



**HAL**  
open science

# Contribution à l'étude d'équations non locales en dynamique des populations

Jérôme Coville

► **To cite this version:**

Jérôme Coville. Contribution à l'étude d'équations non locales en dynamique des populations. Equations aux dérivées partielles [math.AP]. Aix Marseille Université, CNRS, I2M UMR 7373,, 2015. tel-01238013

**HAL Id: tel-01238013**

**<https://hal.science/tel-01238013>**

Submitted on 4 Dec 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Aix-Marseille Université  
Ecole doctorale 184  
INRA PACA/UNITE BIOSP

## Mémoire présenté pour obtenir l'Habilitation à Diriger les Recherches

Jérôme Coville

*Contributions à l'étude d'équations non locales en dynamique des populations*

Rapporteurs :

<b>Jean DOLBEAULT</b>	<i>Directeur de Recherche CNRS, Ceremade, Université Paris Dauphine</i>
<b>Cyril IMBERT</b>	<i>Directeur de Recherche CNRS, DMA, Ecole Normale Supérieure Paris</i>
<b>Benoît PERTHAME</b>	<i>Professeur, LJLL, Université Pierre et Marie Curie</i>

Présenté le 16/11/2015 devant le jury :

<b>Henri BERESTYCKI</b>	<i>Directeur d'Etude EHESS, CAMS, EHESS</i>
<b>Jean DOLBEAULT</b>	<i>Directeur de Recherche CNRS, Ceremade, Université Paris Dauphine</i>
<b>Jong-Sheng GUO</b>	<i>Professeur, Tamkang University, Taiwan</i>
<b>François HAMEL</b>	<i>Professeur, I2M, Université Aix Marseille</i>
<b>Cyril IMBERT</b>	<i>Directeur de Recherche CNRS, DMA, Ecole Normale Supérieure Paris</i>
<b>Benoît PERTHAME</b>	<i>Professeur, LJLL, Université Pierre et Marie Curie</i>
<b>Ophélie RONCE</b>	<i>Directeur de Recherche CNRS, ISEM, Université de Montpellier II</i>



Cette oeuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 3.0 France](#).

# Remerciements

Ce manuscrit d'HDR est le fruit d'un long chemin nourri tout au long de ces années par de nombreuses collaborations. Je voudrais tout d'abord dire un immense merci à tous mes proches collaborateurs pour l'inspiration, l'enthousiasme et la patience dont ils ont fait preuve ces 10 dernières années. Un immense Merci donc à Matthieu Alfaro, Pascal Autissier, Henri Berestycki, Olivier Bonnefon, Carmen Cortazar, Juan Davila, Nicolas Dirr, Louis Dupaigne, Manuel Elgueta, Frederic Fabre, Julien Fayard, Jimmy Garnier, Fabien Halkett, François Hamel, Guillaume Legendre, Fang Li, Stephan Luckhaus, Salomé Martinez, Benoît Moury, Alain Palloix, Gaël Raoul, Lionel Roques, Rachid Senoussi, Samuel Soubeyrand, Hoang Vo, Xuefen Wang.

J'adresse des remerciements tout particuliers à mon ancien directeur de thèse, Henri Berestycki, pour l'attention bienveillante qu'il a eu à mon égard tout au long de mon parcours. L'écriture de ce manuscrit d'HDR lui doit beaucoup.

Je voudrais aussi témoigner ma reconnaissance à l'équipe BioSP de l'INRA d'Avignon d'avoir pris le pari de me recruter. J'ai beaucoup appris de la diversité scientifique qui règne dans ce laboratoire et des nombreuses interactions que j'ai eues l'occasion d'avoir avec les autres chercheurs de l'INRA. Ces rencontres ont fait évoluer considérablement mon point de vue sur les mathématiques et en particulier l'importance de l'ancrage de mon activité de recherche dans des problématiques concrètes. Mille mercis à tous mes collègues de BioSP et de l'INRA qui ont permis mon épanouissement scientifique au sein de cet institut.

Je suis particulièrement honoré que Jean Dolbeault, Cyril Imbert et Benoit Perthame aient accepté la lourde tâche de rapporter mon manuscrit d'HDR, et je remercie très chaleureusement Henri Berestycki, Jong-Shenq Guo, François Hamel, et Ophelie Ronce de m'avoir fait l'honneur et le plaisir de participer à mon jury.

Tout mes remerciements vont ensuite à tout mes amis, collègues que j'ai croisé ces 10 dernières années au grès des séminaires, colloques, réunions, barbecues, pétanques, workshops, projets, . . . et qui ont contribué à leur manière à une atmosphère propice à la réalisation de ce travail. Un petit mot en particulier pour Olivier Martin mon co-bureau qui a su s'accommoder de ma présence au cours de ces dernières années et pour Frédéric Fabre pour mon initiation à la génétique virale et son enthousiasme communicatif. Je tiens également à remercier Juan Davila et Salome Martinez pour les merveilleux moments que j'ai pu passer en leur compagnie au Chili.

Enfin, je voudrais remercier ma petite famille pour leur patience et leur soutien, merci donc à Armelle, mon grand Cyrian, au Nathaël Show et mon ouragan hors classe, Solyne.





# Table des matières

<b>Remerciements</b>	<b>3</b>
<b>Liste des figures</b>	<b>7</b>
<b>1 Synthèse de l'activité de recherche et présentation succincte des travaux</b>	<b>9</b>
<b>1 Etude de modèles de réaction-diffusion avec diffusion non-locale</b>	<b>13</b>
<b>2 Introduction</b>	<b>15</b>
<b>3 Boite à outils pour l'étude des modèles non locaux</b>	<b>19</b>
3.1 Principe du maximum et applications : [P23, P9, P10, P12]	19
3.2 Inégalité de Harnack [P14]	21
3.3 Analyse Spectrale	24
3.3.1 Critère d'existence/ Non-existence [P13]	24
3.3.2 Mesure positive associée à $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$ [P15]	26
3.3.3 Autres quantités spectrales, Caractérisation variationnelle de $\lambda_p$ [P20, P16, PreP1]	26
3.3.4 Limite Asymptotique [PreP1, P20]	28
3.4 Aspects Numériques	29
3.4.1 Formulation Variationnelle	30
<b>4 Modélisation du déplacement des individus</b>	<b>33</b>
4.1 Petit rappel sur la diffusion non locale	33
4.2 Impact des hétérogénéités sur la dispersion [P7]	34
4.3 Discussion et Perspectives [P26]	36
<b>5 Persistance vs Extinction</b>	<b>39</b>
5.1 Critère de persistance [P4, P18, P13, P20, P16]	39
5.2 Une première généralisation [P13]	41
5.3 Le cas non-borné [P4]	42
5.4 Le modèle de refuge [P16]	42
5.5 1 <sup>ère</sup> utilité de ces critères : le cas d'un contrôle partiel [P16]	43
5.6 Comparaison entre différentes stratégies de dispersion [P4]	44
5.6.1 Le budget de dispersion	44
5.6.2 Influence du rayon de dispersion	45
5.6.3 Conséquences de ces résultats théoriques	47
5.7 Discussion et Perspectives	48
<b>6 Propagations et invasions</b>	<b>51</b>
6.1 Le cadre homogène [P22, P23, P9, P10, P11, P12]	52
6.2 Le cadre hétérogène [P20]	55
6.3 Dynamique interne [P6, P5]	58
6.3.1 Dynamique interne des solutions d'équations non locales [P6, P5]	60
6.3.2 Le cas de noyaux à queue légère	61
6.3.3 Le cas des noyaux à queue lourde	63
6.4 Discussion et Perspectives	64

<b>7</b>	<b>Inférence de modèles non-locaux [WiP4]</b>	<b>65</b>
<b>II</b>	<b>Etude de modèles démo-génétiques</b>	<b>67</b>
<b>8</b>	<b>Introduction</b>	<b>69</b>
<b>9</b>	<b>Modèles en dynamique démo-génétique</b>	<b>71</b>
9.1	Un modèle de Lotka-Volterra avec mutation [PreP3, P25]	71
9.2	Les modèles continus de mutation-selection [WiP2, PreP2]	74
9.2.1	Le cas diffusif [PreP2]	74
9.2.2	Le cas nonlocal [WiP2]	76
9.3	Discussion et Perspectives	79
<b>10</b>	<b>Phénomènes de propagation dans les modèles démo-génétiques</b>	<b>81</b>
10.1	L'équation de Fisher-KPP non locale [P1, P3]	81
10.2	Couplage trait-espace [P2]	83
10.3	Discussion	85
<b>III</b>	<b>Autres Problèmes</b>	<b>87</b>
<b>11</b>	<b>Contribution à l'étude des flameballs [P17]</b>	<b>90</b>
<b>12</b>	<b>Etude de propagation d'interfaces en milieu aléatoire [P21]</b>	<b>95</b>

# Liste des figures

2.1	Evolution de d'épidémie et son intensité	17
2.2	Composition Phénotypique	18
2.3	Composition Génotypique	18
3.1	Exemple de noyau à support borné vérifiant la condition (CV). Il existe une bande de taille fixe autour de la diagonale où $k(x, y) > c_0$ .	22
3.2	Modèle de propagation d'un pathogène au sein d'un verger composé d'arbres plus ou moins sensible. Simulations obtenues avec Freefem++ pour $\sigma = 0$ , $\rho = 1$ et $r(x)$ une fonction prédéterminée modélisant un verger. Maillage adapté $\sim 7000$ triangles et $\sim 3500$ noeuds, temps de calculs $\sim 10'$ .	31
4.1	Exemple de transfert spatial unidimensionnel	34
4.2	$g > 0$	35
4.3	$g$ modélisant un trou,	35
4.4	Représentation de la densité de probabilité de la position d'une particule d'un groupe inconnu conditionnellement à la position du barycentre du groupe	37
6.1	Simulation d'un front se déplaçant de la gauche vers la droite	52
6.2	Simulation d'un front pulsatoire se déplaçant de la gauche vers la droite	52
6.3	Simulation d'un front pulsatoire connectant les équilibres 0 et 1 dans le cas où $\lambda_0$ n'est pas associée à une fonction propre. $J$ est une gaussienne, $f(x, s) = a(4x)s(1-s)$ où $a(x) = 1 - \sqrt{ x }$ sur $[-1, 1]$ est prolongée par périodicité. On observe la formation de pic à l'avant du front se propageant à vitesse constante	58
6.4	Représentation schématique d'un front $\psi$ (courbe noire) composé de 6 fractions. Chaque fraction est représentée par une couleur.	59
6.5	Dynamique interne du front de vitesse minimale pour la non linéarité de Fisher $f(s) := s(1-s)$ et pour le noyau $J(z) = \frac{1}{2}e^{- z }$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur correspondant, en chaque point $x$ à la densité $v_i$ de la fraction.	61
6.6	Dynamique interne des fronts : (a,b,c) de vitesse minimale ( $c = c^* \simeq 3.51 > c_0$ ); (d,e,f,g,h,i) de vitesse sur-critique $c \simeq 20.13 > c^{**} = 19.14$ ; et $c^{**} \simeq 19.14 > c \simeq 14.13 > c^* \simeq 3.51$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur, correspondant en chaque point $x$ à la densité $v_i$ de la fraction.	62
6.7	Decomposition de la condition initiale $u_0$ en deux fractions $v_{1,0}$ et $v_{2,0}$ .	63
6.8	Dynamique interne des solutions du problème de Cauchy (6.12)-(6.13), avec le noyau $J_{cauchy} = \pi/(1+x^2)$ , $f(s) = s(1-s)$ et donnée initiale du type Heaviside i.e. $u_0 = \mathbb{1}_{(-\infty, 0]}$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur, correspondant en chaque point $x$ à la densité $v_i$ de la fraction.	64
6.9	Dynamique interne des solutions du problème de Cauchy (6.12)-(6.13), avec le noyau $J_{sqrt} = e^{-\sqrt{1+ x }}/\sqrt{1+ x }$ , $f(s) = s(1-s)$ et donnée initiale du type Heaviside i.e. $u_0 = \mathbb{1}_{(-\infty, 0]}$ .	64
9.1	Dynamique moyenne d'une infection de plants de poivron par le virus PVY	71
9.2	$\rho = 0.5$ Convergence vers la solution stationnaire	77
9.3	$\rho = 0.1$ Explosion, convergence vers la mesure stationnaire	78
9.4	$r$ atteint son maximum en 4 points, condition initiale $U_0$ 1 pic, convergence vers la mesure stationnaire à 1 Dirac	78
9.5	$r$ atteint son maximum en 4 points, condition initiale $U_0$ 2 pics, convergence vers la mesure stationnaire à 2 Dirac	79

9.6	Diagramme d'émergence d'un virus adapté transmis par pucerons	79
10.1	Exemples de relations de dépendance entre traits phénotypiques optimaux et la latitude [179]	84
11.1	Courbe $\beta(\varepsilon) = R(\varepsilon)$ solution quand $f$ est une fonction de Heaviside $H(x - \theta)$ avec $\theta = 1/2$ .	93
12.1	Champ périodique d'obstacles de même type	95
12.2	Une réalisation du champ d'obstacles $f(x, s, \omega)$ . Les couleurs symbolisent les différents types d'obstacles présents	96
12.3	Réseau d'obstacles	96
12.4	Réseau d'obstacles modifié, le champs $F$ agit maintenant en dehors des zones grisés et des obstacles.	98
12.5	Construction du chemin $w$ .	99
12.6	Croisement des Chemins $z_1, z_2$ et du triangle $z_R$ .	100

# 1 Synthèse de l'activité de recherche et présentation succincte des travaux

La dynamique des populations est une discipline scientifique qui s'intéresse à la description des variations au cours du temps d'une ou plusieurs variables structurantes d'une ou plusieurs populations. Discipline faisant intervenir de nombreux domaines : mathématique, sciences sociales (géographie, démographie), biologie (génétique, géologie), . . . , elle est à l'origine de nombreuses avancées, notamment en démographie et en écologie. Dès son origine, le recours à la modélisation mathématique a permis de mieux comprendre certains aspects de la dynamique de la population (survie, invasion, clustering, . . . ) et a bien souvent contribué à la réconciliation entre prédictions théoriques et données expérimentales.

Les évolutions récentes de nos sociétés (globalisation et multiplications des échanges, transformation des paysages, politique agricole ou démographique, . . . ) ont mis à rude épreuve les différents écosystèmes et les modèles historiques basés sur les systèmes d'équations différentielles ne suffisent plus pour appréhender cette nouvelle réalité. Dans ce contexte, la conception et l'analyse de modèles intégrant ces nouvelles contraintes (interaction à longue distance, hétérogénéité des paysages, effets d'échelle, . . . ) se révèlent d'une grande importance.

Depuis ma thèse sous la direction de H. Berestycki et soutenue en 2003, mon activité de recherche s'est principalement portée sur l'étude mathématique de modèles du type "réaction-diffusion" intégrant ces nouvelles contraintes. Je me suis principalement intéressé à l'analyse de modèles mathématiques ayant une ou plusieurs composantes décrivant des interactions à longue distance. Ces interactions peuvent résulter de différents processus comme par exemple d'un phénomène de dispersion à longue distance ou d'une compétition entre individus. Les modèles étudiés sont des modèles intégrodifférentiels (IDE) faisant intervenir une variable de temps et une ou plusieurs variables structurantes (espace, trait, . . . ) ainsi qu'une partie intégrale modélisant la ou les interactions à longues distances considérées. Concrètement, cela se traduit par l'étude des propriétés qualitatives des solutions d'équations du type

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{D}[u](t, x) + f(t, x, u(t, x), \mathcal{K}[u]),$$

où  $f, \mathcal{K}$  décrivent les processus démographiques suivis par la population considérée et  $\mathcal{D}$  est un opérateur décrivant le déplacement des individus constituant cette population.

## Présentation des travaux

Ce manuscrit est une synthèse de mes travaux sur ces équations. Il reflète l'ensemble des sujets d'études que j'ai eu l'occasion d'aborder ces dix dernières années (2003-2014) et, je l'espère, les différentes influences que j'ai pu avoir à travers mes séjours post-doctoraux (U. Paris Dauphine, CMM-UCHile, Max Planck Institute) et depuis mon recrutement à l'INRA. J'ai décomposé cette synthèse en trois parties, les deux premières correspondent à mes travaux sur deux types d'équations intégrodifférentielles issus de contextes écologique/biologique bien identifiés. La dernière partie regroupe mes contributions s'inscrivant dans d'autres thématiques scientifiques.

## Les modèles de réaction-diffusion avec diffusion non locale

La première partie de ce manuscrit regroupe mes travaux sur les équations de réaction diffusion ( i.e. équation de réaction-diffusion avec une diffusion non locale), thématique issue principalement de mes travaux de thèse [P22, P8, P23, P9, P24] sur les fronts de propagation de l'équation homogène

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{J} \star u(t, x) - u(t, x) + f(u(t, x)),$$

où la modélisation du déplacement des individus se fait au moyen d'un opérateur intégral plutôt qu'avec un opérateur de diffusion classique. Je me suis ainsi spécialisé dans l'étude des équations intégrodifférentielles du type

$$\partial_t u(t, x) = \int_{\Omega} k(x, y) u(t, y) dy + f(x, u(t, x)),$$

où  $k$  est un noyau positif et  $f$  une fonction décrivant des interactions locales.

Ces dix dernières années j'ai poursuivi mes travaux de thèse dans plusieurs directions : dispersion anisotrope et caractérisation des fronts [P6, P5, P11, P19] ; prise en compte de l'environnement dans les processus de dispersion [P7, P26] ; intégration d'hétérogénéités spatiales dans les processus démographiques : critère de persistance [P4, P18, P13, P16] et phénomènes de propagation [P20] ; Estimation de paramètres dans les modèles non locaux [WiP4].

Les difficultés inhérentes à l'étude de ces équations m'ont aussi conduit à compléter les connaissances sur certains outils fondamentaux, tels le principe du maximum [P10, P12], les inégalités de Harnack [P14] ou encore la valeur propre principale [P13, P15, P16], [PreP1]. Ces notions sont bien établies en théorie des EDP, ce qui n'est pas le cas pour la plupart des équations non locales où il reste encore beaucoup à faire.

Ces recherches ont été menées avec le soutien de deux projets de coopération franco-chilien "Hardy Inequalities and non local models in population dynamics" (Ecos-Conycit 2006-2009), "Heterogeneous ecological models and singular nonlinear PDE's" (Ecos-Conycit 2010-2013), du projet MATHAMSUD "Nonlinear and Partial Differential Equation" (NAPDE, 2009-2012) et de L'ANR blanche "NONLOCAL" (2015-2019) qui vient de démarrer et dont je suis l'un des responsables de tâche. Cette ANR regroupant un large panel de chercheurs symbolise le dynamisme scientifique autour de ces équations et la pertinence de leur étude.

Une partie de ces recherches m'a permis de participer à la formation de jeunes chercheurs. J'ai notamment participé pendant 2 ans à l'encadrement de la thèse de H. Vo, étudiant sous la direction de H. Berestycki. Ce travail s'est concrétisé par les deux articles [PreP1] et [P4].

## Les modèles démo-génétiques

Peu de temps après mon arrivée à l'INRA dans l'unité BioSP, je suis rentré en contact privilégié avec F. Fabre et B. Moury, des pathologistes, spécialistes des virus plantes de l'unité de pathologie végétale de l'INRA d'Avignon. Les problématiques sur lesquels ils travaillaient m'ont amené à travailler sur l'analyse de certains modèles démo-génétiques [P25], [PreP2, PreP3]. Ces premiers travaux ont généré de nombreuses interactions avec les membres de la communauté de biologie théorique de Montpellier : O. Ronce (ISEM-UM2), S. Gandon (CEFE) et G. Raoul (CEFE) ainsi que certains membre du département de mathématique de l'université de Montpellier 2 : M. Alfaro et R. Carles (ACSIOM) et ont conduit à l'encadrement de plusieurs stage de Master : E. Rousseau (INSA-Lyon), F. Chaves (UM2) et T. Mauranyapin (UM2). Ces interactions se sont aussi concrétisées par plusieurs publications sur les phénomènes de propagations que l'on peut observer dans une équation du type :

$$\partial_t u(t, x, y) = \Delta u(t, x, y) + u(t, x, y) \left( r(x, y) - \int_{\mathbb{R}} \beta(x, y, z) u(t, x, z) dz \right) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R},$$

modélisant une population structurée par une variable d'espace  $x$  et une variable de trait phénotypique  $y$  évoluant dans un environnement hétérogène, [P1, P2, P3]. La motivation première de ces études concerne la compréhension de la structuration spatiale d'une population en présence de gradients de sélection et la quantification de vitesse de colonisation. Entre autre, avec M. Alfaro et G. Raoul nous caractérisons le phénomène d'invasion par adaptation pour des relations linéaires entre la position et valeur du trait optimale [P2] .

Ma participation dans le projet INRA "Take Control"(2013-2016) , l'ANR jeune chercheur "MODEVOL"(2014-2017) ainsi que dans l'ANR Bio-Adapt "MECC"(2014-2018) regroupant des chercheurs de différents horizons (biologie théorique, mathématique appliquée, probabilité, ecologistes, ...) concrétisent mon implication dans des thématiques plus appliquées et témoignent du dynamisme autour des questions de modélisation démo-génétique et de la pertinence des ces sujets de recherche.

## Autres contributions scientifiques

La dernière partie de ce manuscrit est consacrée à deux travaux annexes, l'un sur un problème de combustion en micro-gravité [P17] et l'autre sur le déplacement d'interfaces en milieu aléatoire [P21]. Ces deux sujets

ont été initiés lors de mes séjours pré et post-doctoraux à l'université de Tel-Aviv et au Max Planck Institute de Leipzig. Au cours de mon service militaire réalisé en coopération en Israël, j'ai commencé à étudier les problèmes de combustion en micro-gravité auprès de G. Sivashinsky spécialiste des phénomènes de combustion. Je me suis penché sur l'étude des "flame ball", flammes sphériques apparaissant lors de la combustion de mélanges peu inflammables. Ces flammes peuvent être décrites à l'aide du système couplé

$$\begin{cases} \rho C_p \partial_t T = \nabla \cdot (\lambda \nabla T) + \frac{QBY\rho}{m} e^{-\frac{E}{RT}} - \varepsilon q(T) & \text{dans } \mathbb{R}^3, \\ \rho \partial_t Y = \nabla \cdot (\mu \nabla Y) - BY\rho e^{-\frac{E}{RT}} & \text{dans } \mathbb{R}^3, \\ Y \rightarrow Y_\infty, \quad T \rightarrow T_\infty & \text{quand } |x| \rightarrow \infty. \end{cases}$$

Bien que n'ayant pas eu de résultat probant à la fin de ma coopération, j'ai poursuivi mes recherches sur ce sujet et récemment, en introduisant certaines simplifications de ce modèle, avec J. Davila nous avons montré l'existence de plusieurs solutions radiales. Ces résultats ouvrent de nombreuses pistes de recherches allant de l'obtention des solutions pour le modèle ci-dessus, à l'exploration d'autres types de solutions.

L'étude de la dynamique d'interfaces en milieu aléatoire est un sujet que j'ai abordé avec N. Dirr et S. Luckhaus lors de mon séjour au Max Planck Institute de Leipzig. Nous nous sommes intéressés au phénomène de blocage/déblocage d'interfaces se déplaçant dans un environnement aléatoire. Les interfaces considérées sont décrites par le graphe  $\Gamma(t) := (x, u(t, x))$  d'une fonction  $u(t, x)$  qui vérifie l'équation d'évolution suivante :

$$\begin{aligned} \partial_t u(t, x) &= u_{xx}(t, x) + f(x, u(t, x), \omega) + F \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}, \\ u(x, 0) &= 0, \end{aligned}$$

où  $F$  est une constante représentant un champ extérieur et  $f(x, s, \omega) : \mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}$  est un champ aléatoire régulier à moyenne nulle décrivant l'environnement rencontré par l'interface. Si presque sûrement il existe une solution stationnaire du problème, l'interface  $\Gamma(t)$  est dite bloquée. Dans le cas contraire, elle n'est jamais bloquée. Pour des champs  $f$  représentant des obstacles d'intensité aléatoire et situés sur une grille régulière nous caractérisons l'existence de solutions stationnaires en fonction de  $F$ . Nous donnons une borne déterministe sur  $F$ , permettant de prouver que presque sûrement il n'existe pas d'états stationnaires.





## **Première partie**

# **Etude de modèles de réaction-diffusion avec diffusion non-locale**



## 2 Introduction

J'ai résumé dans cette partie mes travaux sur certains modèles de réaction-dispersion non locaux utilisés en dynamique des populations. Ces travaux sont à la fois "prospectifs" et/ou guidés par différentes problématiques écologiques lorsque des données de terrain sont accessibles. Voici quelques exemples de problématiques spatialisées qui ont motivé ces recherches.

### Extension d'aire de répartition

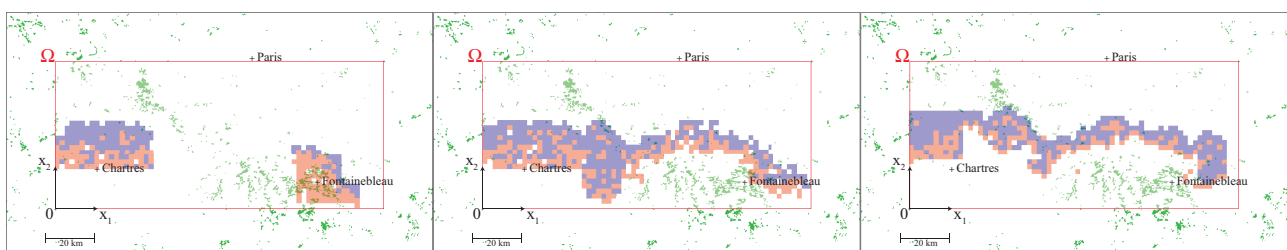
Une colonisation est caractérisée par la croissance de l'aire de répartition d'une espèce pour une période de temps donnée. Qu'elles soient naturelles ou artificielles, elles jouent un rôle important dans l'évolution des espèces. Les changements induits par ces colonisations peuvent potentiellement avoir de graves conséquences (sanitaire, économiques, sur la biodiversité, ...) [66, 180].

Un exemple de colonisation très documenté concerne l'expansion de l'aire de répartition de la processionnaire du pin sur le territoire français. La processionnaire du pin est une chenille classée comme nuisible pour les écosystèmes forestiers.



L'extension de son aire naturelle ces dernières années et les conséquences de cette extension en ont fait un objet d'étude important. Si le principal problème lié à ce papillon est d'ordre écologique tant qu'il reste confiné aux zones forestières, il devient aussi sanitaire quand il commence à coloniser les zones péri-urbaines. A son stade larvaire, les poils de la chenille de ce papillon sont très urticants et peuvent provoquer différentes pathologies allant de la simple allergie cutanée à des chocs anaphylactiques.

L'équipe URZF de l'INRA d'Orléans travaille sur cette invasion et supervise la collecte et l'analyse des données accumulées sur cette invasion. Voici les cartes des relevés de présence de cette chenille autour du bassin parisien au cours des années 2007, 2008, 2009.

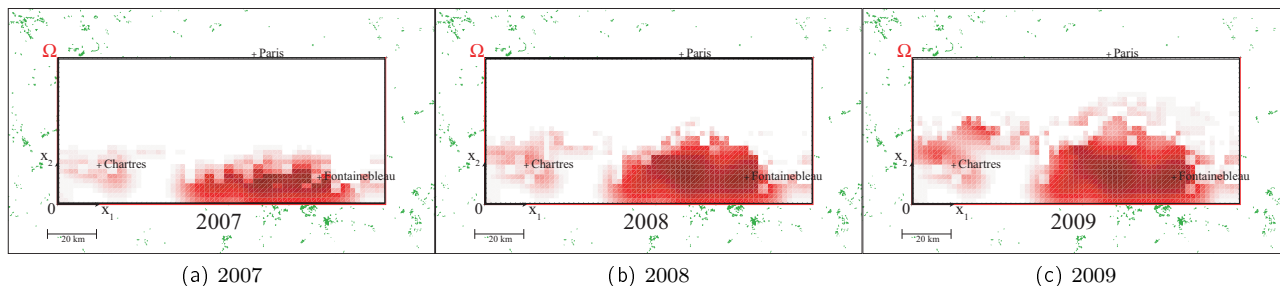


(a) 2007

(b) 2008

(c) 2009

A partir de ces données de présence/absence, L. Roques (BioSP, INRA Avignon) et S. Soubeyrand (BioSP, INRA Avignon) ont proposé un modèle spatial permettant d'estimer la densité de population et l'extraction de différents paramètres d'intérêts (coefficient de diffusion, coefficients démographiques), consistants avec les observations [177].



Cependant, dans leur discussion, les auteurs mettent en lumière certaines carences de leur modèle. En particulier, leur modèle basé sur des équations de réaction-diffusion, bien qu'expliquant correctement une partie des données, surestime la capacité de diffusion connue de cet insecte [177]. Une possible explication de cette sur-dispersion serait la présence au cours de la colonisation, d'événements de dispersion à longue distance qui n'auraient pas été pris en compte.

Ce type de problématique concerne d'autres espèces invasives où les événements de dispersion à longue distance ne peuvent plus être ignorés [43, 64, 65, 76, 182].

Ainsi, des nombreuses questions qui se posent, on peut retenir en premier lieu :

- Comment tenir compte des événements de dispersion à longue distance ?
- Quels sont leurs impacts sur la dynamique ?
- Comment les estimer ?

## Protection d'espèce

Une autre problématique écologique, en lien avec le thème des invasions biologiques, concerne la conservation d'espèce. Le projet Européen AMIGA (Assessing and Monitoring the Impacts of Genetically modified plants on Agro-ecosystems) a pour but d'évaluer les impacts environnementaux et économiques causés par la culture d'OGM. Une question de ce projet, porte sur "l'étude des effets de l'introduction de la culture maïs Bt sur la mortalité des papillons à l'échelle régionale". La pyrale du maïs est un lépidoptère ravageur, à l'origine de pertes substantielles pour les agriculteurs.



(a) Pyrale adulte

(b) Dégâts de la larve

(c) Dégâts de la larve

Le maïs Bt est une variété de maïs génétiquement modifiée produisant un insecticide (protéine Cry1Ab) contre la prolifération de cette chenille. Bien que la protéine Cry1Ab n'est censée cibler qu'une famille particulière d'insecte, d'autres organismes non-nuisibles vivant dans ou à proximité de la culture de ce maïs peuvent être exposés à cet "insecticide naturel" [14, 116, 136, 165]. En particulier, le maïs Bt peut potentiellement intoxiquer d'autres populations de lépidoptères, qualifiées de non-cibles, vivant dans un paysage où cet OGM est cultivé [116, 136, 165, 164, 183].

Pour épargner les espèces non-cibles, la stratégie généralement préconisée aux cultivateurs de maïs est de constituer des “zones refuges” en bordure des champs. Ces zones constituent un habitat privilégié où les populations de lépidoptères sont susceptibles de survivre. L'évaluation de ce type de stratégie et la quantification du risque d'extinction des espèces non-cibles restent encore marginales faute d'outils adaptés. Le développement de méthodes et d'outils de modélisation intégrant des contraintes liées aux pratiques agricoles sont au coeur du projet AMIGA.

## Epidémiologie forestière

Le dernier exemple concerne l'épidémiologie végétale. On cherche à comprendre comment se déroule au cours du temps une épidémie de rouille du peuplier dans la vallée de la Durance. Voici une cartographie de quelques données de terrain récoltées par l'équipe de F. Halkett (INRA-NANCY).

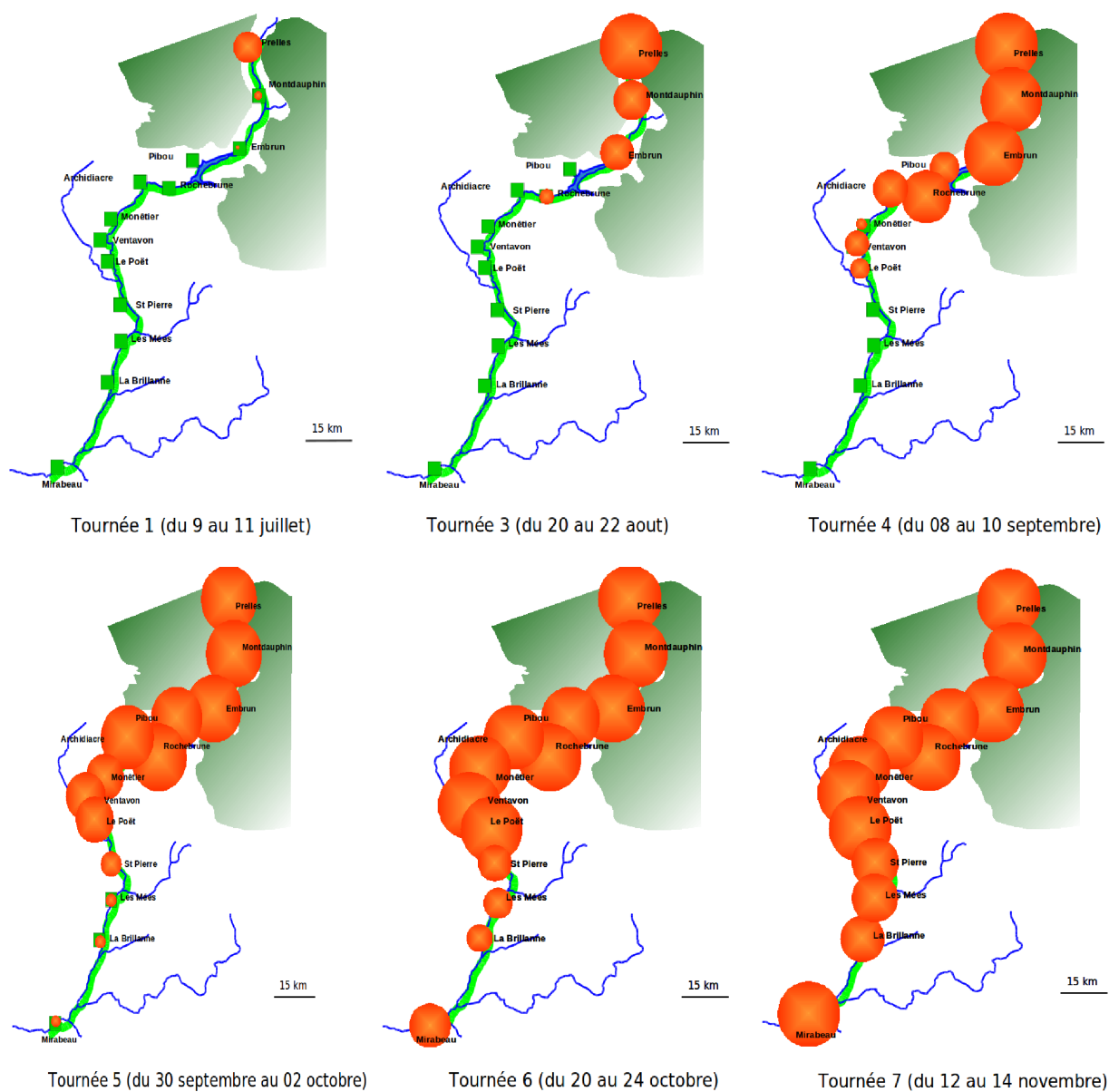


Figure 2.1 – Evolution de d'épidémie et son intensité



Figure 2.2 – Composition Phénotypique



Figure 2.3 – Composition Génotypique

Au vue de ces données, les premières questions qui viennent à l'esprit sont :

1. Peut-on construire un modèle spatio-temporel qui reproduit quantitativement/qualitativement les observations ?
2. Quels sont les apports respectifs de ces différentes données et comment les intégrer dans un unique modèle ?
3. Que peut-on dire sur la vitesse d'expansion de l'épidémie ?
4. Quelles méthodes statistiques pour inférer les paramètres pertinents du modèle et ainsi le valider ?

## Modèles non locaux et Hypothèses de travail

Pour tenter de répondre aux questions soulevées par ces problématiques, mes recherches se sont principalement portées sur l'étude de modèles de "réaction - dispersion" fondés sur des équations *intégré-différentielles* :

$$\partial_t u(t, x) = \int_{\Omega} k(x, y) u(t, y) dy - u(t, x) \int_{\Omega} k(y, x) dy + f(x, u(t, x)). \quad (2.1)$$

Dans ce cadre,  $u(t, x)$  représente la densité de la population que l'on cherche à décrire,  $\Omega$  l'environnement où vit cette espèce,  $k$  est un noyau de dispersion et  $f(x, s)$  est une fonction non-linéaire décrivant la démographie de cette population (e. g. les processus de naissances et de morts associés à cette population). Ce type de modèle, permet de décrire une population pouvant se disperser sur de longues distances ([89, 101, 123, 144, 153, 192]). La queue du noyau  $k(x, y)$  peut être considérée comme une mesure de la fréquence à laquelle les événements de dispersion à longues distance se produisent.

