Fronts de propagation cinétiques & invasion de crapauds mutants

Vincent Calvez
CNRS, UMPA, ENS de Lyon

Rencontre Analyse-Probabilités, ICJ, Septembre 2012

Contents

Fronts de réaction-diffusion

Fronts de propagation cinétiques
- Motivation pour les équations cinétiques
- Ondes progressives cinétiques

Invasion de crapauds mutants
- Problématique écologique
- Front de propagation avec mutations

Equation de Fisher-KPP

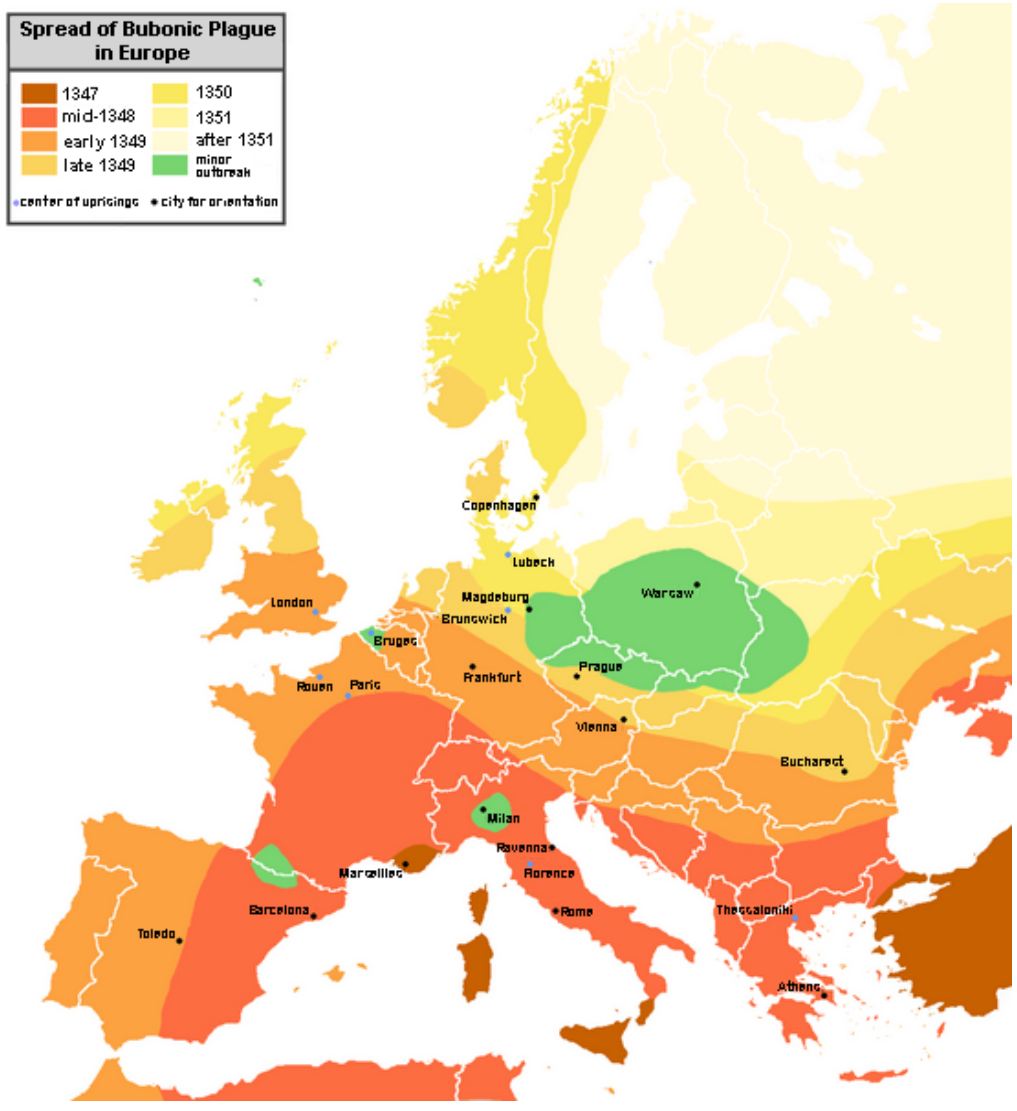
- Mouvement des individus sans biais $\rightarrow$ opérateur de diffusion
- Reproduction $+$ effets de saturation $\rightarrow$ croissance logistique.

En combinant ces deux effets, on obtient l'équation de réaction-diffusion de Fisher (1930),

$$\partial_t \rho = \theta \partial_{xx} \rho + r\rho(1-\rho)\,.$$

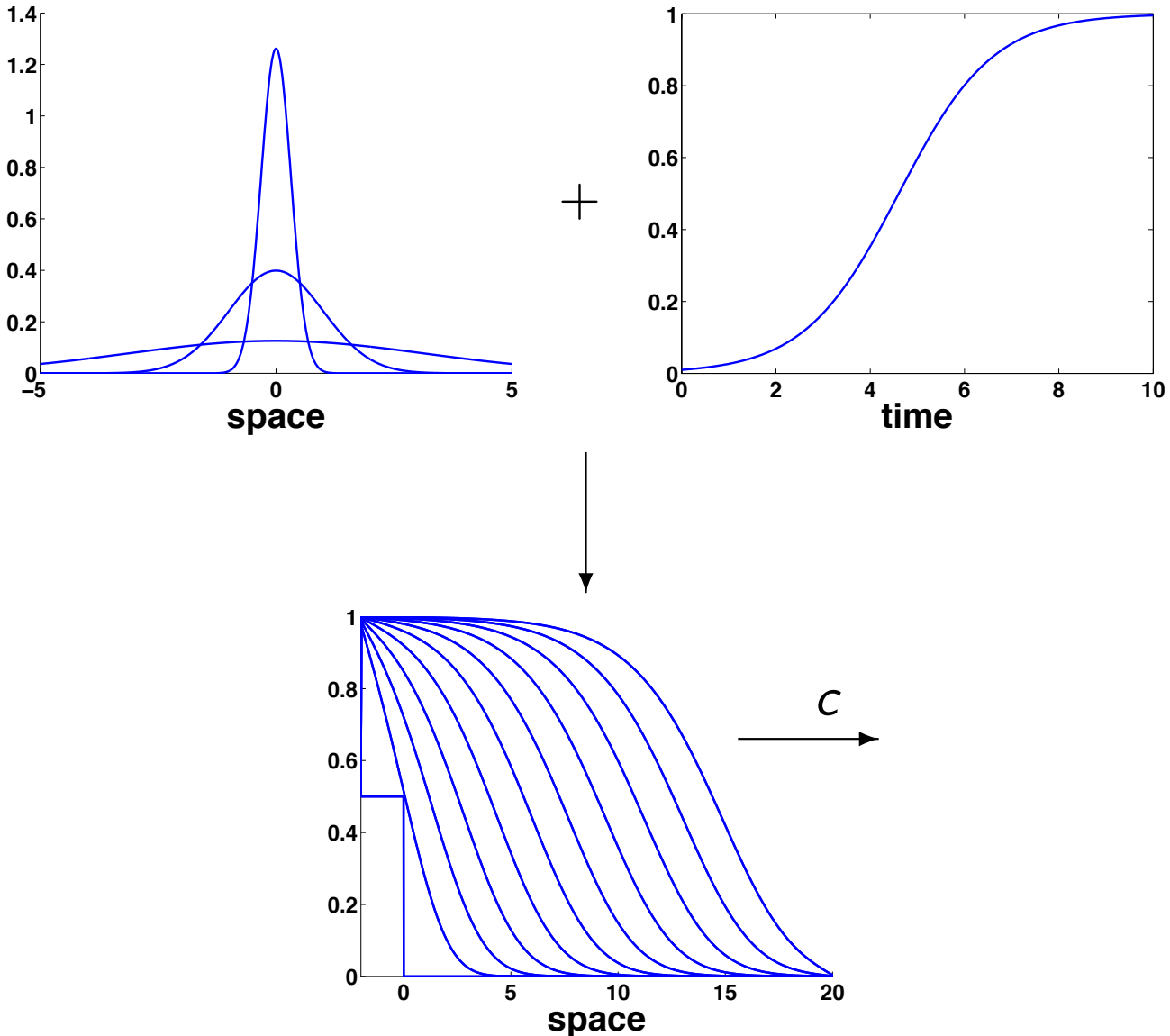
Paramètres : le coefficient de diffusion $\theta > 0$ et le taux de croissance $r > 0$.

