

Modèles mathématiques d'écologie évolutive

Gwenaël Peltier

Sous la direction de Matthieu Alfaro

Université de Montpellier

Université Pierre et Marie Curie
Ecole normale supérieure de Cachan

Sommaire

- 1 L'équation de Fisher-KPP
- 2 Un modèle en dimension supérieure
- 3 Extension à une condition initiale à queue lourde
- 4 Perspectives
- 5 Références

Qu'est-ce qu'une équation de réaction-diffusion ?

Si on considère $u(t, x)$ comme la densité d'une population à l'instant t en un point $x \in \mathbb{R}$, alors

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{évolution de la densité} \\ \text{de population} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{déplacement des} \\ \text{individus} \end{array} \right\} + \left\{ \begin{array}{l} \text{phénomènes de} \\ \text{naissance et mort} \end{array} \right\}$$

variation temporelle de la densité :
$$\partial_t u = \underbrace{\partial_{xx} u}_{\text{diffusion}} + \underbrace{f(u)}_{\text{réaction}} .$$

Un exemple célèbre : l'équation de Fisher-KPP [1, 2]

$$\begin{cases} \partial_t u = \partial_{xx} u + f(u), \\ u(t=0, x) = u_0(x), \end{cases}$$

où $f \in C^1([0, 1])$ est de type Fisher-KPP, i.e.

$$\begin{cases} f(0) = f(1) = 0, \\ f'(0) > 0, \\ 0 < f(s) \leq f'(0)s, \quad \forall s \in]0, 1[, \end{cases}$$

et où $u_0 : \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$, $u_0 \not\equiv 0$.

Principe du maximum $\implies u(t, x) \in [0, 1]$.

Comportement asymptotique de la solution

Lorsque u_0 est à support compact, la solution $u(t, x)$ converge vers un front $\varphi_+(x - c^*t)$ sur \mathbb{R}_+ et un front $\varphi_-(x + c^*t)$ sur \mathbb{R}_- , où $c^* := 2\sqrt{f'(0)}$ [3].

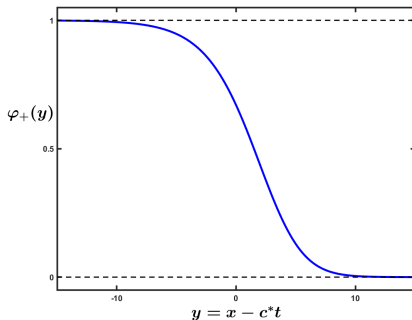


Figure: Profil type de φ_+ dans une fenêtre $y = x - c^*t$.

L'ensemble de niveau

On définit l'ensemble de niveau $\lambda \in]0, 1[$ de u par

$$E_\lambda(t) := \{x \in \mathbb{R} \mid u(t, x) = \lambda\}.$$

La vitesse asymptotique des points de $E_\lambda(t) \cap \mathbb{R}_+$ dépend du comportement de u_0 en $+\infty$ [3] :

$$u_0 \mathbf{1}_{[a, +\infty[} = 0, a \in \mathbb{R} \implies E_\lambda(t) \sim c^* t$$

$$u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} Ke^{-\alpha x}, \alpha > 0 \implies E_\lambda(t) \sim \begin{cases} c^* t & \alpha \geq \sqrt{f'(0)} \\ c_\alpha t > c^* t & \text{sinon} \end{cases}$$

Qu'en est-il si u_0 est à queue lourde, i.e. décroît plus lentement que $e^{-\alpha x}$?

Cas où u_0 est à queue lourde

Théorème 1 (*Hamel, Roques [4]*)

On suppose que u_0 vérifie

- $\liminf_{-\infty} u_0 > 0$, $u_0 > 0$, $\lim_{+\infty} u_0 = 0$,
- u_0 est à queue lourde,

alors, la solution accélère : $\min E_\lambda(t)/t \rightarrow +\infty$ quand $t \rightarrow +\infty$.

Si de plus

- $\exists \xi \in \mathbb{R}$ tel que u_0 soit C^2 et décroissante sur $[\xi, +\infty[$,
- $u_0''(x) = o(u_0(x))$ quand $x \rightarrow +\infty$,

alors pour tous $\lambda \in]0, 1[$, $\varepsilon \in]0, f'(0)[$, $\gamma > 0$ et $\Gamma > 0$, il existe T tel que

$$E_\lambda(t) \subset u_0^{-1} \left(\left[\gamma e^{-(f'(0)+\varepsilon)t}, \Gamma e^{-(f'(0)-\varepsilon)t} \right] \right), \quad \forall t \geq T.$$

Commentaires sur le théorème 1

Exemple : $u_0(x) = \begin{cases} 1 & x \leq 1 \\ 1/x^\alpha & x \geq 1 \end{cases}$ avec $\alpha > 0 \implies \ln E_\lambda(t) \sim \frac{f'(0)}{\alpha} t$.

