

Accélération de l'invasion dans un modèle d'écologie évolutive

Gwenaël Peltier

Intitut Montpelliérain Alexandre Grothendieck (IMAG)
Université de Montpellier



Sommaire

- 1 L'équation de Fisher-KPP - Accélération
- 2 Un modèle d'écologie évolutive
- 3 Accélération dans le modèle évolutif
- 4 Résultat complémentaire
- 5 Références

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

Si on considère $u(t, x)$ comme la densité d'une population structurée en temps $t \geq 0$ et en espace $x \in \mathbb{R}$, alors

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

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]

$$\begin{cases} \partial_t u = \partial_{xx} u + ku(1 - u), \\ u(0, x) = u_0(x), \end{cases}$$

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

Principe du maximum

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

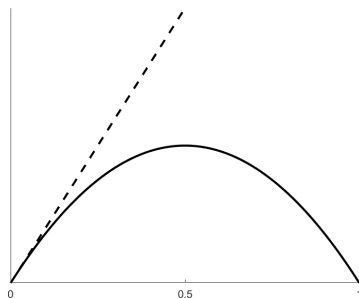


Figure: terme de réaction $ku(1 - u)$.

Comportement asymptotique de la solution

Pour u_0 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 $c^* := 2\sqrt{k}$ [3].

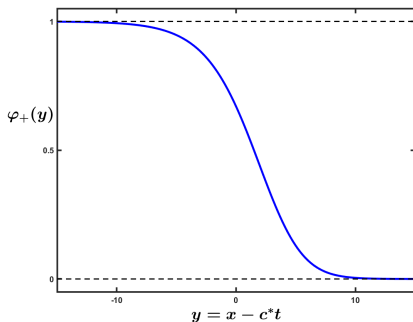


Figure: Profil type de φ_+ dans une fenêtre $y = x - c^*t$.

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] :

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

$$u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} C e^{-\alpha x}, \alpha > 0 \implies E_\lambda(t) \sim \begin{cases} c^* t & \alpha \geq \sqrt{k}, \\ c_\alpha t > c^* t & \alpha < \sqrt{k}. \end{cases}$$

Et 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 : $\frac{1}{t} \min E_\lambda(t) \rightarrow +\infty$ 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 $\lambda \in]0, 1[$, $\varepsilon \in]0, k[$, $\gamma > 0$ et $\Gamma > 0$, il existe T tel que

$$E_\lambda(t) \subset u_0^{-1} \left(\left[\gamma e^{-(k+\varepsilon)t}, \Gamma e^{-(k-\varepsilon)t} \right] \right), \quad \forall t \geq T.$$

Exemples d'applications

$$E_\lambda(t) \subset u_0^{-1} \left(\left[\gamma e^{-(k+\varepsilon)t}, \Gamma e^{-(k-\varepsilon)t} \right] \right), \quad \forall t \geq T.$$

$$u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} C e^{-bx^a}, \quad 0 < a < 1 \quad \Longrightarrow \quad E_\lambda(t) \sim \left(\frac{k}{b} \right)^{1/a} t^{1/a},$$

$$u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} C x^{-\alpha} \quad \Longrightarrow \quad \ln E_\lambda(t) \sim \frac{k}{\alpha} t,$$

$$u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} C (\ln x)^{-\alpha} \quad \Longrightarrow \quad \ln \ln E_\lambda(t) \sim \frac{k}{\alpha} t.$$

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP - Accélération
- 2 Un modèle d'écologie évolutive**
- 3 Accélération dans le modèle évolutif
- 4 Résultat complémentaire
- 5 Références

Présentation du modèle

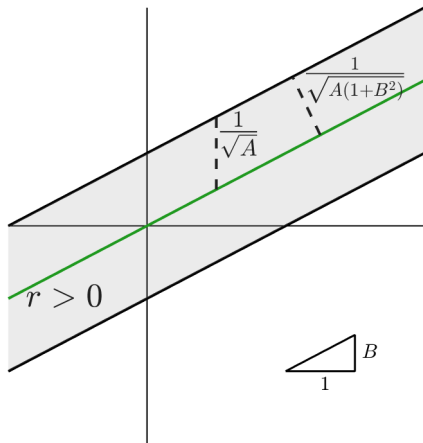
Population $n(t, x, y)$ structurée selon le temps t , l'espace $x \in \mathbb{R}$, et un trait phénotypique $y \in \mathbb{R}$ qui influence leur survie :

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

où $r(x, y) = 1 - A(y - Bx)^2$, avec $A, B > 0$. Le trait optimal pour la survie est $y_{opt}(x) = Bx$.