Exemple : propagation de la peste au Moyen-Age



Comportement qualitatif

La combinaison de la diffusion et de la réaction produit un front qui se propage à vitesse finie.



Propagation de front

Une solution de type onde progressive est la translation à vitesse constante d'un profil U,

$$\rho(t,x) = U(x - ct)\,,$$

avec les conditions aux limites naturelles

$$\begin{cases} U(-\infty) = 1 & \text{équilibre stable de la réaction,} \\ U(+\infty) = 0 & \text{équilibre instable de la réaction.} \end{cases}$$

Théorème (KPP, 1937)

Il existe des ondes progressives $\rho(t,x) = U(x - ct)$ pour toute vitesse $c \geq c^* = 2\sqrt{r\theta}$.
Si la donnée initiale est à support compact alors le front se propage asymptotiquement avec la vitesse minimale c^*.

KPP = Kolmogorov, Petrovsky, Piskunov

Vitesse constante de propagation : Argument 1

Postulat. L'équation linéarisée à l'avant du front ($\rho \ll 1$) détermine la vitesse de propagation du front (*front tracté*).

La solution fondamentale de l'équation linéarisée

$$\partial_t \rho = \theta \partial_{xx} \rho + r\rho \,,$$

est

$$K(t,x) = \frac{1}{(4\pi\theta t)^{1/2}} \exp\left(rt - \frac{x^2}{4\theta t} \right) .$$

On voit que le front est localisé aux alentours de $x^2 = 4r\theta t^2$.

Vitesse constante de propagation : Argument 2

Postulat. L'équation linéarisée à l'avant du front ($\rho \ll 1$) détermine la vitesse de propagation du front (*front tracté*).

$$\partial_t \rho = \theta \partial_{xx} \rho + r\rho \,,$$

On cherche des solutions à décroissance exponentielle à l'avant du front $\rho(t,x) = \exp(-\lambda(x - ct))$ ($\lambda > 0$).

On obtient la relation de dispersion

$$c\lambda = \theta\lambda^2 + r \,.$$

La vitesse associée est

$$c(\lambda) = \theta\lambda + \frac{r}{\lambda} \geq 2\sqrt{r\theta} \,.$$

Limite de front raide

On veut s'affranchir de la forme exacte du front, en préservant la géométrie de la propagation.

On change l'échelle d'espace $x \to x/\varepsilon$ et on accélère le temps pour respecter la propagation linéaire $t \to t/\varepsilon$.

$$\varepsilon \partial_t \rho^\varepsilon = \varepsilon^2 \theta \partial_{xx} \rho^\varepsilon + r \rho^\varepsilon (1 - \rho^\varepsilon) \, .$$

Cela revient à faire parallèlement $\theta \to \varepsilon\theta$ (petite diffusion) et $r \to r/\varepsilon$ (grande réaction).
Quel est le comportement de ρ^ε lorsque $\varepsilon \to 0$?

La solution fondamentale de l'équation linéarisée devient

$$K_\varepsilon(t,x) = \frac{1}{(4\pi\varepsilon\theta t)^{1/2}} \exp\left(\frac{rt}{\varepsilon} - \frac{x^2}{4\varepsilon\theta t} \right) .$$

Cela suggère d'effectuer la transformation de Hopf-Cole

$$\rho^\varepsilon = \exp(-u^\varepsilon/\varepsilon) \, .$$

Approximation de l'optique géométrique

L'équation sur u^ε s'écrit

$$\partial_t u^\varepsilon + \theta|\partial_x u^\varepsilon|^2 + r(1-\rho^\varepsilon) = \varepsilon\theta\partial_{xx} u^\varepsilon\,, \quad \rho^\varepsilon = \exp(-u^\varepsilon/\varepsilon)\,.$$

On obtient à la limite la solution de viscosité de l'équation de Hamilton-Jacobi sous contraintes

$$\min\left(\partial_t u^0 + \theta|\partial_x u^0|^2 + r\,,\ u^0\right) = 0\,.$$

Le front est situé à la frontière entre les régions $\{u^0 = 0\}$ et $\{u^0 > 0\}$.

REF. M.I. Freidlin, *Geometric optics approach to reaction-diffusion equations*, SIAM J. Appl. Math. (1986)

L.C. Evans et P.E. Souganidis, *A PDE approach to geometric optics for. . .*, Indiana Univ. Math. J. (1989)

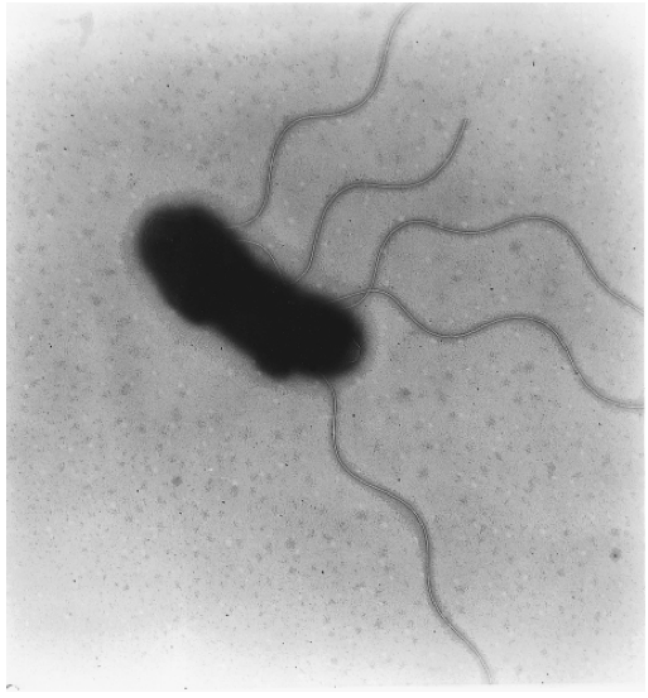
Contents

Fronts de réaction-diffusion

Fronts de propagation cinétiques
- Motivation pour les équations cinétiques
- Ondes progressives cinétiques

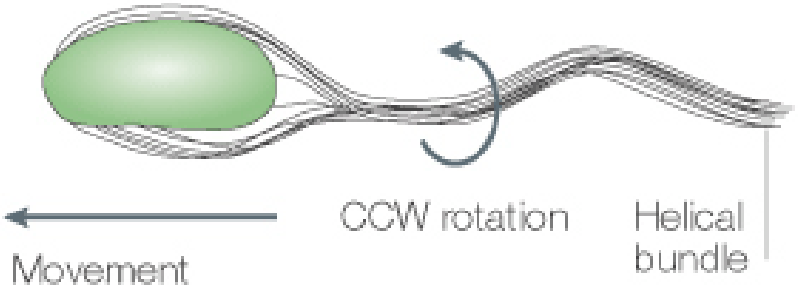
Invasion de crapauds mutants
- Problématique écologique
- Front de propagation avec mutations