Dans ce cadre, j'ai abordé plusieurs questions naturelles qui se posent lors de l'étude de l'équation intégrodifférentielle (2.1). J'ai regroupé au sein de 5 chapitres mes recherches sur ce type d'équation :

- Boîte à outils pour les équations non-locales [P10, P12, P13, P14, P15],[PreP1] [WiP2]
- Modélisation du déplacement des individus [P7, P26],[WiP3]
- Critère de persistance et comparaison de stratégies [P4, P18, P13, P16]
- Propagation et caractérisation des invasions [P6, P5, P22, P8, P23, P9, P24, P11, P19, P20]
- Adéquation du modèle aux données, Estimation [WiP4]

# 3 Boite à outils pour l'étude des modèles non locaux

Ce chapitre est consacré à différents outils d'analyse permettant l'étude d'équations non locales du type :

$$\mathcal{L}_\Omega[u] + f(x, u) = 0 \quad \text{dans } \Omega \tag{3.1}$$

ou

$$\partial_t u = \mathcal{L}_\Omega[u] + f(x, u) \quad \text{dans } \Omega \times \mathbb{R}^+ \tag{3.2}$$

où  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  est un domaine et  $\mathcal{L}_\Omega$  est un opérateur linéaire continu sur  $C(\Omega)$  défini par

$$\mathcal{L}_\Omega[\varphi](x) := \int_\Omega k(x, y)\varphi(y) dy \tag{3.3}$$

avec  $k \in C(\Omega \times \Omega)$ ,  $k \geq 0$  tel que pour tout  $x, k(x, \cdot) \in L^1(\mathbb{R}^d)$ .

Les équations (3.1) et (3.2) font partie d'une classe d'équations non locales que j'appelle "équations de réaction-dispersion". L'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega$  peut modéliser le "déplacement" des individus tandis que  $f(x, u)$  décrit les interactions locales. Ces équations présentent des similitudes avec les équations de réaction-diffusion classiques et leurs études empruntent bon nombre d'idées et de méthodes développées pour l'étude des EDP elliptiques semi-linéaires. Cependant, si la panoplie de techniques d'analyse des équations de réaction diffusion est très riche, ce n'est plus le cas pour les équations (3.1) et (3.2) et un certain nombre de techniques couramment utilisées pour étudier les EDP sont, dans le cadre non local, peu informatives, voire inutilisables. L'une des causes de ce déficit provient de l'absence d'effet régularisant lié aux opérateurs  $\mathcal{L}_\Omega + a$  quand  $a \in C(\bar{\Omega}) \cap L^\infty(\Omega)$ . Ce manque de régularité se traduit par de multiples difficultés, telles par exemple :

- Le manque de critères de compacité standards susceptibles d'être utilisés lors de construction par approximation
- Des difficultés dans la description du spectre de l'opérateur non compact  $\mathcal{L}_\Omega + a$ .

Au cours de ces dernières années, en trouvant/adaptant des méthodes classiques d'EDP compatibles avec l'analyse des problèmes non locaux ou en comblant des manques théoriques, je me suis attaché à compléter la panoplie des techniques utilisables pour l'analyse des équations (3.1) et (3.2), [P9, P10, P12, P13, P14, P20, P15, P16, P23],[PreP1],[WiP2]. Ces travaux viennent enrichir les connaissances sur la théorie linéaire des opérateurs non locaux  $\mathcal{L}_\Omega + a$ , connaissances indispensables pour l'étude des équations (3.1)–(3.2). Dans ce qui suit, je présente mes contributions à certains outils élémentaires.

## 3.1 Principe du maximum et applications : [P23, P9, P10, P12]

Le principe du maximum positif, défini par exemple dans Bony, Courrège et Priouret [32], est une propriété de certains opérateurs (non-) linéaires. Elle se définit par :

**Definition 3.1** ([32]). *Soient  $\Omega$  un domaine de  $\mathbb{R}^d$  et  $\mathcal{T}$  un opérateur linéaire agissant sur des fonctions continues  $f$  i.e.  $f \in C(\bar{\Omega})$ . Soit  $D(\mathcal{T})$  le domaine de définition de cet opérateur. On dit que l'opérateur  $\mathcal{T}$  vérifie le principe du maximum positif si pour toute fonction  $f \in C(\bar{\Omega}) \cap D(\mathcal{T})$  qui atteint son maximum en un point  $x_0 \in \Omega$  et telle que  $f(x_0) \geq 0$ , alors on a*

$$\mathcal{T}[f](x_0) \leq 0.$$

Cette propriété implique le résultat suivant :



**Théorème 3.1** (Principe du maximum). Soient  $\Omega$  un domaine borné et  $\mathcal{T}$  un opérateur vérifiant le principe du maximum positif. Soit  $u \in C(\bar{\Omega}) \cap D(\mathcal{T})$  vérifiant

$$\mathcal{T}[u] > 0, \quad \text{sur } \Omega.$$

Alors  $u$  ne peut atteindre de maximum positif dans  $\Omega$ . De même si  $u$  vérifie

$$\mathcal{T}[u] < 0, \quad \text{sur } \Omega,$$

alors  $u$  ne peut atteindre de minimum négatif dans  $\Omega$ .

L'intérêt de ce résultat est de fournir une information sur l'endroit où le maximum est atteint. En effet,

**Corollaire 3.1** (Principe du maximum faible). Soient  $\Omega$  un domaine borné et  $\mathcal{T}$  un opérateur vérifiant le principe du maximum positif. Pour  $a \in \mathbb{R}$ , on note  $a^\pm$  les quantités suivantes  $a^+ := \sup\{0, a\}$  et  $a^- := \sup\{0, -a\}$ . Soit  $u \in C(\bar{\Omega}) \cap D(\mathcal{T})$  vérifiant

$$\mathcal{T}[u] > 0, \quad \text{sur } \Omega,$$

alors

$$\sup_{\Omega} u^+ = \sup_{\partial\Omega} u^+.$$

Dans le cas où  $u$  vérifie

$$\mathcal{T}[u] < 0, \quad \text{sur } \Omega,$$

alors

$$\inf_{\Omega} (-u^-) = \inf_{\partial\Omega} (-u^-).$$

La conséquence immédiate de ce corollaire est de pouvoir ordonner certaines fonctions. Plus précisément,

**Théorème 3.2** (Principe de Comparaison). Soient  $\Omega$  un domaine borné et  $\mathcal{T}$  un opérateur linéaire vérifiant le principe du maximum positif. Soient  $u$  et  $v$  dans  $C(\bar{\Omega}) \cap D(\mathcal{T})$  vérifiant

$$\mathcal{T}[u] > \mathcal{T}[v] \quad \text{sur } \Omega \tag{3.4}$$

$$u \leq v \quad \text{sur } \partial\Omega, \tag{3.5}$$

alors  $u \leq v$  sur  $\bar{\Omega}$ .

Il est bien connu que certains opérateurs elliptiques  $\mathcal{E} := \sigma_{ij}(x)\partial_{ij} + b(x)\partial_i + c(x)$  vérifient la propriété du principe du maximum positif, voir par exemple [32]. On s'aperçoit que les opérateurs  $\mathcal{L}_\Omega + a(x)$  de la forme

$$\mathcal{L}_\Omega[\varphi](x) + a(x)\varphi(x) := \int_{\Omega} k(x, y)[\varphi(y) - \varphi(x)] dy$$

avec  $k(x, y) \geq 0$ , vérifient aussi la propriété du principe du maximum positif. Les résultats de Bony, Courrège et Priouret [32] montrent que seules certaines combinaisons des opérateurs  $\mathcal{E}$  et  $\mathcal{L}_\Omega$  vérifient cette propriété.

Le principe du maximum fort est aussi une propriété satisfaite par les opérateurs elliptiques vérifiant la propriété de principe du maximum positif, voir par exemple [100]. Pour les fonctions sur-harmoniques, cela se traduit par

**Théorème 3.3** (Principe du maximum fort). Soient  $\Omega$  un domaine borné et  $u \in C^2(\Omega)$  vérifiant

$$\Delta u \leq 0 \quad \text{sur } \Omega.$$

Alors  $u$  ne peut atteindre de minimum dans  $\Omega$  sans être constante.

Si  $k(x, y) > 0$ , il est facile de voir que le principe du maximum fort est aussi vrai pour les opérateurs

$$\mathcal{L}_\Omega[\varphi](x) + a(x)\varphi(x) := \int_{\Omega} k(x, y)[\varphi(y) - \varphi(x)] dy.$$

Dans [P10, P12], je m'attache à comprendre sous quelles hypothèses les principes du maximum faible et fort restent vrais pour les opérateurs non locaux. Si [P10] concerne essentiellement le cas  $k(x, y) = J(x - y)$  avec  $J$  positif, [P12] se place dans le contexte très général des opérateurs

$$\mathcal{M}[u](x) := \int_G J(g)[u(x * g^{-1}) - u(x)]d\mu(g),$$

où  $G$  est un groupe topologique continu agissant sur un espace de Hausdorff  $X$ ,  $d\mu$  est une mesure de Borel sur  $G$ ,  $J \in C(G, \mathbb{R})$  et  $u \in C(X)$ . Ce dernier cadre très théorique permet de considérer sous un même formalisme différentes hypothèses que l'on pourrait faire sur  $k$ . En notant  $e$  l'élément unité du groupe  $G$ , je montre notamment que  $J(e) > 0$  est une condition suffisante pour que l'opérateur  $\mathcal{M}$  vérifie le principe du maximum fort.

Les principes de comparaison sont à la base de nombreuses techniques d'analyse des EDP (itération monotone, méthode de glissement, moving planes, ...). Si certaines méthodes (e.g. itération monotone) s'adaptent assez facilement à l'étude des équations (3.1) et (3.2), d'autres requièrent des propriétés intimement liées aux opérateurs elliptiques et ne peuvent être directement transposées au cadre non local (e.g. moving planes). Dans [P23, P9, P10], je montre comment adapter ces méthodes (itération monotone, méthode de glissement, balayage) pour l'étude de (3.1) et (3.2). En particulier, l'utilisation de ces techniques m'a permis d'obtenir pour certains problèmes non locaux, des propriétés qualitatives sur les solutions (e.g. monotonie, unicité) [P9].

## 3.2 Inégalité de Harnack [P14]

L'inégalité de Harnack est une estimation *a priori* fondamentale de la théorie des EDP elliptiques. Pour un opérateur elliptique  $\mathcal{E} := \sigma_{ij}(x)\partial_{ij} + b_i(x)\partial_i + c(x)$  régulier (i.e.  $\sigma_{ij} \in L^\infty(\Omega) \cap C^{0,\alpha}(\Omega)$  uniformément elliptique,  $b_i, c \in C^{0,\alpha}(\Omega) \cap L^\infty$ ) satisfaisant le principe du maximum, cette inégalité caractérise les solutions positives du problème

$$\mathcal{E}[u] = 0 \quad \text{dans} \quad \Omega.$$

**Théorème 3.4** (Inégalité de Harnack, [100]). *Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine et  $\mathcal{E}$  un opérateur elliptique régulier vérifiant le principe du maximum. Soit  $u \in C^2(\Omega) \cap C^0(\bar{\Omega})$ ,  $u \geq 0$ , vérifiant*

$$\mathcal{E}[u] = 0 \quad \text{dans} \quad \Omega,$$

alors pour tout compact  $\omega \subset\subset \Omega$ , il existe une constante  $C(\omega)$  telle que

$$u(y) \leq C(\omega)u(x) \quad \forall x, y \in \omega.$$

De plus cette constante est indépendante de  $u$ .

Cette estimation est précieuse, car elle permet d'obtenir une estimation localement uniforme à partir d'une estimation ponctuelle. Pour les fonctions harmoniques,  $\mathcal{E} = \Delta$ , cette inégalité est une conséquence de la formule de la moyenne.

**Théorème 3.5** (Formule de la moyenne [100]). *Soit  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine et  $u$  une fonction harmonique sur  $\Omega$ . Alors pour tout  $x \in \Omega$ , on a*

$$u(x) = \int_{B_r(x)} u(y) dy := \frac{1}{|B_r|} \int_{B_r(x)} u(y) dy,$$

pour toute boule ouverte  $B_r(x) \subset\subset \Omega$ .

Maintenant, soit  $B_r \subset\subset \Omega$ , alors pour tout  $x, y \in B_{r/8}$ , on aura

$$u(x) = \int_{B_{r/2}(x)} u(z) dz \geq \frac{1}{|B_{r/2}(x)|} \int_{B_{r/4}(y)} u(z) dz = 2^{-d} \int_{B_{r/4}(y)} u(z) dz = 2^{-d} u(y).$$

Ainsi pour  $\omega \subset\subset \Omega$ , par un simple argument de recouvrement de  $\omega$  par un nombre fini de boules  $B_r$ , on obtient

$$u(x) \geq 2^{-dN} u(y) \quad \text{pour tout} \quad x, y \in \omega,$$

où  $N$  est la taille du recouvrement.

Quand  $a(x) < 0$ , on remarque qu'une solution positive  $u$  de l'équation

$$\mathcal{L}_\Omega[u] = -a(x)u \quad \text{sur } \Omega \subset \mathbb{R}^d,$$

vérifie en tout point  $x \in \Omega$  une "propriété de moyenne restreinte", i.e en tout point  $x \in \Omega$  on a

$$u(x) = \frac{1}{-a(x)} \int_\Omega k(x, y)u(y) dy = \int_\Omega u(y) d\mu(x, y), \quad (3.6)$$

où  $d\mu(x, y) = \frac{k(x, y)dy}{-a(x)}$  est une mesure positive. On peut ainsi se demander si cette "propriété de moyenne restreinte" est suffisante pour obtenir une inégalité du type Harnack pour les solutions positives de (3.6).

Pour certains  $k(x, y)$  et  $a(x)$ , l'inégalité de Harnack est la conséquence du caractère harmonique de la solution  $u$ . Plus précisément, lorsque  $a(x) = -1$  et  $k(x, y)$  est défini par

$$k(x, y) = \begin{cases} \frac{1}{|B(x, r(x))|} & \text{si } y \in B(x, r(x)) \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

où  $0 < c_0 < r(x) < d(x, \partial\Omega)$  est une fonction donnée, les solutions positives de (3.6) sont alors des fonctions harmoniques [13, 37]. Il existe une vaste littérature consacrée à ce qu'on appelle en théorie du potentiel "The converse mean value problem" [13, 68, 69, 111, 112, 113, 114, 159, 160, 195]. La question centrale est alors de trouver des conditions sur  $k(x, y)$  et  $a(x)$  de sorte que les solutions positives de (3.6) soient harmoniques. Dans ce contexte, Veech [195] puis Cornea et Veselý [68, 69] montrent que l'on peut obtenir une estimation du type Harnack directement à partir de cette propriété de moyenne restreinte pourvu que  $d\mu$  satisfasse certaines conditions de non dégénérescence. Plus précisément, par des arguments de théorie du potentiel, ils montrent :

**Théorème 3.6** (Veech, Cornea-Veselý [195, 68, 69]). *Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine régulier et  $k(x, y)$  un noyau positif tel que  $\forall x \in \Omega$ , il existe deux voisinages compact de  $x$ ,  $V_x \subset W_x \subset \Omega$ , et deux constantes strictement positives  $m_x$  et  $M_x$  tels que*

$$m_x \chi_{V_x}(y) \leq k(x, y) \leq M_x \chi_{W_x}(y), \quad (CV)$$

où  $\chi_A$  est la fonction caractéristique de l'ensemble  $A$ . Soit  $\nu(x, y, dy) := k(x, y)dy$ . Alors, pour tout ensemble compact  $\omega \subset \subset \Omega$ , il existe une constante  $C(\omega, d(\omega, \partial\Omega), k)$  telle que pour toute fonction  $u$  super-médiane (c'est à dire, toute fonction  $u$  positive, satisfaisant pour tout  $x, u(x) \geq \int_\Omega u(z) \nu(x, y, dy)$ ) on a l'inégalité suivante :

$$\int_\Omega u(y) \nu(x, y, dy) \leq C \int_\Omega u(y) \nu(z, y, dy) \quad \forall x, z \in \omega.$$

Ce résultat permet d'obtenir une inégalité de type Harnack pour les solutions positives de (3.6) pourvu que  $\frac{k}{-a}$  vérifie les hypothèses de ce théorème. Ces conditions imposent, entre autre que  $k(x, x) \geq c_0 > 0$  et que pour tout  $x$ , le support de  $k(x, \cdot)$  soit borné.

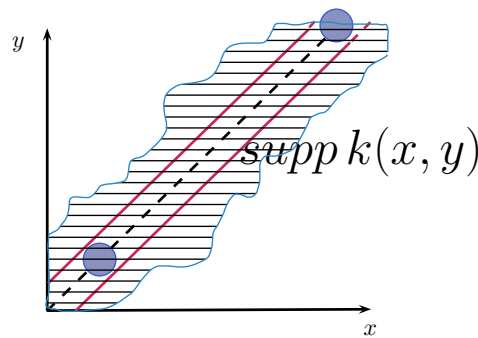


Figure 3.1 – Exemple de noyau à support borné vérifiant la condition (CV). Il existe une bande de taille fixe autour de la diagonale où  $k(x, y) > c_0$ .

**Remarque 3.1.** Quand  $\Omega$  est borné, la condition  $k(x, y) \leq M_x \chi_{W_x}(y)$  est satisfaite en prenant  $W_x = \Omega$  et  $M_x = \left\| \frac{k(x, \cdot)}{a(x)} \right\|_\infty$ . Notons que ce n'est plus le cas quand  $\Omega$  est non borné, d'où la restriction sur le support de  $k$ .

Les méthodes utilisées dans ces articles sont abstraites et ne permettent pas d'établir les dépendances de la constante  $C$  en fonction de  $\omega, d(\omega, \partial\Omega)$  et  $k$ . Par ailleurs, les conditions imposées sur la mesure n'autorisent pas l'existence d'une certaine dégénérescence du noyau  $k$  sur la diagonale. Par exemple, si on considère le noyau  $k(x, y) := J \left( \frac{x-y}{g(y)} \right) \frac{1}{g^d(y)}$  où  $J$  est une fonction continue positive à support compact et  $g$  une fonction continue, bornée, positive ou nulle, la mesure  $d\mu(x, y)$  associée à ce noyau ne vérifie pas les hypothèses du Théorème 3.6. La condition (CV) n'est jamais vérifiée aux points où  $g$  s'annule.

Pour ce type de noyau, je montre dans [P14] qu'une inégalité ponctuelle du type Harnack reste vraie. En effet pour  $J, g$  et  $b$  satisfaisant :

$$J \in C(\mathbb{R}^d) \cap L^1(\mathbb{R}^d), \quad (H1)$$

$$\text{Il existe des constantes positives, } r_0 \leq R_0, m_0 \leq M_0 \text{ telles que } m_0 \chi_{B(0, r_0)} \leq J \leq M_0 \chi_{B(0, R_0)}, \quad (H2)$$

$$g \in C(\Omega) \cap L^\infty(\Omega), 0 \leq g \leq \beta, \frac{1}{g^d} \in L^p_{loc}(\Omega) \quad p > 1, \quad (H3)$$

$$a \in C(\bar{\Omega}), a(x) < 0. \quad (H4)$$

j'obtiens l'estimation :

**Théorème 3.7** ([P14]). Soient  $J, g$ , et  $a$  satisfaisant (H1-H4) et notons  $\mathcal{S}$  l'ensemble des points d'annulation de  $g$  (i.e.  $\mathcal{S} := \{x \in \Omega | g(x) = 0\}$ ). Soit  $\omega \subset \Omega$  un compact régulier de  $\Omega$  (e.g.  $\omega$  vérifie de manière uniforme une condition de cône intérieur) et supposons de plus que  $\Omega \cap \mathcal{S} \subset\subset \Omega$ . Alors il existe une constante positive  $\eta^*$  telle que pour tout  $0 < \eta \leq \eta^*$ , il existe une constante  $C(J, \omega, b, g, \eta)$  telle que pour toute solution positive  $u$  de (3.6) on a :

$$u(x) \leq C u(y) \quad \text{pour tout } x \in \omega, y \in \omega \cap \{y \in \Omega | g(y) > 2\eta\}.$$

Les hypothèses du théorème ne nécessitent pas que le compact  $\omega$  soit strictement inclus dans  $\Omega$ . Quand  $\Omega$  est régulier, on peut donc obtenir une estimation ponctuelle faisant intervenir les valeurs de la fonction au bord  $\partial\Omega$ . La validité de cette estimation de type Harnack jusqu'au bord est une spécificité de l'équation non-locale (3.6). Ce type d'estimation n'est pas vrai pour les solutions positives d'équations elliptiques avec conditions de Dirichlet. Quand  $\omega$  est strictement inclus dans  $\Omega$  et si  $g > c_0 > 0$ , on retrouve l'estimation ponctuelle du type Harnack obtenue dans le Théorème 3.6.

Les preuves de ces résultats reposent essentiellement sur :

1. Un Lemme de contraction (Lemme 4.1 [P14]) qui permet de montrer qu'il existe un sous domaine compact  $\Omega_\varepsilon \subset\subset \Omega(\omega) := \bigcup_{x \in \omega} (B(x, \|g\|_\infty) \cap \Omega)$  et une constante  $c_0$  tels que toute solution positive  $u$  de (3.6) vérifie

$$\int_{\Omega_\varepsilon} u(s) ds \geq c_0 \int_{\Omega(\omega)} u(s) ds.$$

2. Une caractérisation de certaines normes  $L^1_{loc}$  d'un ensemble de fonctions vérifiant une estimation ponctuelle (Lemmes 3.1 & 3.2 dans [P14]). Cette caractérisation me permet de montrer que pour tout sous ensemble compact connexe  $\Sigma$  de  $\Omega(\omega)$  strictement inclus dans  $\Omega(\omega)$ , il existe  $\eta > 0$  et  $C > 0$  telles que toute solution positive de (3.6) vérifie

$$\int_{B(x, \frac{\eta}{4})} u(s) ds \geq C \int_{B(y, \frac{\eta}{4})} u(s) ds \quad \text{pour tout } x, y \in \Sigma.$$

Ces résultats obtenus pour  $k(x, y) = J \left( \frac{x-y}{g(y)} \right) \frac{1}{g^d(y)}$  sont facilement transposables à un noyau quelconque dès que la mesure  $d\mu(x, y)$  vérifie la condition (CV). J'obtiens ainsi une généralisation de l'estimation ponctuelle de Cornea et Veselý à des domaines pouvant toucher le bord et des mesures plus générales. En outre, la constante obtenue ne dépend que de la taille de  $\Omega(\omega)$ .

### 3.3 Analyse Spectrale

La théorie spectrale des opérateurs  $\mathcal{L}_\Omega + a$  est un autre outil fondamental dans l'étude des équations de réaction - dispersion (3.1) et (3.2). Cependant, à part les propriétés élémentaires obtenues par application des théorèmes fondamentaux d'analyse fonctionnelle, on connaît peu de choses des propriétés du spectre,  $\sigma(\mathcal{L}_\Omega + a)$ , de  $\mathcal{L}_\Omega + a$ , et en particulier des propriétés du spectre ponctuel  $\sigma_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$ , c'est à dire sur les solutions  $(\varphi, \lambda)$  du problème

$$\mathcal{L}_\Omega[\varphi] + a(x)\varphi(x) + \lambda\varphi(x) = 0. \quad (3.7)$$

Pour un opérateur  $\mathcal{T}$  continu et positif sur un Banach  $X$  muni d'un cône positif et normal  $\mathbf{K}$ , on peut toujours définir la quantité suivante [203] :

$$\lambda_p(\mathcal{T}) := \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists e \in X, e > 0, \mathcal{T}[e] + \lambda e \leq 0\}.$$

$\lambda_p$  est appelé valeur propre principale de l'opérateur  $\mathcal{T}$  mais n'est pas forcément une valeur propre stricto-sensu.

Sous certaines conditions sur l'opérateur  $\mathcal{T}$ , il existe un couple  $(\varphi, \lambda)$  vérifiant (3.7) avec  $\varphi \in \mathbf{K}$ .

**Théorème 3.8** (Krein-Rutman [203]). *Soient  $X$  un espace de Banach ordonné dont le cône positif  $\mathbf{K}$  est normal et  $\mathcal{T}$  une application linéaire fortement positive et compacte de  $X \rightarrow X$ . Alors, il existe  $(\varphi_p, \lambda)$  solution de (3.7). De plus  $\varphi_p > 0$  et  $\lambda = \lambda_p(\mathcal{T})$ .*

L'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a$  n'est pas nécessairement un opérateur positif sur  $C(\bar{\Omega})$  ou  $L^p(\Omega)$ , mais la définition de  $\lambda_p$  reste valide pour  $\mathcal{L}_\Omega + a$  tant que  $a \in C(\bar{\Omega}) \cap L^\infty(\Omega)$  :

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) := \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C(\bar{\Omega}), \varphi > 0, \mathcal{L}_\Omega[\varphi] + (a(x) + \lambda)\varphi \leq 0\}.$$

On peut noter que  $\mathcal{L}_\Omega + a - \inf_\Omega a$  est un opérateur positif quand  $a \in L^\infty$ , et un rapide calcul montre que

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a - \inf_\Omega a) - \inf_\Omega a.$$

Ainsi, l'existence d'une fonction propre  $\varphi > 0$  associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  se ramène à trouver une fonction propre  $\varphi_p > 0$  associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a - \inf_\Omega a)$ . Cependant hormis le cas  $a \equiv Cste$ , l'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a - \inf_\Omega a$  n'est pas compact et le théorème de Krein-Rutman ne peut s'appliquer. Pour obtenir des informations sur  $\lambda_p$ , on s'en remet à une généralisation du théorème de Krein-Rutman, dû à Edmund, Potter et Stuart [84].

**Théorème 3.9** (Edmund-Potter-Stuart [84]). *Soient  $X$  un espace de Banach ordonné muni d'un cône positif, normal  $\mathbf{K}$  et  $\mathcal{T}$  une application linéaire fortement positive de  $X \rightarrow X$ . Notons  $r(\mathcal{T})$  le rayon du spectre essentiel de  $\mathcal{T}$ . S'il existe  $(\lambda, \varphi)$  vérifiant  $\varphi \geq 0$ ,  $\lambda > r(\mathcal{T})$  et*

$$\mathcal{T}[\varphi] \geq \lambda\varphi$$

alors  $\mathcal{T}$  admet une valeur propre  $\rho \geq \lambda$  et  $\rho$  est associé à une fonction propre  $\psi > 0$ .

Ce théorème ne nécessite pas que l'opérateur  $\mathcal{T}$  soit compact mais les hypothèses imposées sont assez contraignantes. Pour un opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a$  quelconque, il est difficile de vérifier si les hypothèses du théorème EPS sont effectivement vérifiées. De plus, il n'y est pas certain que  $\rho$ , la valeur propre obtenue par le théorème EPS, vérifie  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \rho$ .

#### 3.3.1 Critère d'existence/ Non-existence [P13]

Un de mes premiers objectifs a été de trouver un critère simple et fonctionnel garantissant l'existence d'une fonction propre positive associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$ . L'intérêt est double, d'une part je montre que la quantité spectrale pertinente est  $\lambda_p$  et de l'autre, j'obtiens directement de la définition de  $\lambda_p$  toute sorte de propriétés de monotonie sur  $\lambda_p$ . Par exemple,

**Proposition 3.1.**

(i) *Soient deux domaines  $\Omega_1 \subset \Omega_2$ , alors*

$$\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega_1} + a) \geq \lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega_2} + a).$$

(ii) Soient  $a_1 \geq a_2$  deux fonctions continues sur un domaine  $\Omega$  fixé, alors

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a_2) \geq \lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a_1).$$

(iii)  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  est une fonction Lipschitz par rapport à  $a$ . Plus précisément,

$$|\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) - \lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + b)| \leq \|a - b\|_\infty$$

(iv) Soient  $k_1 \leq k_2$  deux noyaux positifs et intégrables. Considérons  $\mathcal{L}_{1,\Omega}$  et  $\mathcal{L}_{2,\Omega}$  les opérateurs définis par  $\mathcal{L}_{i,\Omega}[\varphi] := \int_\Omega k_i(x, y)\varphi(y) dy$ . Alors pour tout  $a \in C(\Omega)$

$$\lambda_p(\mathcal{L}_{1,\Omega} + a) > \lambda_p(\mathcal{L}_{2,\Omega} + a).$$

Dans [P13], j'obtiens un critère simple sur  $a$  garantissant l'existence d'une fonction propre positive associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  :

**Théorème 3.10** (Critère d'existence de fonction propre [P13]). *Supposons  $\Omega$  un domaine de  $\mathbb{R}^d$  et  $a \in C(\bar{\Omega})$ . Soit  $\sigma := \sup_\Omega a(x)$  et supposons que la fonction  $a$  vérifie la condition*

$$\frac{1}{\sigma - a} \notin L^1_{loc}(\bar{\Omega}). \quad (3.8)$$

Soient  $k \in C(\bar{\Omega} \times \bar{\Omega})$  un noyau positif vérifiant la condition de Cornea-Vesely (Condition (CV)) et  $\mathcal{L}_\Omega + a$  l'opérateur continu associé à  $k$ . Alors  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  est une valeur propre de l'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a$ , i.e. il existe une fonction positive  $\varphi_p \in C(\bar{\Omega})$  associée à  $\lambda_p$ . En outre, on a l'estimation suivante :

$$-\sigma' < \lambda_p < -\sigma,$$

où  $\sigma' := \sup_{x \in \Omega} [a(x) + \mathcal{L}_\Omega[1]]$ .

La première force de ce critère est d'être valide pour  $\Omega$  borné ou non. De plus en petite dimension  $d = 1$  ou  $2$ , quand  $\Omega$  est régulier, une hypothèse sur la régularité de  $a$  garantit que (3.8) est vérifiée. En effet, si  $a \in C^2(\Omega)$  alors  $\frac{1}{\sigma - a} \sim \frac{1}{(x_0 - x)^2}$  n'est pas localement intégrable si  $d = 1$  ou  $d = 2$ . Quand  $d > 2$ , la régularité de  $a$  ne suffit plus pour satisfaire les hypothèses du théorème 3.10. Toutefois, si  $a$  est continue et localement constante en son maximum (i.e.  $u \equiv \sigma$  dans  $B_\varepsilon(x_0) \cap \Omega$ ), alors la condition (3.8) est vérifiée, garantissant l'existence d'une fonction propre positive pour ce type de fonction.

**Remarque 3.2.** *Toute fonction continue peut être approchée par une suite de fonctions localement constantes en leur maximum. Ainsi, au vu des propriétés de  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$ , on obtient*

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a_\varepsilon),$$

où  $a_\varepsilon$  est une fonction localement constante en son maximum.

La condition  $\frac{1}{\sigma - a} \notin L^1_{loc}(\bar{\Omega})$  est presque optimale au sens où il est possible de construire des contre-exemples quand  $a$  vérifie  $\frac{1}{\sigma - a} \in L^1_{loc}(\bar{\Omega})$ . En effet,

**Contre-exemple 1:** Soit  $d = 3$ ,  $\Omega = B_1(0)$  et prenons  $k(x, y) \equiv \gamma$  pour tout  $x, y \in \Omega$ . Considérons la fonction régulière  $a(x) = 1 - |x|^2$ , alors si  $\gamma < \frac{1}{4\pi}$  le problème spectral

$$\gamma \int_\Omega \varphi(y) dy + (a(x) + \lambda)\varphi(x) = 0 \quad \text{sur } \Omega \quad (3.9)$$

n'a pas de solution dans  $C(\bar{\Omega})$  ni dans  $L^p(\Omega)$  pour tout  $p \geq 1$  et  $\lambda_p(\mathcal{L}_{B_1(0)} + a) = -1$ .

Ce contre-exemple est particulièrement éclairant sur la structure du spectre de  $\mathcal{L}_\Omega + a$  et nous renseigne sur les conditions suffisantes garantissant l'existence d'une fonction propre positive associée à  $\lambda_p$ . Pour des fonctions  $a$  vérifiant la condition  $\frac{1}{\sigma - a} \notin L^1_{loc}(\bar{\Omega})$ , on s'aperçoit que le problème spectral (3.9) admet une unique fonction

propre positive continue associée à  $\lambda_p$ . La combinaison du théorème EPS (théorème 3.9) et la résolution de problèmes spectraux du type (3.9) sont au cœur de la preuve du Théorème 3.10 quand  $\Omega$  est un domaine borné.

Quand  $\Omega$  est un domaine non-borné, la preuve repose sur les propriétés de  $\lambda_p$  ainsi que l'inégalité de type Harnack (Théorème 3.7) assurant une certaine compacité des suites construites. Des extensions à des opérateurs  $\mathcal{L}_\Omega + a$  dont le noyau  $k$  vérifie une condition Cornea-Vesely affaiblie sont aussi obtenues en utilisant les propriétés de  $\lambda_p$  et une inégalité de type Harnack adaptée.

Ces résultats sont le prélude à une étude plus approfondie des propriétés de  $\lambda_p$  [P20, P15, P16],[PreP1].

### 3.3.2 Mesure positive associée à $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$ [P15]

Quand  $\Omega$  est un domaine borné, on peut caractériser un peu plus finement  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  en travaillant dans l'espace des mesures positives  $M^+(\Omega)$  :

**Théorème 3.11** (Critère d'existence de mesure propre [P15]). *Soient  $\Omega$  un domaine borné,  $a \in C(\bar{\Omega})$  et  $\sigma := \sup_\Omega a(x)$ . Alors, il existe une mesure positive  $d\mu(x) = f(x)dx + d\mu_s(x)$  avec  $f > 0$ ,  $f \in L^1(\Omega)$ , associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a(x))$ , i.e.*

$$\left( \int_\Omega k(x, y) d\mu(y) \right) dx + (a(x) + \lambda_p) d\mu(x) = 0 \quad \text{au sens des mesures.}$$

De plus  $d\mu$  est régulière **si et seulement si**  $\lambda_p < -\sup_\Omega a(x)$ . En outre si  $\#\{x \in \bar{\Omega} \mid a(x) = \sup_\Omega a\} > 1$  et  $d\mu$  est singulière alors cette mesure n'est pas unique.

Dans le contre-exemple précédent ( $a(x) = 1 - |x|^2$ ), quand  $\gamma < \frac{1}{4\pi}$ , la mesure associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_{B_1(0)} + (1 - |x|^2))$  est  $d\mu = \frac{dx}{|x|^2} + (1 - 4\pi\gamma)\delta_0$ . La structure de la mesure associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  est intimement liée à la structure de l'ensemble  $M^+(\Omega_\sigma)$  où

$$\Omega_\sigma := \{x \in \bar{\Omega} \mid a(x) = \sigma = \sup_\Omega a\}.$$

Cet ensemble  $M^+(\Omega_\sigma)$  peut être très riche, même quand  $\Omega_\sigma$  est de mesure de Lebesgue nulle. Par exemple, pour  $\Omega := B_1(0) \times [0, 1]$  avec  $B_1(0)$  la boule unité de  $\mathbb{R}^2$ , considérons le problème aux valeurs propres

$$\rho \int_\Omega \varphi(y) dy + (1 - \sqrt{x_1^2 + x_2^2} + \lambda)\varphi(x) = 0 \quad \text{dans } \Omega.$$

Alors  $\{x \in \bar{\Omega} \mid a(x) = \sup a = 1\} = \{(0, 0, x_3), \text{ avec } x_3 \in (0, 1)\}$  et on peut montrer que  $\lambda_p$  est associé à une fonction propre positive si et seulement si  $\rho \geq \frac{1}{2\pi}$ . Quand  $\rho < \frac{1}{2\pi}$ , la construction de solution mesure proposée dans [P15] montre qu'à toute mesure singulière ayant pour support tout ou partie de l'ensemble  $\{(0, 0, x_3), \text{ avec } x_3 \in (0, 1)\}$ , on peut associer une solution mesure au problème aux valeurs propres. Notamment, en tout point de l'axe central  $(0, 0, x_3)$ , on montre que la mesure

$$(1 - 2\pi\rho)\delta_{(0,0,x_3)} + \frac{1}{\sqrt{x_1^2 + x_2^2}}$$

est une solution mesure du problème aux valeurs propres. Cet exemple montre que l'ensemble des solutions mesures associées à  $\lambda_p$  est plutôt riche.