Intuition sur les paramètres A et B

$$r(x, y) = 1 - A(y - Bx)^2.$$



On s'attend à ce qu'un A et/ou un B trop grand entraînent une extinction.

Exemple d'application pour des bactéries

Exemple : population de bactéries, avec y la résistance à un antibiotique dont la concentration est affine en x .

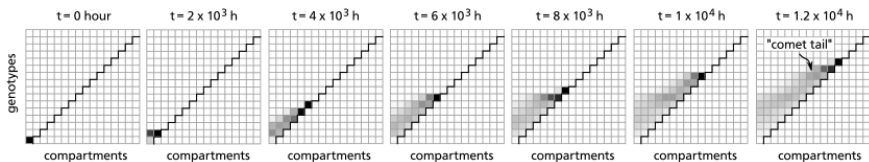


Figure: Image tirée de Henssen et al. 2012.

Exemple d'application pour des arbres

Exemple : population d'arbres, où x est la latitude, proportionnelle à la durée d'ensoleillement et y un trait lié au nombre d'heures de croissance par photosynthèse par jour.

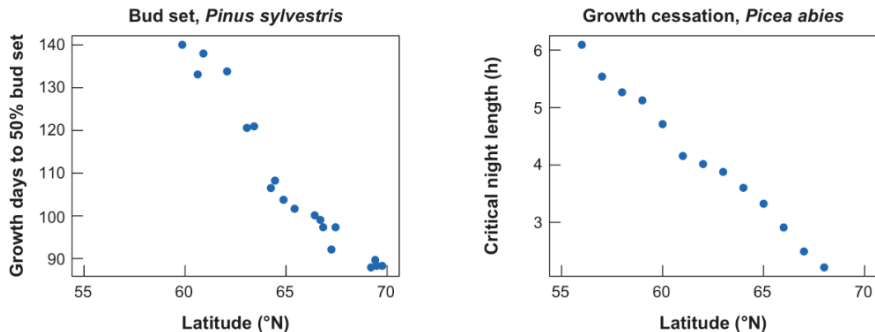


Figure: Image tirée de Savolainen et al. 2017.

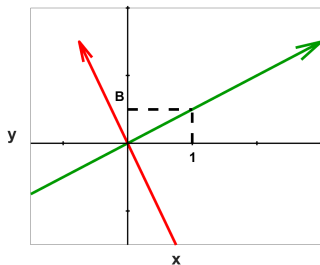
Un changement de variables

On pose $v(t, X, Y) = n(t, x, y)$, où

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

En vert, la direction $X \rightarrow +\infty$.

En rouge, la direction $Y \rightarrow +\infty$.



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

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

Un peu de théorie spectrale

Pour $w(Y)$ une fonction définie pour $Y \in \mathbb{R}$, on pose l'opérateur $\mathcal{L}w := -w'' - \tilde{r}(Y)w$.

Théorème 2

Les valeurs propres de \mathcal{L} sont réelles et vérifient $\lambda_0 < \lambda_1 \leq \dots$

Il existe une unique fonction propre Γ_0 telle que

$$\mathcal{L}\Gamma_0 = \lambda_0\Gamma_0, \quad \Gamma_0 > 0, \quad \|\Gamma_0\|_\infty = 1.$$

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 $\lambda_0 > 0$, survie et invasion si $\lambda_0 < 0$

Si $\lambda_0 > 0$, on a extinction de la population (facile, [5]).

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 3 (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 $v(t, X, Y) \leq C e^{-\kappa|Y|}$.

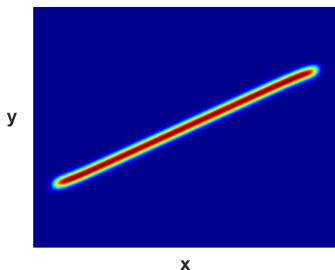
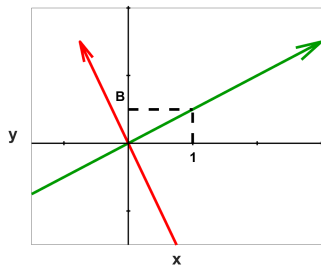


Figure: Invasion de la population dans la direction X , mais localisée en Y .

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP - Accélération
- 2 Un modèle d'écologie évolutive
- 3 Accélération dans le modèle évolutif**
- 4 Résultat complémentaire
- 5 Références

Problème posé

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = ku(1-u) \quad \begin{cases} \text{Supp } u_0 \text{ compact} & \implies E_\lambda(t) \sim c^* t \\ u_0 \text{ à queue lourde} & \implies E_\lambda(t)/t \rightarrow +\infty \end{cases}$$

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

- 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 $R > 0$. Pour $w(Y)$ une fonction définie pour $Y \in [-R, R]$ et vérifiant $w(\pm R) = 0$, on pose l'opérateur $\mathcal{L}^R w := -w'' - \tilde{r}(Y)w$.