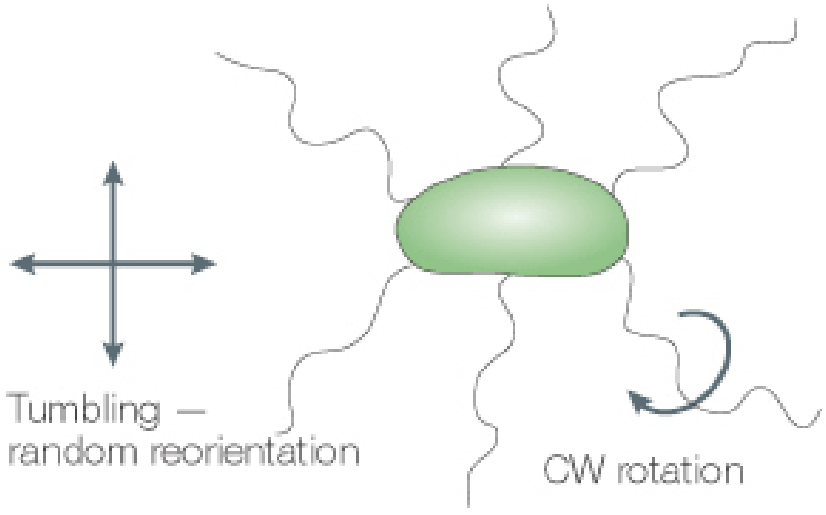
1- Fronts de propagation cinétiques



Avec **Emeric Bouin** (ENSL) et **Grégoire Nadin** (Paris 6)

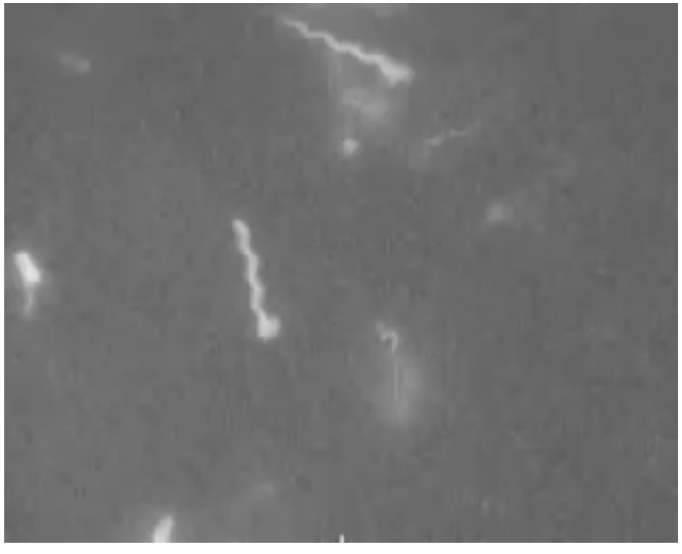
Mouvement d'une bactérie



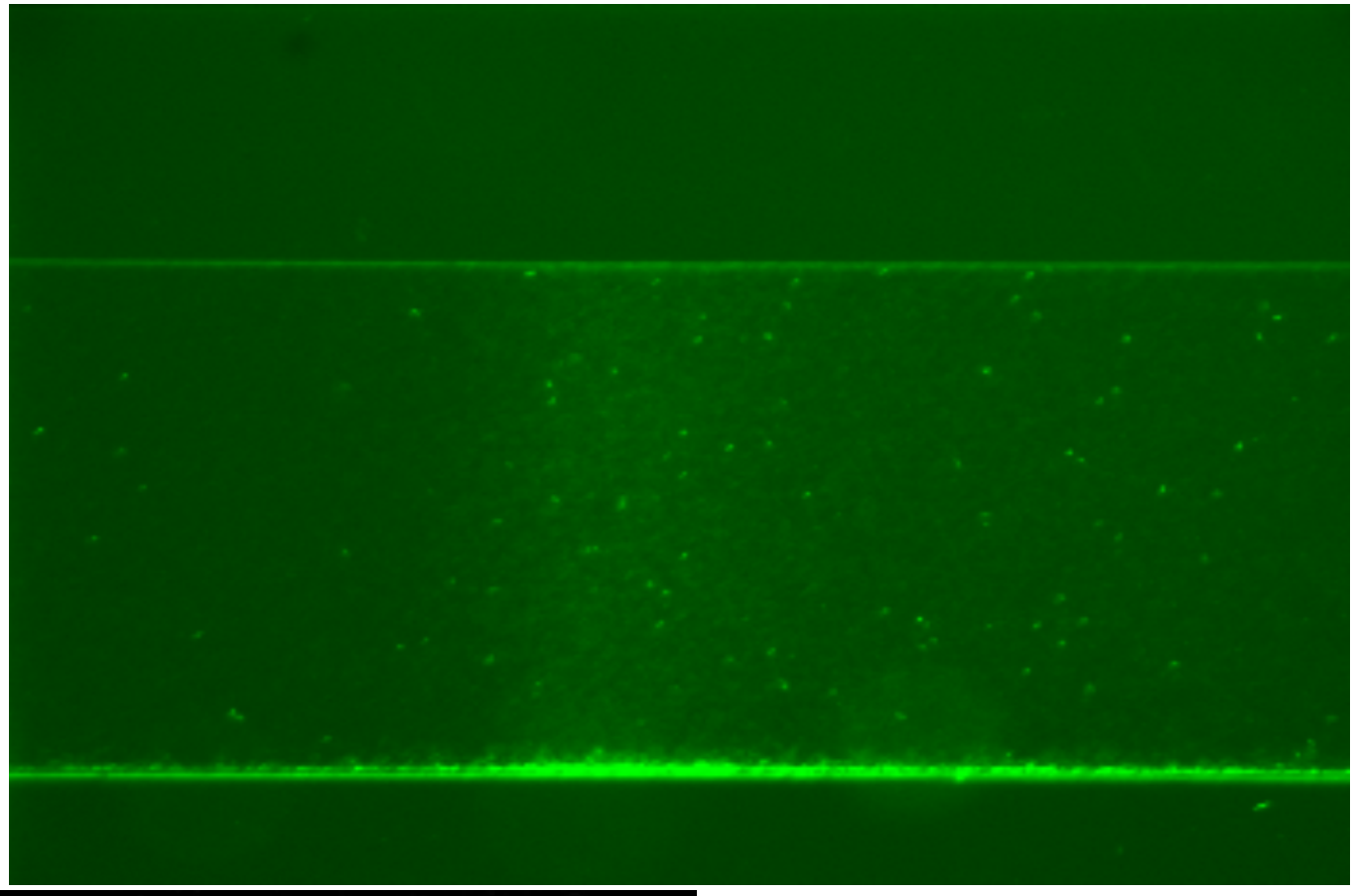


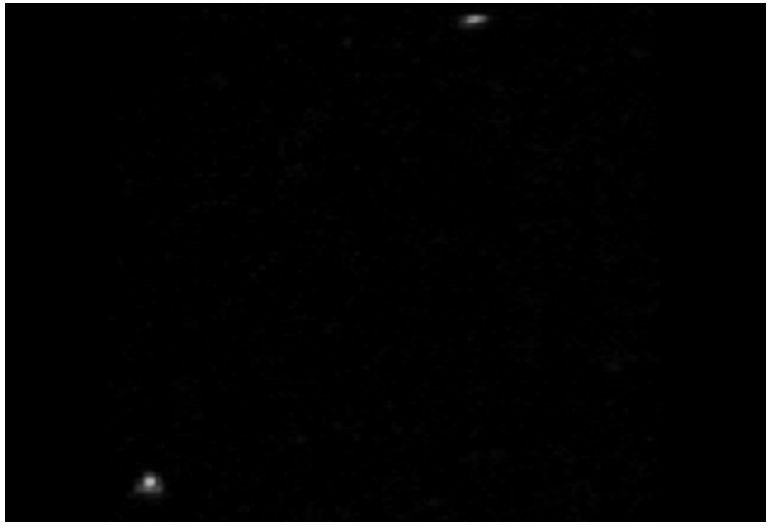
Successivement:

