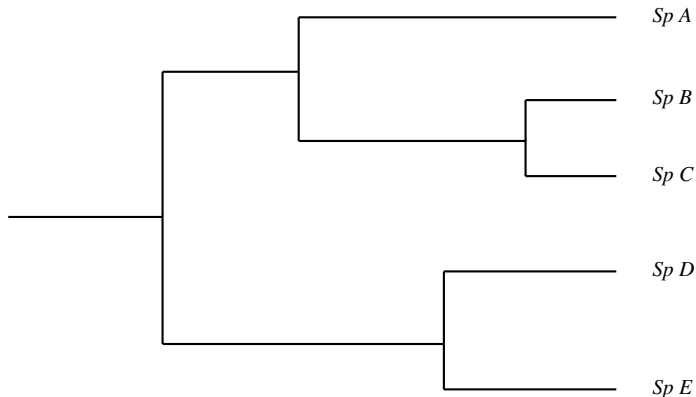
Plan

- 1 Modélisation probabiliste de l'Évolution
- 2 Modèles bottom-up
- 3 Modèles top-down**
- 4 Dynamique adaptative

Exemple 1 : Arbre de Yule

Arbre phylogénétique

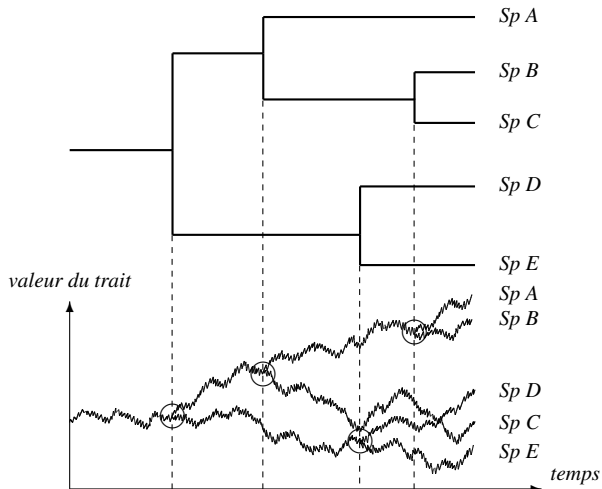
= temps de spéciation **indépendants** et **exponentiels**



Exemple 2 : évolution d'un trait

Évolution d'un trait phénotypique quantitatif

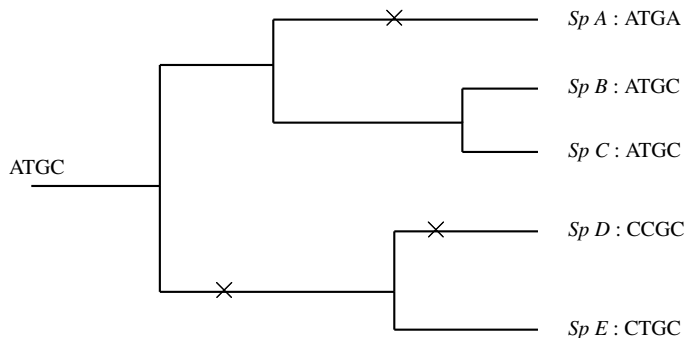
= mouvement brownien branchant



Exemple 3 : évolution des séquences

Processus des substitutions (mutations destinées à fixation)

= processus ponctuel de Poisson le long des branches



Théorie neutraliste

- Kimura 1983 : à l'échelle **moléculaire**, la cause principale de variabilité est la fixation de mutants **sélectivement neutres**
- mutants avantageux fixés rapidement et mutants délétères purgés rapidement
- action lente de la **dérive génétique**
- théorie ayant favorisé une nouvelle approche mathématique.

Processus de substitution neutre : une justification

- population asexuée, taux de naissance per capita = 1
- proba de mutation neutre = μ
- taux de mutation = $N\mu$
- proba de fixation d'une mutation neutre = $1/N$
- \Rightarrow **taux de substitution = μ**

Plan

- 1 Modélisation probabiliste de l'Évolution
- 2 Modèles bottom-up
- 3 Modèles top-down
- 4 Dynamique adaptative

Principes de la théorie

- **Théorie de la dynamique adaptative** (Metz et al 1996, Dieckmann & Law 2001, Champagnat, Ferrière & Méléard 2006, Champagnat & Lambert 2007, Champagnat & Méléard 2011)
= évolution d'un trait phénotypique basée sur une description microscopique
- prise en compte de la sélection
- séparation des échelles de temps
- théorie des jeux

Illustration de la démarche (1)

- Population asexuée dont la taille admet une **loi stationnaire**
- **Mutations** sur un **trait phénotypique** avec proba μ
- Composition de la population au temps t/μ , et $\mu \rightarrow 0$
- **Monomorphe** en tout temps : **suite de substitutions de trait**
- Modèle macroscopique : processus de Markov de saut dépendant de la **probabilité de fixation (biaisée) $q(x,y)$** d'un mutant seul de trait y dans une population stationnaire de trait x

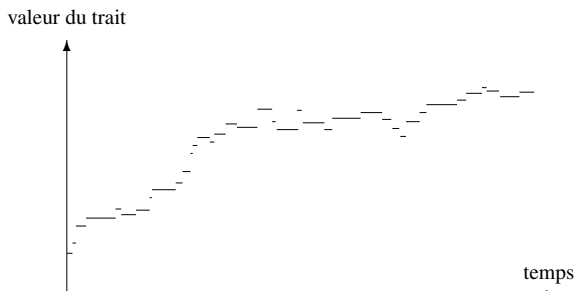
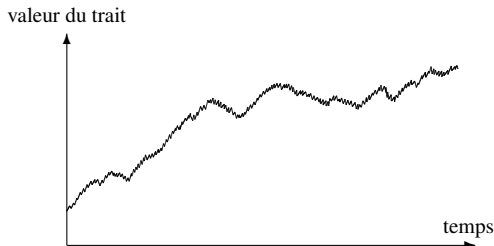


Illustration de la démarche (2)

- Prenons la suite de substitutions de trait de la dernière diapo
- Supposons que les effets des mutations ont pour **moyenne 0** et **variance $\sim \varepsilon\sigma$**
- Lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$, considérons la valeur du trait au temps t/ε
- Modèle macroscopique : **Diffusion canonique de la dynamique adaptative** (Champagnat & Lambert 2007)

$$dX_t = \sigma \frac{\partial q}{\partial y}(X_t, X_t) + \sqrt{\sigma q(X_t, X_t)} dB_t.$$



Perspectives : intégrer les échelles ?

- Applications à l'évolution d'un trait chez une **seule espèce** :
 - covariation entre différents traits
 - points singuliers dans l'espace des traits
 - points de branchement = sources évolutives
 - points suicide = puits évolutifs
- Applications à l'évolution d'un trait chez **plusieurs espèces** :
 - couplage entre phylogénie et évolution du trait
 - couplage entre évolution du trait et évolution des séquences génétiques.

Fin

...Merci pour votre attention.