

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

Gwenaël Peltier

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM)
Intitut Montpelliérain Alexandre Grothendieck (IMAG)



Sommaire

- 1 Parlons modèles...
- 2 Donnée initiale à support compact - vitesse finie
- 3 Donnée initiale à queue lourde - accélération
- 4 Autres axes de recherches
- 5 Références

Plan

- 1 Parlons modèles...
- 2 Donnée initiale à support compact - vitesse finie
- 3 Donnée initiale à queue lourde - accélération
- 4 Autres axes de recherches
- 5 Références

Contexte

On souhaite étudier, dans un environnement hétérogène, l'invasion spatiale par une population.

La plupart des modèles d'écologie existants néglige la composante évolutive (mutations rares, courte échelle de temps, population à l'équilibre...).

▸ Petite vidéo introductive

Nécessité d'un modèle d'**écologie évolutive**.

Hypothèses (1)

On considère une population **asexuée**, structurée en espace et selon un trait phénotypique qui influe sur sa survie.

La variable d'espace est $x \in \mathbb{R}$; la variable de trait est $y \in \mathbb{R}$.

Cette population est soumise aux effets de **migrations**, de **mutations**, et de **sélection** (avec croissance et compétition).

Hypothèses (2)

De plus, cette population affronte un **gradient environnemental**. Le trait optimal dépend linéairement de l'espace : $y_{opt} = bx$.

Le taux de sélection (sans compétition) est pris de la forme

$$r(x, y) = r_{max} - \frac{1}{2V}(y - bx)^2.$$

- $r_{max} > 0$ le taux de croissance (sans sélection ni compétition).
- $V > 0$ la pression de la sélection.
- $b > 0$ la pente du gradient environnemental.

Exemples de gradients linéaires

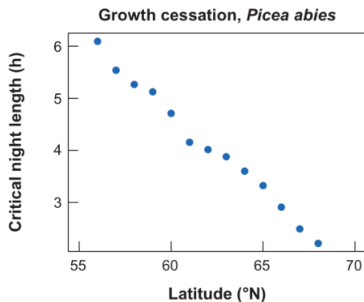
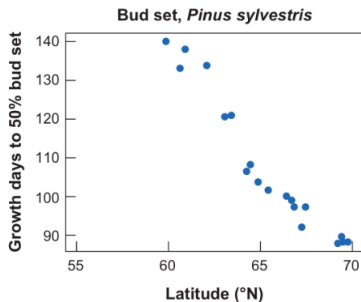


Figure: Chez une population de pins : variation de traits liés à la croissance, en fonction de la latitude.

Présentation du modèle

On note $n(t, x, y)$ la densité d'une population structurée selon le temps t , l'espace $x \in \mathbb{R}$, et un trait phénotypique $y \in \mathbb{R}$:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \underbrace{\frac{\sigma_x^2}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}}_{\text{migrations}} + \underbrace{\frac{\sigma_y^2}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial y^2}}_{\text{mutations}} + \left[\underbrace{r(x, y)}_{\text{sélection}} - \underbrace{\frac{1}{K(x)} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy'}_{\text{compétition}} \right] n,$$

avec

- $\sigma_x > 0$ le taux de migration,
- $\sigma_y > 0$ le taux de mutations,
- $K(x)$ la capacité de charge de l'environnement, qui vérifie

$$\underline{K} \leq K(x) \leq \bar{K}, \quad \text{avec } \underline{K}, \bar{K} > 0.$$

Changement d'échelle

Par le changement d'échelle $n(t, x, y) = m\left(r_{\max}t, \frac{\sqrt{2r_{\max}}}{\sigma_x}x, \frac{\sqrt{2r_{\max}}}{\sigma_y}y\right)$, on se ramène à l'équation :

$$\frac{\partial m}{\partial t} = \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} + \left[\underbrace{1 - A(y - Bx)^2}_{\text{sélection}} - \frac{1}{k(x)} \int_{\mathbb{R}} m(t, x, y') dy' \right] m,$$

où

$$A = \frac{\sigma_y^2}{4r_{\max}^2 V}, \quad B = \frac{\sigma_x}{\sigma_y} b, \quad k(x) = K(x) \frac{r_{\max} \sqrt{2r_{\max}}}{\sigma_y}.$$

Problématique

- Pour quels valeurs des paramètres a-t-on extinction / survie / invasion de la population ?
- Si invasion, quelle est la vitesse limite de propagation en temps long ?
- Peut-on avoir une accélération de l'invasion ?
- Si accélération, peut-on donner un encadrement de la vitesse limite ?

Les réponses dépendent fortement de la donnée initiale $m(t = 0, x, y)$.

Plan

- 1 Parlons modèles...
- 2 Donnée initiale à support compact - vitesse finie**
- 3 Donnée initiale à queue lourde - accélération
- 4 Autres axes de recherches
- 5 Références

Comment mesurer une vitesse d'invasion ?

On illustre la méthode sur un modèle plus simple : l'équation de Fisher-KPP [1,2].