- Nage en ligne droite
  ($\sim$ 1sec.)= *run*
- Changements de direction
  ($\sim$ 0.1sec.)= *tumble*



Howard Berg's lab

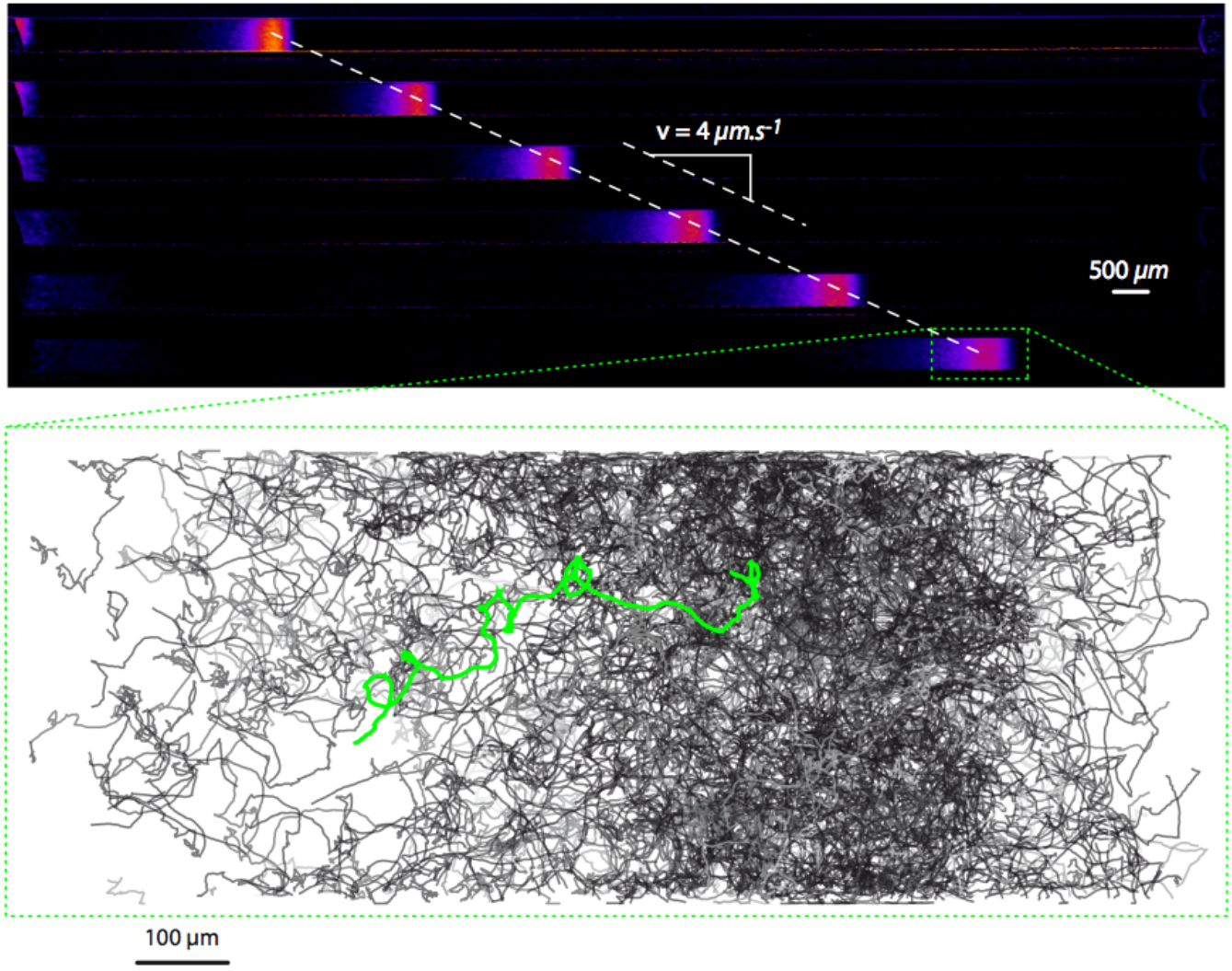




J. Saragosti, A. Buguin, P. Silberzan,

Institut Curie

Ondes de concentration



Modélisation cinétique

Une description correcte de la population des bactéries est possible via un formalisme cinétique,

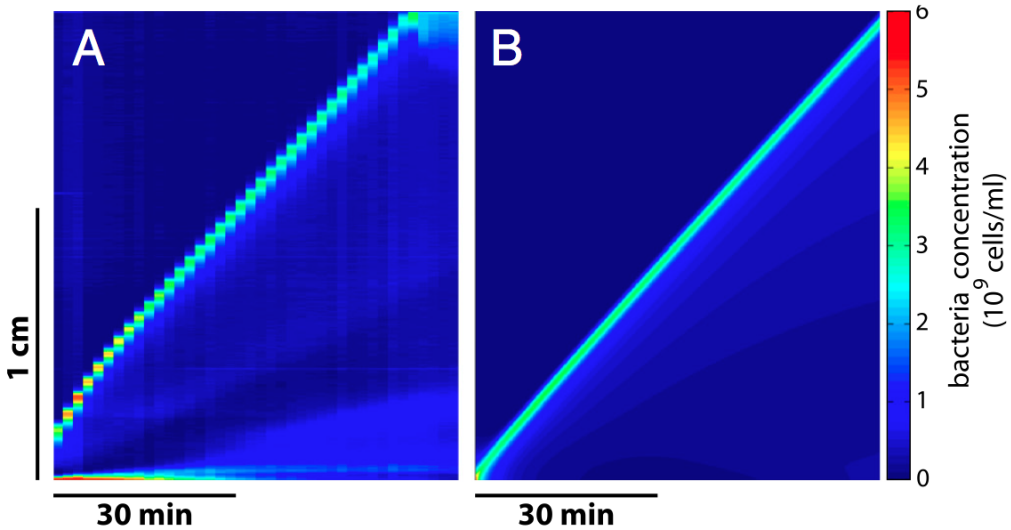
- La densité de bactéries $f(t, x, v)$ est décrite en fonction du temps (t), de la position (x) et de la vitesse (v).
- L'espace des vitesses V est borné (la vitesse des bactéries est à peu près constante $\approx 20 \mu m s^{-1}$).