Théorème 4

Les valeurs propres de \mathcal{L}^R sont réelles et vérifient $\lambda_0^R < \lambda_1^R \leq \dots$

Il existe une unique fonction propre Γ_0^R telle que

$$\begin{cases} \mathcal{L}^R \Gamma_0^R = \lambda_0^R \Gamma_0^R \\ \Gamma_0^R > 0 \\ \Gamma_0^R(\pm R) = 0 \\ \|\Gamma_0^R\|_\infty = 1. \end{cases} \quad \text{sur }]-R, R[,$$

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

Condition pour une accélération

Condition de queue lourde 2D

$$\exists \sigma > 0 \quad v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{[-\sigma, \sigma]}(Y), \quad (\text{QL2D})$$

avec $\underline{u}_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ une fonction qui vérifie

- $\liminf_{-\infty} \underline{u}_0 > 0$, $\underline{u}_0 > 0$, $\lim_{+\infty} \underline{u}_0 = 0$,
- \underline{u}_0 est à queue lourde.

Théorème 5

On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $v_0(X, Y) = n_0(x, y)$ vérifie (QL2D). Alors

$$\exists \beta > 0 \quad \forall \mu \in]0, \beta[\quad E_\mu^n(t)/t \rightarrow +\infty.$$

Preuve (partielle) de l'accélération

$v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{[-\sigma, \sigma]}(Y)$. Soit $R > 0$ assez grand pour que $\lambda_0^R < 0$.
 $\forall \alpha > 0 \quad \exists m > 0 \quad \underline{u}_0(X) \geq w_0(X) := \min(m, e^{-\alpha X})$.

$\sigma \geq R$ Soit $w(t, X)$ la solution de
$$\begin{cases} \partial_t w - \partial_{XX} w = -\lambda_0^R w(1 - w) \\ w(0, X) = w_0(X) \end{cases}$$

$v_0(X, Y) \geq w_0(X) \Gamma_0^R(Y)$ et Ppe Max $\implies v(t, X, Y) \geq \epsilon w(t, X) \Gamma_0^R(Y)$.
 (Le terme intégral, majoré par une inégalité de type Harnack [6], crée un ϵ)

$w(t, X)$ se propage à vitesse c_α et donc pour tout $\mu \leq \beta(\epsilon)$, on a

$$\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \geq C(\epsilon, B, R) c_\alpha \rightarrow +\infty \quad \text{quand } \alpha \rightarrow 0.$$

Encadrement de $E_\mu^n(t)$ (1/2)

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

Condition pour l'encadrement de $E_\mu^n(t)$

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

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

Encadrement de $E_{\mu}^n(t)$ (2/2)

Théorème 6

On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $v_0(X, Y) = n_0(x, y)$ vérifie (ENC).

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

Alors :

$\exists \beta' > 0, \forall \mu \in]0, \beta'[, \forall \varepsilon \in]0, -\lambda_0^R[, \forall \Gamma, \gamma > 0, \exists T \geq 0, \forall t \geq T,$

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

Compromis : si $R \rightarrow +\infty$, on a $\lambda_0^R \searrow \lambda_0$, donc un encadrement plus précis, mais $\beta' = \beta'(R) \rightarrow 0$, donc on localise des niveaux plus faibles.

Plan

- 1 L'équation de Fisher-KPP - Accélération
- 2 Un modèle d'écologie évolutive
- 3 Accélération dans le modèle évolutif
- 4 Résultat complémentaire**
- 5 Références

Variations brutales de B

$$B = B(t) = \begin{cases} B_{old} & t \leq 0, \\ 0 & 0 < t < t_1, \\ B_{old} & t \geq t_1, \end{cases} \quad B_{old} > 0.$$

On suppose qu'à $t = 0$ on a une queue lourde dans la direction $X = X(B_{old}) \rightarrow +\infty$, i.e. $v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{[-\sigma, \sigma]}(Y)$.

On peut montrer que $v(t_1, X, Y)$ admet une queue lourde dans la direction $X \rightarrow +\infty$.

Donc accélération de la propagation vers $X \rightarrow +\infty$ pour $t \geq t_1$.

Références

- [1] Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4), 355-369.
- [2] Kolmogorov, A., Petrowskii, 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.