### 3.3.3 Autres quantités spectrales, Caractérisation variationnelle de $\lambda_p$ [P20, P16, PreP1]

Dans la littérature, d'autres quantités spectrales utiles ont été introduites. Les travaux de Donsker et Varadhan [82, 83] montrent que la valeur propre principale d'un opérateur de diffusion  $L$ , peut toujours se définir au moyen d'une formule variationnelle. Soient  $\mathcal{D}^+$  le cône positif de l'espace  $\mathcal{D}(\Omega) := C_c^\infty(\Omega)$  et  $\mathbb{P}(\Omega)$  l'espace des mesures de probabilités sur  $\Omega$ . On définit la fonctionnelle suivante sur  $\mathbb{P}(\Omega)$  : pour  $\mu(dx) \in \mathbb{P}(\Omega)$

$$\mathcal{I}(\mu) := - \inf_{u \in \mathcal{D}^+} \int_\Omega \left( \frac{Lu}{u} \right) (x) \mu(dx).$$



La valeur propre énoncée dans [82] est donnée par

$$\lambda_1(L + a) = \sup_{\mu \in \mathbb{P}(\Omega)} \left( \int_{\Omega} a(x)\mu(dx) - \mathcal{I}(\mu) \right).$$

Pour un opérateur elliptique  $\mathcal{E}$  défini sur un domaine borné  $\Omega$ , les travaux de Berestycki Nirenberg et Varadhan [26] montrent que cette formulation est équivalente à la définition suivante :

$$\lambda_1(\mathcal{E}, \Omega) := \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in W^{2,d}(\Omega) \cap C(\bar{\Omega}), \varphi > 0, \mathcal{E}[\varphi](x) + \lambda\varphi(x) \leq 0 \quad \text{sur } \Omega\}. \quad (3.10)$$

Pour un opérateur elliptique, d'autres définitions tout aussi utiles coexistent [25, 28, 20, 29, 31, 82, 83, 163], par exemple :

$$\begin{aligned} \lambda'_1(\mathcal{E}, \Omega) &:= \inf\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in W^{2,d}(\Omega) \cap L^\infty(\Omega), \varphi \geq 0, \text{ t.q. } \forall \xi \in \partial\Omega, \lim_{x \rightarrow \xi} \varphi(x) = 0, \quad \mathcal{E}[\varphi](x) + \lambda\varphi(x) \geq 0 \quad \text{sur } \Omega, \}, \\ \lambda''_1(\mathcal{E}, \Omega) &:= \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in W^{2,d}(\Omega), \text{ tel que } \inf \varphi > 0, \mathcal{E}[\varphi](x) + \lambda\varphi(x) \leq 0 \quad \text{sur } \Omega\}. \end{aligned}$$

et dans le cas auto-adjoint

$$\lambda_v := \inf_{\varphi \in H_0^1(\Omega)} - \frac{\langle \mathcal{E}[\varphi], \varphi \rangle}{\|\varphi\|_{L^2(\Omega)}^2},$$

où  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  est le produit scalaire de  $L^2(\Omega)$  et  $H_0^1(\Omega) := \{f \in L^2(\Omega), \nabla f \in L^2(\Omega), f = 0 \text{ sur } \partial\Omega\}$ .

Si pour un domaine  $\Omega$  borné, on peut montrer que toutes ces quantités sont égales, les travaux récents de Berestycki et Rossi [28, 29, 31] sur les opérateurs elliptiques, montrent que ce n'est plus nécessairement le cas quand  $\Omega$  est non borné. Il est donc important de comprendre les relations entre les différentes formulations.

On peut aisément transposer les différentes définitions de  $\lambda_1(\mathcal{E}, \Omega)$ ,  $\lambda'_1(\mathcal{E}, \Omega)$ ,  $\lambda_v(\mathcal{E}, \Omega)$  au cas d'un opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a$ . Cela donne en particulier :

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) := \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C(\bar{\Omega}), \varphi > 0, \text{ tel que } \mathcal{L}_\Omega[\varphi] + a(x)\varphi(x) \leq 0\} \quad (3.11)$$

$$\lambda'_p(\mathcal{L}_\Omega + a) := \inf\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C(\bar{\Omega}) \cap L^\infty(\Omega), \varphi \geq 0, \text{ tel que } \mathcal{L}_\Omega[\varphi] + a(x)\varphi(x) \geq 0\} \quad (3.12)$$

$$\lambda''_p(\mathcal{L}_\Omega + a) := \inf\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C_c(\bar{\Omega}), \varphi \geq 0, \text{ tel que } \mathcal{L}_\Omega[\varphi] + a(x)\varphi(x) \geq 0\} \quad (3.13)$$

et dans le cas auto-adjoint

$$\lambda_v(\mathcal{L}_\Omega + a) := \inf_{\varphi \in L^2(\Omega), \varphi \neq 0} - \frac{\langle \mathcal{L}_\Omega[\varphi] + a(x)\varphi, \varphi \rangle}{\|\varphi\|_2^2} \quad (3.14)$$

Comme pour les opérateurs elliptiques, il est important d'étudier les relations existantes entre  $\lambda_p$ ,  $\lambda'_p$ ,  $\lambda''_p$  et  $\lambda_v$ . Pour des noyaux  $k$  vérifiant la condition de Cornea-Veselý (CV), j'obtiens :

**Théorème 3.12** ([PreP1]). *Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine,  $a \in C(\bar{\Omega})$  et  $k \in C(\Omega \times \Omega)$  vérifiant la condition de Cornea-Veselý (CV). Alors*

$$\lambda'_p(\mathcal{L}_\Omega + a) \leq \lambda''_p(\mathcal{L}_\Omega + a) \leq \lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a).$$

Si en outre,  $\Omega$  est borné ou  $k$  est symétrique alors

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda'_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda''_p(\mathcal{L}_\Omega + a).$$

Si  $k$  est symétrique, on a de plus

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda'_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda''_p(\mathcal{L}_\Omega + a) = \lambda_v(\mathcal{L}_\Omega + a).$$

Ces résultats sont valides pour tout domaine, borné ou non. Lorsque  $\Omega$  est non-borné, l'équivalence entre  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  et  $\lambda'_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  reste un problème ouvert pour des noyaux  $k$  généraux ne vérifiant pas la condition de Cornea-Veselý (CV). Ces résultats se généralisent aux noyaux vérifiant une condition de Cornea-Veselý affaiblie.



Les preuves de ces résultats s'appuient sur la construction de fonctions test adéquates permettant d'obtenir diverses inégalités entre  $\lambda_p$ ,  $\lambda'_p$  et  $\lambda_v$ . La construction de ces fonctions test repose sur l'inégalité de Harnack (Théorème 3.7) et l'utilisation du critère d'existence d'une fonction propre.

On voit ainsi apparaître certaines limites de la méthode employée. Pour traiter des noyaux plus généraux, il faut, soit étendre les inégalités de type Harnack à ces noyaux, soit trouver une construction s'en affranchissant. Cette dernière étant utilisée pour assurer à la fois de la compacité et garantir la non trivialité des fonctions limites, il semble difficile de s'en passer complètement.

### 3.3.4 Limite Asymptotique [PreP1, P20]

Pour affiner notre compréhension de ces opérateurs non-locaux, il est important d'analyser le comportement de  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  par rapport aux différents éléments constitutifs de l'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + a$ . De la définition de  $\lambda_p$ , on obtient aisément un certain nombre de propriétés de monotonie ou de continuité par rapport aux termes  $a$ ,  $k$  et du domaine  $\Omega$ . L'étude du comportement de  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  pour des perturbations singulières de l'opérateur est, elle, plus délicate. Récemment, j'ai obtenu quelques résultats dans cette direction.

#### 3.3.4.1 Stabilité au sens des viscosités :

Lors de l'étude de la régularité des fronts pulsatoires [P20], en collaboration avec J. Davila et S. Martinez, j'ai montré que les définitions (3.11) (3.12) et (3.14) sont stables au sens des viscosités quand le noyau est de la forme  $k(x, y) := J(x - y)e^{\lambda(x-y)}$  et  $a$  est périodique. Plus précisément, si on considère

$$\lambda_{\varepsilon,p}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) := \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C_{per}^2(\mathbb{R}^d), \varphi > 0, \text{ tel que } \varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d}[\varphi] + a(x)\varphi(x) \leq 0\} \quad (3.15)$$

$$\lambda'_{\varepsilon,p}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) := \inf\{\lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C_{per}^2(\mathbb{R}^d), \varphi \geq 0, \text{ tel que } \varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d}[\varphi] + a(x)\varphi(x) \geq 0\} \quad (3.16)$$

$$\lambda_{\varepsilon,v}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) := \inf_{\varphi \in H_0^1(\mathbb{R}^d), \varphi \neq 0} \frac{\langle \varepsilon\Delta\varphi + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d}[\varphi] + a(x)\varphi, \varphi \rangle}{\|\varphi\|_2^2} \quad (3.17)$$

alors quand  $a \in C_{per}^{0,1}(\mathbb{R}^d)$  on a

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda_{\varepsilon,p}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) = \lambda_{p,per}(\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) \quad (3.18)$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda'_{\varepsilon,p}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) = \lambda'_{p,per}(\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) \quad (3.19)$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda_{\varepsilon,v}(\varepsilon\Delta + \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) = \lambda_v(\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a) \quad (3.20)$$

où  $\lambda_{p,per}$ ,  $\lambda'_{p,per}$  sont définis en remplaçant dans les définitions (3.11) (3.12) l'espace  $C(\Omega)$  par l'espace des fonction périodiques continues  $C_{per}(\mathbb{R}^d)$ .

Dans certain cas, on peut aussi établir la convergence des fonctions propres  $\varphi_{\varepsilon,p}$ . Notamment, quand  $\lambda_{p,per}(\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} + a(x))$  est associée à une fonction propre périodique  $\varphi_p \in C_{per}(\mathbb{R}^d)$ , et si  $a$  et  $J$  sont suffisamment réguliers, on montre que

$$\varphi_{\varepsilon,p} \rightarrow \varphi_p \quad \text{localement uniformément.}$$

La démonstration de ces résultats repose essentiellement sur les propriétés de  $\lambda_{p,per}$ ,  $\lambda'_{p,per}$ ,  $\lambda_{\varepsilon,p}$  et  $\lambda'_{\varepsilon,p}$  et en particulier sur l'égalité  $\lambda_{p,per} = \lambda'_{p,per}$ . Ces résultats restent vrais pour des noyaux  $k(x, y)$  plus généraux, notamment ceux vérifiant la condition de Cornea-Vesely (CV).

#### 3.3.4.2 Comportement asymptotique de $\lambda_p$ vis à vis d'un scaling du noyau :

L'étude du comportement de  $\lambda_p$  vis à vis d'un scaling du noyau  $k$  est un autre élément important dans la compréhension des propriétés de dispersion de certains opérateurs  $\mathcal{L}_\Omega + a$ . Pour des noyaux  $k$  de la forme  $k(x, y) = J(x - y)$  avec  $J$  paire et de masse unité, j'ai étudié dans [PreP1] différents scalings de l'opérateur de

dispersion  $\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} - 1$ . Plus précisément, le comportement en fonction de  $\varepsilon$  de  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a(x))$  où

$$\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega}[\varphi] := \frac{1}{\varepsilon^m} \left( \frac{1}{\varepsilon^d} \int_{\Omega} J \left( \frac{x-y}{\varepsilon} \right) \varphi(y) dy - \varphi(x) \right),$$

est un scaling particulier de l'opérateur  $\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} - 1$  est décrit par :

**Théorème 3.13** ([PreP1]). *Soit  $\Omega$  un domaine régulier ( $C^{0,1}$ ) et soient  $J \in C_c(\mathbb{R}^d) \cap L^1(\mathbb{R}^d)$ , positive, radiale et  $a \in C(\Omega) \cap L^\infty(\Omega)$ . Alors, on a*

- Si  $0 < m \leq 2$   $\lim_{\varepsilon \rightarrow +\infty} \lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a) = -\sup_{\Omega} a$
- Si  $m = 0$ ,  $\lim_{\varepsilon \rightarrow +\infty} \lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,0,\Omega} + a) = 1 - \sup_{\Omega} a$
- Si  $0 \leq m < 2$ ,  $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a) = -\sup_{\Omega} a$
- Si  $m = 2$  et  $a \in C^{0,\alpha}(\Omega)$  pour un  $\alpha > 0$ , alors

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,2,\Omega} + a) = \lambda_1 \left( \frac{K_{2,N} D_2(J)}{2} \Delta + a(x), \Omega \right)$$

où

$$D_2(J) := \int_{\mathbb{R}^N} J(z) z^2 dz, \quad K_{2,N} := \frac{1}{|S^{N-1}|} \int_{S^{N-1}} (\sigma \cdot e_1)^2 d\sigma = \frac{1}{N}$$

et

$$\lambda_1(K_{2,N} D_2(J) \Delta + a, \Omega) := \inf_{\varphi \in H_0^1(\Omega), \varphi \neq 0} \frac{K_{2,N} D_2(J) \int_{\Omega} |\nabla \varphi|^2(x) dx}{2 \|\varphi\|_2^2} - \frac{\int_{\Omega} a(x) \varphi^2(x) dx}{\|\varphi\|_2^2}.$$

De plus, il existe  $\varepsilon_0$  tel que pour tout  $\varepsilon \leq \varepsilon_0$ , il existe une fonction propre  $\varphi_{p,\varepsilon}$  associée à  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a)$ . Quand  $\Omega$  est borné, on a de plus

$$\varphi_{p,\varepsilon} \rightarrow \varphi_1 \quad \text{dans } L^2(\Omega) \quad \text{quand } \varepsilon \rightarrow 0.$$

Les preuves de ces résultats utilisent l'équivalence entre les quantités  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a)$ ,  $\lambda'_p(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a)$ ,  $\lambda_v(\mathcal{M}_{\varepsilon,m,\Omega} + a)$  ainsi que la construction de fonctions test adéquates. La limite singulière  $\varepsilon \rightarrow 0$ , dans le cas  $m = 2$  est plus difficile à obtenir et nécessite, en sus de la construction de fonctions test, le recours à la caractérisation des espaces de Sobolev due à Bougain-Brezis-Mironescu [34, 36, 169, 168]. Un certain nombre de ces résultats s'étendent à des noyaux à support borné singulier, voir [PreP1].

L'extension de ces résultats à des noyaux à support non borné et non symétriques nécessite une meilleure compréhension des relations entre les différentes quantités,  $\lambda_p$ ,  $\lambda'_p$ ,  $\lambda''_p$  et  $\lambda_v$ .

### 3.4 Aspects Numériques

Le principal problème pour la simulation numérique d'équations non locales du type (3.1) et (3.2) est de trouver des schémas astucieux de discrétisation des dérivées et des intégrales garantissant une précision correcte en des temps de calculs raisonnables. En effet, si l'équation traitée n'est plus homogène en espace, la discrétisation de l'opérateur intégral conduit à la résolution de systèmes linéaires denses, ce qui pose un réel problème d'exécution pour des matrices de grande taille. Avec O. Bonnefon et G. Legendre, je travaille sur une approche éléments finis pour simuler une équation linéaire du type

$$\partial_t u(t, x) = \int_{\Omega} k(x, y) u(t, y) dy + a(x) u(t, x) \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (3.21)$$

$$u(0, x) = u_0(x) \quad \text{dans } \Omega \quad (3.22)$$

où  $k$  est un noyau positif symétrique.

### 3.4.1 Formulation Variationnelle

L'idée est simple. En multipliant (3.21) par  $v \in H_0^1(\Omega)$ , on obtient après intégration sur  $\Omega$

$$\partial_t \int_{\Omega} u(t, x)v(x) dx - \int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)u(t, y)v(x) dydx - \int_{\Omega} a(x)v(x)u(t, x) dx = 0. \quad (3.23)$$

La discrétisation en temps de la solution  $u(t, x)$  est standard et peut être traitée comme pour l'équation de la chaleur. De même, on peut utiliser une discrétisation spatiale de  $u(t, x)$  utilisant les éléments finis de Lagrange pour traiter le terme

$$\int_{\Omega} a(x)v(x)u(t, x) dx.$$

Pour discrétiser le terme non local, on procède comme suit :

$$u(t^n, x) \approx \sum_{i=1}^N u_j^{(n)} w_j(x),$$

où  $w_j$  est le  $j^{\text{ème}}$  élément dans la base éléments finis. Ainsi, pour  $v = w_i$ , on a

$$\int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)u(t^n, y)v(x) dydx \approx \int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y) \sum_{j=1}^N u_j^{(n)} w_j(y)w_i(x) dydx,$$

qui peut se écrire comme suit

$$\int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)u(t^n, y)v(x) dydx \approx \sum_{j=1}^N u_j^{(n)} \left( \int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)w_j(y)w_i(x) dydx \right). \quad (3.24)$$

On interpole maintenant la fonction  $x, y \mapsto k(x, y)$  sur la base d'éléments finis de  $H^1(\Omega) \times H^1(\Omega)$  et obtenir ainsi

$$k(x, y) \approx \sum_{k=1}^N \sum_{l=1}^N K_{k,l} w_k(x)w_l(y).$$

De cette interpolation, il vient

$$\int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)w_j(y)w_i(x) dydx \approx \sum_{k=1}^N \sum_{l=1}^N K_{l,k} \int_{\Omega} w_j(y)w_k(y) dy \int_{\Omega} w_l(x)w_i(x) dx.$$

Notons M et K les deux matrices suivantes :

$$M_{ij} := \int_{\Omega} w_i(y)w_j(y) dy \quad \text{et} \quad K_{ij} := k(x_i, y_j).$$

On obtient donc

$$\int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)w_j(y)w_i(x) dydx \approx \sum_{k=1}^N \sum_{l=1}^N M_{il} K_{lk} M_{kj}. \quad (3.25)$$

En injectant (3.25) dans (3.24), on aboutit à

$$\int_{\Omega} \int_{\Omega} k(x, y)u(t^n, y)v(x) dydx \approx \sum_{j=1}^N u_j^{(n)} (MKM)_{ij}$$

La matrice éléments finis représentant le terme intégral est ainsi obtenue comme le produit de 3 matrices,  $MKM$ .

J'ai implémenté cette approche pour la simulation de l'équation de réaction-dispersion suivante :

$$\partial_t u(t, x) = \sigma \Delta u(t, x) + \rho \left( \int_{\Omega} e^{-|x-y|^2} u(t, y) dy - u(x) \int_{\Omega} e^{-|x-y|^2} dy \right) + u(t, x)(r(x) - u(t, x)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \Omega$$

$$u(0, x) = u_0(x)$$

où  $\Omega$  est un rectangle et  $r(x)$  est une fonction régulière positive.

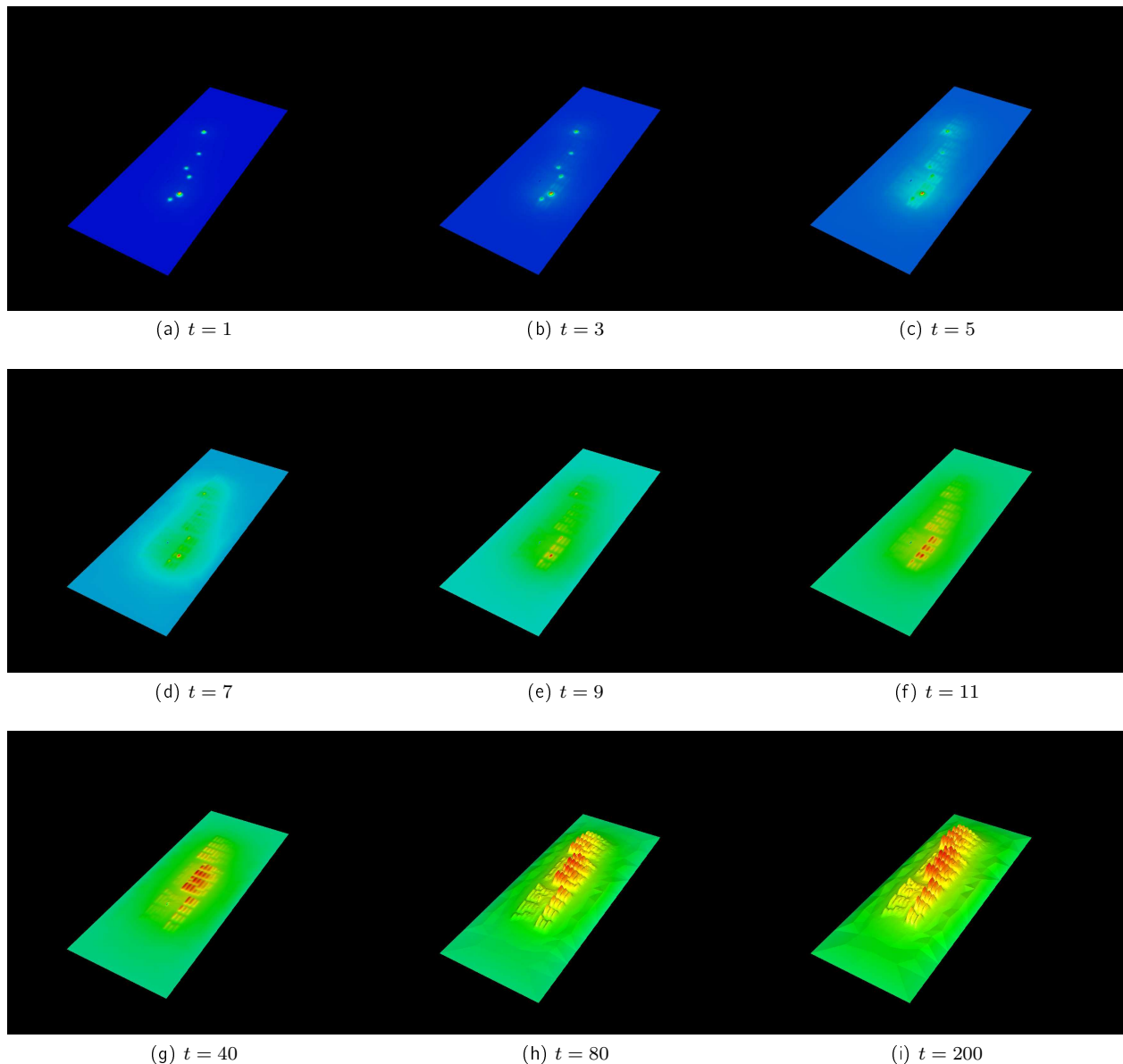


Figure 3.2 – Modèle de propagation d'un pathogène au sein d'un verger composé d'arbres plus ou moins sensible. Simulations obtenues avec Freefem++ pour  $\sigma = 0$ ,  $\rho = 1$  et  $r(x)$  une fonction prédéterminée modélisant un verger. Maillage adapté  $\sim 7000$  triangles et  $\sim 3500$  noeuds, temps de calculs  $\sim 10'$ .



# 4 Modélisation du déplacement des individus

Ce chapitre concerne ma contribution à la modélisation des processus de dispersion à longue distance, et en particulier, l'influence de l'environnement sur le comportement de ces processus [P7, WiP3, P26].

## 4.1 Petit rappel sur la diffusion non locale

Une manière de modéliser le déplacement des individus susceptibles de disséminer à longue distance est de modifier l'approche "marche aléatoire" considérée dans le cas d'une diffusion classique.

Cette approche proposée par Hutson, Martinez, Mischaikow et Vickers [123] consiste à discrétiser l'espace ambiant  $\Omega$  en sites  $\Delta x_i$  et à décrire, à l'aide d'une densité de population, les échanges d'individus entre sites. Par exemple en 1d, si on note

- $\Omega = \mathbb{R}$
- $u(t, x_i)$  la densité d'individu sur le site  $\Delta x_i$  de taille  $|\Delta x_i|$
- $N(t, x_i) = u(x_i, t)|\Delta x_i|$  le nombre d'individus au site  $\Delta x_i$ .
- $\Delta t$ , la durée de transit sur un site

on se ramène alors à décrire  $N(t + \Delta t, x_i)$  en fonction des échanges d'individus entre sites. Pour ce faire, on suppose que :

- "Le taux d'individus allant d'un site  $\Delta x_i$  vers un site  $\Delta x_j$ ,  $k(x_j, x_i)$  (pour simplifier  $k_{i \rightarrow j}$ ) est positif ou nul et constant au cours du temps "
- "La durée de transit est indépendante du site", i.e.  $\Delta t$  indépendant de  $\Delta x_i$ .
- "Il n'y a pas de création de nouveaux individus au cours du transit" i.e.

$$\sum_{j=-\infty}^{+\infty} u(t, x_j)|\Delta x_j| = Cste.$$

- "La moyenne et la variance des distances parcourues par les individus sont bornées" i.e

$$\text{Pour tout } i, \quad \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_j, x_i)|x_i - x_j||\Delta x_j| < +\infty, \quad \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_i, x_j)|x_i - x_j||\Delta x_j| < +\infty,$$

$$\text{Pour tout } i, \quad \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_j, x_i)|x_i - x_j|^2|\Delta x_j| < +\infty, \quad \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_i, x_j)|x_i - x_j|^2|\Delta x_j| < +\infty.$$

Sous ces hypothèses, on déduit que le nombre d'individus  $N_{i \rightarrow}$  qui quittent le site  $i$  durant l'intervalle de temps  $[t, t + \Delta t]$  est proportionnel au nombre d'individus sur le site  $i$ , à la durée de transit  $\Delta t$  et à la taille des sites cibles  $\Delta x_j$ . Ainsi  $N_{i \rightarrow}$  est donné par :

$$N_{i \rightarrow} := u(t, x_i)|\Delta x_i|\Delta t \left( \sum_{j \neq i, j=-\infty}^{+\infty} k(x_j, x_i)|\Delta x_j| \right).$$

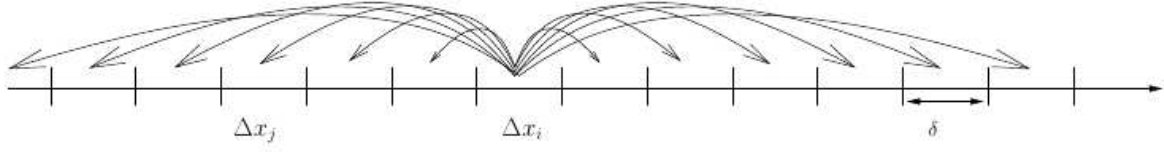


Figure 4.1 – Exemple de transfert spatial unidimensionnel

De même, le nombre d'individus qui migrent vers le site  $i$  est donné par :

$$N_{i\leftarrow} := \left( \sum_{j \neq i, j=-\infty}^{+\infty} k(x_i, x_j) u(t, x_j) |\Delta x_j| \right) \Delta t |\Delta x_i|.$$

Ainsi la variation instantané de  $N(t, x_i)$  au cours du transit est donnée par

$$\begin{aligned} \frac{N(t + \Delta t, x_i) - N(t, x_i)}{\Delta t} &= \frac{N_{i\leftarrow} - N_{i\rightarrow}}{\Delta t} \\ &= \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_i, x_j) u(t, x_j) |\Delta x_j| |\Delta x_i| - \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_j, x_i) u(t, x_i) |\Delta x_i| |\Delta x_j|. \end{aligned}$$

Comme  $N(t, x_i) = u(t, x_i) |\Delta x_i|$ , on obtient la relation suivante :

$$\frac{u(t + \Delta t, x_i) - u(t, x_i)}{\Delta t} = \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_i, x_j) u(t, x_j) |\Delta x_j| - \sum_{j=-\infty}^{+\infty} k(x_j, x_i) u(t, x_i) |\Delta x_j|.$$

Par construction, l'application  $\mathcal{T}$  définie sur  $C(\mathbb{R})$  par

$$\mathcal{T} : v(x) \mapsto \mathcal{T}(v)(x) := \sum_{i,j} k(x_i, x_j) \mathbb{1}_{[x_i - \frac{\Delta x_i}{2}, x_i + \frac{\Delta x_i}{2}]}(x) v(x_j) |\Delta x_j|$$

est linéaire et continue et en faisant tendre  $|\Delta x_j|, \Delta t \rightarrow 0$ , on obtient

$$\partial_t u(t, x) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x, y) u(t, y) dy - u(t, x) \int_{-\infty}^{+\infty} k(y, x) dy.$$

Le terme  $k(x, y) dy$  s'interprète comme la densité du taux de migration du point  $y$  vers le point  $x$ . En écologie, cette densité est apparentée à une densité de probabilité que l'on cherche à estimer. La caractérisation de la forme et des dépendances de ce taux de migration par rapport aux variables environnementales est un sujet de recherche des plus dynamiques actuellement [40, 76, 139, 182, 158].

## 4.2 Impact des hétérogénéités sur la dispersion [P7]

En collaboration avec C. Cortazar, M. Elgueta et S. Martinez [P7], j'ai étudié l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur la dispersion des individus. Pour ce faire, nous avons traité le modèle suivant :

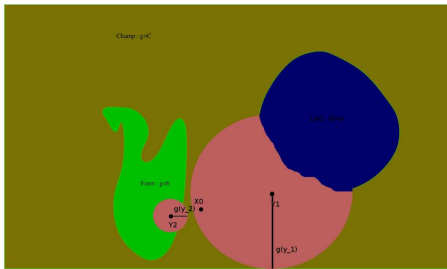
$$\partial_t u(t, x) = \int_{\mathbb{R}^d} J \left( \frac{x_1 - y_1}{g_1(y)}; \dots; \frac{x_d - y_d}{g_n(y)} \right) \frac{u(t, y)}{\prod_{i=1}^d g_i(y)} dy - u(t, x) \quad \text{pour } (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d, \quad (4.1)$$

$$u(0, x) = u_0(x) \geq 0, \quad (4.2)$$

où  $J$  est une densité de probabilité symétrique à support compact et les  $g_i$  sont des fonctions positives bornées. Dans ce modèle, la prise en compte de l'environnement se fait au travers des fonctions  $g_i$  qui viennent modifier localement la distance de dispersion. Plus concrètement, les fonctions  $g_i$  permettent de traduire des contraintes liées à la difficulté/facilité de se déplacer dans l'environnement. Par exemple, si pour simplifier pour tout  $i \in \{1, \dots, d\}$ ,  $g_i = g$  et  $\text{supp}(J) = B(0, 1)$ , pour pouvoir migrer vers une position  $x_0$  fixée, les individus à la position  $y$  doivent vérifier :

$$\left\| \frac{x_0 - y}{g(y)} \right\| \leq 1 \iff y \in B(x_0, g(y)) \iff x_0 \in B(y, g(y)).$$

Ainsi, suivant la position de départ de l'individu ( $y$ ) et conditionnellement au milieu où il se trouve ( $g(y)$ ), cet individu aura plus ou moins de chance de pouvoir migrer vers la position  $x_0$ . Dans ce contexte on peut identifier globalement quatre effets possibles illustrés par le schéma ci-dessous :



$g(y) = 0$  : Pas de possibilité de migration pour ces individus.

$g(y) \approx 0$  : Migration locale

$g(y) \gg 1$  : Migration à très longue distance

$g(y) = +\infty$  : Aucune contrainte de distance

Pour ce modèle, nous avons caractérisé la répartition limite de la densité d'individus (e.g. le comportement asymptotique quand  $t \rightarrow +\infty$  de la solution  $u$ ) en fonction des propriétés de  $g$ . Nous avons identifié deux comportements possibles : soit  $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x) = 0$  pour tout  $x$  (comportement de type diffusion) soit  $u(t, x)$  explose en certains points de l'espace impliquant un phénomène d'accumulation. Ce comportement explosif apparaît quand la fonction  $g$  s'annule "fortement", et peut par exemple correspondre à une zone de pièges.

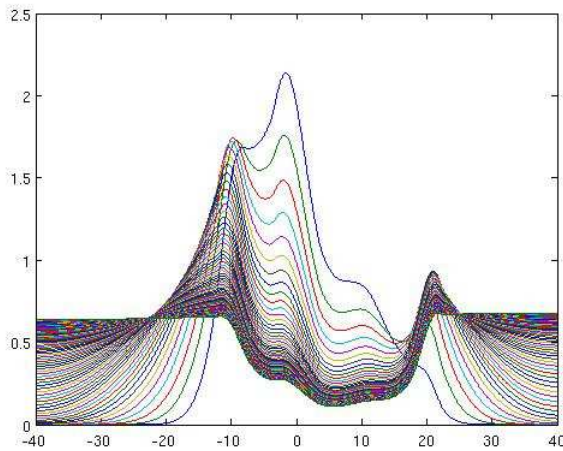


Figure 4.2 –  $g > 0$

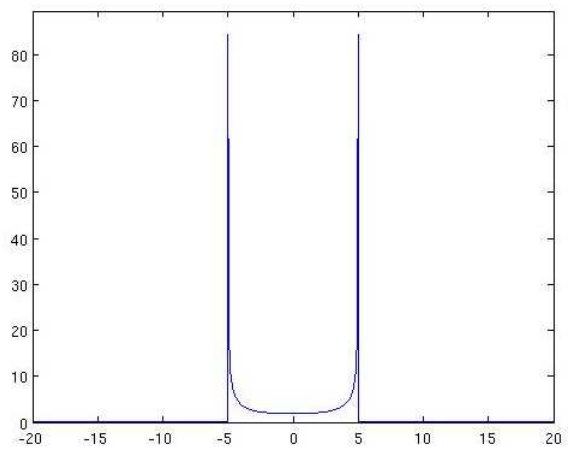


Figure 4.3 –  $g$  modélisant un trou,

On établit le résultat suivant :

**Théorème 4.1** ([P7]). Soient,  $d = 1$ ,  $J \in C_c(\mathbb{R})$ ,  $J \geq 0$  et symétrique et  $g \in C(\mathbb{R})$  une fonction positive et bornée telle que  $\inf_{\mathbb{R}} g > 0$ . Alors pour tout  $u_0 \in L^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$ ,  $u_0 \geq 0$ , il existe une solution positive  $u(t, x) \in C^1(\mathbb{R}^+, L^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R}))$  au problème (4.1)–(4.2). De plus,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x) = 0 \quad \text{localement uniformément.}$$

La démonstration de ce résultat repose essentiellement sur l'existence d'une entropie relative et une estimation *a priori* uniforme sur la norme  $L^2$  de  $u$ . Cette entropie relative a été introduite dans [150] pour des



équations linéaires de ce type. Elle est construite à partir de solutions particulières de l'équation et de son équation duale. Ici, sachant l'existence de solutions stationnaires du problème primal  $p(x)$  et dual  $q(x)$ , on peut montrer que toute solution  $L^2$  de (4.1) vérifie

$$\frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}} q(x) \frac{u^2(t, x)}{p(x)} dx = - \iint_{\mathbb{R}^2} J \left( \frac{x-y}{g(y)} \right) \frac{q(x)p(y)}{g(y)} \left[ \frac{u(t, y)}{p(y)} - \frac{u(t, x)}{p(x)} \right]^2 dx dy.$$

De cette égalité, si  $p$  et  $q$  sont positives, on va pouvoir obtenir le comportement asymptotique de  $u$ . En effet, si  $u(t, x)$  converge faiblement dans  $L^2(\mathbb{R})$  vers une limite  $\bar{u} \in L^2$ , l'égalité ci dessus montre que nécessairement pour presque tout  $x \in \mathbb{R}$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x) = \bar{u}(x) = c_0 p(x)$  avec  $c_0 \in \mathbb{R}$ .

Ainsi le comportement asymptotique de  $u$  se ramène à l'étude des solutions  $p(x)$  et  $q(x)$  et de leurs propriétés.

Pour l'équation (4.1), on peut voir que  $q(x) \equiv 1$  est une solution du problème dual. La difficulté de ce problème réside en fait dans la construction de  $p$  et de sa caractérisation. Sous les hypothèses du Théorème 4.1, nous montrons

**Théorème 4.2** ([P7]). *Soient,  $d = 1$ ,  $J \in C_c(\mathbb{R})$ ,  $J \geq 0$  et symétrique et  $g \in C(\mathbb{R})$  une fonction positive et bornée telle que  $\inf_{\mathbb{R}} g > 0$ , alors il existe  $p(x) \in C(\mathbb{R})$  une solution stationnaire de (4.1) telle que  $\inf_{\mathbb{R}} p(x) > 0$ .*

Ce résultat nous permet d'identifier  $c_0$  quand  $u_0 \in L^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty$ . En effet, comme l'équation (4.1) préserve la masse, si  $u_0 \in L^1$  alors  $u(t, x)$  est uniformément bornés dans  $L^1$ . Par ailleurs, pour tout  $u_0 \in L^\infty$ , nous montrons que  $u(t, x)$  est borné uniformément. Par interpolation on obtient une borne uniforme sur la norme  $L^2$  de  $u(t, x)$  et ainsi pour toute suite  $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$  telle que  $t_n \rightarrow +\infty$ , il existe  $\bar{u} \in L^2$  telle que  $u(t_n, x) \rightharpoonup \bar{u}(x) \in L^2$ . Or pour presque tout  $x \in \mathbb{R}$ ,  $\bar{u}(x) = c_0 p(x)$ , ce qui force  $c_0 = 0$  car  $p \notin L^2(\mathbb{R})$ . La convergence de  $u(t, x) \rightarrow 0$  dans  $L^2$  puis localement uniformément s'obtient en manipulant simplement l'équation.