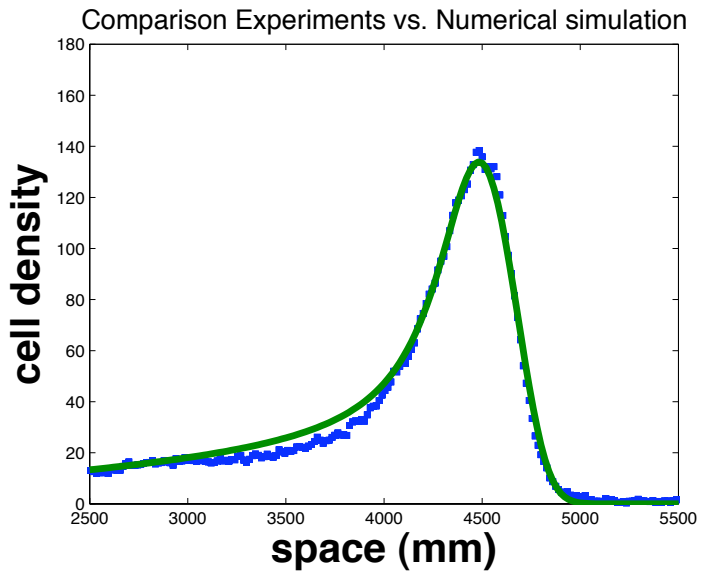
Le modèle de W. Alt (1980) :

$$\underbrace{\partial_t f + v \cdot \nabla_x f}_{run} = \underbrace{\int_{v' \in V} \mathbf{T}[S](v, v') f(t, x, v')\, dv' - \boldsymbol{\lambda}[S] f(t, x, v)}_{tumble}$$

- Le noyau de tumbling $\mathbf{T}[S](v, v')$ décrit la fréquence des changements de direction $v' \to v$.
- $\boldsymbol{\lambda}[S] = \int_{v' \in V} \mathbf{T}[S](v', v)\, dv'$ est l'intensité du processus de Poisson qui gouverne la réorientation.

Validation du modèle





REF. J. Saragosti et al, *Directional persistence of chemotactic bacteria in a traveling concentration wave*, PNAS (2011)

Ondes progressives cinétiques

Modèle cinétique pour le mouvement + croissance,

$$\partial_t f + v\partial_x f = \mathcal{C}(f) + \mathcal{G}(f)\,.$$

Opérateur BGK (dispersion) avec une maxwellienne $M(v)$

$$\mathcal{C}(f) = \int_V \left[M(v)f(v') - M(v')f(v)\right] dv' = \rho(t,x)M(v) - f(t,x,v)\,.$$

Croissance logistique avec redistribution des vitesses

$$\mathcal{G}(f) = r\left(\rho(t,x)M(v) - \rho(t,x)f(t,x,v)\right)\,, \quad \rho(t,x) = \int_V f(t,x,v')\,dv'\,.$$

Théorème (Bouin, C. & Nadin)

Il existe des ondes progressives si l'espace des vitesses V est borné.
La relation de dispersion donne la vitesse du front $c(\lambda)$

$$(1+r)\int_V \frac{M(v)}{1+\lambda(c(\lambda)-v)}\,dv = 1\,.$$

La relation de dispersion

On obtient la relation de dispersion en suivant l'ansatz pour l'équation linéarisée,

$$f(t,x,v) = \exp(-\lambda(x-ct))F(v)\,.$$

$F(v)$ est la distribution en vitesse à l'avant du front.

$$\lambda(c-v)F(v) + F(v) = (1+r)\left(\int_V F(v')\,dv'\right)M(v)\,.$$

C'est un problème spectral posé dans l'espace des vitesses V. La valeur propre $\lambda c(\lambda)$ est solution de la relation de dispersion

$$(1+r)\int_V \frac{M(v)}{1+\lambda(c(\lambda)-v)}dv = 1\,.$$

Limite de grande échelle pour les équations cinétiques

Dans le cas sans croissance ($r = 0$) – similaire à l'équation de la chaleur – on obtient lorsque $(t, x) \to (\frac{t}{\varepsilon}, \frac{x}{\varepsilon})$,

$$\partial_t f + v\partial_x f = \frac{1}{\varepsilon}(\rho M(v) - f)$$

La densité f relaxe rapidement vers la maxwellienne $M(v)$.

$$f^\varepsilon(t, x, v) = exp\left(-\frac{u^\varepsilon(t, x, v)}{\varepsilon}\right) M(v)$$

Théorème (Bouin & C.)

La phase $u^\varepsilon(t, x, v)$ converge uniformément vers $u^0(t, x)$, la solution de viscosité de l'équation de Hamilton-Jacobi

$$\int_V \frac{M(v)}{1 - \partial_t u^0(t, x) - v\partial_x u^0(t, x)} dv = 1\,.$$

Une équation eikonale cinétique

L'équation de Hamilton-Jacobi s'écrit aussi comme

$$\partial_t u^0(t,x) + H(\partial_x u^0(t,x)) = 0\,,$$

avec un hamiltonien $H(p)$ tel que :

$$H \text{ est convexe}\,, \quad \|\nabla H\|_\infty \leq V_{\max}\,.$$

Cela généralise l'équation obtenue à partir de l'équation de la chaleur $\partial_t \rho = \varepsilon \partial^2_{xx} \rho$, pour laquelle

$$\partial_t u^0(t,x) + |\partial_x u^0(t,x)|^2 = 0\,.$$

Fronts de propagation cinétiques

Dans le cas avec croissance $r > 0$, l'équation se généralise à

$$\min\left(\partial_t u^0 + H(\partial_x u^0), u^0\right) = 0\,,$$

avec un hamiltonien $H(p)$ défini implicitement comme

$$(1+r)\int_V \frac{M(v)}{1+H(p)-vp}dv = 1\,.$$

Contents

Fronts de réaction-diffusion

Fronts de propagation cinétiques
- Motivation pour les équations cinétiques
- Ondes progressives cinétiques

Invasion de crapauds mutants
- Problématique écologique
- Front de propagation avec mutations

2- Invasion de crapauds mutants

Avec **Emeric Bouin** (ENSL), **Nicolas Meunier** (Paris 5), **Sepideh Mirrahimi** (Inst. Math. Toulouse), **Benoît Perthame** (Paris 6), **Gaël Raoul** (CEFE, Montpellier) et **Raphaël Voituriez** (Paris 6)

BRIEF COMMUNICATIONS

Invasion and the evolution of speed in toads

Cane toads seem to have honed their dispersal ability to devastating effect over the generations.

Cane toads (*Bufo marinus*) are large anurans (weighing up to 2 kg) that were introduced to Australia 70 years ago to control insect pests in sugar-cane fields. But the result has been disastrous because the toads are toxic and highly invasive. Here we show that the annual rate of progress of the toad invasion front has increased about fivefold since the toads first arrived; we find that toads with longer legs can not only move faster and are the first to arrive in new areas, but also that those at the front have longer legs than toads in older (long-established) populations. The disaster looks set to turn into an ecological nightmare because of the negative effects invasive species can have on native ecosystems[1,2]; over many generations, rates of invasion will be accelerated owing to rapid adaptive change in the invader[3], with continual 'spatial selection' at the expanding front favouring traits that increase the toads' dispersal[4,5].