Preuve de $\min E_\lambda(t)/t \rightarrow +\infty$:

Avec nos conditions sur u_0 , on a :

$$\forall \alpha > 0 \quad \exists m > 0 \quad u_0(x) \geq w_0(x) := \min(m, e^{-\alpha x}).$$

Soit $w(t, x)$ la solution de $\partial_t w = \partial_{xx} w + f(w)$ avec condition initiale w_0 .

Principe du maximum $\implies u(t, x) \geq w(t, x)$.

Donc $E_\lambda^u(t)/t \geq E_\lambda^w(t)/t \rightarrow c_\alpha$. Or, α a été choisi quelconque et

$$c_\alpha = \alpha + \frac{\sqrt{f'(0)}}{\alpha} \rightarrow +\infty \text{ quand } \alpha \rightarrow 0.$$

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP
- 2 Un modèle en dimension supérieure**
- 3 Extension à une condition initiale à queue lourde
- 4 Perspectives
- 5 Références

Présentation du modèle

Population $n(t, x, y)$ structurée selon le temps t , l'espace $x \in \mathbb{R}$, et un trait phénotypique $y \in \mathbb{R}$ qui influence leur survie :

$$\partial_t n = \underbrace{\partial_{xx} n}_{\text{migrations}} + \underbrace{\partial_{yy} n}_{\text{mutations}} + \left[\underbrace{r(x, y)}_{\text{croissance}} - \underbrace{\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy'}_{\text{compétition}} \right] n,$$

$$n_0(x, y) \geq 0, \neq 0,$$

où $r(x, y) = 1 - A(y - Bx)^2$, avec $A, B > 0$.

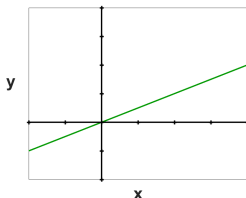


Figure: Trait optimal pour la survie $y_{opt} = Bx$.

Un changement de variables

On pose $v(t, X, Y) = n(t, x, y)$, où

$$X = \frac{x + By}{\sqrt{1 + B^2}}, \quad Y = \frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}}.$$

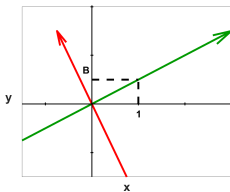


Figure: En vert, la direction $X \rightarrow +\infty$. En rouge, la direction $Y \rightarrow +\infty$.

Si on pose $\tilde{r}(Y) := 1 - A\sqrt{1 + B^2}Y^2$, l'équation sur n devient

$$\partial_t v - \partial_{XX} v - \partial_{YY} v = \left(\tilde{r}(Y) - \int_{\mathbb{R}} v(t, X, Y) dy \right) v,$$

Un peu de théorie spectrale

On définit l'opérateur elliptique $\mathcal{L}w := -\partial_{YY}w - \tilde{r}(Y)w$.

Théorème 2

*Les valeurs propres $(\lambda_k)_{k \in \mathbb{N}}$ de \mathcal{L} sont réelles et vérifient $\lambda_0 < \lambda_1 \leq \dots$.
 λ_0 est dite valeur propre principale de \mathcal{L} .*

Elle est associée à une fonction propre $\Gamma_0 > 0$.

Dans notre cadre, on dispose d'une expression explicite de λ_0 et de Γ_0 :

$$\lambda_0 = \sqrt{A(1+B^2)} - 1, \quad \Gamma_0(Y) = \exp\left(-\frac{1}{2}\sqrt{A(1+B^2)}Y^2\right), \quad Y \in \mathbb{R}.$$

La survie ou l'extinction de la population va dépendre du signe de λ_0 .

Extinction si $\lambda_0 > 0$

Théorème 3 (Alfaro, Coville, Raoul [5])

On suppose $\lambda_0 > 0$ et v_0 telle que

$$\exists K > 0 \quad v_0(X, Y) \leq K\Gamma_0(Y).$$

Alors la population en (X, Y) s'éteint exponentiellement vite :

$$v(t, X, Y) \leq K\Gamma_0(Y)e^{-\lambda_0 t}.$$

En particulier, la population totale en x s'éteint :

$$\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy \rightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

Survie et invasion si $\lambda_0 < 0$

On définit l'ensemble de niveau $\mu > 0$ de n par

$$E_\mu^n(t) := \left\{ x \in \mathbb{R} \mid \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy = \mu \right\}.$$

Théorème 4 (Alfaro, Berestycki, Raoul [6])

On suppose $\lambda_0 < 0$ et n_0 à support compact.