La construction de cet état d'équilibre se fait en deux étapes. On commence par montrer le Théorème 4.2 pour une classe spécifique de fonctions  $g$  ( $g \in C(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$ ,  $\inf_{\mathbb{R}} g > 0$  et telles que  $g \equiv \alpha_1$  sur  $[R_1, +\infty)$  et  $g \equiv \alpha_2$  sur  $(-\infty, -R_1]$ , où  $R_1, \alpha_1$  et  $\alpha_2$  sont des constantes strictement positives). Puis, on obtient le cas général par approximation et passage à la limite. Pour conserver la propriété  $\inf_{\mathbb{R}} p(x) > 0$  lors du passage à la limite, on établit une estimation de type Harnack sur les solutions stationnaires positives du problème (4.1). On montre plus précisément que :

**Théorème 4.3** ([P7]). *Soit  $p(x)$  une solution stationnaire positive du problème (4.1) alors il existe deux constantes  $C := C(J, g)$  et  $D := D(J, g)$  telles que*

$$p(x) \leq C \int_{y-D}^{y+D} p(z) dz \quad \text{pour tout } x, y \in \mathbb{R}.$$

**Remarque 4.1.** *Cette estimation de type Harnack est différente de celles obtenues dans [P14]. C'est une estimation ponctuel en fonction d'une norme  $L^1_{loc}(\mathbb{R})$  de la solution.*

En travaillant sur les hypothèses on peut étendre le Théorème 4.1 à des noyaux moins réguliers et à des fonctions  $g$  qui s'annulent, voir [P7]. Une partie de ces résultats s'étende aussi en dimension supérieure, voir [70].

### 4.3 Discussion et Perspectives [P26]

D'autres types d'effets de l'environnement sont actuellement envisagés et en particulier, la modélisation de l'attractivité d'un site [WiP3]. Un moyen d'incorporer cet effet est d'introduire de nouvelles fonctions  $h_i(x)$  décrivant l'influence de cette attractivité. Concrètement, on regarde maintenant une équation de la forme

$$\partial_t u(t, x) = \int_{\mathbb{R}^d} J \left( \frac{x_1 - y_1}{h_1(x)g_1(y)}; \dots; \frac{x_n - y_n}{h_n(x)g_n(y)} \right) u(t, y) d\mu(y) - \alpha(x)u(t, x) \quad \text{pour } (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d, \quad (4.3)$$

$$u(0, x) = u_0(x) \geq 0, \quad (4.4)$$

où  $\alpha(x) = \int_{\mathbb{R}^d} J \left( \frac{x_1 - y_1}{h_1(y)g_1(x)}; \dots; \frac{x_n - y_n}{h_n(y)g_n(x)} \right) d\mu(y)$ .

Pour comprendre comment agissent ces fonctions  $h_i$ , comme dans l'exemple ci-dessus, posons pour tout  $i \in \{1, \dots, d\}$ ,  $g_i = g$ ,  $h_i = h$  et  $\text{supp}(J) = B(0, 1)$ . Ainsi pour pouvoir migrer vers une position  $x_0$  fixée, les individus à la position  $y$  doivent vérifier :

$$\left\| \frac{x_0 - y}{g(y)h(x_0)} \right\| \leq 1 \iff y \in B(x_0, g(y)h(x_0)) \iff x_0 \in B(y, g(y)h(x_0)).$$

La dispersion des individus est ainsi conditionnée par le point de départ et d'arrivée. On peut remarquer que l'équation (4.1) est un cas particulier de l'équation (4.3) où tous les points ont la même attractivité (i.e.  $h \equiv 1$ ).

Les techniques d'analyses utilisées dans l'étude de (4.1) ne se transposent pas complètement à (4.3) et pour le moment je n'ai obtenu que des résultats partiels. En particulier, une obstruction importante concerne l'existence d'une inégalité de type Harnack caractérisant les solutions stationnaires positives de (4.3). Ce problème reste à ce jour un problème ouvert.

Les questions liées à la dispersion des individus restent centrales en écologie et le modèle ci-dessus présente un moyen, parmi d'autres, de prendre en compte les événements de dispersion à longue distance. En collaboration avec les collègues de l'unité BioSP S. Soubeyrand, J. Fayard, et L. Roques, nous avons exploré un autre type de modèle, susceptible de décrire des "patterns" de dispersion, généralement expliqués par des effets de dispersion à longue distance [P26]. L'idée novatrice introduite par S. Soubeyrand est de définir la notion de *dispersion groupée*. Cette notion repose sur l'idée que pour certaines familles d'organismes, la dispersion des individus se fait au sein d'un groupe. Par exemple, suite à une rafale de vent, on peut supposer que plusieurs propagules peuvent être libérées et transportées dans un volume d'air plus ou moins grand. La description du mouvement des individus se décompose ainsi en une dispersion non locale du barycentre du groupe et un mouvement diffusif au sein du groupe.

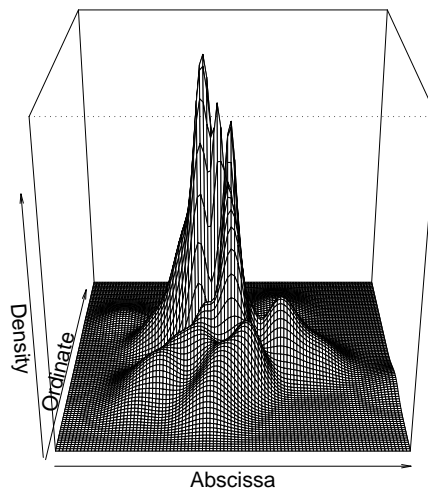


Figure 4.4 – Représentation de la densité de probabilité de la position d'une particule d'un groupe inconnu conditionnellement à la position du barycentre du groupe

Ce travail exploratoire permet de définir de nouveaux modes de dispersion dont les propriétés restent encore à étudier.



# 5 Persistance vs Extinction

Ce chapitre est consacré à l'étude de critères de persistance pour des populations décrites par une équation intégrodifférentielle du type :

$$\partial_t u(t, x) = \int_{\Omega} k(x, y) u(t, y) - u(t, x) \int_{\Omega} k(y, x) dy + f(x, u(t, x)) \quad \text{pour } t, x \in \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (5.1)$$

$$u(0, x) = u_0 \quad (5.2)$$

où  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  est un domaine de  $\mathbb{R}^d$ , éventuellement  $\mathbb{R}^d$  lui-même,  $k(x, y)$  est un noyau de dispersion et  $f(x, u)$  est une fonction non linéaire décrivant les processus de naissance et de mort au sein de la population.

Dans ce chapitre, sauf mention contraire, nous considérerons que la fonction non linéaire  $f(x, s)$  est du type Fisher-KPP, c'est à dire que  $f(x, s) \in C^{1,\alpha}(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R})$  vérifie

$$\begin{cases} f(\cdot, 0) \equiv 0, \\ \text{Pour tout } x \in \mathbb{R}^d, f(x, s)/s \text{ est une fonction décroissante sur } (0, +\infty). \\ \text{Il existe } S(x) \in C(\Omega) \cap L^\infty(\Omega) \text{ tel que } f(x, S(x)) \leq 0 \text{ pour tout } x \in \Omega. \end{cases}$$

Un exemple typique de telles fonctions est donné par  $f(x, s) := s(a(x) - b(x)s^p)$  avec  $a, b$  borné,  $b > 0$  et  $p > 1$ . Sous cette forme, on peut facilement associer les différents processus démographiques aux différents coefficients. Le coefficient  $a(x)$  sera associé à un processus de natalité tandis que  $b(x)$  sera associé à un processus de mortalité.

Pour simplifier l'exposé des résultats qui suivent, la non-linéarité  $f$  sera supposée de la forme  $s(a(x) - s)$ . De plus, nous considérerons le noyau de dispersion de la forme  $k(x, y) = J(x - y)$  où  $J$  vérifie

$$(H1) \quad J \in C(\mathbb{R}^d) \cap L^1(\mathbb{R}^d), \quad J \geq 0, \quad J(-z) = J(z) \quad \text{et} \quad \int_{\mathbb{R}^d} J(z) dz = 1.$$

$$(H2) \quad J \text{ est à support compact et } J(0) > 0$$

## 5.1 Critère de persistance [P4, P18, P13, P20, P16]

L'objectif principal est de trouver des conditions sur  $J, a$  qui caractérisent la persistance vs l'extinction de l'espèce modélisée par (5.1). La dérivation de critère de persistance pour ces équations non locales emprunte un bon nombre d'idées développées pour l'étude de la persistance de population modélisée par une équation de réaction diffusion

$$\partial_t u(t, x) = \Delta u(t, x) + u(t, x)(a(t, x) - u(t, x)) \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (5.3)$$

$$+ \text{ Conditions de bord} \quad (5.4)$$

où  $\Omega$  est un domaine de  $\mathbb{R}^d$ , éventuellement  $\mathbb{R}^d$ . Pour ces équations de réaction diffusion, suivant les propriétés de l'environnement considérées (périodique, quasi-périodique, ergodique, modélisant un changement climatique, ...), on trouve dans la littérature de multiple critères de persistance, voir [19, 20, 29, 29, 16, 30, 49, 50, 51, 93, 155, 157, 167, 185, 199].

Pour ce type de non-linéarité, que ce soit pour l'équation (5.1) ou pour l'équation de réaction diffusion (5.3), la fonction  $u \equiv 0$  est toujours une solution du problème. Dans la perspective d'obtenir un critère de persistance, il est ainsi assez logique d'étudier la stabilité/instabilité de cette solution. Une question fondamentale sera donc de définir et caractériser cette stabilité. Pour une équation de réaction diffusion, on est ainsi amené à étudier les propriétés spectrales de l'opérateur  $\partial_t - \Delta - a(t, x)$ . Quand l'environnement est indépendant du temps,

$a(t, x) = a(x), \forall x$ , l'étude du spectre  $\sigma(\partial_t - \Delta - a(t, x))$  se ramène à l'étude de la première valeur propre  $\lambda_1$  de l'opérateur elliptique  $\Delta + a$ , i.e

$$\Delta\varphi(x) + a(x)\varphi(x) + \lambda\varphi(x) = 0 \quad \text{dans } \Omega,$$

+ conditions de bord.

Dans cette situation, dans la plupart des cas, on peut montrer que la connaissance du signe de  $\lambda_1$  fournit un critère optimal de persistance. Plus précisément, on montre qu'il existe une unique solution stationnaire positive de (5.3) si et seulement si  $\lambda_1 < 0$ . L'existence d'une fonction propre positive  $\varphi_1$  et de différentes formulations variationnelles pouvant servir de définition pour  $\lambda_1$  s'avère cruciale dans l'établissement de ces résultats.

L'obtention de critères de persistance pour des équations intégrodifférentielles du type (5.1) est plus récente et s'appuie sur les mêmes idées. On est ainsi amené à étudier le spectre de l'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega - j + a$ , où  $j$  et  $\mathcal{L}_\Omega$  sont définis par

$$j(x) := \int_{\Omega} J(x-y) dy, \quad \mathcal{L}_\Omega[\varphi](x) := \int_{\Omega} J(x-y)\varphi(y) dy$$

et à caractériser l'ensemble des solutions positives du problème non local suivant :

$$\mathcal{L}_\Omega[u](x) - j(x)u(x) + u(x)(a(x) - u(x)) = 0 \quad \text{dans } \Omega. \quad (5.5)$$

A ma connaissance Hutson, Martinez, Mischaikow, et Vickers [123] sont les premiers à présenter un critère de persistance reposant sur une étude du spectre de ce type d'opérateur. Dans ce travail, l'existence d'une valeur propre  $\lambda_1$  associée à une fonction propre positive  $\varphi_1$  est prouvée quand  $\Omega$  est un domaine borné de  $\mathbb{R}$  ( $\Omega = (-R, R)$ ) et les fonctions  $j, a$  sont régulières. Cependant, les auteurs n'obtiennent qu'une condition suffisante pour l'existence d'une solution positive du problème (5.5). Ces travaux ont ensuite été repris et complétés par Bates et Zhao [10] pour obtenir une condition nécessaire et suffisante d'existence d'une solution positive de (5.5) quand  $\Omega$  est un domaine borné de  $\mathbb{R}$ ,  $j$  et  $a$  sont des fonctions régulières et qu'il existe une valeur propre  $\lambda_1$  associée à une fonction propre positive  $\varphi_1$ .

En collaboration avec J. Davila (DIM-Uchile) et S. Martinez (DIM-Uchile), en s'appuyant sur les travaux [10, 123], nous avons obtenu un critère de persistance optimal pour des environnements périodiques unidimensionnels [P18]. Plus précisément, nous montrons

**Théorème 5.1** ([P18]). *Soient  $\Omega = \mathbb{R}$ ,  $J$  et  $a$  tels que  $J$  vérifie (H1 – H2) et  $a \in C^{0,1}(\Omega)$ . Supposons de plus que  $a$  est une fonction périodique. Alors il existe une unique solution positive, continue,  $p(x)$ , au problème (5.5) si et seulement si  $\lambda_{per}(\mathcal{M} + a) < 0$ , où  $\mathcal{M}[\varphi] := J \star \varphi(x) - \varphi(x)$  et  $\lambda_{per}(\mathcal{M} + a)$  est la valeur propre périodique du problème spectral suivant :*

$$\mathcal{M}[\varphi](x) + a(x)\varphi(x) + \lambda\varphi(x) = 0 \quad \text{sur } \mathbb{R},$$

avec  $\varphi \in C_{per}(\mathbb{R})$ . En outre,  $p$  est une fonction périodique et pour le problème d'évolution (5.1)-(5.2) associé, on obtient :

Si  $\lambda_{per}(\mathcal{M} + a) \geq 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \not\equiv 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1) converge localement uniformément vers 0

Si  $\lambda_{per}(\mathcal{M} + a) < 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \not\equiv 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1) converge localement uniformément vers  $p$ .

Comme dans [10, 123], l'existence d'une solution repose de manière essentielle sur l'existence d'une fonction propre positive  $\varphi_{per}$  associée à  $\lambda_{per}$ . L'unicité de cette solution s'obtient ici par une méthode de balayage. En deux mots, cette méthode fonctionne comme suit : Soient  $u$  et  $v$  deux solutions positives, bornées de (5.5), telles que

$$\inf_{\Omega} u > 0 \quad \text{et} \quad \inf_{\Omega} v > 0.$$

Alors pour  $\tau > 0$  assez grand,  $u \leq \tau v$  et par continuité, la quantité suivante est bien définie :

$$\tau^* := \inf\{\tau > 0 \mid u \leq \tau v\}.$$

L'objectif est de montrer que  $\tau^* \leq 1$ . A l'aide du principe du maximum et des caractéristiques de l'équation, on peut montrer que c'est le cas et ainsi obtenir l'inégalité  $u \leq v$ . En intervertissant le rôle de  $u$  et  $v$ , on obtient les

inégalités  $v \leq u \leq \bar{v}$ , qui prouvent l'unicité de la solution positive. Il reste à montrer que toute solution positive  $u$  du problème (5.5) vérifie  $\inf_{\Omega} u > 0$ . Si cette dernière propriété est triviale à obtenir quand  $\Omega$  est borné, elle est beaucoup plus difficile à prouver quand  $\Omega$  est un domaine non-borné. Quand  $a$  est périodique, la preuve de cette propriété passe par une compréhension accrue des propriétés de  $\lambda_1(\mathcal{L}_{(-R,R)} + a(x) - 1)$  et notamment l'obtention de la limite suivante

$$\lambda_{per} = \lim_{R \rightarrow +\infty} \lambda_1(\mathcal{L}_{(-R,R)} + a(x) - 1).$$

On peut légitimement penser que la restriction à des domaines de  $\mathbb{R}$  est purement technique et que de tels critères restent vrais en dimension supérieure. Toutefois, la généralisation de ces résultats se heurte au déficit de compréhension de  $\sigma(\mathcal{L}_{\Omega} - j + a)$  pour des domaines  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$ , et en particulier au manque de résultat d'existence de fonction propre, outil fondamental dans les analyses [10, P12, 123].

## 5.2 Une première généralisation [P13]

Comme je l'ai montré dans le Chapitre 3, la caractérisation du spectre d'un opérateur  $\mathcal{L}_{\Omega} + a$  n'est pas toujours simple et l'existence de fonction propre positive et continue n'est pas toujours garantie. En m'appuyant sur mes résultats sur la caractérisation de la valeur propre principale de l'opérateur  $\mathcal{L}_{\Omega} - j + a$  (Chapitre 3, Section 3.3, Théorème 3.10), je montre que la connaissance du signe de  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} - j + a)$  fournit un critère de persistance adéquat. Plus précisément, pour le problème (5.5) je montre le résultat suivant

**Théorème 5.2** ([P13]). *Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine borné et  $J, a$  tels que  $J$  vérifie (H1 – H2) et  $a \in C(\Omega)$ . Alors il existe une solution positive, continue,  $\tilde{u}$ , au problème (5.5) si et seulement si  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) < 0$ . En outre, quand elle existe cette solution est unique. Par ailleurs, pour l'équation d'évolution (5.1)-(5.2) associée on obtient :*

*Si  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) \geq 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \neq 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1)-(5.2) converge uniformément vers 0*

*Si  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) < 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \neq 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1)-(5.2) converge uniformément vers  $\tilde{u}$ .*

La force de ce critère optimal est qu'il ne nécessite pas l'existence d'une fonction propre associée à  $\lambda_p$ . L'idée est d'exploiter les propriétés de  $\lambda_p$  (cf Chapitre 3 Section 3.3) pour obtenir soit l'existence soit la non-existence de solution du problème non-linéaire. Par exemple, supposons que  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) > 0$  et qu'il existe  $\tilde{u}$  une solution positive continue et bornée de (5.5). Alors  $\tilde{u}$  satisfait

$$\mathcal{L}_{\Omega}[\tilde{u}](x) + (a(x) - j(x))\tilde{u} = b(x)\tilde{u}^2(x) \geq 0,$$

et donc  $\lambda'_p(\mathcal{L}_{\Omega} + (a - j)) \leq 0$ . De la caractérisation de  $\lambda_p$  (Théorème 3.12) on obtient la contradiction

$$0 \geq \lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) > 0.$$

Dans le cas contraire,  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a - j) < 0$ , le critère d'existence de fonction propre (Théorème 3.10) me permet de construire une fonction  $\varphi \in C(\bar{\Omega})$ ,  $\varphi > 0$  telle que

$$\mathcal{L}_{\Omega}[\varphi](x) + (a(x) - j(x))\varphi(x) \geq \frac{-\lambda_p}{2}\varphi(x) \quad \text{sur } \Omega,$$

et ainsi construire une sous-solution positive et bornée du problème. Cette sous-solution bornée permet, par une méthode itérative, la construction d'une solution positive de l'équation (5.5).

Depuis ces travaux, des critères de persistance ont été obtenues par différents auteurs pour d'autres types d'environnement : domaines borné ou périodique en espace [P20],[131, 188], périodique en temps [174], périodique espace-temps [173], localement hétérogène [96, 117, 134, 186]. Dans la plupart de ces travaux, le critère de persistance se base sur une quantité spectrale différente de  $\lambda_p$ ,  $\tilde{\lambda}$  définie par

$$\tilde{\lambda} := \sup \{Re(\mu) \mid \mu \in \sigma(\partial_t - \mathcal{L}_{\Omega} - a(t, x))\},$$

où  $\sigma(\partial_t - \mathcal{L}_\Omega - a(t, x))$  est le spectre de l'opérateur considéré dans l'espace de Banach adéquat. Quand l'environnement est indépendant du temps, cette quantité est équivalente à  $\lambda_p$ . Pour certains environnements dépendant du temps (périodique en temps), cette quantité devrait être équivalente à une définition dans l'esprit de celle donnée par Nadin [154, 155] pour des opérateurs paraboliques.

**Remarque 5.1.** *La généralisation des critères de persistance connus dans le cas de domaine de  $\mathbb{R}$  est à l'origine de mes travaux sur la caractérisation de  $\lambda_p$ . Ces deux questions de recherches, qui peuvent être vues comme indépendantes, se nourrissent mutuellement des résultats obtenus.*

### 5.3 Le cas non-borné [P4]

Très récemment, en collaboration avec H. Berestycki et H. Vo [P4], nous avons obtenu un critère optimal de persistance quand  $\Omega$  est un domaine non borné. Plus précisément, pour un modèle décrivant une niche écologique bornée, (i.e  $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$ ), nous obtenons

**Théorème 5.3** ([P4]). *Soient  $\Omega = \mathbb{R}^d$  et  $J, a$  tels que  $J$  vérifie (H1 – H2) et  $a \in C^{0,\alpha}(\mathbb{R}^d) \cap L^\infty(\mathbb{R}^d)$  satisfait  $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$ . Alors il existe une solution positive,  $\tilde{u}$ , au problème (5.5) si et seulement si  $\lambda_p(\mathcal{M} + a) < 0$  où  $\mathcal{M}[\varphi] := J \star \varphi - \varphi$ . En outre, quand elle existe, cette solution est unique et  $\tilde{u} \in L^1$ . Par ailleurs, pour l'équation d'évolution (5.1)-(5.2) associée, on obtient :*

*Si  $\lambda_p(\mathcal{M} + a) \geq 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \neq 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1)-(5.2) converge uniformément vers 0*

*Si  $\lambda_p(\mathcal{M} + a) < 0$ , alors pour toute donnée initiale  $u_0 \geq \neq 0$ , la solution positive  $u(t, x)$  du problème d'évolution (5.1)-(5.2) converge uniformément vers  $\tilde{u}$ . Si de plus  $u_0 \in L^1(\mathbb{R}^d)$  alors la convergence est dans  $L^1(\mathbb{R}^d)$*

La démonstration de ces résultats s'appuie sur des caractérisations précises de  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + (a - j))$  quand  $\Omega$  est un domaine non borné (cf Chapitre 3, Section 3.3, Théorème 3.12) et différents schémas d'approximations. L'une des difficultés de cette analyse réside dans le manque d'estimation *a priori* permettant d'extraire d'une suite de fonctions bornées, une sous-suite convergente. Le schéma d'approximation devient alors crucial pour obtenir des propriétés supplémentaires sur les suites construites. Pour ce problème, la solution stationnaire est dans  $L^1$  et ainsi ne peut être strictement positive comme dans le cas périodique. L'unicité de cette solution ne s'obtient donc pas par une méthode de balayage comme dans la situation périodique mais par un argument énergétique. Le comportement asymptotique s'obtient à l'aide d'identités différentielles qui nous permettent de contrôler certaines normes  $L^1$ .

### 5.4 Le modèle de refuge [P16]

Les modèles avec refuge sont aussi une classe de modèles où des critères d'existence optimaux existent. Le prototype de ce type de modèle est le suivant :

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{L}_\Omega[u](t, x) - j(x)u(t, x) + u(t, x)(a(x) - b(x)u^{p-1}(t, x)) \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (5.6)$$

$$u(0, t) = u_0 \geq \neq 0 \quad \text{sur } \Omega \quad (5.7)$$

avec  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine borné,  $p > 1$  et  $b(x) \geq 0$  est telle qu'il existe un sous domaine  $\omega$  où  $b$  s'annule. Ce modèle est une variante du modèle de Fisher-KPP dans laquelle la contrainte de saturation globale du milieu est affaiblie. Cette nouvelle contrainte permet de modéliser une situation où il existe des zones de l'espace sans mortalité. Ecologiquement parlant, cela reproduit une situation idéalisée où il existe une zone où la capacité d'accueil et les conditions démographiques sont telles que la population peut s'accroître de façon Maltusienne.

Comme pour les modèles de type Fisher-KPP, on se concentre sur les critères d'existence de solutions positives de l'équation

$$\mathcal{L}_\Omega[u](x) - j(x)u(x) + u(x)(a(x) - b(x)u^{p-1}(x)) = 0 \quad \text{dans } \Omega \quad (5.8)$$

où  $b(x) = 0$  sur  $\omega \subset \Omega$  un sous domaine de  $\Omega$ .

Pour la version locale de (5.8) :

$$\Delta u(x) + u(x) (a(x) - b(x)u^{p-1}(x)) = 0 \quad \text{dans } \Omega \quad (5.9)$$

$$u(x) = 0 \quad \text{sur } \partial\Omega \quad (5.10)$$

il est bien connu [48, 93, 94, 95] qu'il existe une solution positive bornée de (5.9)–(5.10) si et seulement si les inégalités suivantes sont vérifiées

$$\lambda_1(\Delta + a, \Omega) < 0 < \lambda_1(\Delta + a, \omega).$$

Je montre dans [P16] que ce type de critère reste valide pour l'équation (5.8) si on remplace  $\lambda_1$  par  $\lambda_p$ . Plus précisément,

**Théorème 5.4** ([P16]). *Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  un domaine borné et  $J, a \in C(\Omega), b \in C(\Omega)$  telles que  $J$  vérifie (H1 – H2) et  $b \geq 0$ . Supposons de plus qu'il existe un sous-domaine  $\omega$  tel que  $b|_\omega \equiv 0$ . Alors il existe une solution positive,  $\tilde{u}$ , au problème (5.8) si et seulement si*

$$\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) < 0 < \lambda_p(\mathcal{L}_\omega + a).$$

**Remarque 5.2.** *Du point de vue écologique, le critère de persistance reste la condition  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a) < 0$ . En effet, quand  $\lambda_p(\mathcal{L}_\omega + a) \leq 0$ , la solution du problème d'évolution explose en temps infini sur tout  $\Omega$ . Ce comportement garantit de facto la persistance de l'espèce. La condition  $\lambda_p(\mathcal{L}_\omega + a) > 0$  n'est là que pour forcer l'existence d'un équilibre borné globalement attractif.*

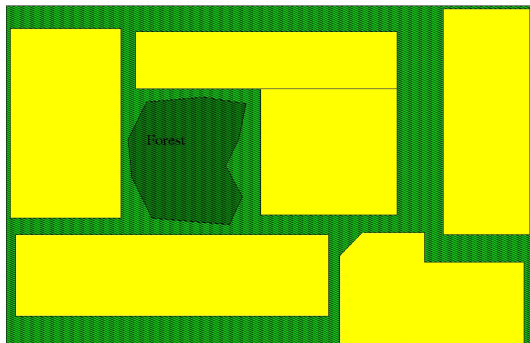
D'autres modèles avec refuge ont été récemment étudiés [96, 141], menant à l'obtention d'autres critères d'existence de solutions bornées.

## 5.5 1<sup>er</sup> utilité de ces critères : le cas d'un contrôle partiel [P16]

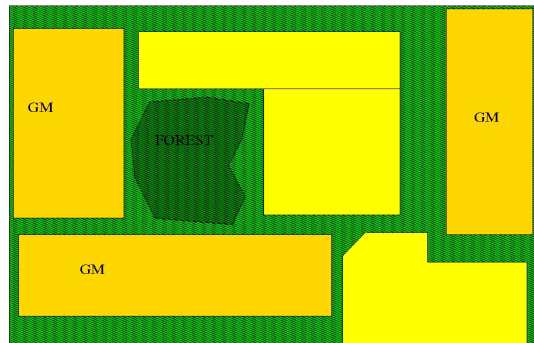
Dans le cadre du projet ERC AMIGA, je me suis penché sur l'évaluation de l'impact de certaines pratiques agricoles sur la survie d'espèces non-cibles. Pour tenter de comprendre cet impact, j'ai étudié les critères de persistance que l'on pouvait obtenir dans un modèle naïf intégrant une pratique agricole. Plus précisément, on considère que la démographie de la population peut être décrite par l'équation intégrodifférentielle

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{L}_\Omega[u](t, x) - j(x)u(t, x) + u(t, x) (a_0(x) + \kappa a_1(x) - b(x)u(t, x)) \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (5.11)$$

où  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  est un domaine borné,  $b$  est un taux de mortalité et  $a_0 + \kappa a_1$  est un taux de croissance intégrant la pratique agricole via  $\kappa$ . Ici, l'idée originale vient de la forme du taux de croissance  $a_0(x) + \kappa a_1(x)$ , qui dépend de 3 paramètres. Ces trois paramètres peuvent s'interpréter comme suit :  $a_0$  représente un taux de croissance intrinsèque de la population dans un paysage donné en l'absence de traitement,  $a_1$  est une zone agricole où un traitement est utilisé et  $\kappa \in \mathbb{R}$  un paramètre de contrôle décrivant la nocivité de cette pratique. Le schéma ci dessous illustre les situations envisagées :



(a) Paysage sans OGM



(b) Paysage avec des champs OGM

L'idée maintenant est d'étudier l'influence du paramètre  $\kappa$  sur la dynamique décrite par (5.11). Pour ce faire on



étudie le comportement des critères d'existence en fonction de  $\kappa$ . En l'absence de zone de refuge ( $\inf b(x) > 0$ ), j'obtiens :

**Théorème 5.5** ([P16]). *Soient  $J, a_i \in C(\Omega)$  et  $b \in C(\Omega)$  telles que  $J$  vérifie (H1 – H2) et  $\inf_{\Omega} b > 0$ . Alors il existe  $\kappa^* \in [-\infty, \infty)$ , de sorte que pour tout  $\kappa > \kappa^*$  il existe une unique solution stationnaire continue positive  $u_{\kappa}$  de (5.11). Lorsque  $\kappa^* \in \mathbb{R}$ , pour tout  $\kappa \leq \kappa^*$ , il n'y a aucune solution positive de (5.11). De plus, nous avons la trichotomie :*

- $\kappa^* = -\infty$  quand  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega \setminus \Omega_1} - j + a_0) < 0$ ,
- $\kappa^* \in [-\infty, \infty)$  quand  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega \setminus \Omega_1} - j + a_0) = 0$ ,
- $\kappa^* \in \mathbb{R}$  quand  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega \setminus \Omega_1} - j + a_0) > 0$ .

En outre, l'application  $\kappa \rightarrow u_{\kappa}$  est monotone croissante et nous avons

$$\begin{aligned} \forall x \in \bar{\Omega} \quad \lim_{\kappa \rightarrow +\infty} u_{\kappa}(x) &= +\infty, \\ \forall x \in \bar{\Omega} \quad \lim_{\kappa \rightarrow \kappa^{*+}} u_{\kappa}(x) &= u_{\infty}(x), \end{aligned}$$

où  $u_{\infty} \equiv 0$  sur  $\Omega_1 := \{x \in \Omega \mid a_1(x) > 0\}$  et  $u_{\infty}$  est une solution positive bornée de l'équation

$$\mathcal{L}_{\Omega \setminus \Omega_1}[u] - j(x)u(x) + u(x)(a_0(x) - b(x)u(x)) = 0 \quad \text{sur} \quad \Omega \setminus \Omega_1.$$

En sus,  $u_{\infty}$  est non triviale uniquement quand  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega \setminus \Omega_1} - j + a_0) < 0$ .

Comme attendu, le domaine où aucun contrôle n'est exercé joue un rôle central dans la persistance de l'espèce. Lorsque les conditions sont assez favorables sur  $\Omega \setminus \Omega_1$ , on montre que les espèces survivront à toute pratique agricole. Pour obtenir ces résultats, les propriétés de monotonie de  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a)$  par rapport au domaine et  $a$  (cf Chapitre 3 Proposition 3.1) ainsi que l'existence d'une mesure positive associée à  $\lambda_p(\mathcal{L}_{\Omega} + a)$  (cf Chapitre 3 Théorème 3.11) sont des éléments fondamentaux dans les preuves et en particulier pour définir  $\kappa^*$ .

Lorsqu'un refuge  $\omega$  existe, j'obtiens aussi une description assez complète de l'ensemble des solutions positives de (5.8). Dans cette situation, je montre que l'existence ou non de solutions positives bornées est régie par deux paramètres critiques  $\kappa^*$  et  $\kappa^{**}$ . Ce deuxième paramètre critique est intimement lié à la deuxième condition nécessaire pour l'existence d'une solution bornée dans une telle situation. On trouvera une description complète des résultats dans le cas d'un modèle refuge dans [P16].

**Remarque 5.3.** *Au vu des résultats et compte tenu des propriétés de  $\lambda_p$ , on s'attend à ce que la surface de culture contrôlée  $a_1$  ait un effet bien plus important sur la persistance d'une espèce que la toxicité de la pratique en elle-même. Mais ceci reste à confirmer par une étude plus approfondie de la dépendance de  $\kappa^*$  par rapport aux différents paramètres du problème. Ainsi, si les préconisations faites aux agriculteurs, concernant l'instauration de zone refuge, ne peuvent que favoriser la persistance d'une espèce, elle n'en sont en rien garantes de sa survie.*

## 5.6 Comparaison entre différentes stratégies de dispersion [P4]

Dans la nature, les organismes vivants ont développé une large variété de stratégies de dispersion. Ces stratégies sont le fruit de "choix" évolutifs conduisant à une meilleure adaptation des espèces à leur environnement. Pour tenter de comprendre ces "choix" évolutifs, l'étude des propriétés des critères de persistance s'avère très informative. Dans ce contexte, la définition des stratégies de dispersion et la comparaison de leurs mérites respectifs sont déjà des problèmes en soi. Une manière de faire est d'introduire la notion de *budget de dispersion*, introduite dans [123]. A cette fin, revenons à la description de la dispersion à longue distance décrite dans le Chapitre 4 Section 4.1.

### 5.6.1 Le budget de dispersion

L'idée principal derrière la notion de "*budget de dispersion*" est la suivante :

**A cause de contraintes environnementales ou de développement, on peut considérer que la quantité d'énergie consacrée par chaque individu pour la dispersion de ces descendants est fixe.**

Notons  $u$ , la densité de la population considérée et supposons, par exemple, qu'elle représente une population d'arbres qui produit et disperse ses graines. Pour cette population, plusieurs stratégies de dispersion sont alors possibles : elle peut "choisir" de ne disperser que quelques graines sur de longues distances ou un grand nombre de graines sur une courte distance ou, bien sûr, tout autre stratégie intermédiaire. Nous pouvons donc supposer que les coûts impliqués dans la dispersion sont proportionnels :

- au nombre de personnes dispersées,
- à une fonction symétrique croissante  $\alpha$  qui ne dépend que de la distance parcourue.

Par exemple, pour une population d'arbres, la fonction  $\alpha$  peut, en quelque sorte, être liée à la quantité d'énergie utilisée pour produire des semences avec des formes sophistiquées et/ou des composants permettant de profiter du vent, de la gravité ou de tout autre moyen de transport.