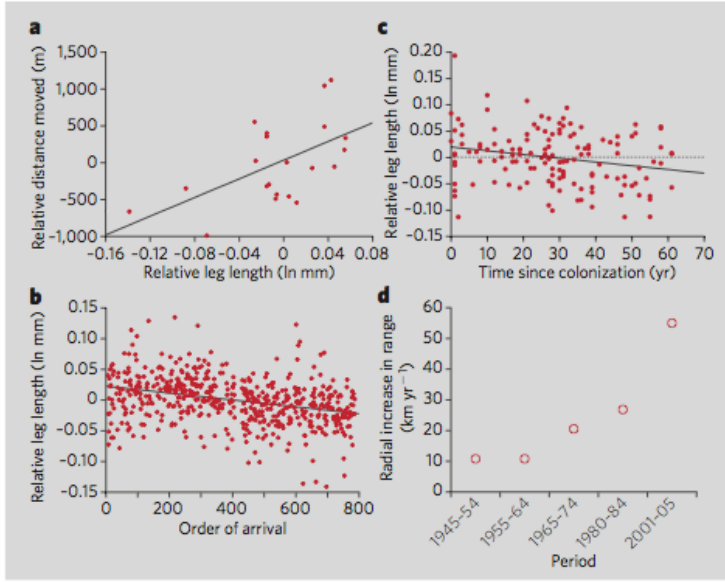
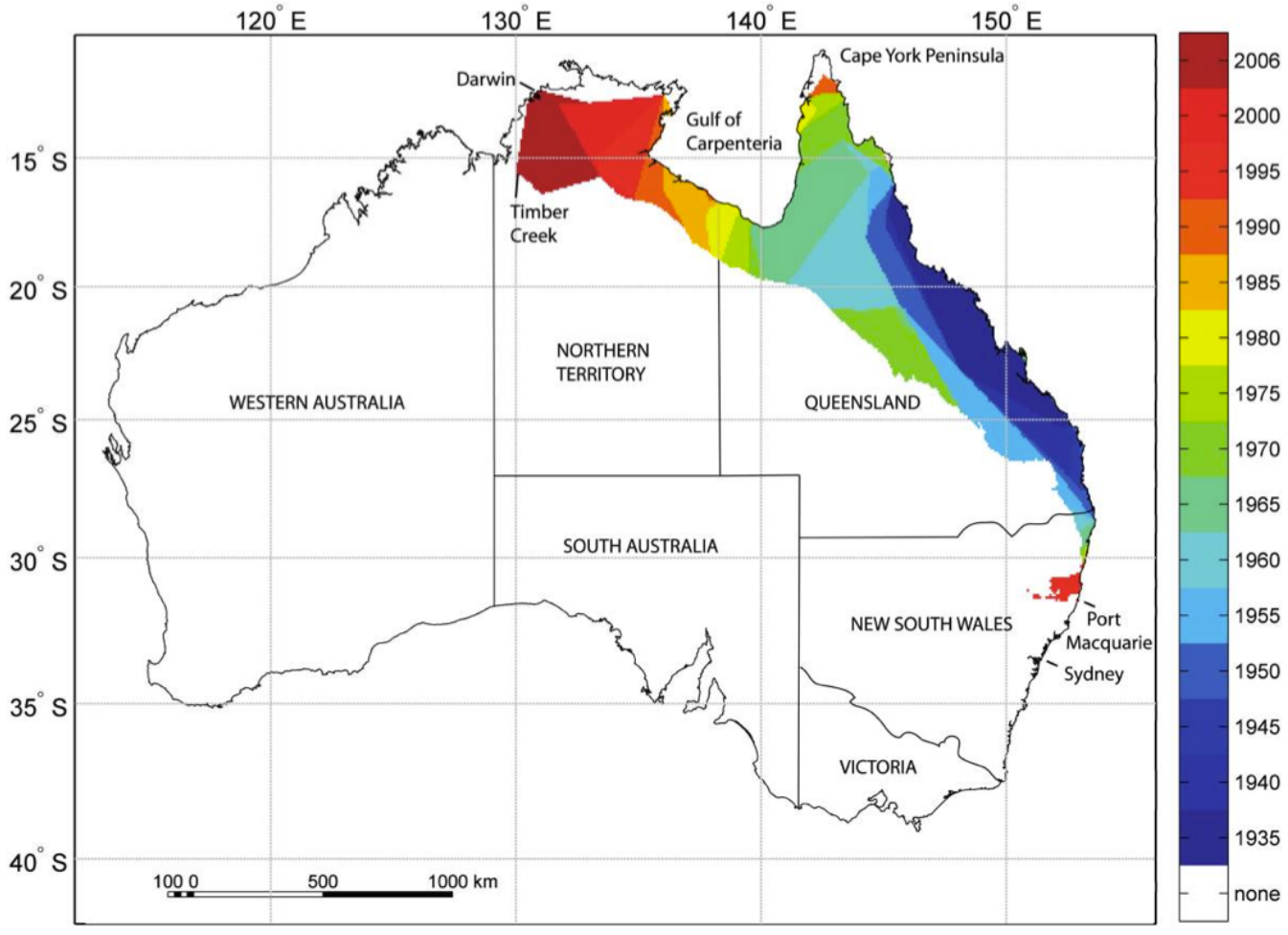
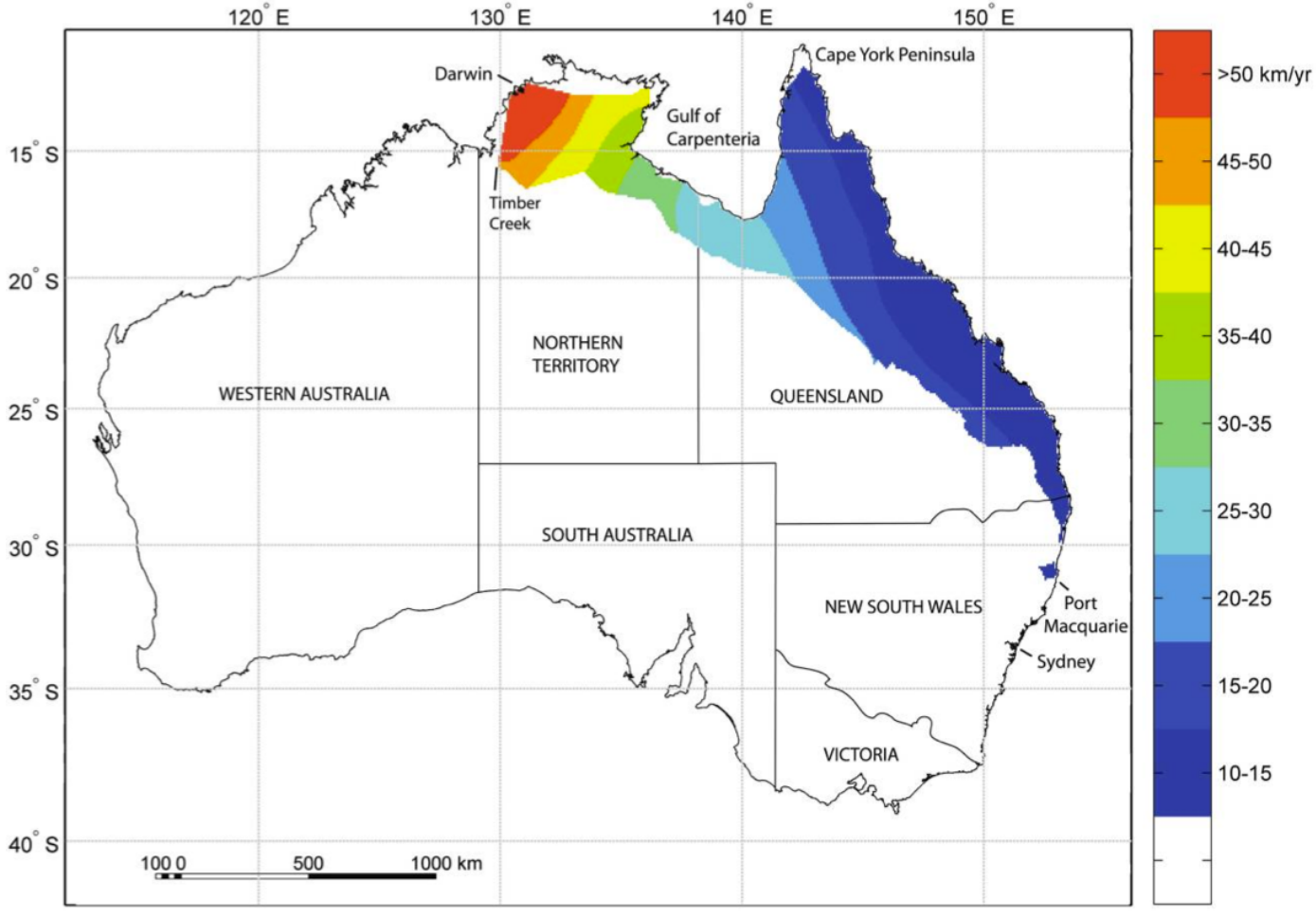