Pas d'évolution et environnement homogène. On note $u(t, x)$ la densité d'une population structurée en espace (variable $x \in \mathbb{R}$) :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \underbrace{\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}}_{\text{migrations}} + \underbrace{u(1-u)}_{\text{croissance-compétition}}.$$

Comment mesurer une vitesse d'invasion ?

La population $u(t, x)$ prend la forme d'un **front** qui envahit l'espace.

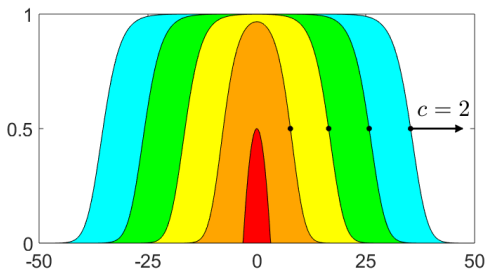


Figure: En rouge, la densité $u(t = 0, x)$. En orange, la densité $u(t = 5, x)$, etc.

La vitesse asymptotique d'invasion correspond à celle du point $x > 0$ qui vérifie $u(t, x) = 1/2$ (en noir sur la figure). On trouve une vitesse 2.

La valeur $1/2$ est arbitraire. On trouve la même vitesse pour $u(t, x) = \lambda$ avec $0 < \lambda < 1$.

Comment mesurer une vitesse d'invasion ?

$$\frac{\partial m}{\partial t} = \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} + \left[1 - A(y - Bx)^2 - \frac{1}{k(x)} \int_{\mathbb{R}} m(t, x, y') dy' \right] m.$$

On pose $M(t, x) = \int_{\mathbb{R}} m(t, x, y) dy$ la population *totale* en (t, x) . C'est la vitesse d'invasion de M qui nous intéresse.

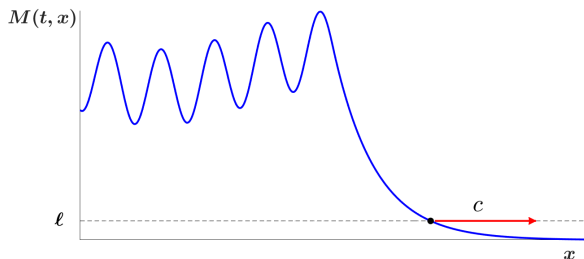


Figure: Forme type du front $M(t, x)$ pour de grandes valeurs de x . Si l est pris assez petit, la vitesse asymptotique c ne dépend pas de l .

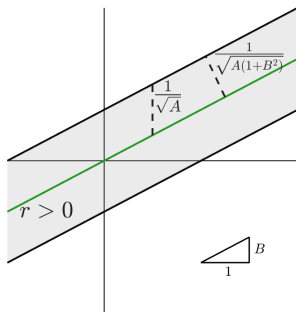
Intuition sur les paramètres A et B 

Figure: En vert, la droite $y = Bx$. En gris, la zone où le taux de sélection $1 - A(y - Bx)^2$ est positif.

Si $A(1 + B^2)$ est trop grand, on s'attend à ce que la population s'éteigne.

Dichotomie extinction-invasion [4,5]

La survie ou l'extinction de la population dépend uniquement du signe de

$$\lambda = \sqrt{A(1 + B^2)} - 1.$$

- Si $\lambda \geq 0$, on a extinction de la population en temps long.
- Si $\lambda < 0$, on a survie et invasion de la population.

Lorsque $\lambda < 0$, et que $m(0, x, y)$ est à support compact, la vitesse asymptotique d'invasion est donnée par

$$c = 2 \sqrt{\frac{-\lambda}{1 + B^2}}.$$

Retour aux variables de départ

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\sigma_x^2}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\sigma_y^2}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} + \left[r_{max} - \frac{1}{2V}(y - bx)^2 - \frac{1}{K(x)} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy' \right] n.$$

On a survie et invasion dès que $\lambda < 0$, ce qui se réécrit ainsi :

$$\sigma_y^2 + \sigma_x^2 b < 4r_{max}^2 V.$$

Quant à la vitesse d'invasion, on peut l'exprimer de la façon suivante :

$$c = 2\sigma_y \sqrt{\frac{1 - \frac{1}{2r_{max}V} \sqrt{\sigma_y^2 + \sigma_x^2 b^2}}{\sigma_y^2 + \sigma_x^2 b^2}}.$$

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

La population reste concentrée autour du trait optimal. On peut montrer que $m(t, x, y) \leq C e^{-\gamma|y-Bx|}$ pour des constantes $C, \gamma > 0$.

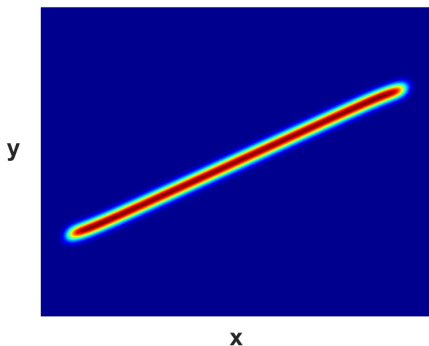
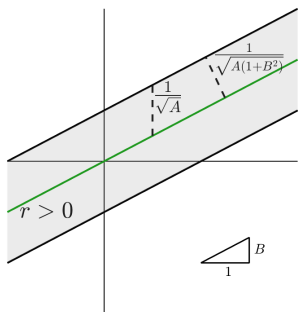


Figure: A droite : simulation numérique de la solution $m(t, x, y)$.