Maintenant, si on discrétise uniformément l'espace  $\mathbb{R}^d$  par des cubes de volume  $\Delta x$  centré en  $x_i$  et qu'on discrétise le temps en intervalle  $\Delta t$ , on peut calculer les coûts  $C(x_i, x_j)$  associés au transfert d'un site  $j$  vers un site  $i$

$$C(x_j, x_i) = k(x_j, x_i)\alpha(x_i - x_j)u(x_j, t)(\Delta x)^2\Delta t,$$

où le terme  $k(x_j, x_i)u(x_j, t)(\Delta x)^2\Delta t$  représente le nombre total d'individus transférés d'un site  $j$  vers un site  $i$  au moyen du noyau de dispersion  $k$ . Au cours de l'intervalle de temps  $\Delta t$ , le coût total pour un site typique  $j$  est donc :

$$u(x_j, t)\Delta x\Delta t \sum_i k(x_j, x_i)\alpha(x_i - x_j)\Delta x.$$

Si pour chaque individu, la quantité d'énergie consacrée pour la dispersion de ces descendants est fixe, cela implique que

$$\sum_i k(x_i, x_j)\alpha(x_j - x_i)\Delta x = c_0$$

où  $c_0 > 0$  est une constante. En faisant tendre le volume des cubes  $\Delta x$  vers 0, on obtient

$$\int_{\mathbb{R}^d} k(x, y)\alpha(y - x) dx = c_0.$$

Pour un noyau de dispersion  $k$  qui ne dépend que de la distance parcourue, (ie  $k(x, y) = J(x - y)$ ), on obtient

$$\int_{\mathbb{R}^d} J(z)\alpha(z) dz = c_0. \quad (5.12)$$

En fixant  $\alpha$  et  $c_0$ , on conditionne le choix du noyau utilisé pour décrire le processus de dispersion. En effet, pour que la contrainte (5.12) soit vérifiée on utilisera le noyau  $\frac{c_0}{\int_{\mathbb{R}^d} J(z)\alpha(z) dz} J(z)$  pour décrire le processus de dispersion i.e.  $(\mathcal{L}_{\mathbb{R}^d} - j)$ . Fixer le *budget de dispersion* signifie maintenant que le processus de dispersion impliqué est défini par l'opérateur

$$\mathcal{D}[\varphi] := \mathcal{L}_{\mathbb{R}^d}[\varphi] - j(x)\varphi = \frac{c_0}{\int_{\mathbb{R}^d} J(z)\alpha(z) dz} (J \star \varphi - \varphi).$$

## 5.6.2 Influence du rayon de dispersion

Pour étudier les effets du rayon de dispersion sur la survie d'une espèce, il est raisonnable d'étudier les critères de persistance d'un modèle Fisher-KPP pour une famille de noyaux  $J_\varepsilon(z) := \frac{1}{\varepsilon^d} J\left(\frac{z}{\varepsilon}\right)$ . Si la dispersion est contrainte par un *budget de dispersion*, on est amené à étudier des critères d'existence de solutions positives pour l'équation

$$\mathcal{D}_\varepsilon[u] + u(x)(a(x) - u(x)) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^d,$$

où  $\mathcal{D}_\varepsilon[\varphi] := \frac{c_0}{\int_{\mathbb{R}^d} J_\varepsilon(z)\alpha(z) dz} (J_\varepsilon \star \varphi - \varphi)$  et  $a$  décrit la niche écologique de l'espèce.

Pour la fonction de coûts  $\alpha(z) = |z|^m$ , le terme  $\frac{c_0}{\int_{\mathbb{R}^d} J_\varepsilon(z)\alpha(z) dz}$  se calcule simplement et on obtient

$$\mathcal{D}_\varepsilon[\varphi] = \frac{\alpha_0(m)}{\varepsilon^m} (J_\varepsilon \star \varphi - \varphi) \quad \text{avec} \quad \alpha_0 := \frac{c_0}{\int_{\mathbb{R}^N} J(z)|z|^m dz}.$$

Notons,  $\mathcal{M}_{\varepsilon,m}$  l'opérateur définie par  $\mathcal{D}_\varepsilon$  pour la fonction de coût  $\alpha(z) = |z|^m$ , i.e.

$$\mathcal{M}_{\varepsilon,m}[\varphi] := \frac{\alpha_0(m)}{\varepsilon^m} (J_\varepsilon \star \varphi - \varphi).$$

Pour ce type de fonction de coûts, on étudie donc le comportement du critère d'existence de solutions positives de l'équation

$$\mathcal{M}_{\varepsilon,m}[u](x) + u(x)(a(x) - u(x)) = 0 \quad \text{dans} \quad \mathbb{R}^d, \quad (5.13)$$

en fonction de  $\varepsilon$  et  $m$ .

De la formulation de l'opérateur de dispersion  $\mathcal{M}_{\varepsilon,m}$ , deux stratégies se dégagent. L'espèce a le "choix" entre  $\varepsilon$  grand, ce qui correspond à une stratégie consistant à disperser très loin peu de descendants ou  $\varepsilon$  petit, ce qui correspond à la stratégie inverse, c'est-à-dire disperser un grand nombre de descendants sur une courte distance.

En collaboration avec H. Berestycki et H. Vo [P4] nous étudions le problème (5.13) où  $a$  décrit une niche écologique bornée ( $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$ ). Dans cette situation, nous étudions séparément les trois situations suivantes :  $m = 0$ ,  $0 < m < 2$  et  $m = 2$ . Commençons par le cas  $m = 0$ . Dans ce cas, nous obtenons le résultat suivant :

**Théorème 5.6** ([P4]). *Soient  $J$  et  $a \in C^{0,1}(\mathbb{R}^d) \cap L^\infty(\mathbb{R}^d)$  tels que  $J$  vérifie (H1–H2) et  $a$  satisfait la condition  $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$  et soit  $m = 0$ . Alors il existe  $\varepsilon_0 \in (0, +\infty]$  tel que pour tout  $\varepsilon < \varepsilon_0$  il existe une solution positive  $u_\varepsilon$  de (5.13). Par ailleurs, en  $\varepsilon_0$ , nous avons*

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow \varepsilon_0} u_\varepsilon(x) = (a(x) - 1)^+,$$

où  $s^+$  désigne la partie positive de  $s$  (ie  $s^+ = \sup\{0, s\}$ ). En outre, nous avons

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} u_\varepsilon(x) = v(x) \quad \text{pour presque tout} \quad x \in \mathbb{R}^d$$

où  $v$  est une solution bornée positive de

$$v(x)(a(x) - v(x)) = 0 \quad \text{dans} \quad \mathbb{R}^d.$$

Lorsque  $\varepsilon_0 < +\infty$  et, en plus,  $a(x)$  est symétrique ( $a(-x) = a(x)$  pour tout  $x$ ) et l'application  $t \rightarrow a(tx)$  est décroissante pour tout  $x, t > 0$ , alors  $\varepsilon_0$  est optimal, en ce sens que pour tout  $\varepsilon \geq \varepsilon_0$  il n'y a pas de solution positive de (5.13).

Comme dans le cas classique, on voit que les stratégies avec un faible rayon de dispersion sont toujours garantes de la persistance de l'espèce. Lorsque  $m > 0$ , la caractérisation change et une nouvelle structure émerge. En particulier, pour les grandes valeurs de  $\varepsilon$ , nous montrons qu'il existe toujours une solution positive. Pour être plus précis, nous obtenons les théorèmes suivants :

**Théorème 5.7** ([P4]). *Soient  $J$  et  $a \in C^{0,1}(\mathbb{R}^d) \cap L^\infty(\mathbb{R}^d)$  tels que  $J$  vérifie (H1–H2) et  $a$  satisfait la condition  $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$  et soit  $0 < m < 2$ . Alors il existe  $\varepsilon_0 \leq \varepsilon_1 \in (0, +\infty)$  tels que pour tout  $\varepsilon < \varepsilon_0$  et pour tout  $\varepsilon \geq \varepsilon_1$  il existe une solution positive  $u_\varepsilon$  de (5.13). En outre, nous avons*

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow +\infty} \|u_\varepsilon - a^+\|_\infty = 0, \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow +\infty} \|u_\varepsilon - a^+\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} = 0.$$

Par ailleurs, en supposant de plus que la fonction  $a \in C^2(\mathbb{R}^d)$ , nous avons

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} u_\varepsilon(x) = v(x) \quad \text{pour presque tout} \quad x \in \mathbb{R}^d,$$

où  $v$  est une solution bornée positive de

$$v(x)(a(x) - v(x)) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^d.$$

Dans ce dernier théorème, nous notons  $D_2(J)$  le second moment de  $J$  i.e.

$$D_2(J) := \int_{\mathbb{R}^d} J(z)|z|^2 dz.$$

**Théorème 5.8** ([P4]). Soient  $J$  et  $a \in C^{0,1}(\mathbb{R}^d) \cap L^\infty(\mathbb{R}^d)$  tels que  $J$  vérifie (H1–H2) et  $a$  satisfait la condition  $\limsup_{|x| \rightarrow \infty} a(x) < 0$  et soit  $m = 2$ . Alors il existe  $\varepsilon_1 \in (0, +\infty]$  tel que pour tout  $\varepsilon > \varepsilon_1$  il existe une solution positive  $u_\varepsilon$  de (5.13). De plus,

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow +\infty} u_\varepsilon = a^+(x).$$

En outre, si  $J$  est radialement symétrique, nous avons la dichotomie suivante

— Lorsque  $\lambda_1 \left( \frac{D_2(J)}{2N} \Delta + a(x) \right) < 0$ , il existe  $\varepsilon_0 \in (0, \infty)$  tel que pour tout  $\varepsilon \leq \varepsilon_0$  il existe une solution positive de (5.13) et

$$u_\varepsilon \rightarrow v, \quad \text{dans } L^2_{loc}(\mathbb{R}^d),$$

où  $v$  est l'unique solution positive et bornée de

$$\frac{D_2(J)}{2N} \Delta v(x) + v(x)(a(x) - v(x)) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^d.$$

— Lorsque  $\lambda_1 \left( \frac{D_2(J)}{2N} \Delta + a(x) \right) > 0$ , il existe  $\varepsilon_0 \in (0, \infty)$  tel que pour tout  $\varepsilon \leq \varepsilon_0$  l'équation (5.13) n'admet pas de solution positive bornée.

Ces résultats mettent clairement en évidence les effets de la fonction de coût sur la persistance d'une espèce. Surtout quand  $m = 2$ , les stratégies de dispersion ayant un faible *rayon de dispersion* peuvent ne pas être optimales. En effet, dans certaines situations ( $\lambda_1 \left( \frac{D_2(J)}{2N} \Delta + a(x) \right) > 0$ ), une population ayant adopté une telle stratégie peut s'éteindre. En un sens, lorsque  $m = 2$ , la situation est opposée au cas  $m = 0$ .

**Remarque 5.4.** Le cas  $m > 2$  peut aussi être traité par l'analyse produite dans [P4]. Dans ce cas, on montre qu'il existe  $\varepsilon_0$  tel que pour tout  $\varepsilon \leq \varepsilon_0$  il n'existe pas de solution positive du problème. En quelque sorte, la stratégie  $\varepsilon \approx 0$  est une stratégie vouée à l'extinction de l'espèce.

### 5.6.3 Conséquences de ces résultats théoriques

D'un point de vue écologique, ces résultats donnent un aperçu de l'impact de la fonction de coût sur les différentes stratégies de dispersion possibles. Les trois cas envisagés  $m = 0$ ,  $0 < m < 2$ , et  $m = 2$  offrent des situations contrastées en terme de persistance des espèces. En l'absence de coût ( $m = 0$ ), on retrouve les résultats connus dans le cas d'une diffusion classique. La stratégie optimale est de réduire au maximum son *rayon de dispersion* et les stratégies avec un grand *rayon de dispersion* sont souvent néfastes pour la survie de la population. Lorsque l'on introduit un coût à la dispersion, on observe certains effets inattendus (Cf. le cas  $m = 2$  où la fonction de coût peut altérer suffisamment la persistance d'une espèce pour rendre une stratégie *a priori* optimale ( $m = 0$ ,  $\varepsilon$  petit) en une stratégie potentiellement létale pour l'espèce ( $m = 2$ ,  $\varepsilon$  petit)).

Pour étudier davantage les effets du *budget dispersion* sur les différentes stratégies, nous avons utilisé la notion de Stratégie évolutive stable (ESS) introduit en Dynamique Adaptive, voir par exemple [77, 78, 149, 196]. Le concept d'ESS vient de la théorie des jeux et remonte aux travaux de Hamilton [110] sur l'évolution du sex-ratio. Grosso modo, une stratégie évolutive stable est une stratégie telle que, si la plupart des membres de la population l'adopte, il n'y a pas de stratégie "mutante" qui donnerait une capacité de reproduction plus élevée. Dans ce cadre, les stratégies sont comparées à l'aide de la notion de "relative pay-off" [190]. Ce concept a récemment été utilisé et adapté dans plusieurs contextes pour étudier les traits liés à la dispersion des individus, voir par exemple [81, 115, 124] pour une dispersion inconditionnelle, [6, 52, 53, 54, 63, 73, 71, 106] pour une dispersion conditionnelle et [123, 131] pour une dispersion à longue distance. On pourra se référer à [72] pour une review sur ce sujet.

Dans ces travaux, l'idée générale est de comparer les stratégies de dispersion à travers l'analyse d'un critère d'invasion. Dans notre situation, suivant cette idée, les stratégies peuvent être comparées par l'étude du système de compétition suivant

$$\begin{aligned}\partial_t u(t, x) &= \mathcal{M}_{\varepsilon_1, m}[u](t, x) + u(t, x)(a(x) - u(t, x) - v(t, x)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d \\ \partial_t v(t, x) &= \mathcal{M}_{\varepsilon_2, m}[v](t, x) + v(t, x)(a(x) - u(t, x) - v(t, x)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d\end{aligned}$$

où  $u$  est une population qui a adopté la stratégie de dispersion  $\varepsilon_1$  et  $v$  la stratégie  $\varepsilon_2$ . La notion d'ESS est alors liée à une condition d'invasion, condition définie par la stabilité de la solution stationnaire  $(u^*, 0)$ . L'analyse de la stabilité de cet équilibre conduit ainsi à évaluer le signe de la valeur propre principale de l'opérateur  $\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*$ . Lorsque  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*) < 0$ , l'équilibre  $(u^*, 0)$  est instable et un mutant peut envahir le territoire. Par conséquent, la stratégie suivie par  $u$  ne sera pas une ESS. Au contraire, quand  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*) > 0$  l'équilibre  $(u^*, 0)$  est stable et un mutant ne pourra pas envahir son territoire, ce qui qualifie cette stratégie pour être une possible ESS.

Lorsque  $m = 0$ , comme dans le cas d'une diffusion classique ( $\sim \Delta$ ), on voit que la stratégie singulière  $\varepsilon = 0$  est une ESS. Ce n'est plus le cas lorsque l'on considère une fonction de coût quadratique ( $m = 2$ ). En effet, quand  $m = 2$ , la stratégie de moindre *rayon de dispersion* ( $\varepsilon = 0$ ) se ramène à l'étude du signe de  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, 2} + a - u^*)$  où  $u^*$  est la solution de

$$\frac{D_2(J)}{2N} \Delta u^* + u^*(a(x) - u^*) = 0.$$

Or, pour  $\varepsilon_2$  assez grand,  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, 2} + a - u^*) \leq -\sup_{\mathbb{R}^d}(a(x) - u^*) < 0$  (Cf. Chapitre 3, Théorème 3.13) et donc l'équilibre  $(u^*, 0)$  est instable. Ainsi cette stratégie singulière n'est pas une ESS.

Lorsque  $0 < m < 2$ , l'effet de la fonction de coût est double, à la fois les grands et petits *rayons de dispersion* s'avèrent des stratégies pouvant être favorables pour la survie d'une espèce. En effet, soit  $\varepsilon_1$  le *rayon de dispersion* associé à l'une des espèces et notons  $u^*$  l'équilibre atteint par cette population, alors  $u^* > 0$  (ou  $u^* = 0$  s'il n'y a pas d'équilibre positif) est la solution de  $\mathcal{M}_{\varepsilon_1, m}[u^*] + u^*(a - u^*) = 0$ . En outre, par application du principe du maximum,  $\sup_{\mathbb{R}^d}(a - u^*) > 0$ . Maintenant, soit  $\varepsilon_2$  le *rayon de dispersion* associé à une autre espèce. Regardons le signe de  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*)$ . De nos résultats sur les propriétés de la valeur propre principale, (Cf. Chapitre 3, Théorème 3.13), pour  $\varepsilon_2$  assez grand ou assez petit, nous avons  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*) \approx -\sup_{\mathbb{R}^d}(a - u^*)$ . En conséquence, pour  $\varepsilon_2$  assez grand ou assez petit,  $\lambda_p(\mathcal{M}_{\varepsilon_2, m} + a - u^*) < 0$  et la population ayant le *rayon de dispersion*  $\varepsilon_1$  sera anéantie.

## 5.7 Discussion et Perspectives

Les perspectives de recherche sur les critères de survie et leurs applications sont multiples et variées. Je ne mentionnerai que quelques pistes de recherche future.

- Si les critères de persistance sont maintenant relativement bien compris dans le cadre de domaines bornés ou pour des hétérogénéités spatiales simples (périodique, niche compact), ce n'est pas le cas pour des hétérogénéités spatiales ou temporelles plus complexes (Shift temporel  $a(x - ct)$ , périodicité ou quasi-périodicité en espace-temps, ...). En outre, pour des domaines non bornés, l'établissement de critères optimaux reste sujet à une condition assez restrictive sur le noyau  $k(x, y)$ . De mon point de vue, cette condition semble technique et les critères dérivés pour des noyaux à support borné devraient être vrais pour des noyaux  $k(x, y)$  généraux. L'un des verrous techniques identifié est l'absence d'identité de type Harnack pour des noyaux à support non-borné.
- L'utilisation de ces critères pour l'analyse de problématiques écologiques et/ou génétiques est un autre champ de recherche très vaste où il reste encore beaucoup à faire. Que se soit dans l'étude du problème de contrôle partiel ou dans l'analyse des stratégies de dispersion, les résultats obtenus soulèvent de multiples problèmes. Une compréhension accrue de la dépendance de  $\lambda_p(\mathcal{L}_\Omega + a)$  par rapport au domaine, pourrait par exemple permettre de mieux évaluer le seuil critique  $\kappa^*$  dans l'évaluation de l'impact de certaines pratiques agricoles.
- La comparaison des différentes stratégies de dispersion et la recherche d'ESS est un sujet où de nombreux problèmes restent encore sans réponse. Le manque de Théorèmes de compacité associés à ces problèmes

rend parfois leur étude assez délicate. L'obtention d'une caractérisation des espaces de Sobolev Fractionnaire dans l'esprit de celle obtenue par Bourgain Brezis et Mironescu [34], permettrait de palier à ce manque de compacité. L'obtention de propriétés plus fines sur les dépendances de  $\lambda_p$  par rapport à  $\varepsilon$  et  $m$  (monotonie, convexité, . . .) est un autre objectif important. Enfin, l'utilisation d'autres fonctions de coût et une réflexion approfondie sur la modélisation permettraient d'intégrer et d'étudier de nouveaux phénomènes, tel la rétraction de zones d'habitats favorables.



## 6 Propagations et invasions

Dans les modèles du chapitre précédent, lorsque la population survit et qu'il existe une solution stationnaire positive  $\tilde{u}$  décrivant la population à son équilibre, pour toutes données initiales  $u_0 \geq 0$ , la solution  $u(t, x)$  du problème de Cauchy associé converge vers cet état stationnaire. L'étude de cette convergence et des effets des hétérogénéités spatiales sur cette convergence sont l'objet de ce chapitre.

Depuis les travaux de Fisher [91] et Kolmogorov, Petrovskii et Piskunov [133], l'étude des solutions du type *fronts progressifs* s'est révélée très efficace pour caractériser finement les transitions entre états stationnaires qui peuvent exister dans les modèles de réaction-diffusion [5, 90, 98, 108, 193, 198]. Ces *fronts progressifs*, quand ils existent, sont des solutions particulières de l'équation considérée décrivant une transition à vitesse constante d'un état stationnaire à un autre. Dans le contexte d'un modèle de réaction diffusion

$$\partial_t u(t, x) - \Delta u(t, x) = f(t, x, u(t, x)) \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d, \quad (6.1)$$

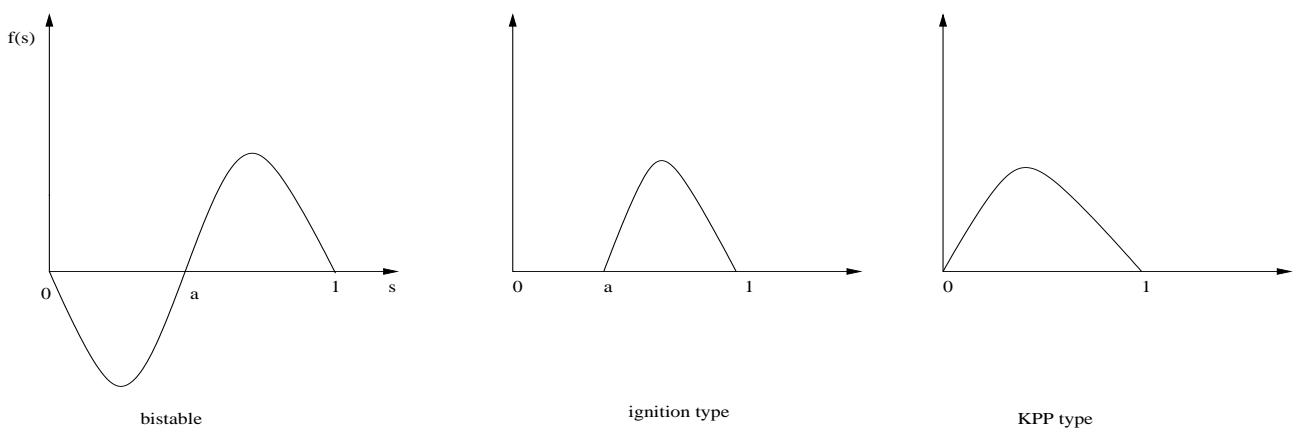
on cherchera à étudier des solutions  $u(t, x) := \psi(x \cdot e - ct, t, x)$  où  $c$  représente la vitesse du front,  $e \in \mathcal{S}^{d-1}$  est une direction de l'espace et  $\psi$  un profil vérifiant en sus certaines propriétés imposées par la structure de l'environnement. Par exemple, si  $f(t, x, u)$  est une fonction périodique de  $t$  et  $x$ , on supposera que  $\psi$  l'est aussi. Dans le cas d'une équation homogène i.e.  $f(t, x, u) = f(u)$ , on cherchera des fronts plan  $u(t, x) := \psi(x \cdot e - ct)$ . Ainsi, si 0 et 1 sont deux équilibres, en posant  $\xi := x \cdot e - ct$  le couple  $(c, \psi)$  vérifie alors

$$\psi_{\xi\xi} + c\psi_{\xi} + f(\psi) = 0 \quad \text{pour tout } \xi \in \mathbb{R}, \quad (6.2)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow +\infty} \psi(\xi) = 0, \quad \lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1. \quad (6.3)$$

**Remarque 6.1.** Bien évidemment, on peut aussi chercher à construire des solutions entières de la forme  $u(t, x) := \psi(x \cdot e + ct, t, x)$  avec les conditions aux limites adéquates.

Dans ce cadre homogène, les résultats sur les *fronts progressifs* sont bien connus pour trois grandes classes de non-linéarité : bistable, ignition et monostable



Pour les cas bistable et ignition, la vitesse du front est unique et le profil est monotone, unique à translation près [5, 90, 128, 129, 204]. Dans le cas monostable et KPP, la situation est différente et il existe une demi-droite de vitesses possibles  $[c^*, +\infty)$ , [5, 91, 133, 130]. Nous renvoyons à [98] pour une classification récente de ces solutions au moyen de la notion de *front poussé* et *front tiré*.



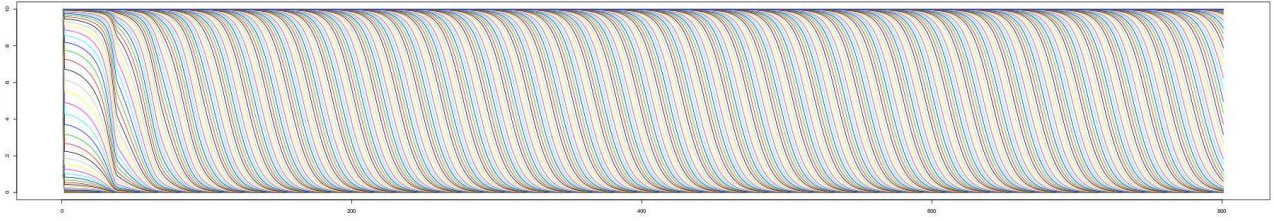


Figure 6.1 – Simulation d'un front se déplaçant de la gauche vers la droite

Pour l'extension de ces résultats à des environnements hétérogènes (périodique en espace, périodique en temps et espace, ergodique, ...) et/ou des géométries complexes, on se référera à [15, 19, 25, 86, 107, 146, 145, 147, 154, 162, 185, 201, 199]. Remarquons que dans le cadre hétérogène, la notion de front planaire ne fait plus sens et doit être remplacée par une notion plus adaptée. Dans le cas périodique, on parlera de fronts pulsatoires. Dans ce cadre, les solutions particulières  $u(t, x) := \psi(x \cdot e - ct, x)$  vérifieront en sus une condition de périodicité en  $x$ .

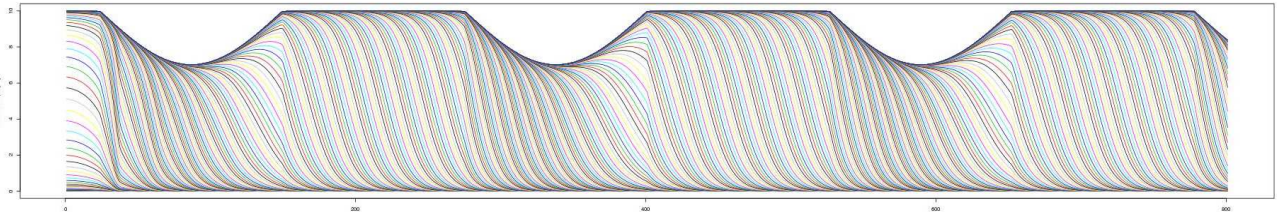


Figure 6.2 – Simulation d'un front pulsatoire se déplaçant de la gauche vers la droite

Enfin, signalons [18, 17] pour une définition généralisée des fronts de propagation pour une large famille d'équations de réaction-diffusion.

L'étude de ce type de solutions pour les modèles de réaction dispersion est plus récente et les résultats sont moins nombreux. Le cas homogène,  $f(x, u) = f(u)$ , est bien évidemment la situation où nombres de résultats sont connus. Les sections qui suivent résument mes contributions dans l'étude des fronts pour l'équation

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{J} \star u(t, x) - u(t, x) + f(t, x, u(t, x)) \quad (6.4)$$

avec  $\mathcal{J}$  un noyau intégrable régulier et  $f$  une non-linéarité du type bistable, ignition ou monostable, selon le contexte étudié. Commençons par le cas homogène.

## 6.1 Le cadre homogène [P22, P23, P9, P10, P11, P12]

Dans ce contexte  $f(t, x, u) = f(u)$  et l'étude des fronts solutions de (6.4) se ramène à étudier le problème suivant :

$$\mathcal{J} \star \psi - \psi + c\psi_\xi + f(\psi) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}, \quad (6.5)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1, \quad \lim_{\xi \rightarrow +\infty} \psi(\xi) = 0, \quad (6.6)$$

où  $\mathcal{J}$  est le noyau :

$$J(s) := \int_{H_s} \mathcal{J}(y) dy$$

avec  $H_s = \{y \in \mathbb{R}^d : \langle y, e \rangle = s\}$ .

L'existence d'un front planaire  $(c, \psi)$  a été établi pour les trois grandes classes de non-linéarité mentionnées ci-dessus (bistable, ignition et monostable). En particulier, pour  $f$  bistable ou ignition et pour un noyau  $\mathcal{J}$  intégrable, régulier et de premier moment fini, il existe une unique vitesse  $c$  admissible [2, 9, 62, P22, P10].

Quand  $f$  est du type monostable, comme dans le cas classique, il existe une demi-droite de vitesse admissible pourvu que le noyau  $J$  décroisse suffisamment vite [55, P24, P11, P19, 88, 89, 148, 153, 181, 198]. Plus précisément, si

$$\exists \lambda > 0, \quad \text{tel que} \quad \int_{\mathbb{R}} J(z) e^{\lambda|z|} dz < +\infty, \quad (\text{CM})$$

alors, il existe une vitesse critique  $c^*$  telle que pour toute vitesse  $c \geq c^*$ , il existe une solution positive  $\psi$  vérifiant (6.5)-(6.6). De plus, dans le cas d'une fonction du type KPP,  $c^*$  est donné par la formule suivante :

$$c^* := \inf_{\lambda > 0} \frac{1}{\lambda} \left( \int_{\mathbb{R}} J(z) e^{\lambda z} dz - 1 + f'(0) \right).$$

Cette condition sur le noyau est été introduite par Mollison [153] et est depuis appelée "condition de Mollison". Pour des non-linéarités du type KPP, la condition de Mollison est indispensable. En effet, en supprimant cette hypothèse, intuitivement on s'aperçoit que  $c^* = +\infty$ , ce qui moralement exclut l'existence de fronts. Yagisita [202] montre rigoureusement que cette condition de Mollison est en faite une condition nécessaire à l'existence des fronts. Quand le noyau ne vérifie pas cette condition, les travaux récents de Garnier [97] montrent que les solutions positives  $u(t, x)$  de l'équation (6.4) avec donnée initiale à support compact accélèrent. Pour montrer cette accélération, Garnier obtient des estimations précises sur les positions des lignes de niveaux de la fonction. Plus précisément, pour  $\lambda \in (0, 1)$ , si on considère une ligne de niveau  $E_\lambda(t) := \{x \in \mathbb{R}^d \mid u(t, x) = \lambda\}$  alors pour tout  $x_\lambda \in E_\lambda$ ,

$$\min \left( J^{-1} \left( e^{-(f'(0)-\varepsilon)t} \right) \cap [0, +\infty) \right) \leq |x_\lambda(t)| \leq \max \left( J^{-1} \left( e^{-\rho t} \right) \cap [0, +\infty) \right), \quad \text{pour } t \text{ suffisamment grand.}$$

De cet encadrement, on prouve le phénomène d'accélération. Par exemple, pour un noyau à décroissance algébrique  $J \sim |x|^{-\alpha}$ , on déduit qu'il existe  $c_0, C_0$  positives telles que  $|x_\lambda(t)|$  vérifie

$$c_0 t \leq \ln(|x_\lambda(t)|) \leq C_0 t.$$

Ainsi  $\frac{|x_\lambda(t)|}{t^2} > 0$ , ce qui prouve l'accélération. De ces estimations, on quantifie plus précisément l'accélération. Pour un noyau algébrique, on voit que  $|x_\lambda(t)|$  se déplace à vitesse exponentielle.

**Remarque 6.2.** Pour un noyau  $J \sim e^{-|x|^\alpha}$  avec  $\alpha < 1$ , on obtient l'encadrement

$$c_1 t^{\frac{1}{\alpha}} \leq |x_\lambda(t)| \leq C_1 t^{\frac{1}{\alpha}}.$$

Comme pour le noyau algébrique, on obtient  $\frac{|x_\lambda(t)|}{t^2} > 0$ . Par contre, l'accélération est plus lente et  $|x_\lambda(t)|$  se déplace à une vitesse algébrique sur-linéaire.

Ce phénomène d'accélération n'a été prouvé que pour des non-linéarités monostables vérifiant  $f'(0) > 0$ . Quand  $f'(0) = 0$ , des simulations numériques suggèrent l'existence de fronts pour des noyaux ne vérifiant pas la condition de Mollison. Des résultats récents obtenus en collaboration avec M. Alfaro viennent confirmer ce constat [WiP1]. Le phénomène d'accélération semble ainsi lier aussi bien à la décroissance du noyau qu'au degré d'annulation de  $f^{(k)}(0)$ , i.e. ( $\inf k \in \mathbb{N}, k > 0$  tel que  $f^{(k)}(0) > 0$ ). Cependant, la caractérisation complète des transitions reste encore un problème ouvert à ce jour.

Ma contribution à ce sujet a été de compléter les résultats sur l'existence de fronts et leurs caractérisations. Tout d'abord, j'ai généralisé les résultats d'existence de fronts obtenus pour des noyaux symétriques et pour  $f(s) = s(1-s)$  dû à Schumacher [181] au cas de non-linéarités du type ignition et monostable [P22, P10]. En parallèle, sous des hypothèses très faibles sur  $\mathcal{J}$ , j'ai aussi obtenu des résultats d'unicité et de monotonie des fronts pour les trois classes de non-linéarités pré-citées [P9]. La combinaison de ces deux résultats a permis d'obtenir différentes caractérisations variationnelles pour la vitesse  $c^*$  [P23]. En particulier, en collaboration avec L. Dupaigne, je montre que :

— pour  $f$  bistable ou ignition, l'unique vitesse admissible  $c^*$  vérifie les identités suivantes

$$c^* = \min_{w \in X} \sup_{\xi \in \mathbb{R}} \left\{ \frac{J \star w - w + f(w)}{w'} \right\} = \max_{w \in X} \inf_{\xi \in \mathbb{R}} \left\{ \frac{J \star w - w + f(w)}{w'} \right\}$$

— pour  $f$  monostable, la vitesse minimale  $c^*$  vérifie l'identité suivante

$$c^* = \min_{w \in X} \sup_{\xi \in \mathbb{R}} \left\{ \frac{J \star w - w + f(w)}{w'} \right\}$$

où  $X = \{w \in C^0(\mathbb{R}) \mid w \text{ est strictement croissante, } w(+\infty) = 1 \text{ et } w(-\infty) = 0\}$ .

Suite à cette première série de travaux, constitutifs de ma thèse de doctorat [P22], en introduisant une nouvelle méthode, j'ai généralisé ces résultats, d'existence, d'unicité et de monotonie des fronts progressifs à des noyaux positifs généraux [P24, P12].

Pour une non-linearité du type bistable ou ignition, je montre en outre :

**Théorème 6.1.** *Soient  $J \in C(\mathbb{R}^d)$ ,  $J \geq 0$  tel que  $\int_{\mathbb{R}} J(z)|z| dz < +\infty$  et  $f \in C^{0,1}$ ,  $f(0) = f(1) = 0$  du type bistable ou ignition, alors il existe un unique  $c \in \mathbb{R}$  pour lequel il existe un front  $\psi$  solution de (6.5)–(6.6). De plus ce front est monotone*

Les estimations *a priori* obtenues lors de la construction de ce front sont très robustes et permettent de prouver l'existence de fronts pour des noyaux moins réguliers, entre autre des mesures positives  $\mathcal{J}$  de premier moment fini. Les résultats obtenus restent valides même pour des noyaux positifs dont l'opérateur  $J \star \varphi - \varphi$  ne vérifie pas le principe du maximum fort.

Dans le cas monostable, en collaboration avec J. Davila et S. Martinez j' obtiens

**Théorème 6.2** ([P12]). *Soient  $J \in C(\mathbb{R}^d)$ ,  $J \geq 0$  tel que  $\int_{\mathbb{R}} J(z)|z| dz < +\infty$  et  $f \in C^{0,1}$ ,  $f(0) = f(1) = 0$  du type monostable. Supposons de plus qu'il existe  $(\kappa, w)$  avec  $w \in C(\mathbb{R})$  une sur-solution de (6.5)–(6.6) prenant au moins une valeur strictement inférieure à 1, i.e  $w$  satisfait*

$$\begin{aligned} J \star w - w + \kappa w_\xi + f(w) &\leq 0 \quad \text{pour tout } \xi \in \mathbb{R}, \\ \lim_{\xi \rightarrow +\infty} w(\xi) &\geq 0, \quad \lim_{\xi \rightarrow -\infty} w(\xi) \geq 1 \end{aligned}$$

et il existe  $x_0 \in \mathbb{R}$  tel que  $w(x_0) < 1$ . Alors il existe une vitesse critique  $c^* \leq \kappa$ , telle que pour tout  $c \geq c^*$  il existe un front monotone  $(c, \psi)$  solution de (6.5)–(6.6), et pour tout  $c < c^*$  il n'existe pas de front monotone de vitesse  $c$ .

Le résultat précédent bien que très générique donne peu d'information sur la vitesse  $c^*$  ainsi que sur les propriétés des fronts (unicité, comportement asymptotique, ...). En se plaçant dans un cadre plus restrictif, c'est à dire  $J$  non symétrique vérifiant la condition (CM) et  $f$  monostable avec  $f'(0) > 0$ , on caractérise plus précisément ces fronts. Sous ces conditions, on peut définir

$$c^1 := \inf_{\lambda > 0} \frac{1}{\lambda} \left( \int_{\mathbb{R}} J(z) e^{\lambda z} dx + f'(0) - 1 \right),$$

et montrer que  $c^* \geq c^1$ . La preuve de cette inégalité repose sur les propriétés asymptotiques des fronts et permet une caractérisation précise de leur décroissance en  $+\infty$ . Pour  $c \geq c^1$ , si on note  $\lambda(c)$  l'unique solution minimale  $\lambda > 0$  de

$$c\lambda + \int_{\mathbb{R}} J(z) e^{\lambda z} dx + f'(0) - 1 = 0$$

alors on a

**Théorème 6.3** ([P12]). *Soient  $f$  monostable tel que  $f'(0) > 0$  et  $J$  une densité de probabilité régulière vérifiant la condition de Mollison. Supposons de plus que  $f \in C^{1,\gamma}$  au voisinage de 0 et qu'il existe  $m \geq 1$ ,  $\delta > 0$ ,  $A > 0$  tels que*

$$|s - f(s)| \geq As^m \quad \text{pour tout } 0 \leq s < \delta. \quad (6.7)$$

Alors  $c^1 \leq c^*$  et si  $\psi$  est une solution de (6.5)–(6.6),  $0 \leq \psi \leq 1$ ,  $\psi \not\equiv 0$ , alors on observe le comportement suivant :

$$\begin{cases} 0 < \lim_{x \rightarrow -\infty} \frac{u(x)}{|x| e^{\lambda(c^*)x}} < \infty & \text{quand } c = c^1, \\ 0 < \lim_{x \rightarrow -\infty} \frac{u(x)}{e^{\lambda(c)x}} < \infty & \text{quand } c > c^*. \end{cases} \quad (6.8)$$

Ce résultat permet de caractériser le comportement asymptotique des fronts dans presque tous les cas, le seul cas non couvert étant la situation  $c = c^* > c^1$ . Dans cette situation, le comportement asymptotique du front n'est toujours pas connu et reste un problème ouvert. Notons que pour  $f$  de type KPP, on a

$$c^* = c^1,$$

ce qui exclut de facto la situation  $c = c^* > c^1$ .