Figure 1 | Morphology of cane toads in relation to their speed and invasion history. **a, b,** Compared with their shorter-legged conspecifics, cane toads with longer hind limbs move further over 3-day periods ($r^2 = 0.34$) (**a**), and are in the vanguard of the invasion front (based on order of arrival at the study site; $r^2 = 0.11$) (**b**). **c,** Cane toads are relatively long-legged in recent populations, and show a significant decline in relative leg length with time in older populations ($r^2 = 0.05$). **d,** The rate at which the toad invasion has progressed through tropical Australia has increased substantially since toads were first introduced in 1935 ($r^2 = 0.92$).

sistently increased (Fig. 1d; time versus annual rate of spread, Pearson's $r = 0.96$, $P < 0.005$). Toads expanded their range by about 10 km a year during the 1940s to 1960s, but are now invading new areas at a rate of over 50 km a year. Accordingly, previous predictions about the time course of future expansion of the toads' range[9] seriously underestimate their actual rates of movement.

These rapid shifts in toad morphology, locomotor speed and invasion velocity indicate that conservation biologists and managers need to consider the possibility of rapid adaptive change in invading organisms. If there is no fitness disadvantage to individual organisms at the invasion front, evolutionary forces are likely to fine-tune organismal traits in ways that facilitate more rapid expansion of the invading population[10]. Hence, control efforts against feral organisms should be launched as soon as possible, before the invader has had time to


120° E
130° E
140° E
150° E
15° S
20° S
25° S
30° S
35° S
40° S
Darwin
Timber Creek
Gulf of Carpenteria
Cape York Peninsula
NORTHERN TERRITORY
WESTERN AUSTRALIA
QUEENSLAND
SOUTH AUSTRALIA
NEW SOUTH WALES
Port Macquarie
Sydney
VICTORIA
100 0
500
1000 km
2006
2000
1995
1990
1985
1980
1975
1970
1965
1960
1955
1950
1945
1940
1935
none


120° E
130° E
140° E
150° E
15° S
20° S
25° S
30° S
35° S
40° S
Darwin
Timber Creek
Gulf of Carpenteria
Cape York Peninsula
NORTHERN TERRITORY
WESTERN AUSTRALIA
QUEENSLAND
SOUTH AUSTRALIA
NEW SOUTH WALES
Port Macquarie
Sydney
VICTORIA
100 0
500
1000 km
>50 km/yr
45-50
40-45
35-40
30-35
25-30
20-25
15-20
10-15

Mutations dans le front d'invasion

Les écologues ont mesuré des hétérogénéités dans la motilité des crapauds.

On décrit la densité d'individus par $f(t,x,\theta)$,

$$\partial_t f = \theta \partial_{xx} f + rf(1-\rho) + \alpha \partial_{\theta\theta} f\,, \quad \rho(t,x) = \int f\, d\theta'\,.$$

Le terme supplémentaire $\alpha \partial_{\theta\theta} f$ $(\alpha > 0)$ prend en compte les effets de mutation.

On impose des conditions de flux nul en $\theta = \theta_{\min}$ et $\theta = \theta_{\max}$.

REF. L. Desvillettes, R. Ferrière et C. Prévost, *Infinite dimensional reaction-diffusion for population dynamics*, preprint CMLA (2004)

N. Champagnat et S. Méléard, *Invasion and adaptive evolution for individual-based spatially structured populations*, J. Math. Biol. (2007)

O. Bénichou, N. Meunier, and R. Voituriez, *Front acceleration by dynamic selection in Fisher population waves*, preprint (2012)

Le cas où θ est majoré

Comme pour Fisher-KPP, il existe des fronts qui se propagent à vitesse constante.

La vitesse du front est donnée par un problème spectral. On fait l'ansatz $f(t,x,\theta) = \exp(\lambda(x-ct))Q(\theta)$,

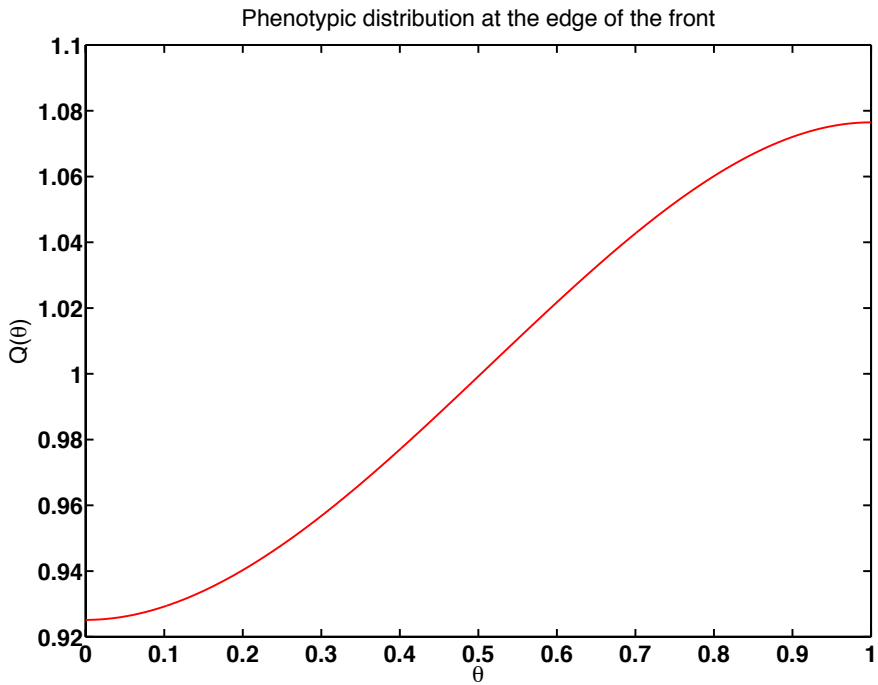
$$\begin{cases} \left(-\lambda c(\lambda) + \theta\lambda^2 + r\right) Q(\theta,\lambda) + \alpha\partial^2_{\theta\theta} Q(\theta,\lambda) = 0\,, \\ \partial_\theta Q(\theta_{\min},\lambda) = \partial_\theta Q(\theta_{\max},\lambda) = 0\,, \quad \forall\theta\ Q(\theta,\lambda) \geq 0\,. \end{cases}$$

La valeur propre dominante de cet opérateur ($\lambda c(\lambda)$) détermine la vitesse de propagation de l'onde.

Sélection des individus les plus motiles

Le vecteur propre $Q(\theta, \lambda)$ donne la répartition des motilités dans la population à l'avant du front.

On peut démontrer que la distribution est décalée vers les individus les plus motiles. Elle se concentre vers $\delta_{\theta=\theta_{\max}}$ lorsque $\alpha \to 0$.