Plan

- 1 Parlons modèles...
- 2 Donnée initiale à support compact - vitesse finie
- 3 Donnée initiale à queue lourde - accélération**
- 4 Autres axes de recherches
- 5 Références

Queue lourde (modèle sans évolution)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1 - u).$$

Une densité admet une queue lourde, si sa queue décroît plus lentement que toute queue exponentielle (ex : une décroissance en $1/x^2$).

Une queue lourde pour $u(0, x)$ entraîne une **accélération** du front [3].

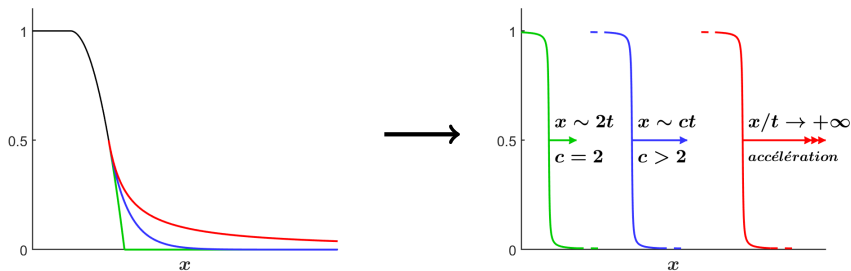


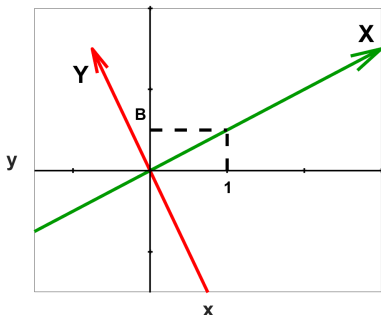
Figure: Trois profils de données initiales, et la vitesse asymptotique des fronts.

Vert : support compact. **Bleu** : queue exponentielle. **Rouge** : queue lourde.

Queue lourde (modèle évolutif)

Quelle condition de queue lourde sur $m(0, x, y)$ entraîne une accélération ?

On réalise d'abord le changement de coordonnées $m(0, x, y) = v(X, Y)$, où X est dirigé selon le gradient $y = Bx$, et Y correspond à une direction orthogonale :



Queue lourde (modèle évolutif)

La condition de queue lourde s'exprime selon $v(X, Y)$:

$$v(X, Y) \geq q(X), \quad \text{pour } s_- < Y < s_+,$$

où q admet une queue lourde en $X \rightarrow +\infty$, et s_- , s_+ sont quelconques.

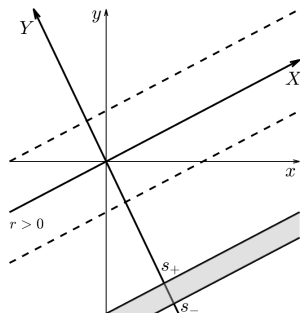


Figure: En pointillés, la zone où $r > 0$. En gris, la zone où $v(X, Y) \geq q(X)$.

Accélération

Sous cette hypothèse de queue lourde sur $m(0, x, y)$, et lorsque $\lambda < 0$, on montre qu'il y a **accélération** de l'invasion.

L'accélération est d'autant plus forte que la queue $q(X)$ est lourde :

- Si $q(X) \sim 1/X^\alpha$, le front $M(t, x)$ avance au moins comme $e^{Ct/\alpha}$.
- Si $q(X) \sim 1/\ln(X)$, le front $M(t, x)$ avance au moins comme $e^{e^{Ct}}$.

Ces résultats ne dépendent pas de s_- et s_+ . En revanche, il est essentiel que la queue lourde initiale soit dans la direction du gradient, i.e.

$X \rightarrow +\infty$, pour avoir une accélération.

Plan

- 1 Parlons modèles...
- 2 Donnée initiale à support compact - vitesse finie
- 3 Donnée initiale à queue lourde - accélération
- 4 Autres axes de recherches**
- 5 Références

Quelques pistes à creuser...

- Comment se répartit (en trait) la population $m(t, x, y)$ après avoir envahi un point de l'espace ?

Les simulations semblent donner une gaussienne en y , centrée en Bx .

- Peut-on freiner l'accélération en incorporant de l'effet Allee ?

$$\frac{\partial m}{\partial t} = \frac{\partial^2 m}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 m}{\partial y^2} + [\dots]m^{1+\beta}, \quad \beta > 0.$$

- Peut-on étendre ces résultats à des gradients environnementaux non-linéaires : $y_{opt} = \varphi(x)$?

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] Hamel, F., & Roques, L. (2010). Fast propagation for KPP equations with slowly decaying initial conditions. *J. Differential Equations*, 249, 1726-1745
- [4] 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.
- [5] 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.