On peut observer que pour des noyaux symétriques, l'inégalité de Jensen implique que  $c^1 > 0$ . Ceci n'est pas nécessairement vrai pour des noyaux généraux et il est assez simple de construire des exemples où  $c^1 \leq 0$ . On obtient ainsi des situations où un front de vitesse nulle existe. Ces solutions stationnaires ne sont pas toujours régulières et peuvent même être discontinues. Dans un tel cas, il existe en fait une infinité de profils solutions.

Nos travaux permettent de mieux cerner les hypothèses essentielles pour l'existence de fronts et tout particulièrement la condition de Mollison. Concernant celle-ci, on s'aperçoit que l'existence de fronts est liée plutôt à la condition

$$\int_0^{+\infty} J(z)e^{\lambda z} dz < +\infty \quad \text{pour } 0 < \lambda < \lambda_0$$

quand on regarde des fronts se propageant de gauche à droite et à la condition

$$\int_0^{+\infty} J(-z)e^{\lambda z} dz < +\infty \quad \text{pour } 0 < \lambda < \lambda_0$$

si l'on cherche des fronts se propageant de droite à gauche. En conséquence, pour des noyaux asymétriques, on peut facilement construire un noyau  $J$  non symétrique violant la condition (CM) mais pour lequel on peut tout de même construire des fronts dans certaines directions.

**Remarque 6.3.** *L'originalité de ces travaux vient aussi en partie des méthodes introduites et utilisées dans l'analyse et la construction des fronts. Je me suis appuyé en particulier sur des techniques se basant sur le principe de maximum (méthode des itérations monotones, méthode de glissement, sur et sous-solutions, ...), techniques classiques dans l'analyse des EDP. Bien évidemment, une adaptation au cadre non locale a été nécessaire ce qui réduit le panel de techniques utilisables.*

## 6.2 Le cadre hétérogène [P20]

Dans un cadre hétérogène, l'étude des fronts progressifs, solution du problème (6.4) est nettement plus ardue et à ma connaissance, l'existence de fronts a été établie seulement pour des hétérogénéités périodiques en temps [11], en espace [P20, 187] ou en espace-temps [175]. Les premiers résultats ont été obtenus par Bates et Chen [11] pour une non-linéarité bistable périodique en temps. Ce type d'hétérogénéités reste assez simple à appréhender car il diffère peu du cas homogène et les techniques utilisées dans le cas homogène sont aisément transposables. Ce n'est plus le cas quand on considère une hétérogénéité périodique en espace ou périodique en espace temps. Dans ce contexte, les fronts planaires ou périodiques n'existent plus et la notion de front doit alors être remplacée par une notion plus générale, celle des fronts pulsatoires, introduite par Shigesada [189] et par Xin [201]. Voici de quoi il s'agit, considérons l'équation non-locale

$$\partial_t u(t, x) = \mathcal{J} \star u(t, x) - u(t, x) + f(x, u(t, x)) \quad \text{pour } t, x \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d. \quad (6.9)$$

avec  $f(x, s)$  périodique en  $x$  de période  $L \in \mathbb{Z}^d$ , i.e ( $L := (L_1, \dots, L_d)$ ). Alors un front pulsatoire reliant 2 états stationnaires périodiques  $p_0, p_1$  de (6.9) est une solution de la forme  $u(t, x) := \psi(x \cdot e - ct, x)$  où  $e$  est un vecteur unitaire de  $\mathbb{R}^d$ ,  $c \in \mathbb{R}$ , et  $\psi(s, x)$  est une fonction périodique en  $x$  vérifiant,

$$\begin{aligned} \lim_{s \rightarrow +\infty} \psi(s, x) &= p_0(x) \quad \text{uniformément en } x \\ \lim_{s \rightarrow -\infty} \psi(s, x) &= p_1(x) \quad \text{uniformément en } x. \end{aligned}$$

La constante  $c$  est alors appelée “vitesse effective” du front. On peut remarquer que ce front pulsatoire vérifie la propriété suivante :

$$\forall k \in \prod_{i=1}^d L_i \mathbb{Z}, \quad \forall x \in \mathbb{R}^d, \quad u\left(t + \frac{k \cdot e}{c}, x\right) = u(t, x + k).$$

Historiquement, la première définition des fronts pulsatoires, celle introduite par Shigesada [189], s’appuie sur cette propriété plutôt que sur les solutions entières de la forme  $\psi(x \cdot e - ct, x)$ .

Les premiers résultats sur les fronts pulsatoires pour l’équation non locale (6.9) ont été obtenus simultanément par Shen et Zhang [187] et par Davila, Martinez et moi-même [P20] pour une non-linéarité  $f(x, s)$  du type KPP en la variable  $s$  et pour un noyau symétrique  $\mathcal{J}$  ayant une décroissance rapide. C’est à dire dans le cas où  $f : \mathbb{R}^d \times [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$   $[0, 1]^d$ -périodique en  $x$  vérifie :

$$\begin{cases} f \in C^3(\mathbb{R}^d \times [0, \infty)), \\ f(\cdot, 0) \equiv 0, \\ f(x, s)/s \text{ est strictement décroissante par rapport à } s > 0, \\ \text{il existe } M > 0, \text{ tel que } f(x, s) \leq 0 \text{ for all } s \geq M \text{ et pour tout } x. \end{cases}$$

et  $\mathcal{J} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$  qui satisfait la condition (CM) et tel que :

$$\begin{cases} \mathcal{J} \geq 0, \int_{\mathbb{R}^d} \mathcal{J} = 1, \mathcal{J}(0) > 0, \\ \mathcal{J} \text{ est régulier, symétrique.} \end{cases}$$

Sous ces hypothèses, l’existence de fronts pulsatoires est uniquement conditionnée par le signe de la *valeur propre principale généralisée* du problème spectral :

$$\mathcal{J} \star \varphi - \varphi + f_s(x, 0)\varphi + \lambda\varphi = 0 \quad \text{sur } \mathbb{R}^d,$$

où  $\varphi \in C_{per}(\mathbb{R}^d)$ , l’espace des fonctions continues périodiques de  $\mathbb{R}^d$ . Cette *valeur propre principale généralisée* est définie par

$$\lambda_0 = \sup\{ \mu \in \mathbb{R} \mid \exists \varphi \in C_{per}(\mathbb{R}^d), \varphi > 0, \text{ telle que } \mathcal{J} \star \varphi - \varphi + f_s(x, 0)\varphi + \mu\varphi \leq 0 \}.$$

Plus précisément, on a

**Théorème 6.4** ([P20, 187]). *Supposons que  $\lambda_0 < 0$  et qu’il existe  $\varphi \in C_{per}(\mathbb{R}^d)$ ,  $\varphi > 0$  une fonction propre associée à  $\lambda_0$ . Alors il existe une unique solution stationnaire positive et périodique  $p(x)$  de (6.9). De plus pour tout vecteur unitaire  $e \in \mathbb{R}^d$ , il existe  $c_e^* > 0$ , tel que pour tout  $c \geq c_e^*$  l’équation (6.9) admet un front pulsatoire  $u(t, x) = \psi(x \cdot e - ct, x)$  de vitesse effective  $c$ . En outre, pour  $c < c_e^*$ , une telle solution n’existe pas.*

La vitesse minimale  $c_e^*$  est donnée par la formule :

$$c_e^* := \inf_{\mu > 0} \left( \frac{-\lambda_\mu}{\mu} \right)$$

où  $\lambda_\mu$  est la valeur propre principale du problème

$$\mathcal{J}_\mu \star \varphi - \varphi + f_s(x, 0)\varphi + \mu\varphi = 0 \quad \text{sur } \mathbb{R}^d$$

avec  $\mathcal{J}_\mu(x) := \mathcal{J}(x)e^{\mu x \cdot e}$ .

Outre les méthodes employées pour la construction des fronts pulsatoires, nos résultats [P20] diffèrent de ceux de Shen et Zhang [187] par bien des aspects. En particulier, nous prouvons que les fronts pulsatoires sont réguliers. Par ailleurs, à la différence de la méthode proposée par Shen et Zhang, notre approche nous permet de construire des fronts de vitesse critique  $c_e^*$ . L’obtention de la régularité des fronts peut sembler anecdotique, il n’en est rien. Ce résultat de régularité est un élément essentiel dans la construction des fronts et reste valide pour d’autres types de non-linéarités.

Comme corollaire de notre construction, nous obtenons le comportement asymptotique de  $\psi(s, x)$  quand  $s \rightarrow \pm\infty$ . Plus particulièrement, nous montrons que

**Théorème 6.5.** *Supposons que  $\lambda_0 < 0$  et qu'il existe  $\varphi_0 \in C_{per}(\mathbb{R}^d)$ ,  $\varphi_0 > 0$  une fonction propre associée à  $\lambda_0$ . Alors, pour tout vecteur unité  $e \in \mathbb{R}^d$  et  $c \geq c_e^*$ ,*

a) *il existe  $\mu(c) > 0$  et  $C > 0$  tels que*

$$\psi(s, x) \leq Ce^{-\mu s} \quad \forall x \in \mathbb{R}^d, \forall s \in \mathbb{R}.$$

b) *il existe  $\sigma, C > 0$  tels que*

$$0 \leq p(x) - \psi(s, x) \leq Ce^{\sigma s} \quad \forall x \in \mathbb{R}^d, \forall s \geq 0.$$

Ces asymptotiques sont des éléments importants nous permettant de dériver la régularité des fronts pulsatoires. Intuitivement, pour un front pulsatoire  $\psi$ , on s'attend à observer le comportement suivant :

$$\psi(s, x) = e^{-\mu s} w(x) + o(e^{-\mu s}) \quad \text{quand } s \rightarrow +\infty, \quad x \in \mathbb{R}^d$$

où  $w$  est une fonction positive et périodique et  $\mu > 0$  est donné. Par une adaptation des méthodes Tauberiennes (Théorème d'Ikeara [200]), on montre que ce type de décomposition est valide en prenant  $w = \varphi_\mu$ , la fonction propre positive périodique associée à la valeur propre principale du problème spectral :

$$\int_{\mathbb{R}^d} \mathcal{J}(x - y) e^{\mu(y-x) \cdot e} w(y) dy - w + f_s(x, 0)w + \lambda w = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^d.$$

Cette décomposition exponentielle, nous permet ensuite d'obtenir un contrôle, localement uniforme, sur les normes de Sobolev  $\|\psi\|_{W^{1,p}}$  pour tout  $p > d$ , impliquant la régularité du front.

**Remarque 6.4.** *Soulignons que la construction d'un front pulsatoire est nettement plus difficile que dans le cas d'un front plan. L'une des difficultés principales réside dans l'équation même des fronts pulsatoires. En effet, après substitution de  $\psi$  dans l'équation (6.9), on se ramène à l'étude d'un problème intégrodifférentiel faisant intervenir un opérateur non local en temps et espace, qui est en un certain sens dégénéré. Plus précisément, on aboutit à*

$$\begin{cases} -c\psi_s = M[\psi] - \psi + f(x, \psi) & \forall s \in \mathbb{R}, x \in \mathbb{R}^d \\ \psi(s, x + k) = \psi(s, x) & \forall s \in \mathbb{R}, x \in \mathbb{R}^d, k \in \mathbb{Z}^d, \\ \lim_{s \rightarrow -\infty} \psi(s, x) = 0 & \text{uniformément en } x, \\ \lim_{s \rightarrow \infty} \psi(s, x) = p(x) & \text{uniformément en } x, \end{cases} \quad (6.10)$$

avec l'opérateur non local

$$M[\psi](s, x) = \int_{\mathbb{R}^d} J(x - y) \psi(s + (y - x) \cdot e, y) dy.$$

Cette difficulté est aussi présente lors de la construction de fronts pulsatoires pour les équations de réaction-diffusion et rend hasardeuse l'utilisation des méthodes classiques de construction. En outre, contrairement au cas homogène, l'absence d'effet régularisant est ici bien plus problématique. En effet, si de l'équation on peut facilement obtenir la régularité partielle de  $\psi$  en  $s$  quand  $c \neq 0$ , il n'en va pas de même pour la régularité de  $\psi$  en  $x$ . Cette difficulté supplémentaire soulève une question plus fondamentale pour ce type de problème, à savoir, comment obtenir des estimations a priori suffisantes permettant d'avoir des suites d'approximation pré-compactes. Cette question est au cœur de notre étude et de l'approche que nous développons pour construire ces fronts [P20].

L'existence ou non d'une fonction propre positive et périodique associée à  $\lambda_0$  est une caractéristique propre de l'opérateur non local considéré et l'on peut légitimement se demander si l'hypothèse d'existence d'une fonction propre positive est nécessaire à la construction de fronts. Que ce soit dans notre construction [P20] ou dans l'approche proposée par Shen et Zhang [187], l'existence de cette fonction propre positive et périodique  $\varphi_0$  associée à  $\lambda_0$  est fondamentale.



Pour obtenir des résultats sans cette hypothèse supplémentaire, l'approche la plus simple est d'utiliser les critères d'existence de fonctions propres (Chapitre 3, théorème 3.10) et d'approcher  $f$  par une suite  $(f_n)_{n \in \mathbb{N}}$  vérifiant les hypothèses du théorème 6.4. Cependant, les estimations *a priori* sur les fronts  $(c_n, \psi_n)_{n \in \mathbb{N}}$  s'avèrent insuffisantes pour extraire une sous-suite convergente vers un front pulsatoire. Les difficultés techniques engendrées par cette inexistence sont pour nous et pour l'instant insurmontables. Une compréhension accrue des propriétés de  $\lambda_0$  est nécessaire pour cerner complètement ce problème. Pour l'instant sans cette hypothèse supplémentaire, l'existence de fronts pulsatoires reste un problème ouvert.

Mes travaux récents sur les propriétés de  $\lambda_0$  et les mesures associées à cette quantité [P14] ouvrent une piste de réflexion sur l'existence/la non-existence de fronts réguliers en l'absence d'une fonction propre périodique. En exemple, la simulation suivante (figure 6.3) donne un aperçu des comportements potentiels :

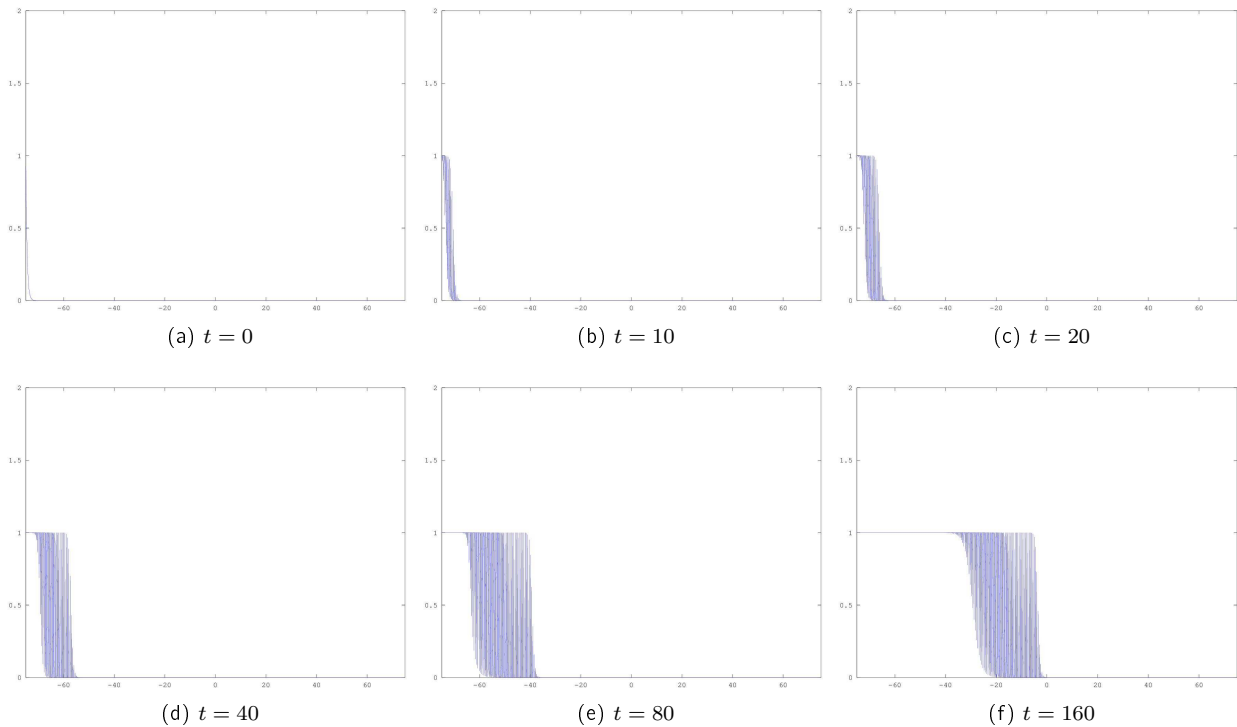


Figure 6.3 – Simulation d'un front pulsatoire connectant les équilibres 0 et 1 dans le cas où  $\lambda_0$  n'est pas associée à une fonction propre.  $J$  est une gaussienne,  $f(x, s) = a(4x)s(1 - s)$  où  $a(x) = 1 - \sqrt{|x|}$  sur  $[-1, 1]$  est prolongée par périodicité. On observe la formation de pic à l'avant du front se propageant à vitesse constante

### 6.3 Dynamique interne [P6, P5]

Le concept de *dynamique interne* d'un front a permis à J. Garnier, T. Gilletti, F. Hamel et L. Roques d'obtenir une nouvelle classification des fronts progressifs d'équations de réaction-diffusion [98]. Ce nouveau concept, s'inspirant d'études sur la dynamique de la diversité lors d'une colonisation [87, 104, 105, 197], consiste à supposer qu'un front est composé de sous-populations appelées fractions neutres (i.e. sous-population ayant tous la même capacité de diffusion et le même taux de croissance) et à caractériser la dynamique de ces fractions. Pour fixer les idées, soit  $u(t, x)$  une solution positive de l'équation de réaction diffusion :

$$\partial_t u(t, x) = \partial_{xx} u + f(u), \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R},$$

et supposons que  $u(t, x)$  soit composé de plusieurs fractions neutres  $v_i(t, x) \geq 0$  ( $i \in I \subset \mathbb{N}$ ), c'est à dire ,

$$u(t, x) = \sum_{i \in I} v_i(t, x), \quad \text{pour tout } t > 0, x \in \mathbb{R}.$$

Nécessairement, les fractions  $v_i$  satisfont

$$\begin{cases} \partial_t v_i(t, x) = \partial_{xx} v_i(t, x) + \frac{v_i(t, x)}{u(t, x)} f(u(t, x)), & \text{pour tout } t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ v_i(0, x) = v_{0,i}(x), & \text{pour tout } x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (6.11)$$

avec la contrainte qu'au temps  $t = 0$ ,

$$u(0, x) = \sum_{i \in I} v_{0,i}(x), \quad \text{pour tout } x \in \mathbb{R}.$$

La caractérisation de la solution  $u$  sera alors obtenue par les propriétés génériques de ses composants. Dans le cas des fronts progressifs  $u(t, x) = \psi(x - ct)$ , l'étude de leur *dynamique interne* permet d'obtenir une classification en deux catégories : les *fronts poussés* et les *fronts tirés*, dont voici les définitions précises :

**Definition 6.1** (*fronts tirés*). Un front progressif  $u(t, x) = \psi_c(x - ct)$  est dit tiré, si pour n'importe qu'elle fraction  $v_i$  vérifiant (6.11),  $0 \leq v_{0,i} \leq \psi_c$  et  $v_{0,i}(x) = 0$  pour  $x$  suffisamment grand, on a

$$v_i(t, x + ct) \rightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty, \quad \text{uniformément sur tout compact.}$$

Supposons que  $\psi_c$  soit un front tiré et considérons la fraction  $v^r$ , satisfaisant à  $t = 0$ ,  $v_0^r = \psi_c \cdot \mathbb{1}_{[\alpha, +\infty)}$ , où  $\mathbb{1}_{[\alpha, +\infty)}$  désigne la fonction indicatrice de l'intervalle  $[\alpha, +\infty)$ , pour  $\alpha \in \mathbb{R}$ . Notons  $v^l$  la fraction correspondante à la partie restante du front  $v_0^l = \psi_c \cdot \mathbb{1}_{(-\infty, \alpha]}$ . Par définition, cette fraction converge vers 0 dans le référentiel se déplaçant à vitesse  $c$ . Puisque

$$u(t, x + ct) = \psi_c(x) = v^l(t, x + ct) + v^r(t, x + ct),$$

il s'ensuit que  $v^r(t, x + ct)$  converge vers  $\psi_c(x)$  quand  $t \rightarrow \infty$  dans le référentiel en mouvement. Ainsi, le front  $\psi_c$  tend à être constitué seulement de la fraction la plus à droite. En d'autres termes, il est tiré par la fraction à l'avant du front.

**Definition 6.2** (*fronts poussés*). Un front progressif  $u(t, x) = \psi_c(x - ct)$  est dit poussé, si pour n'importe qu'elle fraction  $v_i$  vérifiant (6.11),  $0 \leq v_{0,i} \leq \psi_c$  et  $v_{0,i}(x) \not\equiv 0$ , il existe  $M > 0$  tel que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \sup_{x \in [-M, M]} v_i(t, x + ct) > 0.$$

Cette définition signifie que toutes les fractions d'un front poussé se propage à la même vitesse  $c$ . En d'autres termes, le front est poussé par toutes ses fractions.

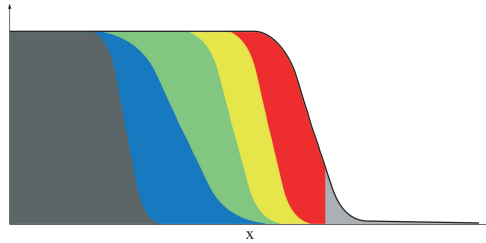


Figure 6.4 – Représentation schématique d'un front  $\psi$  (courbe noire) composé de 6 fractions. Chaque fraction est représentée par une couleur.

Ce concept très intuitif est adaptable à différents contextes. En collaboration avec O. Bonnefon, J. Garnier et L. Roques [P6, P5], nous avons étudié, adapté et étendu ce concept de *dynamique interne* aux solutions de



l'équation non locale

$$\partial_t u(t, x) = J \star u - u + f(u), \quad \text{dans } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}, \quad (6.12)$$

$$u(0, x) = u_0 \geq_{\neq} 0 \quad (6.13)$$

où  $f$  est monostable ( $f(0) = f(1) = 0, f > 0$  sur  $(0, 1)$ ) telle que  $f'(0) > 0$ ,  $J$  est une densité de probabilité régulière et la donnée initiale  $u_0$  vérifie  $\inf_{x \in \mathbb{R}} u_0(x) = 0$ .

### 6.3.1 Dynamique interne des solutions d'équations non locales [P6, P5]

L'existence de fronts progressifs n'étant pas toujours garantie pour cette équation non locale [97], nous avons tout d'abord étendu les définitions de *fronts poussés* et *fronts tirés*, aux solutions positives  $u(t, x)$  de (6.12)-(6.13). Revenons donc à la notion de *dynamique interne*. Cette notion appliquée à une solution  $u$  de (6.12)-(6.13) nous amène à considérer le système suivant :

$$\begin{cases} \partial_t v_i(t, x) = J \star v_i - v_i + \frac{v_i(t, x)}{u(t, x)} f(u(t, x)), & \text{pour tout } t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ v_i(0, x) = v_{0,i}(x), & \text{pour tout } x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (6.14)$$

avec les contraintes supplémentaires

$$v_{0,i} \neq 0 \text{ et } 0 \leq v_{0,i}(x) \leq u_0(x) \text{ pour tout } x \in \mathbb{R}, \quad (6.15)$$

et

$$u(0, x) = \sum_{i \in I} v_{0,i}(x), \quad \text{pour tout } x \in \mathbb{R}.$$

Pour caractériser maintenant la solution  $u(t, x)$  via sa *dynamique interne*, nous introduisons les définitions de *solution poussée vers la droite* et *solution tirée vers la droite*. Ces définitions, s'appuient sur la notion d'ensemble de niveau. Puisque toute solution  $u(t, x)$  de (6.12)-(6.13) converge localement uniformément vers 1,  $u(t, x)$  prend ses valeurs dans  $(0, 1)$  en tout temps. Ainsi pour tout  $\lambda \in (0, 1)$  et  $t > 0$ , on définit l'ensemble de niveau  $E_\lambda(t)$  par

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

Quand la donnée initiale  $u_0 \geq_{\neq} 0$  vérifie  $\inf_{\mathbb{R}} u_0 = 0$ , on peut vérifier que pour tout  $\lambda \in (0, 1)$ , il existe un temps  $t(\lambda)$  à partir duquel l'ensemble de niveau  $E_\lambda(t)$  n'est jamais vide. Notons  $Supp(u_0)$  l'ensemble  $\{x \in \mathbb{R} \mid u_0(x) > 0\}$  et posons  $x_0^+ := \sup(Supp(u_0))$ ,  $x_0^- = \inf(Supp(u_0))$ , alors une *solution tirée vers la droite* est définie par

**Definition 6.3** (*solution tirée vers la droite*). Une solution  $u(t, x)$  de (6.12)-(6.13) telle que  $\inf_{\mathbb{R}} u_0 = 0$  est dite tirée vers la droite, si pour toute fraction neutre  $v_i$  solution de (6.14)-(6.15) vérifiant  $Supp(v_{0,i}) \subset [x_0^-, x_0^+)$ , on a

$$\sup_{x_\lambda(t) \in E_\lambda^+(t)} v_i(t, x_\lambda(t)) \rightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty, \quad \text{pour tout } \lambda \in (0, 1),$$

où  $E_\lambda^+(t) := E_\lambda(t) \cap [0, +\infty)$

De même, une *solution poussée vers la droite* sera définie par

**Definition 6.4** (*solution poussée vers la droite*). Une solution  $u(t, x)$  de (6.12)-(6.13) telle que  $\inf_{\mathbb{R}} u_0 = 0$  est dite poussée vers la droite, s'il existe une fraction neutre  $v_i$  solution de (6.14)-(6.15) et vérifiant  $Supp(v_{0,i}) \subset [x_0^-, x_0^+)$ , telle qu'il existe  $\lambda \in (0, 1)$  de sorte que

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \sup_{x_\lambda(t) \in E_\lambda^+(t)} v_i(t, x_\lambda(t)) > 0.$$

Les notions de *solutions poussées/ tirées vers la gauche* peuvent également être définies, pour cela il suffit de remplacer dans les précédentes définitions  $E_\lambda^+(t)$  par  $E_\lambda^-(t) := E_\lambda(t) \cap (-\infty, 0]$  et  $[x_0^-, x_0^+)$  par  $(x_0^-, x_0^+]$ .

Pour les solutions de type front, ces définitions sont consistantes avec les définitions 6.1 et 6.2. En effet, dans le cas d'un front monotone  $u(t, x) = \psi(x - ct)$  de vitesse  $c > 0$ ,  $x_0^\pm = \pm\infty$  et  $E_\lambda(t) = \{x = \psi^{-1}(\lambda) + ct\}$ . Ainsi,

pour une fraction  $v_i$ , on a pour  $t$  assez grand,

$$\sup_{x_\lambda(t) \in E_\lambda^+(t)} v_i(t, x_\lambda(t)) = v_i(t, \psi^{-1}(\lambda) + ct).$$

Un *front tiré* au sens de la définition 6.1 sera aussi un front tiré au sens de la définition 6.3 et un *front poussé* au sens de la définition 6.2 sera aussi un *front poussé* au sens de la définition 6.4

Pour simplifier la discussion qui va suivre, j'introduis la dichotomie suivante. On dira que le noyau  $J$  est à queue légère si  $J$  vérifie la condition de Mollison ( $J$  vérifie la condition (CM)) et à queue lourde sinon. Commençons par les noyaux à queue légère.

### 6.3.2 Le cas de noyaux à queue légère

Dans cette situation, des fronts progressifs monotones, solution de (6.12), existent, (voir section 6.1). De plus, pour  $\lambda > 0$  suffisamment petit, les quantités suivantes sont bien définies

$$h(\lambda) := \int_{\mathbb{R}} J(z)e^{\lambda|z|} - 1 + f'(0), \quad c_0 := \inf_{\lambda > 0} \frac{h(\lambda)}{\lambda},$$

et la vitesse minimale  $c^*$  vérifie toujours  $c^* \geq c_0$ . Par ailleurs, quand  $f'(0) > 0$ , pour tout  $c > c_0$  il existe exactement deux racines positives à l'équation  $h(\lambda) = c\lambda$ . Nous noterons  $\lambda^-(c)$  la plus petite racine. Notre premier résultat concerne le cas des non-linéarités de type KPP :

**Théorème 6.6** (Le cas KPP). *Soit  $f$  une fonction de type KPP et soit  $J \in C(\mathbb{R})$  une densité de probabilité à queue légère. Soient  $(c, \psi)$  un front de vitesse  $c \geq c^* = c_0$  et  $v$  la solution du problème de Cauchy (6.14) avec donnée initiale  $v_0$  vérifiant (6.15) et*

$$\int_0^{+\infty} x^2 e^{\lambda^-(c)x} v_0(x) dx < +\infty. \quad (6.16)$$

alors

$$v(t, x + ct) \rightarrow 0 \text{ uniformément sur les compacts de } \mathbb{R}, \text{ quand } t \rightarrow +\infty.$$

L'hypothèse (6.16) nécessite que  $v_0$  décroisse plus vite que le profil du front  $\psi$ . Cette hypothèse est toujours vérifiée pour des données initiales  $v_0$  qui sont nulles pour des  $x$  assez grand. Ainsi, ce résultat implique que tous les fronts monotones sont des *fronts tirés* aussi bien au sens de la définition 6.1 que de la définition 6.3.

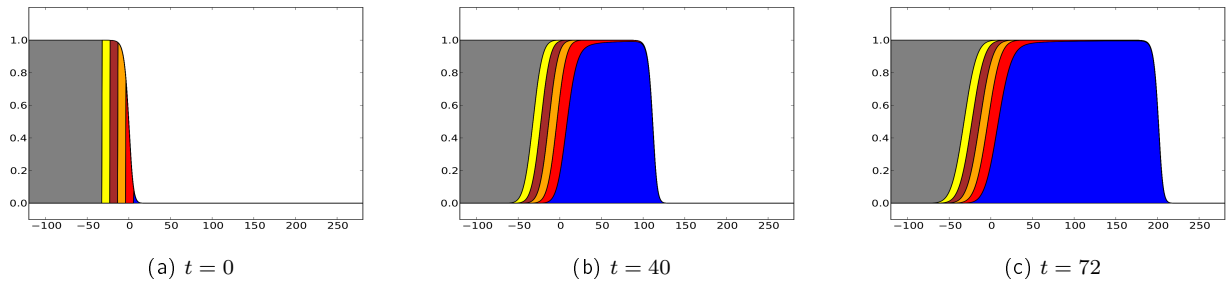


Figure 6.5 – Dynamique interne du front de vitesse minimale pour la non linéarité de Fisher  $f(s) := s(1 - s)$  et pour le noyau  $J(z) = \frac{1}{2}e^{-|z|}$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur correspondant, en chaque point  $x$  à la densité  $v_i$  de la fraction.

Notre second résultat concerne lui, les non-linéarités monostables ne vérifiant pas l'hypothèse KPP. On se restreint aux non-linéarités modélisant un effet Allee faible tels que  $f'(0) > 0$ . Pour ce type de fonction nous montrons :

**Théorème 6.7** (Le cas  $f'(0) > 0$ ). Soit  $f$  une fonction monostable telle que  $f'(0) > 0$  et soit  $J \in C(\mathbb{R})$  une densité de probabilité à queue légère. Soient  $(c, \psi)$  un front de vitesse  $c \geq c^{**} := c_0 + \frac{1}{\lambda_0} \left( \max_{s \in [0,1]} \frac{f(s)}{s} - f'(0) \right)$  et  $v$  une solution du problème de Cauchy (6.14) avec donnée initiale  $v_0$  vérifiant (6.15) et

$$\int_0^{+\infty} x^2 e^{\lambda^-(c)x} v_0(x) dx < +\infty.$$

Alors

$$v(t, x + ct) \rightarrow 0 \text{ uniformément sur les compacts de } \mathbb{R}, \text{ quand } t \rightarrow +\infty.$$

Ce résultat montre que les fronts monotones de grande vitesse sont des *fronts tirés* aussi bien au sens de la définition 6.1 que de la définition 6.3. Pour les fronts de vitesse  $c^* \leq c < c^{**}$  nous n'avons pas pour l'instant de résultats analytiques. Une étude par simulation nous indique cependant que les fronts de vitesse sur-critique  $c > c^*$  sont toujours des *fronts tirés*. Pour le front de vitesse critique  $c^*$ , on observe une dichotomie en fonction de  $c^*$ . Si  $c^* = c_0$  alors le front de vitesse  $c^*$  est un *front tiré*, par contre si  $c^* > c_0$ , c'est un *front poussé*, voir figure 6.6.

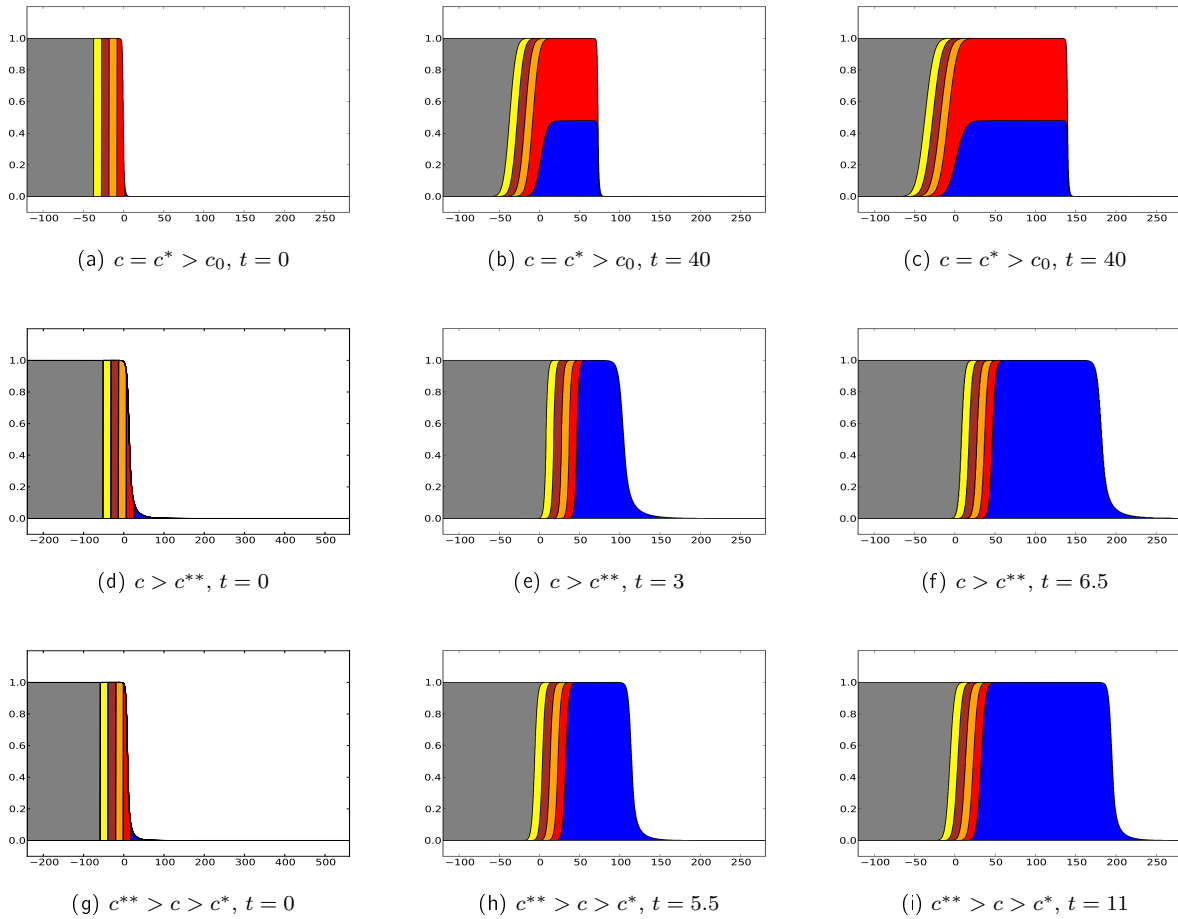


Figure 6.6 – Dynamique interne des fronts : (a,b,c) de vitesse minimale ( $c = c^* \simeq 3.51 > c_0$ ); (d,e,f,g,h,i) de vitesse sur-critique  $c \simeq 20.13 > c^{**} = 19.14$ ; et  $c^{**} \simeq 19.14 > c \simeq 14.13 > c^* \simeq 3.51$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur, correspondant en chaque point  $x$  à la densité  $v_i$  de la fraction.