REF. R. Shine et al, *An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time*, PNAS (2011)

Limite de front raide

La limite hyperbolique $(t, x) \to (\frac{t}{\varepsilon}, \frac{x}{\varepsilon})$ (front raide) est donnée par l'équation de Hamilton-Jacobi,

$$\min\left(\partial_t u^0 + \partial_x u^0 \cdot c(\partial_x u^0), u^0\right) = 0\,.$$

La vitesse effective de transport du front $c(p)$ est solution d'un problème spectral dans l'espace des traits.

$$\begin{cases} \left(-pc(p) + \theta|p|^2 + r\right) Q(\theta, p) + \alpha \partial^2_{\theta\theta} Q(\theta, p) = 0\,, \\ \partial_\theta Q(\theta_{\min}, p) = \partial_\theta Q(\theta_{\max}, p) = 0\,, \quad \forall \theta \; Q(\theta, p) \geq 0\,. \end{cases}$$

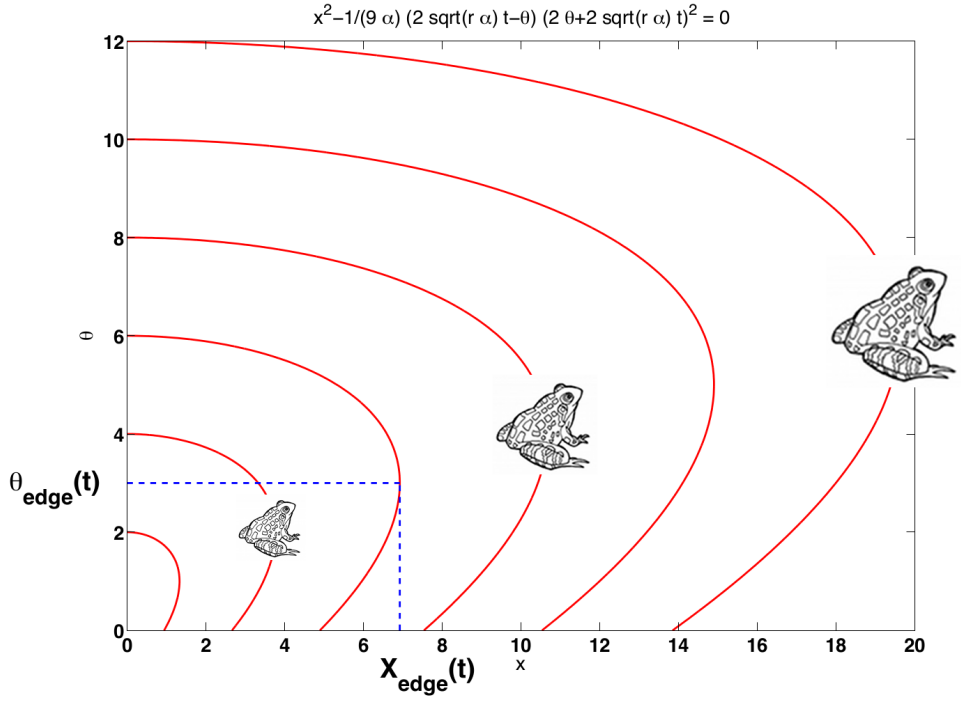
Le cas où θ n'est pas majoré

Si $\theta_{\max} = +\infty$ alors le front accélère sans cesse : il n'y a plus de propagation linéaire.

On peut calculer la position du front dans la limite de front raide,

$$X_{\text{edge}}(t) = \frac{4}{3}\left(\alpha^{1/4} r^{3/4}\right) t^{3/2}\,.$$

La propagation suit une loi d'échelle en $t^{3/2}$.



Dynamique adaptative

Evolution d'une espèce sous l'hypothèse de mutations rares.

- U. Dieckmann et R. Law (1996)
- J.A.J. Metz et al (1996)
- R. Bürger (2000)
- O. Diekmann (2004)
- A. Calcina et S. Cuadrado (2004)
- O. Diekmann, P.E. Jabin, S. Mischler et B. Perthame (2005)
- N. Champagnat, R. Ferrière et S. Méléard (2006)
- G. Barles et B. Perthame (2007)
- G. Barles, S. Mirrahimi et B. Perthame (2009)

Un point de vue Hamilton-Jacobi

(d'après Diekmann et al 2005)

Un exemple dans le formalisme continu, pour $f = f(t,\theta)$ (pas de dépendance en espace).

$$\varepsilon \partial_t f(t,\theta) = \underbrace{R(\theta) f(t,\theta) - f(t,\theta) \int f(t,\theta')\, d\theta'}_{\text{sélection des individus}} + \underbrace{\varepsilon^2 \alpha \partial^2_{\theta\theta} f(t,\theta)}_{\text{petites mutations}}$$

On transforme $f(t,\theta) = \exp(-u^\varepsilon(t,\theta)/\varepsilon)$.

On obtient à la limite

$$\begin{cases} \partial_t u^0(t,\theta) + \alpha |\partial_\theta u^0(t,\theta)|^2 + R(\theta) = I(t)\,, \\ \min_\theta u^0(t,\theta) = 0\,. \end{cases}$$

Equation canonique pour le trait adapté

On peut calculer la dynamique du meilleur trait à chaque instant :

$$u^0\left(t, \overline{\theta}(t)\right) = \min_{\theta} u^0(t, \theta)\,.$$

On obtient une *équation canonique* pour l'évolution du trait sélectionné,

$$\frac{d}{dt}\,\overline{\theta}(t) = \frac{\partial_\theta R\left(\overline{\theta}(t)\right)}{\partial^2_{\theta\theta} u^0\left(t, \overline{\theta}(t)\right)}\,.$$

Preuve : on dérive l'équation de Hamilton-Jacobi par rapport à θ, et l'équation $\partial_\theta u^0\left(t, \overline{\theta}(t)\right) = 0$ par rapport à t.
On élimine le terme croisé $\partial^2_{t,\theta} u^0$.

Limite de petites mutations

On se place dans la limite des petites mutations $\alpha \to \varepsilon^2 \alpha$.

On change les échelles de temps et espace pour pouvoir suivre la progression du front, $(t, x) \to (\frac{t}{\varepsilon}, \frac{x}{\varepsilon})$.

$$\varepsilon \partial_t f = \varepsilon^2 \theta \partial_{xx} f + r f (1 - \rho) + \varepsilon^2 \alpha \partial_{\theta\theta} f \,, \quad \rho(t, x) = \int f \, d\theta' \,.$$

On transforme $f^\varepsilon(t, x, \theta) = \exp(-u^\varepsilon(t, x, \theta)/\varepsilon)$.

On obtient à la limite la solution de viscosité de l'équation de Hamilton-Jacobi,

$$\partial_t u^0 + \theta |\partial_x u^0|^2 + \alpha |\partial_\theta u^0|^2 + r = 0 \,,$$

Dynamique adaptative

On cherche une équation pour le trait localement sélectionné, c'est-à-dire $\overline{\theta}(t,x)$ tel que

$$u^0\left(t,x,\overline{\theta}(t,x)\right) = \min_{\theta} u^0(t,x,\theta)\,.$$

L'équation canonique pour le trait $\overline{\theta}(t,x)$ s'écrit,

$$\partial_t\overline{\theta}(t,x) + 2\left(\overline{\theta}(t,x)\partial_x u^0\right)\partial_x\overline{\theta}(t,x) = \frac{|\partial_x u^0|^2}{\partial^2_{\theta\theta} u^0}\,.$$

C'est une équation de transport non linéaire (de type Burgers) avec terme source.

Le transport traduit le mouvement du front, et le terme source décrit la pression de sélection.

On observe des chocs (discontinuité de $\overline{\theta}(t,x)$) lorsque les crapauds les plus motiles envahissent les crapauds les moins motiles.

Merci pour votre attention !