Alors il existe $\beta > 0$ tel que pour tout $\mu \in]0, \beta[$, $E_\mu^n(t) \sim \omega t$ avec

$$\omega := 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}} > 0.$$

Direction de l'invasion ($\lambda_0 < 0$)

La population ne se propage pas dans la direction Y . On peut montrer que $v(t, X, Y) \leq Ce^{-\kappa|Y|}$.

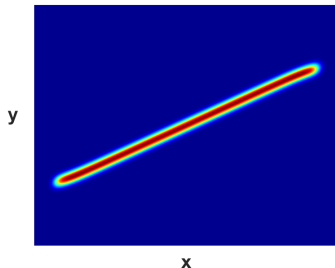
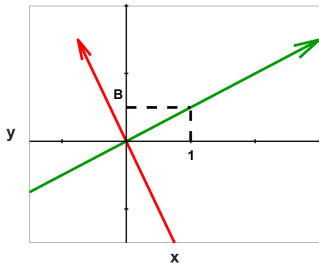


Figure: Invasion de la population dans la direction X , mais localisée en Y .

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP
- 2 Un modèle en dimension supérieure
- 3 Extension à une condition initiale à queue lourde**
- 4 Perspectives
- 5 Références

Problème posé

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = f(u) \quad \begin{cases} \text{Supp } u_0 \text{ compact} & \Rightarrow E_\lambda(t) \sim c^* t \\ u_0 \text{ à queue lourde} & \Rightarrow E_\lambda(t)/t \rightarrow +\infty \end{cases}$$

$$\partial_t n - \partial_{xx} n - \partial_{yy} n = \dots \quad \begin{cases} \text{Supp } n_0 \text{ compact} & \Rightarrow E_\mu^n(t) \sim \omega t \\ n_0 \text{ "à queue lourde"} & \Rightarrow E_\mu^n(t)/t \rightarrow ??? \end{cases}$$

- Q1 : condition sur n_0 capable de faire accélérer la solution ?
- Q2 : encadrement de $E_\mu^n(t)$ comme au théorème 1 ?

Encore un peu de théorie spectrale

Soit $R > 0$. On considère l'opérateur elliptique $\mathcal{L}^R w := -\partial_{YY} w - \tilde{r}(Y)w$, où w est définie pour $Y \in [-R, R]$ et vérifie $w(\pm R) = 0$.

Théorème 5

Les valeurs propres $(\lambda_k^R)_{k \in \mathbb{N}}$ de \mathcal{L}^R sont réelles et vérifient $\lambda_0^R < \lambda_1^R \leq \dots$.
 λ_0^R est dite valeur propre principale de \mathcal{L}^R .
 Elle est associée à une fonction propre $\Gamma_0^R > 0$ sur $] -R, R[$.

De plus, $\lambda_0^R \rightarrow \lambda_0$ quand $R \rightarrow +\infty$.

Condition de queue lourde

Définition 1

On dit qu'une fonction $q \in L^\infty(\mathbb{R})$ vérifie la condition (Q) si :

- $\liminf_{-\infty} q > 0$, $q > 0$, $\lim_{+\infty} q = 0$,
- q est à queue lourde,
- $\exists \xi_0 \in \mathbb{R}$ tel que q soit C^2 et décroissante sur $[\xi_0, +\infty[$,
- $q''(x) = o(q(x))$ quand $x \rightarrow +\infty$.

Condition de queue lourde sur n_0 :

$$\exists \sigma > 0 \quad \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{]-\sigma, \sigma[}(Y) \leq v_0(X, Y) \leq \bar{u}_0(X) \Gamma_0(Y),$$

où \underline{u}_0 et \bar{u}_0 vérifient (Q).

Comportement asymptotique

Si $\lambda_0 > 0$, alors on a encore extinction (vu, théorème 3).

Théorème 6

On suppose que $\lambda_0 < 0$ et n_0 vérifie la condition de queue lourde.

Soit $R > 0$ tel que $\lambda_0^R < 0$. Alors :

$\exists \beta > 0, \forall \mu \in]0, \beta[, \forall \varepsilon \in]0, -\lambda_0^R[, \forall \Gamma, \gamma > 0, \exists T \geq 0, \forall t \geq T,$

$$E_\mu^n(t) \subset \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \left[\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(-\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right), \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(-\lambda_0 + \varepsilon)t} \right) \right].$$

En particulier, on a accélération : $E_\mu^n(t)/t \rightarrow +\infty$ pour $\mu < \beta$.

Preuve pour la borne inférieure

On part de $v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{]-\sigma, \sigma[}(Y)$.

$\sigma \geq R$ Soit $\underline{u}(t, X)$ la solution de
$$\begin{cases} \partial_t \underline{u} - \partial_{XX} \underline{u} = -\lambda_0^R \underline{u}(1 - \underline{u}) \\ \underline{u}(0, X) = \underline{u}_0(X) \end{cases}$$

PM $\Rightarrow v(t, X, Y) \geq \underline{u}(t, X) \Gamma_0^R(Y)$, car $\lambda_0^R < 0$.