Cette étude numérique a été réalisée avec  $J(z) = \frac{1}{2}e^{-|z|}$  et  $f(s) := s(1-s)(1+10s)$ . Pour ce noyau et cette

non-linéarité, les valeurs explicites de  $c_0, \lambda_0$  et  $c^{**}$  sont

$$c_0 := \frac{3\sqrt{3}}{2}, \quad \lambda_0 = \frac{1}{\sqrt{3}} \quad \text{et} \quad c^{**} = \frac{141\sqrt{3}}{40}.$$

De plus, pour  $c \geq c^*$ , on peut calculer les racines  $\lambda^\pm(c)$  de l'équation  $h(\lambda) = c\lambda$  :

$$\lambda^-(c) = 2\lambda_0 \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{c_0}{c}\right) + \frac{\pi}{3}\right) \quad \text{et} \quad \lambda^+(c^*) = 2\lambda_0 \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{c_0}{c^*}\right) - \frac{\pi}{3}\right).$$

### 6.3.3 Le cas des noyaux à queue lourde

Quand  $J$  est à queue lourde, les fronts progressifs monotones solutions de (6.12)-(6.13) n'existent plus nécessairement et les solutions du problème de Cauchy peuvent "accélérer", cf. section 6.1. Ce phénomène d'accélération se produit pour les noyaux à queue lourde et quand  $f$  est du type *KPP*. Dans ce cadre, nous nous sommes concentrés sur deux situations contrastées. Pour une non linéarité du type *KPP*, nous avons étudié la *dynamique interne* des solutions du problème de Cauchy (6.12)-(6.13) quand  $J$  est, soit un noyau de Cauchy  $J \sim \frac{1}{1+x^2}$ , soit un noyau de la forme  $J_{sqr} \sim \frac{e^{-\sqrt{1+|x|}}}{\sqrt{1+|x|}}$ .

Pour ces deux noyaux, on a une caractérisation précise de ce phénomène d'accélération (cf section 6.1). Quand  $J$  est à décroissance algébrique, l'accélération est exponentielle tandis qu'elle est linéaire pour le noyau  $J_{sqr}$ .

Pour le noyau de Cauchy, nous obtenons un résultat analytique caractérisant la dynamique interne des solutions de (6.12)-(6.13). Plus précisément, soit  $u(t, x)$  la solution de (6.12)-(6.13) avec donnée initiale  $u_0 = \mathbb{1}_{[-l, l]}$ .

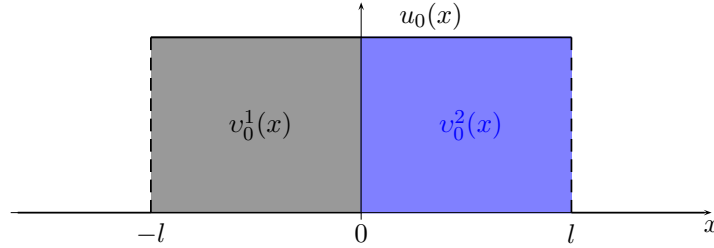


Figure 6.7 – Décomposition de la condition initiale  $u_0$  en deux fractions  $v_{1,0}$  et  $v_{2,0}$ .

Nous montrons que cette solution est à la fois *poussée à droite* et *poussée à gauche* au sens de la définition 6.4 :

**Théorème 6.8.** Soit  $v_{1,0} = \mathbb{1}_{[-l,0]}$ , alors il existe un temps  $\tau > 0$  et une constante  $\alpha > 0$  tels que

$$\frac{v_1(t, x)}{u(t, x)} \geq \alpha \quad \text{pour tout } t \geq \tau \text{ et } x \in \mathbb{R}.$$

Les constantes  $\tau$  et  $\alpha$  sont explicites. La preuve de ce résultat repose en partie sur une propriété spécifique des noyaux à queue lourde. Pour ces noyaux, pour tout  $l \in \mathbb{R}$  il existe une constante positive  $c_0$  telle que

$$\frac{J(x+l)}{J(x)} \geq c_0 \quad \text{pour tout } x.$$

Pour le noyau  $J_{sqr}$  nous n'avons pas encore obtenu de résultats analytiques nous permettant de caractériser la *dynamique interne* de la solution. Toutefois par simulations (figure 6.9), nous obtenons une indication sur la *structure interne* de la solution. Comme pour le cas d'un noyau de type Cauchy, les solutions du problème (6.12)-(6.13) avec donnée initiale à support compact sont à la fois des *solutions poussées à gauche* et *solutions poussées à droite*.

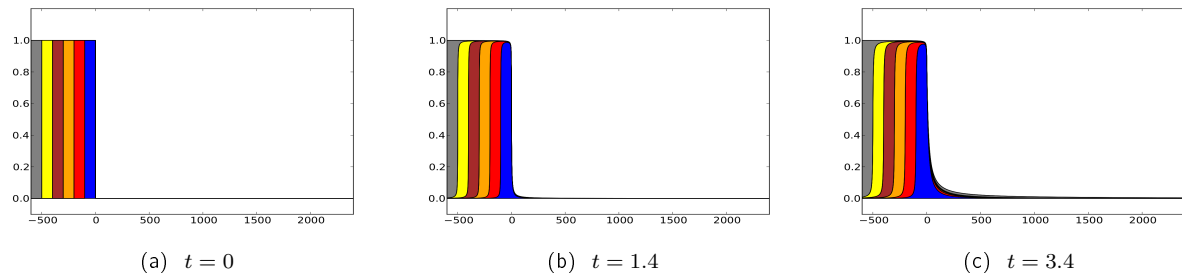


Figure 6.8 – Dynamique interne des solutions du problème de Cauchy (6.12)-(6.13), avec le noyau  $J_{cauchy} = \pi/(1+x^2)$ ,  $f(s) = s(1-s)$  et donnée initiale du type Heaviside i.e.  $u_0 = \mathbb{1}_{(-\infty,0]}$ . Chaque fraction est représentée par une couleur et une épaisseur, correspondant en chaque point  $x$  à la densité  $v_i$  de la fraction.

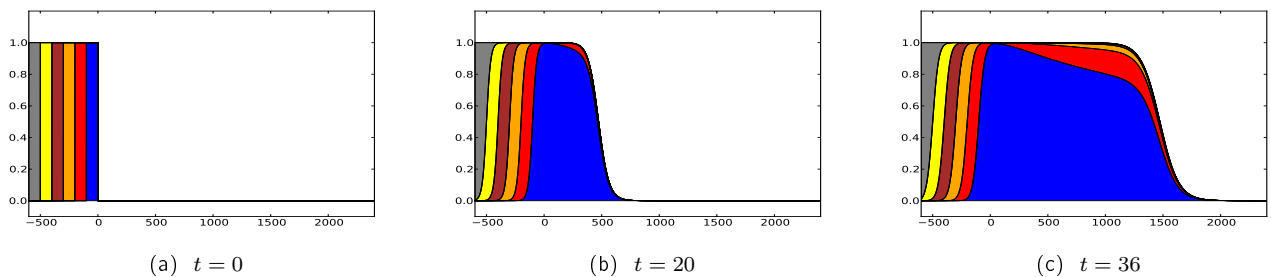


Figure 6.9 – Dynamique interne des solutions du problème de Cauchy (6.12)-(6.13), avec le noyau  $J_{sqrt} = e^{-\sqrt{1+|x|}}/\sqrt{1+|x|}$ ,  $f(s) = s(1-s)$  et donnée initiale du type Heaviside i.e.  $u_0 = \mathbb{1}_{(-\infty,0]}$ .

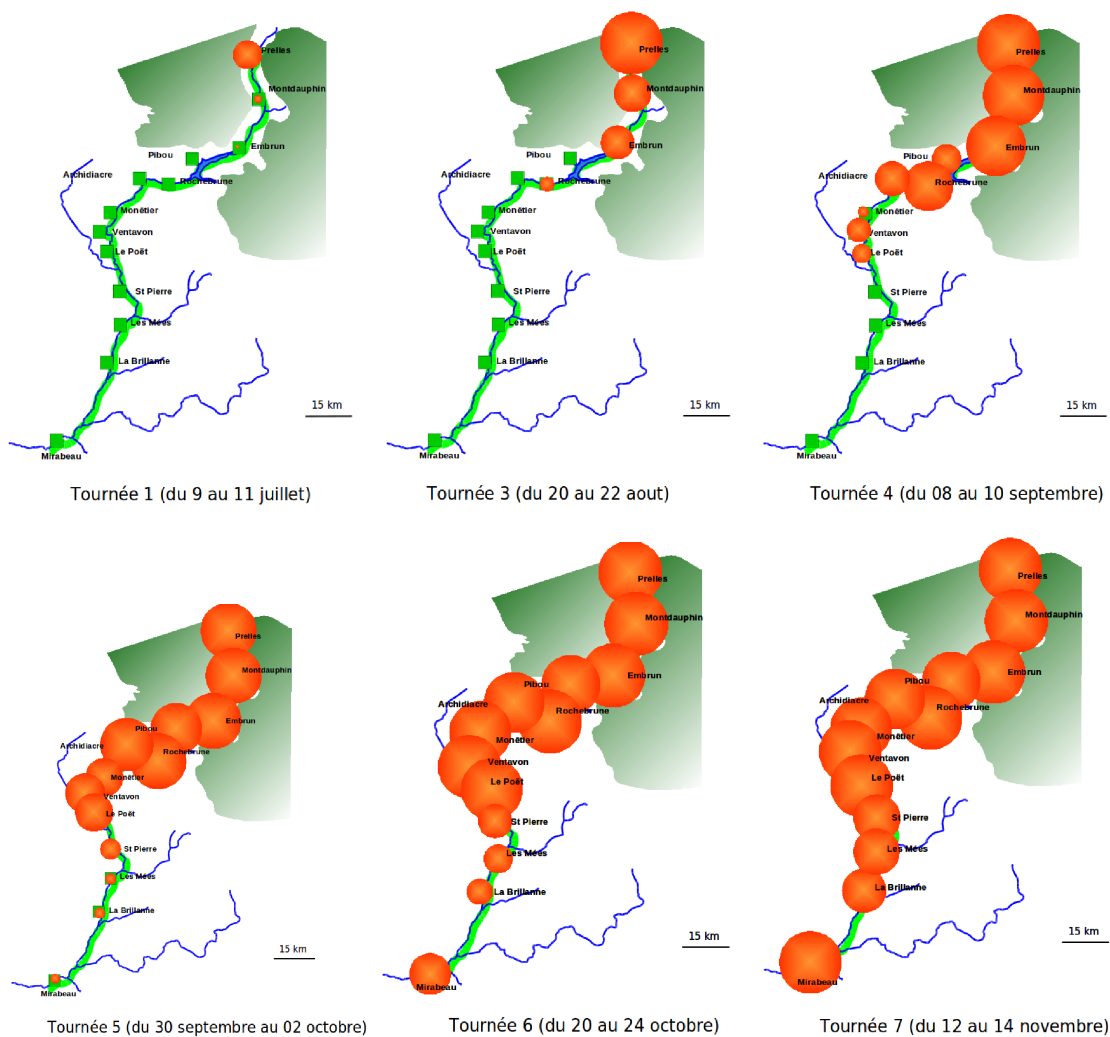
## 6.4 Discussion et Perspectives

L'analyse des phénomènes de propagation pour ces équations non locales reste encore ciblée sur des situations relativement simples (milieux homogènes ou périodiques). Par manque d'outils adéquats, même dans ces cas simples l'analyse se révèle parfois très ardue. La dichotomie entre propagation à vitesse finie versus accélération observée dans le cas KPP suggère l'existence de nouvelles structures propres aux modèles intégrodifférentiels et incite à être prudent dans les conjectures que l'on peut émettre. De nombreuses pistes émergent naturellement de ces travaux et je n'en évoquerai que deux.

- La caractérisation des *dynamiques internes* de solutions est une source de problèmes très intéressants tant du point de vue mathématique que du point de vue écologique. La caractérisation de la bio-diversité neutre est souvent un enjeu important dans les études de (re)colonisation. Les patrons génétiques obtenus après colonisation sont des indicateurs des processus du type de dispersion mis en oeuvre au cours de la colonisation. La caractérisation des dynamiques internes relèvent pleinement de ces problématiques et l'obtention de résultats analytiques pour les solutions de problèmes intégrodifférentiels fournissent des outils qui permettront de trancher entre les différents scénarios. Dans cette optique, il semble pertinent de s'intéresser aux *dynamiques internes* des solutions de modèles non locaux ayant des non linéarités modélisant un effet Allee fort ( $f'(0) \leq 0$ ).
- La propagation en milieux hétérogènes est sans doute le sujet qui suscite le plus d'activité à l'heure actuelle. L'existence de fronts pulsatoires et la compréhension en profondeur des situations restantes restent des défis mathématiques très stimulant. En particulier, la singularité générée par l'inexistence d'une fonction propre complique grandement l'analyse de la dynamique des solutions du problème de Cauchy et laisse apparaître l'existence de nouveaux phénomènes.

## 7 Inférence de modèles non-locaux [WiP4]

Ce dernier chapitre de la première partie est très appliqué, il concerne l'analyse statistique de données d'épidémie de rouille du peuplier dans la vallée de la Durance :



L'objectif de ce travail, en collaboration avec C. Xhaard (MIA-INRA Nancy), F. Halkett (MIA-INRA Nancy), F. Fabre (Phase, INRA Bordeaux) et S. Soubeyrand (BioSP, INRA Avignon) est d'essayer de comprendre la dynamique de cette épidémie et d'inférer statistiquement les paramètres importants, tels la distance moyenne de dispersion, la forme de la dispersion, les taux de reproduction. Pour traiter ces données, notre approche s'appuie sur un modèle mécano-statistique élaboré à partir d'hypothèses sur la dynamique de la population de rouille et sur le processus d'observation. L'idée est de modéliser l'épidémie de rouille par un modèle déterministe et de le coupler à un modèle aléatoire d'observation. Concrètement, on modélise la dynamique d'une densité de

spore de rouille  $u(t, x)$  soit par une équation de réaction-diffusion

$$\begin{aligned}\partial_t u(t, x) &= \sigma \partial_{xx} u(t, x) + u(t, x)(r(x) - u(t, x)) \quad \text{pour } t, x \in \mathbb{R}^+ \times [-R, R] \\ \partial_n u(t, R) &= 0 = \partial_n u(t, -R)\end{aligned}$$

soit à l'aide d'une équation intégrodifférentielle du type

$$\partial_t u(t, x) = \int_{-R}^R J(x-y)u(t, y) dy - u(t, x) + u(t, x)(r(x) - u(t, x)) \quad \text{pour } t, x \in \mathbb{R}^+ \times [-R, R]$$

et on cherche à estimer le couple  $J, r$  ou  $\sigma, r$ . Pour ce faire on adosse à ce modèle déterministe un modèle d'observations qui fait le lien entre la densité théorique et les données observées. Ici, les données sont du type présence/absence de lésions (les lésions étant formées suite à la germination de spores sur la feuille de peuplier). Ainsi on n'observe pas directement les spores de rouille modélisés par la densité  $u(t, x)$ . Pour décrire le lien entre  $u$  et les données, on utilise une variable aléatoire supplémentaire qui fera office de "proxy". On commence par discrétiser l'espace en segment de taille uniforme et centré en  $x_i$ . Soit  $N_i(t)$  le nombre de lésions causées par les spores de rouille sur l'intervalle centré en  $x_i$  et au temps  $t$ . On va voir que cette variable permet de faire le lien entre les données et la densité  $u(t, x)$ .

On suppose que  $N_i(t)$  suit une loi de Poisson :

$$N_i(t) \mid u(t, x_i) \sim \text{Poisson}(u(t, x_i)). \quad (7.1)$$

On fait maintenant le lien avec les données en supposant que la variable d'observation  $Obs_i(t)$  sur le site  $i$  et au temps  $t$  suit une loi binomiale de paramètre  $p_{t,i}$  où  $p_{t,i}$  est calculé à partir des probabilités  $\mathbb{P}[N_i(t) = 0 \mid u(t, x_i)]$  (absence) et  $\mathbb{P}[N_i(t) > 0 \mid u(t, x_i)]$  (présence) :

$$Obs_i(t) \mid u(t, x_i) \sim \text{Bernoulli}(p_{t,i}) = \text{Bernoulli}(\mathbb{P}[N_i(t) > 0 \mid u(t, x_i)]).$$

Comme  $N_i$  suit une loi exponentielle, on a

$$p_{t,i} = \mathbb{P}[N_i(t) > 0 \mid u(t, x_i)] = 1 - \mathbb{P}[N_i(t) = 0 \mid u(t, x_i)] = 1 - e^{-u(t, x_i)},$$

et ainsi  $\mathbb{P}[Obs_i(t) = 1 \mid u(t, x_i)] = 1 - e^{-u(t, x_i)}$ .

On peut maintenant écrire une vraisemblance sur les paramètres à estimer. Par exemple, soit  $(X_k)_{k \in \{0,1,\dots,K\}}$  les sites d'observations au temps  $(t_k)_{k \in \{0,1,\dots,K\}}$ , et soit  $n_{t_j}$  le nombre de sites d'observations au temps  $t_j$  en supposant que les variables  $N_i(t_k)$  sont indépendantes conditionnellement à  $u$ , on peut écrire la vraisemblance suivante :

$$L(J, r) = \prod_{k=0}^K \left( \prod_{i=0}^{n_{t_j}} p_{t_k,i}^{Obs_i(t_k)} (1 - p_{t_k,i})^{1 - Obs_i(t_k)} \right).$$

L'inférence statistique des paramètres  $(J, \sigma, r)$  par maximum de vraisemblance montre que parmi un classe raisonnable de  $J$  et  $r$ , i.e.  $J \sim \frac{\kappa}{2\alpha\Gamma(\frac{1}{\kappa})} e^{-|\frac{z}{\alpha}|^\kappa}$  et  $r(x) \approx r_1 \mathbb{1}_{(a,R)}(x) + r_2 \mathbb{1}_{(b,a)}(x) + r_3 \mathbb{1}_{(c,b)}(x) + r_4 \mathbb{1}_{(-R,c)}(x)$  où  $a, b, c$  et  $r_i$  sont des constantes, le modèle de dynamique de population décrivant le mieux les données est un modèle intégrodifférentiel avec  $r \approx r_1 \mathbb{1}_{(a,R)} + r_2 \mathbb{1}_{(b,a)} + r_3 \mathbb{1}_{(-R,b)}$  et  $J \sim \frac{\kappa}{2\alpha\Gamma(\frac{1}{\kappa})} e^{-|\frac{z}{\alpha}|^\kappa}$  avec  $\kappa = 0.15$  et de distance moyenne parcourue  $\lambda := \alpha \frac{\Gamma(\frac{2}{\kappa})}{\Gamma(\frac{1}{\kappa})} = 0.07km$ .

Cette analyse statistique vient confirmer l'intérêt d'étudier les équations de réaction diffusion avec diffusion non locale. Les résultats montrent clairement que le processus de dispersion de la rouille se fait au moyen d'un noyau à queue lourde, ce qui en terme de propagation a des conséquences importantes. On s'attend ainsi à observer une progression accéléré de l'épidémie plutôt qu'une progression de type front.

## **Deuxième partie**

# **Etude de modèles démo-génétiques**





## 8 Introduction

Cette partie regroupe mes travaux sur certains modèles démo-génétiques, thématique que j'ai abordé suite à mon recrutement à l'INRA en 2008. Mon implication dans cette thématique a pour origine une collaboration avec B. Moury et F. Fabre, de l'unité de Pathologie Végétale (INRA PACA), sur des questions de gestion des ressources génétiques résistantes à certains pathogènes et en particulier sur les phénomènes de contournement et d'adaptation de pathogènes viraux aux résistances qualitatives/quantitatives [PreP2, PreP3], [P25]. Cette fructueuse collaboration m'a permis d'interagir avec des membres de la communauté de biologie théorique de Montpellier (S. Gandon, G. Raoul du CEFÉ et O. Ronce de l'ISEM) ainsi qu'avec des membres de l'équipe de mathématique ASCIOM de l'Université de Montpellier 2 (R. Carles, M. Alfaro). J'ai ainsi pu mieux cerner les enjeux et attentes de mes collègues biologistes et faire évoluer mes questions de recherche en conséquence.

### Caractéristiques des modèles étudiés

Dans cette partie, les populations étudiées dans ces modèles sont soumises aux interactions fondamentales de *reproduction, mutation, dispersion et compétition*. Les modèles sous-jacents font intervenir un terme "non local" associé à la compétition entre espèces et parfois aussi un autre terme "non local" décrivant la mutation. Les modèles considérés varient en fonction du type de problème abordé mais conservent les mêmes propriétés structurelles. Je me suis concentré sur l'étude de deux types de modèles :

1. Les systèmes d'EDO couplées, du type Lotka-Volterra avec mutation :

$$\frac{dv_i}{dt} = v_i \left( r_i - \sum_j \beta_{ij} v_j \right) + \sum_j \mu_{ij} (v_j - v_i), \quad (8.1)$$

2. Les EDP non locales de la forme :

$$\partial_t v = v \left( r(x, y) - \int_{\Omega} \beta(x, y, z) v(t, x, z) dz \right) + \int_{\Omega} \mu(x, y, z) (v(t, x, z) - v(t, x, y)) dz + \sigma_0 \Delta_y v + \sigma_1 \Delta_x v. \quad (8.2)$$

Ces deux types de modèles sont en fait assez semblables et présentent deux caractéristiques fondamentales :

- le processus de mutation joue le rôle d'une diffusion dans l'espace des phénotypes/génotypes,
- le processus de compétition pour la ressource introduit une nouvelle composante non-locale.

Si l'opérateur de mutation permet de garder une structure du type réaction-diffusion, l'interaction de compétition la détruit et génère de nombreuses difficultés techniques dans leur analyse. En particulier, les méthodes fondées sur le principe de comparaison (itération monotone, méthodes de glissement) sont inutilisables dans ce cadre. L'introduction d'outils plus abstraits et non constructifs est souvent nécessaire pour l'analyse. Pour simplifier la présentation des résultats qui vont suivre, j'ai regroupé l'ensemble de mes résultats en deux chapitres. Le premier est consacré essentiellement aux questions d'existence de solutions stationnaires non triviales et à leur stabilité [WiP2], [PreP2, PreP3], [P25]. Le second porte sur les phénomènes de propagation pouvant intervenir dans ces EDP non locales [P1, P2, P3].



# 9 Modèles en dynamique démo-génétique

Dans ce chapitre, nous nous concentrerons sur l'étude de modèles démo-génétiques non spatialisés, c'est à dire, sur l'étude de modèles où les effets de l'environnement sont négligés et seules les interactions de croissance, compétition et mutation sont prises en compte.

## 9.1 Un modèle de Lotka-Volterra avec mutation [PreP3, P25]

Pour commencer, en collaboration avec R. Senoussi (BioSP) et mes collègues F. Fabre, J. Montarry et B. Moury de l'unité de Pathologie Végétale, nous avons cherché à interpréter les données expérimentales concernant la dynamique intra-hôte de virus ARN PVY :

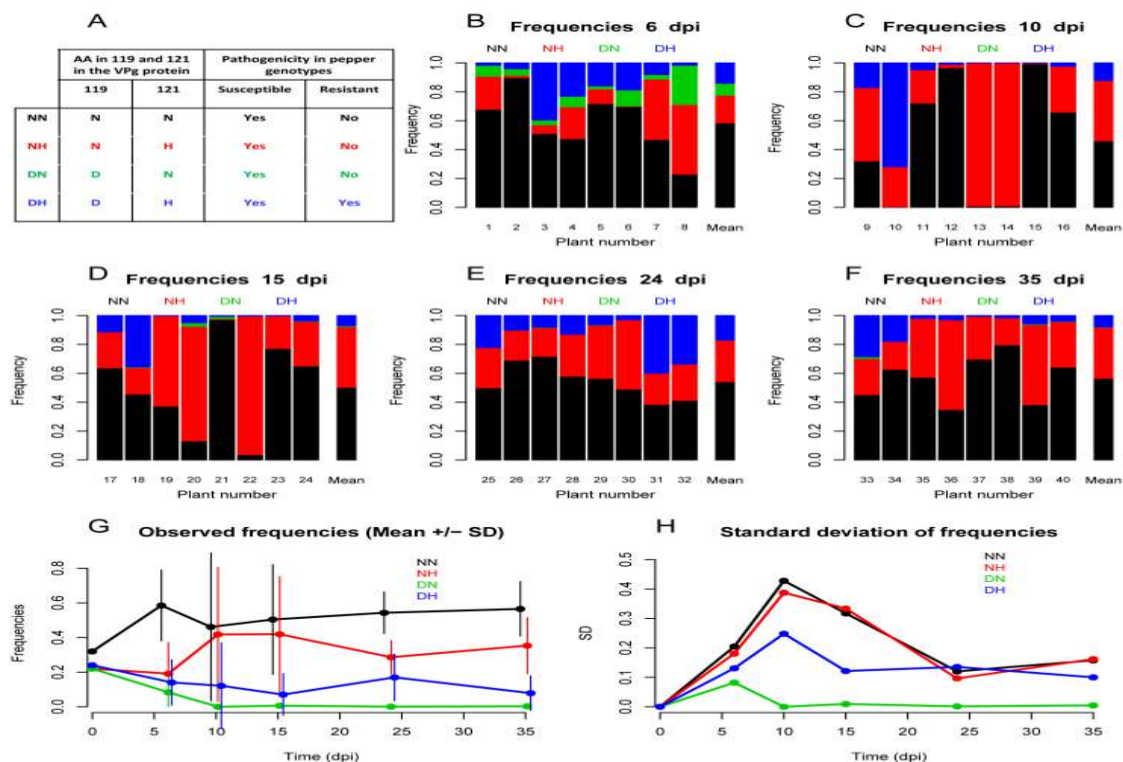


Figure 9.1 – Dynamique moyenne d'une infection de plants de poivron par le virus PVY

L'objet d'étude de mes collègues pathologistes est de comprendre la dynamique de compétition qui s'opère dans des plants de poivron lors de l'infection de ceux-ci par 4 variants pathogènes du virus PVY. Pour ce faire, 5x8 plantes sont infectées simultanément et suivies pendant 35 jours. À 5 dates d'échantillonnage (6, 10, 15, 24, 35 jours après inoculation (dpi)), une rangée de 8 plantes est analysée et donc détruite et un génotypage complet de chaque plante est réalisé. Ce génotypage permet d'obtenir pour chaque plante les fréquences relatives de chacun des variants viraux. Ainsi, à chaque date, nous avons un échantillon de 8 plantes suffisamment représentatif de l'évolution conjointe des fréquences de chaque variant. L'idée ensuite est d'utiliser une approche mécanico-statistique pour analyser ces données. L'approche consiste à supposer que pour chaque plante et au temps

d'échantillonnage  $t$  les fréquences relatives observées  $(N_1^p(t), \dots, N_4^p(t))$  sont distribuées selon une loi Dirichlet-Multinomiale de paramètres  $\lambda(t), \theta(t)$  et  $N_{tot}^p$ , i.e.

$$N^p(t) \sim DM(\lambda(t), N_{tot}^p, \theta(t))$$

où  $\theta(t)$  est un paramètre d'échelle relié à la différentiation génétique des virus et  $\lambda(t) = (\lambda_1(t), \dots, \lambda_4(t)) := \frac{v(t)}{\sum_j v_j(t)}$  est le vecteur des fréquences théoriques calculé à partir de la solution d'un modèle de Lotka-Volterra avec mutation du type :

$$\frac{dv_i}{dt} = r_i v_i \left( 1 - \frac{1}{K} \left( v_i + \sum_{j \neq i} \beta_{ij} v_j \right) \right) + \sum_{j=1}^4 \mu_{ij} (v_j - v_i). \quad (9.1)$$

Pour l'interprétation, on notera que  $\theta(t)$  est relié à l'indice  $FST$  de différentiation génétique par la formule suivante :

$$FST(t) := \frac{\theta(t)}{1 + \theta(t)}.$$

L'inférence statistique des paramètres  $r_i, \beta_{ij}, \mu_{ij}, \theta$  montre que parmi les modèle raisonnables de Lotka-Volterra avec mutation, celui qui décrit le mieux les données est :

$$\frac{dv_i}{dt} = v_i \left( r_i - \sum_{j=1}^4 r_j v_j \right) + \sum_{j=1}^4 \mu_{ij} (v_j - v_i). \quad (9.2)$$

Ce premier résultat a permis de valider expérimentalement une forme précise pour l'interaction de compétition, forme conjecturée par Solé et al. [191]. D'autre part, l'analyse du système (9.2) montre l'existence d'un unique équilibre globalement asymptotiquement stable. Plus précisément,

**Théorème 9.1** ([P25]). *Il existe un unique  $\bar{v} \in \mathbb{R}^4$ , tel que  $\bar{v}_i > 0$  pour tout  $i$  et  $\bar{v}$  est une solution stationnaire du système d'EDO (9.2). De plus, toute solution positive  $v(t)$  de (9.2) converge vers  $\bar{v}$ .*

D'un point de vue mathématique, on peut légitimement se demander si le résultat du Théorème 9.1 est purement spécifique au modèle d'EDO (9.2) ou s'il existe une structure sous-jacente ayant conduit à ce résultat et quelle serait cette structure pour des modèles plus généraux. Les travaux [WiP2, PreP2, PreP3] tentent de répondre à ces questions.

Tout d'abord, on remarquera que le système (9.2) est un cas particulier du système

$$\frac{dv_i}{dt} = v_i (r_i - \Psi_i(v)) + \sum_{j=1}^N \mu_{ij} (v_j - v_i) \quad (9.3)$$

$$v_i(0) = v_{i,0} \quad (9.4)$$

où  $N \in \mathbb{N}$  et  $r_i, \Psi_i$  et  $\mu_{ij}$  vérifient :

$$\begin{cases} \text{Pour tout } i, r_i > 0, \\ (\mu_{ij}) \text{ est une matrice positive, symétrique et irréductible} \\ \Psi_i \in C_{loc}^{0,1}(\mathbb{R}^N, \mathbb{R}), \Psi_i(0) = 0 \\ \text{Pour tout } v \in \mathbb{R}^{N,+}, \text{ l'application de } \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, t \rightarrow \Psi_i(tv) \text{ est monotone croissante.} \end{cases} \quad (9.5)$$

En l'absence du terme de mutation, le système d'EDO devient un système de compétition au sens de Hirsh [118] pour lequel il existe une vaste littérature consacrée à son étude [1, 41, 42, 61, 74, 79, 103, 118, 119, 120, 121, 122, 125, 142, 166]. Ce n'est pas le cas pour les modèles de Lotka-Volterra avec mutation qui ont reçu très peu d'attention. La plupart des travaux concernent des interactions de compétition  $\Psi_i$  très particulières et/ou pré-supposent une condition de "petite mutation" i.e.  $\mu_{ij} \approx 0$  [12, 42, 44, 45, 74, 103, 121]. Dans ce dernier cas, le système (9.3) est vu comme une perturbation d'un système de compétition. L'hypothèse de "petite mutation"

est l'inconvénient majeur de ces approches. D'une part il est difficile de quantifier précisément ce que veut dire "petit" dans ces approches et d'autre part d'estimer si les valeurs obtenues sont consistantes avec des données réelles de taux de mutation de virus.

En collaboration avec F. Fabre, pour des interactions  $\Psi_i$  vérifiant certaines propriétés de croissance, nous obtenons dans ce cadre des résultats sur le comportement asymptotique des solutions du système (9.3) sans hypothèse supplémentaire sur le terme de mutation. Plus précisément, on suppose que les  $\Psi_i$  vérifient la condition de croissance suivante : Pour tout  $i$ , il existe des constantes positives  $R_i, k_i, c_i$  telles que

$$c_i \left( \sum_{j=1}^N v_j \right)^{k_i} \leq \Psi_i(v), \quad \text{pour tout } v \in \mathbb{R}^{N,+} \setminus Q_{R_i}(0), \quad (9.6)$$

où  $Q_{R_i}(0)$  représente l'hypercube de rayon  $R_i$  centré en 0.

**Remarque 9.1.** *Cette hypothèse de croissance n'est pas très restrictive. Elle est notamment vérifiée par les interactions  $\Psi_i$  de la forme  $\Psi_i(v) = \sum_j \beta_{ij} v_j$  avec  $\beta_{ij} \geq 0$ , couramment utilisées dans les modèles de génétique des populations.*

Sous les hypothèses (9.5) - (9.6), quand la donnée initiale  $v_i(0)$  est positive, l'existence d'une solution globale en temps du système (9.3) est une conséquence triviale des théorèmes classiques d'analyse. Les questions pertinentes dans cette situation concernent l'existence d'équilibres et de cycles limites et la caractérisation de ceux-ci. Si les systèmes de compétition généraux exhibent des comportements riches et variés, avec une multitude d'équilibres, il n'en est rien pour le système (9.3). Le terme de mutation, pouvant être assimilé à une diffusion, joue un rôle stabilisateur dans la dynamique du système excluant bon nombre de situations rencontrées dans les modèles de compétition.

Par exemple, pour l'interaction que l'on appelle *compétition aveugle*, i.e.  $\Psi_i \equiv \Psi_j$  pour tout  $i \neq j$ , en l'absence de mutation, le système possède au moins autant d'équilibres que d'espèces considérées et la dynamique est caractérisée par le phénomène "d'exclusion compétitive", i.e. seule l'espèce ayant le plus grand taux de reproduction survit au détriment de toutes les autres. En présence de mutation, la structure de l'ensemble des équilibres et la dynamique sont singulièrement différentes :

**Théorème 9.2** ("Compétition aveugle" :  $\Psi_i \equiv \Psi_j \quad \forall i \neq j$ ). *Soient  $r_i, \Psi_i$  et  $\mu_{ij}$  vérifiant (9.5). Supposons de plus que  $\Psi_i$  est indépendant de  $i$  et vérifie (9.6). Alors il existe un unique état stationnaire positif non nul  $\bar{v}$  du système (9.3). En outre, pour toute donnée initiale  $v(0) \geq 0$  non nulle, la solution correspondante  $v(t)$  de (9.3)-(9.4) converge vers  $\bar{v}$ .*

De ce résultat, par une méthode de degré topologique, nous prouvons l'existence d'un état stationnaire positif pour des interactions quelconques. Plus précisément,

**Théorème 9.3** (Solution stationnaire). *Soient  $r_i, \Psi_i$  et  $\mu_{ij}$  vérifiant (9.5). Supposons de plus que  $\Psi_i$  vérifie (9.6). Alors il existe une solution stationnaire positive  $\bar{v} \neq 0$  du système (9.3).*

Pour des interactions  $\Psi_i$  quelconques, l'analyse du comportement asymptotique des solutions de (9.3)-(9.4) est pour l'instant hors de portée. Cependant, notre approche est suffisamment robuste pour montrer que la dynamique observée dans le cas d'une compétition aveugle est préservée pour des petites perturbations du terme d'interaction. Si l'interaction est de la forme  $\Psi_i(v) = \alpha(v) + \varepsilon \psi_i(v)$  et  $\varepsilon$  petit nous montrons qu'il existe un unique état stationnaire "globalement attractif". Je renvoie à [PreP3] pour plus de détails concernant les preuves et les résultats obtenus.