On applique le théorème 1 à \underline{u} , et on en déduit la minoration de $E_\mu^n(t)$.

$\sigma < R$ Soit $p(t, Y)$ la solution de
$$\begin{cases} \partial_t p - \partial_{YY} p = 0 & |Y| \leq \sigma + t \\ p(t, Y) = 0 & Y = \pm(\sigma + t) \\ p(0, Y) = 1 - \frac{Y^2}{\sigma^2} & |Y| \leq \sigma \end{cases}$$

PM $\Rightarrow v(t, X, Y) \geq q(t, X) p(t, Y)$, où q a été construite de sorte que $q(t, \cdot)$ vérifie (Q) et se comporte comme \underline{u}_0 en $+\infty$.

$\sigma + t_0 > R \Rightarrow v(t_0, X, Y) \geq C q(t_0, X) \mathbf{1}_{[-R, R]}(Y) \geq C q(t_0, X) \Gamma_0^R(Y)$.

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP
- 2 Un modèle en dimension supérieure
- 3 Extension à une condition initiale à queue lourde
- 4 Perspectives**
- 5 Références

Convergence (n_0 à support compact)

Lorsque $B = 0$, on montre dans [7] qu'en tout point x , $n(t, x, y) \rightarrow G(y)$, où G est l'unique solution stationnaire > 0 et bornée de l'équation.

La preuve ne se généralise pas au cas $B \neq 0$.

Pourtant, $k\Gamma_0(Y)$ est une solution stationnaire pour un unique $k > 0$. Les simulations numériques laissent penser que $v(t, X, Y) \rightarrow k\Gamma_0(Y)$.

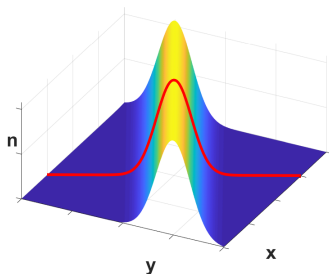


Figure: En rouge, le profil $k\Gamma_0(Y)$.

Effet Allee vs queue lourde

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = f(u), \quad f(s) \sim_0 Cs^{1+\beta}, \quad \beta > 0.$$

Effet Allee : $f'(0) = 0$, ce qui a tendance à **ralentir** l'invasion.

Queue lourde : $u_0(x) \sim_\infty \frac{K}{x^\alpha}$, ce qui a tendance à **accélérer** l'invasion.

Théorème 7 (Alfaro, [8])

Si $\beta \geq \frac{1}{\alpha}$, alors il n'y a pas d'accélération : $E_\lambda(t) \leq ct$ pour un $c > 0$.

Si $\beta < \frac{1}{\alpha}$, alors il y a accélération : $E_\lambda(t) \geq Ct^{\frac{1}{\alpha\beta}}$, d'où $\frac{\min E_\lambda(t)}{t} \rightarrow +\infty$.

Peut-on généraliser ces résultats à la dimension supérieure ?

$$\partial_t n - \Delta_{x,y} n = \left[r - \int_{\mathbb{R}} n dy \right] n^{1+\beta}, \quad \underline{u}_0(X), \bar{u}_0(X) \sim_\infty \frac{C}{X^\alpha}.$$

Références

- [1] Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4), 355-369.
- [2] Kolmogorov, A., Petrovskii, I., and Piscounov, N (1937). Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Moscow Univ. Math. Bull.*, 1:1 25.
- [3] Aronson, D. G., & Weinberger, H. F. (1978). Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Advances in Mathematics*, 30(1), 33-76.
- [4] Hamel, F., & Roques, L. (2010). Fast propagation for KPP equations with slowly decaying initial conditions. *J. Differential Equations*, 249, 1726-1745
- [5] Alfaro, M., Coville, J., & Raoul, G. (2013). Travelling waves in a nonlocal reaction-diffusion equation as a model for a population structured by a space variable and a phenotypic trait. *Communications in Partial Differential Equations*, 38(12), 2126-2154.
- [6] Alfaro, M., Berestycki, H., & Raoul, G. (2017). The Effect of Climate Shift on a Species Submitted to Dispersion, Evolution, Growth, and Nonlocal Competition. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 49(1), 562-596.
- [7] Berestycki, H., Jin, T., & Silvestre, L. (2016). Propagation in a non local reaction diffusion equation with spatial and genetic trait structure. *Nonlinearity*, 29(4), 1434.
- [8] Alfaro, M. (2017). Slowing Allee effect versus accelerating heavy tails in monostable reaction diffusion equations. *Nonlinearity*, 30(2), 687.