**Remarque 9.2.** *Ces premiers résultats montrent que l'existence d'un équilibre globalement asymptotiquement stable n'est pas spécifique au modèle (9.2) et suggèrent que seule la structure de l'interaction de compétition et la présence de l'opérateur de mutation induisent ce type de comportement. Par ailleurs, le processus de mutation tel qu'il est modélisé repose sur une hypothèse de symétrie. Cette hypothèse est un point de modélisation discutable et en toute généralité nous devrions considérer des matrices de mutation non symétriques. Il semble qu'une partie des résultats puissent être généralisés à ce cadre. C'est notamment le cas pour une compétition aveugle ( $\Psi_i \equiv \Psi_j \quad \forall i, j$ ) où l'existence d'une formule explicite de la solution du système (9.3)-(9.4) permet de mieux*

comprendre le phénomène de convergence : [PreP3]

$$v_i(t) = \frac{(e^{(R+M)t}v(0))_i}{1 + \sum_{j=1}^N \alpha_j \int_0^t (e^{(R+M)s}v(0))_j ds}.$$

## 9.2 Les modèles continus de mutation-selection [WiP2, PreP2]

Dans la littérature des versions en trait continu du système (9.3) sont aussi étudiées [7, 8, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 56, 60, 75, 79, 125, 143, 171, 172]. Ces modèles ont été introduits pour étudier l'évolution de populations clonales structurées par un trait phénotypique et soumises aux processus fondamentaux de naissance, mort, compétition et mutation. Les principaux modèles rencontrés sont du type :

$$\partial_t v(t, x) = v(t, x) \left( r(x) - \int_{\Omega} \beta(x, y) v(t, y) dy \right) + \Delta v(t, x) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \Omega \quad (9.7)$$

$$+ \text{conditions de bord homogène ( Neuman } \partial_n v(t, x) = 0 \text{ ou Dirichlet } v(t, x) = 0) \quad (9.8)$$

pour des mutations locales. Pour des mutations non locales, on regarde :

$$\partial_t v(t, x) = v(t, x) \left( r(x) - \int_{\Omega} \beta(x, y) v(t, y) dy \right) + \int_{\Omega} \mu(x, y) (v(t, y) - v(t, x)) dy \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \Omega. \quad (9.9)$$

Dans ce contexte,  $v(t, x)$  représente une densité de population,  $x$  est une variable de trait phénotypique,  $\Omega \subset \mathbb{R}^d$  est un domaine régulier borné ou non et  $r(x)$  est une fonction continue décrivant le taux de reproduction des individus de trait  $x$ . Le noyau  $\beta(\cdot, \cdot)$  positif et continu décrit les interactions de compétitions entre les individus de traits différents. Le processus de mutation est quand à lui modélisé, soit par une diffusion  $\sim \Delta v$ , soit par un processus de saut  $\sim \int_{\Omega} \mu(x, y) (v(t, y) - v(t, x)) dy$ . Dans ce dernier cas,  $\mu(x, y)$  est un noyau positif et intégrable. Je renvoie à [59, 92] pour une dérivation rigoureuse de ce type d'équation à partir de processus stochastiques.

Comme pour l'étude des systèmes d'EDO, la plupart des résultats dans la littérature sont obtenus sous l'hypothèse supplémentaire de "petite mutation". Sous cette hypothèse, le terme de mutation est alors modélisé par  $\varepsilon \Delta$  ou  $\varepsilon (\int_{\Omega} \mu(x, y) (v(t, y) - v(t, x)) dy)$ . Dans ce contexte, certains régimes asymptotiques ( $\varepsilon \rightarrow 0$ ) peuvent être analysés au moyen d'approches du type Hamilton-Jacobi avec contraintes [7, 8, 56, 60, 79, 125, 143, 166] ou par des techniques plus classiques (Semi-groupe, perturbations singulières) [44, 45, 46, 171, 172].

Pour des données initiales particulières du type  $v(0) = \sum_{i=1}^N v_i(0) \delta_{x_i}$  où  $\delta_{x_i}$  est la mesure de Dirac au point  $x_i \in \Omega$ , en posant  $v(t) = \sum_{i=1}^N v_i(t) \delta_{x_i}$  le problème (9.9) se ramène à l'étude d'un système d'EDO du type (9.3) avec  $r_i = r(x_i)$ ,  $\mu_{ij} = \mu(x_i, x_j)$  et  $\Psi_i(v) = \sum_{j=1}^N \beta_{i,j} v_j(t)$  où  $\beta_{i,j} = \beta(x_i, x_j)$ . Ainsi, les comportements observés pour les solutions de systèmes de Lotka -Volterra avec mutation devraient se transposer aux solutions de ces EDP.

Par une adaptation des méthodes utilisées dans l'analyse du système d'EDO, j'apporte un éclairage différent sur l'analyse de ces équations. Dans un grand nombre de situations, je caractérise l'existence de solutions stationnaires positives ainsi que leur comportement en temps long. Cet éclairage nouveau permet de mieux comprendre la dynamique des solutions et révèle de nouveaux phénomènes de concentration, inaccessibles via une approche de type Halmiton-Jacobi ou par perturbations. Commençons par discuter du cas d'une mutation modélisée par une diffusion.

### 9.2.1 Le cas diffusif [PreP2]

Dans ce chapitre,  $\Omega$  sera un domaine borné de  $\mathbb{R}^d$  et le noyau de compétition  $\beta$  vérifiera la condition suivante : Il existe deux constantes positives  $c \leq C$  telles que

$$c \leq \beta(x, y) \leq C. \quad (9.10)$$

Sous ces hypothèses, j'obtiens essentiellement les mêmes résultats que pour le système d'EDO. C'est à dire

- un critère optimal d'existence,

- une description de la dynamique asymptotique pour des interactions “simples”,
- la stabilité des dynamiques asymptotiques pour des interactions “simples”.

Plus précisément, je prouve tout d’abord

**Théorème 9.4** (Critère d’existence). *Soient  $\Omega$  un domaine borné régulier,  $\beta \in C^{0,1}(\Omega \times \Omega)$  vérifiant (9.10) et  $r \in C^{0,1}(\Omega)$ . Alors, il existe une solution stationnaire positive bornée de l’équation (9.7) si et seulement si*

$$\lambda_1(\Delta + r) < 0,$$

où  $\lambda_1$  désigne la valeur propre de l’opérateur  $\Delta + r$  avec la condition de bord adéquat (Dirichlet ou Neumann).

**Remarque 9.3.** *Quand la condition de bord est du type Neumann, ce critère n’en est pas un car il est toujours vérifié. En effet, dans ce cas  $\lambda_1 \leq -\int_{\Omega} r(x) dx < 0$ . Ce qui n’est plus vrai dans le cas Dirichlet.*

La démonstration s’appuie pour une bonne part sur les idées développées pour la construction d’états stationnaires du système d’EDO. On commence par transformer le problème d’existence d’un état stationnaire en la recherche d’un point fixe pour une certaine application compacte  $\mathcal{T}$ . Une fois cette application construite, on cherche une déformation homotopique de  $\mathcal{T}$  vers un problème simplifié nous permettant un calcul simple du degré topologique. Concrètement cela revient à considérer l’homotopie  $\mathcal{T}_s$  suivante

$$\begin{aligned} \mathcal{T}_s : [0, 1] \times C^{0,\alpha}(\Omega) &\rightarrow C^{0,\alpha}(\Omega) \\ (s, v) &\mapsto \mathcal{T}_s(v) := (\Delta + r(x) - k)^{-1}[\Psi_s(x, v)v - kv], \end{aligned}$$

où  $k > 0$  est un réel bien choisi et  $\Psi_s(x, v) := \int_{\Omega} \beta_s(x, y)|v|(y) dy$  où  $\beta_s$  est définie par

$$\beta_s(x, y) := s\beta(x, y) + (1 - s)\beta(x_0, y).$$

On vérifie bien qu’un point fixe de  $\mathcal{T}_1$  est une solution stationnaire du problème avec  $\beta$ . Mais contrairement au cas du système d’EDO, l’application  $\mathcal{T}_0$  n’a pas toujours de point fixe positif. En réalité, l’existence d’un point fixe positif est uniquement conditionnée par le signe de  $\lambda_1(\Delta + r)$ . La condition  $\lambda_1(\Delta + r) < 0$  apparaît naturellement dans la preuve d’existence lors de la construction des ouverts utilisés pour le calcul du degré. On montre par ailleurs que cette condition  $\lambda_1(\Delta + r) < 0$  est en fait une condition nécessaire pour l’existence de solutions positives.

Comme pour le système d’EDO, pour un noyau de compétition  $\beta$  général, l’analyse de la dynamique en temps long des solutions de ces EDP reste pour le moment hors de portée. Cependant, en imposant des contraintes supplémentaires sur  $\beta$ , on obtient une description complète des dynamiques asymptotiques. Par exemple, pour un noyau d’interaction  $\beta(x, y)$  identique pour tout les traits  $x$  i.e  $\beta(x, y) = \tilde{\beta}(y)$ , on obtient le résultat :

**Théorème 9.5** (Dynamique simple). *Soient  $\Omega$  un domaine borné régulier,  $\beta \in C^{0,1}(\Omega \times \Omega)$  vérifiant (9.10) et  $r \in C^{0,1}(\Omega)$ . Supposons de plus que  $\beta$  est indépendant du trait  $x$ , i.e.  $\beta(x, y) = \tilde{\beta}(y)$  pour tout  $x \in \Omega$ . Alors il existe une unique solution stationnaire, positive et bornée de l’équation (9.7) si et seulement si*

$$\lambda_1(\Delta + r) < 0.$$

En outre, soit  $\varphi_1$  la fonction propre positive associée à  $\lambda_1$  normalisée par  $\|\varphi_1\|_{L^2(\Omega)} = 1$ , alors les solutions positives et régulières  $v(t, x)$  de (9.7)-(9.8) ont le comportement suivant :

- Si  $\lambda_1 \geq 0$ ,  $v(t, x) \rightarrow 0$  uniformément quand  $t \rightarrow \infty$  ;
- Si  $\lambda_1 < 0$ , alors  $v(t, x) \rightarrow \frac{-\lambda_1}{\int_{\Omega} \tilde{\beta}(y)\varphi_1(y) dy} \varphi_1(x)$  quand  $t \rightarrow \infty$ .

La preuve de ce résultat s’appuie sur les mêmes techniques que celles développées pour l’analyse du système d’EDO et utilise l’idée suivante : si  $v$  reste dans  $L^2$  pour tout  $t$ , alors on peut introduire la décomposition :

$$v(t, x) = \gamma(t)\bar{v} + h(t, x)$$

où  $\bar{v} \in L^2$  est un état stationnaire et  $h \in \varphi_1^{\perp} := \{f \in L^2(\Omega) \mid \langle f, \varphi_1 \rangle_{L^2} = 0\}$ . En introduisant cette décomposition dans l’équation et en intégrant contre des fonctions test bien choisies (i.e.  $\bar{v}$  et  $h$ ), on obtient des équations pour



$\gamma$  et  $h$  :

$$\begin{aligned}\gamma'(t) &= (\lambda_1 - \Psi(v))\gamma(t), \\ \left\langle \frac{\partial h(t)}{\partial t}, h \right\rangle &= \left\langle (r(x) - \Psi(v))h + \Delta h, h \right\rangle,\end{aligned}$$

où  $\Psi(v) = \int_{\Omega} \beta(y)v(t, y) dy$  et  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  est le produit scalaire de  $L^2(\Omega)$ . Il ne reste alors à montrer que  $h$  tend vers 0 et  $\gamma \rightarrow 1$ .

Un élément clé dans cette analyse est l'obtention de formules d'entropie relative généralisée pour les solutions de l'équation (9.7) :

**Théorème 9.6** (Entropie Relative Généralisée). *Soient  $H : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  une fonction régulière (au moins  $C^2$ ) et  $\bar{v} > 0$  et  $v$  deux solutions régulières de (9.7)–(9.8). Supposons que  $\bar{v}$  soit une solution stationnaire de (9.7)–(9.8). Alors,*

$$\frac{d}{dt} \mathcal{H}_{H, \bar{v}}[v](t) = -\mathcal{D}(v) + \int_{\Omega} \bar{v}(x) H' \left( \frac{v}{\bar{v}}(t, x) \right) \Gamma(t, x) v(t, x) dx \quad (9.11)$$

où  $\mathcal{H}_{H, \bar{v}}[v](t)$ ,  $\Gamma$  et  $\mathcal{D}$  sont définis par :

$$\begin{aligned}\mathcal{H}_{H, \bar{v}}[v](t) &:= \int_{\Omega} \bar{v}^2(x) H \left( \frac{v(x)}{\bar{v}(x)} \right) dx, & \mathcal{D}(v) &:= \int_{\Omega} \bar{v}^2(x) H'' \left( \frac{v(x)}{\bar{v}(x)} \right) \left| \nabla \left( \frac{v}{\bar{v}} \right) \right|^2 dx, \\ \Gamma(t, x) &:= \int_{\Omega} \beta(x, y) (\bar{v}(y) - v(t, y)) dy.\end{aligned}$$

Les formules ci-dessus sont consistantes avec les formules d'entropie relative connues pour les opérateurs paraboliques linéaires [150]. En effet, dans ce cas  $\Gamma(t) \equiv 0$  et on retrouve les formules classiques. Comme dans le cas des opérateurs paraboliques, ces formules restent vraies dans d'autres contextes (système d'EDO, diffusion non-locale, ...).

En fait, ces formules jouent un rôle fondamental dans mon approche. Les identités différentielles obtenues via ces formules permettent d'obtenir des estimations uniformes sur certaines normes  $L^p$  de la solution, qui, combinées avec la théorie de la régularité elliptique, fournissent des bornes uniformes en temps dans des espaces réguliers ( $C^{2, \alpha}$ ). Ces estimations permettent dans le cas général de justifier l'existence d'une solution globale en temps pour toutes données initiales positives dans  $L^1$ , résultat qui est non trivial. D'autre part, pour un  $\beta$  indépendant du trait  $x$ , les (in-)équations différentielles obtenues via ces formules, permettent de montrer que  $\gamma(t)$  est uniformément borné par deux constantes positives et que

$$\frac{d}{dt} \log \left( \frac{\|h\|_{L^2(\Omega)}^2}{\gamma^2(t) \|\bar{v}\|_{L^2(\Omega)}^2} \right) < 0.$$

Cette dernière inégalité permet de conclure ma démonstration de convergence en montrant que la fonction  $h$  tend vers 0 en norme  $L^2$ .

La souplesse de cette approche, combinée aux outils de la théorie elliptique, m'ont permis d'étendre les résultats de convergence à des noyaux  $\beta$  de la forme  $\beta(x, y) = \beta_0(y) + \varepsilon \beta_1(x, y)$ . Pour ce type de noyau, il existe  $\varepsilon^*(\beta_0, \beta_1)$  tel que, pour tout  $\varepsilon \leq \varepsilon^*$ , le problème (9.7) possède une unique solution stationnaire positive globalement attractif. Je renvoie à [PreP2] pour les détails.

**Remarque 9.4.** *La plupart des résultats présentés ici restent vrais pour des équations plus générales ; voir [PreP2, PreP3] pour les détails. Par souci de simplicité, je me suis restreint ici à une classe simple d'équations.*

## 9.2.2 Le cas nonlocal [WiP2]

Dans le contexte d'une mutation par noyaux, (équation (9.9)), la démarche suivie pour l'analyse du cas diffusif reste pertinente. Toutefois, la perte de l'effet régularisant induit par l'opérateur non-local ne permet pas d'obtenir des résultats aussi fins. En exemple, dans le cas *a priori* simple ( $\beta(x, y) = \beta(y)$ ), il est parfois impossible de garantir une décomposition dans  $L^2$  de la forme  $\gamma(t)\varphi_p + h$  pour toute solution  $v$  de (9.9). Néanmoins, cette

démarche reste assez fructueuse dans un certain nombre de situations. Posons  $\mathcal{L}_\Omega[\varphi] := \int_\Omega \mu(x, y)(\varphi(y) - \varphi(x)) dy$  et  $\lambda_p$  la valeur propre principale de l'opérateur  $\mathcal{L}_\Omega + r(x)$ . Dans ce cas particulier, j'obtiens

**Théorème 9.7.** Soient  $\Omega$  un domaine borné régulier,  $\beta \in C^{0,1}(\Omega \times \Omega)$  vérifiant (9.10),  $r \in C^{0,1}(\Omega)$  et  $\mu \in C(\Omega \times \Omega)$  un noyau positif irréductible. Supposons de plus que  $\beta$  est indépendant du trait  $x$ , i.e.  $\beta(x, y) = \beta(y)$  pour tout  $x \in \Omega$ . Alors, pour une donnée initiale positive  $v_0 \in L^2$ ,  $\exists! v(t, x) \in C^1(\mathbb{R}^+, L^2(\Omega))$  solution de (9.9). En outre, on a le comportement suivant :

- si  $\lambda_p \geq 0$ , alors  $v(t, x) \rightarrow 0$  quand  $t \rightarrow \infty$  uniformément
- si  $\lambda_p < 0$  et  $\lambda_p$  est associé à une fonction propre positive  $\varphi_p \in C(\Omega)$  alors il existe un état stationnaire positif unique  $\bar{v}$  de l'équation (9.9) et  $v(x, t) \rightarrow \bar{v}$  pour presque tout  $x$ .

Ici le rôle de  $\lambda_p$  remplace le rôle de  $\lambda_1$  dans le cas diffusif. La nouveauté tient dans la condition suivante : “ $\lambda_p$  est associé à une fonction propre”. En effet, quand  $\lambda_p$  n'est pas associé à une fonction propre, l'existence d'une solution stationnaire s'avère être un problème mal posé dans les espaces fonctionnels usuels. L'existence de mesures positives associées à  $\lambda_p$  (Chapitre 3, théorème 3.11) montre que ce problème admet au moins une “solution mesure” et que la structure de l'ensemble des points de maximum de la fonction  $r(x) - \int_\Omega \mu(x, y) dy$  joue un rôle très important. En particulier, plus cet ensemble est riche, plus il existe de solutions mesures du problème stationnaire, ce qui complique l'analyse du problème d'évolution. L'étude du cas particulier suivant permet de s'en convaincre

$$\partial_t v(t, x) = v(t, x) \left( r(x) - \int_\Omega v(t, y) dy \right) + \rho \left( \int_\Omega v(t, y) dy - |\Omega|v(t, x) \right) \quad \text{in } \mathbb{R}^+ \times \Omega, \quad (9.12)$$

$$v(0, x) = v_0(x). \quad (9.13)$$

Pour ce problème, on obtient une caractérisation de la convergence de la solution. Plus précisément

**Théorème 9.8.** Soient  $\Omega$  un domaine borné régulier, et  $r \in C^{0,1}(\Omega)$ . Supposons de plus que  $r$  atteint son unique maximum en  $x_0 \in \Omega$  et vérifie  $\left\| \frac{1}{r(x_0) - r(x)} \right\|_1 < 1$ . Supposons en outre que  $\lambda_p < 0$ , alors il existe  $\rho_0$  tel que pour tout  $\rho \leq \rho_0$  et pour toute donnée initiale  $v_0 \in L^1$  la solution  $v(t, x) \in C^1(\mathbb{R}^+, C(\Omega))$  explose en temps infini. De plus,  $v(t, x) \rightarrow \alpha \delta_{x_0} + f$  où  $f \in L^1$ .

Les figures 9.2 et 9.3 illustrent les deux situations possibles, convergence vers un état stationnaire ou explosion.

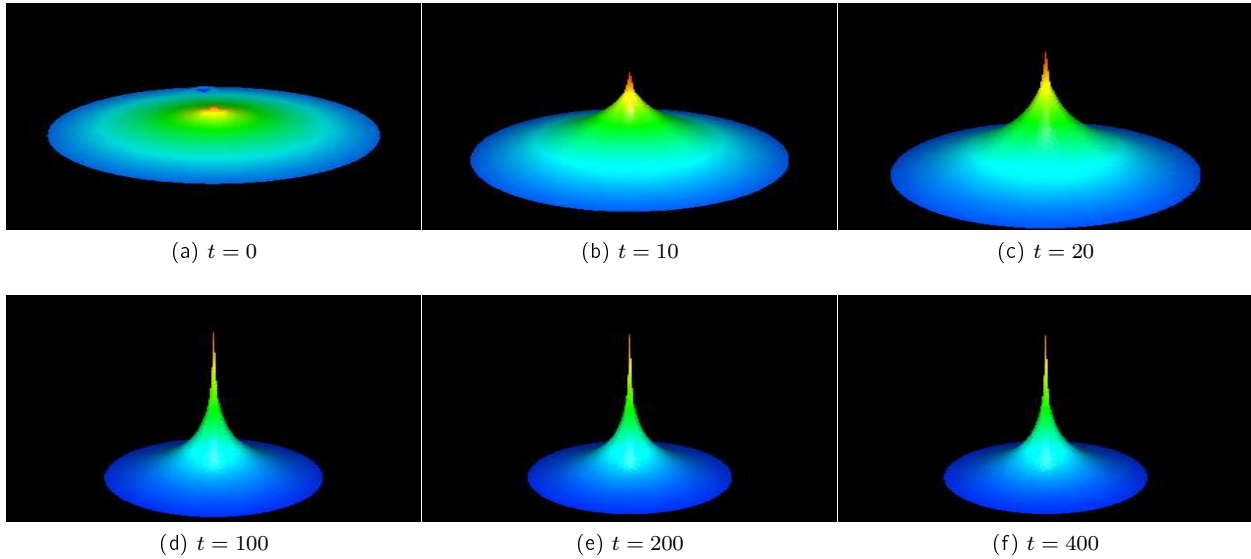


Figure 9.2 –  $\rho = 0.5$  Convergence vers la solution stationnaire

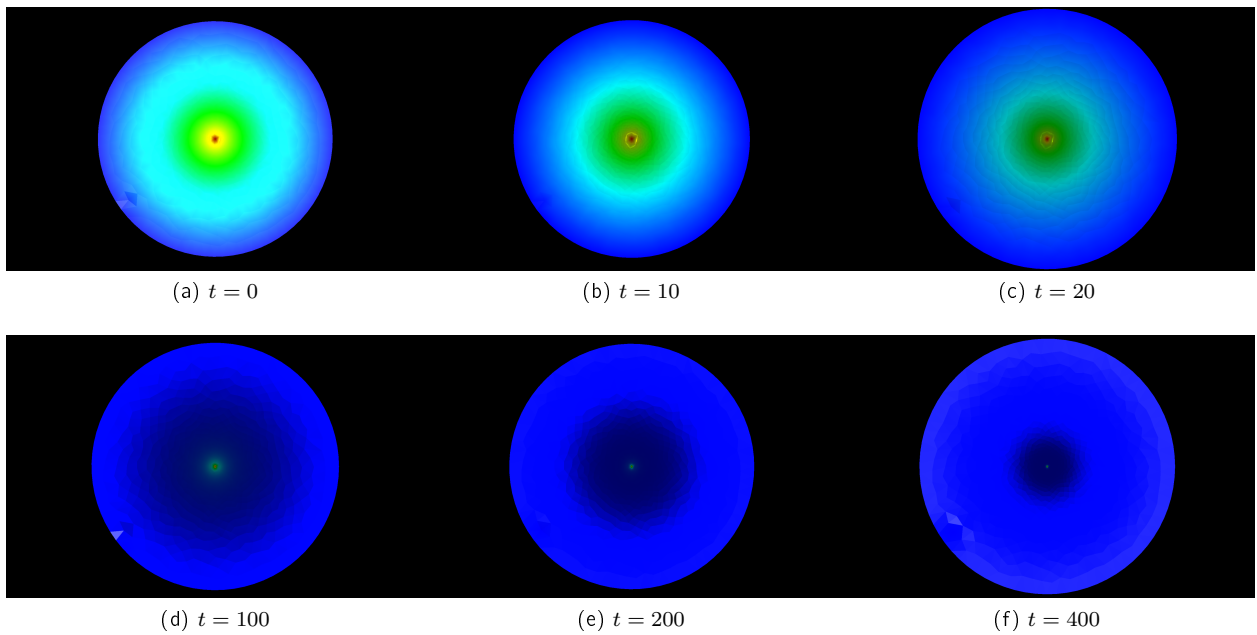


Figure 9.3 –  $\rho = 0.1$  Explosion, convergence vers la mesure stationnaire

Quand  $r$  atteint son maximum en plusieurs points, la dynamique semble bien plus complexe à appréhender. Les simulations numériques (figures 9.4 et 9.5) réalisées pour  $r$  prenant son maximum en 4 points semblent indiquer une dépendance forte aux conditions initiales. En effet, suivant la condition initiale, il semble que la mesure stationnaire atteinte ne soit pas la même. Ces simulations posent une question fondamentale : comment identifier l'équilibre atteint qui, dans certain cas, peut être multiple ?

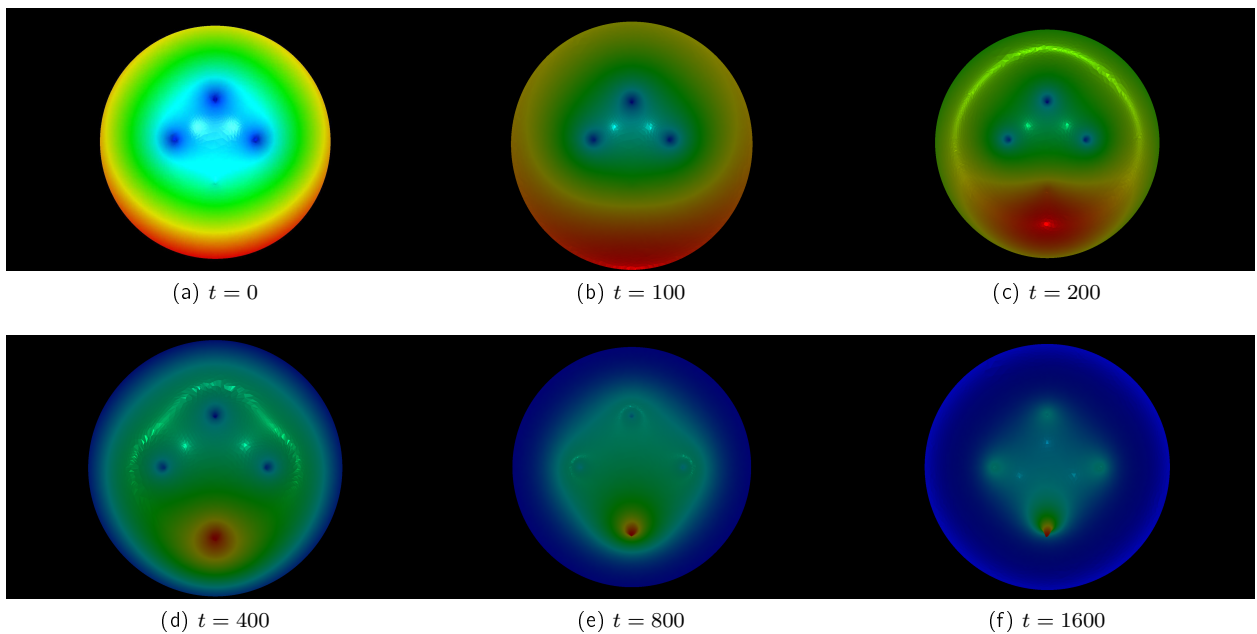


Figure 9.4 –  $r$  atteint son maximum en 4 points, condition initiale  $U_0$  1 pic, convergence vers la mesure stationnaire à 1 Dirac

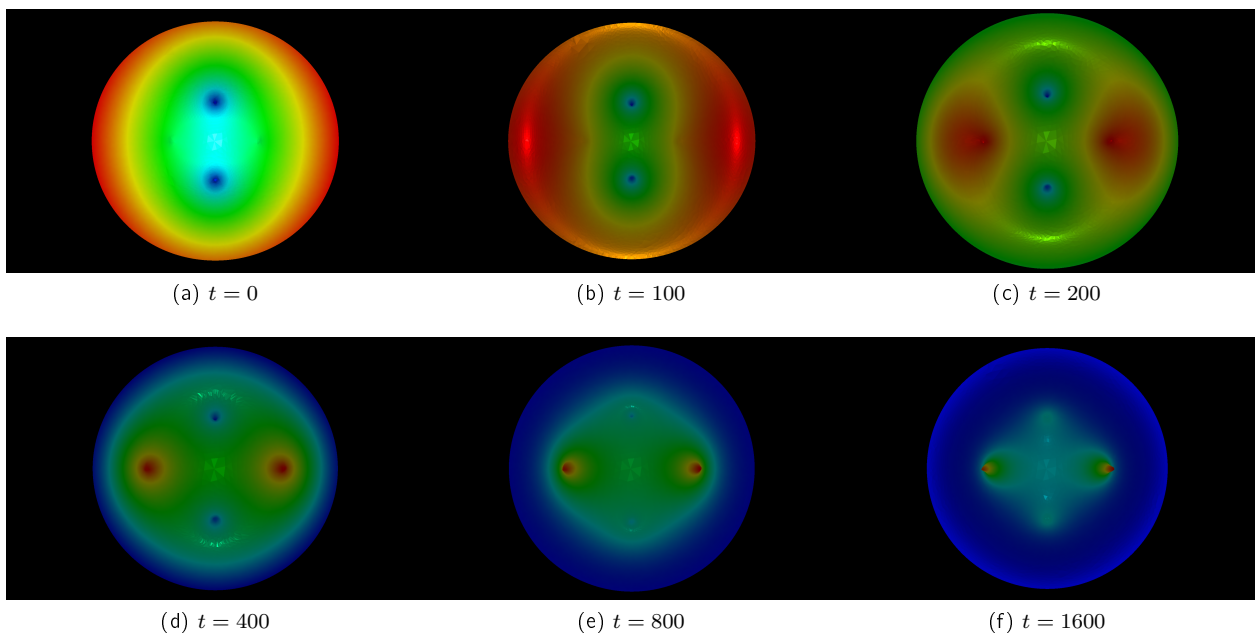


Figure 9.5 –  $r$  atteint son maximum en 4 points, condition initiale  $U_0$  2 pics, convergence vers la mesure stationnaire à 2 Dirac

**Remarque 9.5.** De même que pour le cas diffusif, les comportements observés pour une interaction simple restent valides pour des petites perturbations du noyau d'interaction.

### 9.3 Discussion et Perspectives

Ces travaux viennent en développement d'une réflexion assez large concernant l'émergence dans un paysage agricole de variants viraux adaptés à une variété résistante. Le diagramme ci-dessous résume les échelles espace-temps importantes de ce processus d'adaptation pour un virus transmis par un vecteur de type puceron.

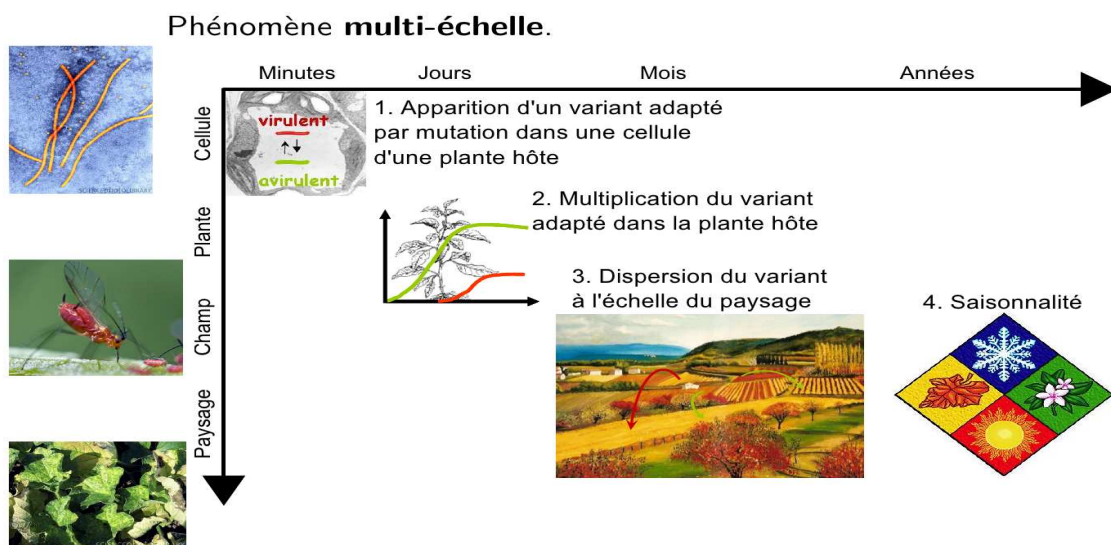


Figure 9.6 – Diagramme d'émergence d'un virus adapté transmis par pucerons

Lorsque la compétition entre souches est faiblement dépendante des variants, l'analyse présentée dans [P25] et [PreP3] permet de justifier l'existence d'un équilibre démo-génétique robuste dans chaque plante infectée. Ce constat rend possible (valide) la construction d'un modèle "simple" à l'échelle du paysage agricole permettant aussi d'évaluer les temps de contournement pour différentes stratégies de gestion des pratiques culturales [85].

Il reste toutefois beaucoup de questions en suspens concernant ces modèles, et les résultats théoriques obtenus peuvent parfois surprendre et potentiellement influencer les expérimentations à venir. L'analyse de la dynamique des solutions de l'équation avec mutation non locale en est un bon exemple. Pour cette équation, même dans un cas a priori simple, la dynamique des solutions du problème de Cauchy n'est pas claire et l'état d'équilibre atteint reste un mystère.

La compréhension des effets respectifs des différents termes et l'assouplissement de certaines hypothèses (diffusion auto-adjointe, forme des noyaux d'interaction, forme de la reproduction, ...) sont aussi des enjeux scientifiques importants. Ceux sont des sujets pertinent et très dynamiques où différentes approches coexistent. Dans cette perspective, l'approche par Entropie Relative me semble très prometteuse pour étudier ces problèmes.

# 10 Phénomènes de propagation dans les modèles démo-génétiques

Ce chapitre est consacré aux phénomènes de propagation qui apparaissent dans certains modèles démo-génétiques et plus particulièrement à l'existence de fronts progressifs dans des équations de réaction-diffusion-compétition. Le modèle typique est un modèle démo-génétique spatialisé de la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x, y) = \Delta_{x,y} u(t, x, y) + u(t, x, y) \left( r(x, y) - \int_{\mathbb{R}} \beta(x, y, z) u(t, x, z) dz \right) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R} \quad (10.1)$$

où  $u(t, x, y)$  représente la densité d'une population structurée par deux variables, une d'espace ( $x$ ) et une de trait ( $y$ ). Cette équation modélise une population qui, se développe suivant un processus démographique du type logistique non locale, se déplace par diffusion dans l'espace physique et mute suivant un processus de diffusion. Le contrôle logistique non local modélise la compétition entre les individus de traits distincts pour une ressource spatialisée. Ce modèle apparaît notamment dans la description de l'évolution de populations asexuées, voir par exemple la thèse de Céline Prevost [170] ou [58, 57].

Pour ce type d'équations, je me suis principalement concentré sur les phénomènes de propagation [P1, P2, P3]. D'un point de vue écologique, ces phénomènes de propagation peuvent nous renseigner sur les processus d'adaptation pouvant être potentiellement mis en œuvre par une espèce pour envahir ou non un nouveau territoire.

Sans hypothèses supplémentaires sur le noyau d'interaction  $\beta$  et le taux de reproduction  $r$ , l'existence de fronts pour l'équation (10.1) reste à ce jour un problème ouvert ardu. Sous certaines hypothèses sur  $\beta$ ,  $r$ , il est possible de construire des fronts progressifs, solutions de (10.1). Commençons par discuter de l'équation de Fisher-KPP non locale.

## 10.1 L'équation de Fisher-KPP non locale [P1, P3]

Une situation qui a récemment conduit à d'intenses recherches, concerne le cas où le taux de reproduction  $r(x, y) = \mu$  est indépendant de la position et du trait et où l'interaction de compétition est de la forme  $\int_{\mathbb{R}} \beta(x, y, z) u(t, x, z) dz = \mu \int_{\mathbb{R}} \phi(y - z) u(t, x, z) dz$  avec  $\phi \in C^2(\mathbb{R})$  vérifiant

$$\phi \geq 0, \quad \phi(0) > 0, \quad \int_{\mathbb{R}} \phi = 1, \quad \int_{\mathbb{R}} z^2 \phi(z) dz < \infty.$$

Sous ces hypothèses, l'équation (10.1) s'écrit

$$\partial_t u(t, x, y) = \Delta u(t, x, y) + \mu u(t, x, y) (1 - \phi \star u(t, x, y)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}.$$

En se restreignant aux solutions  $u(t, x, y) = v(t, y)$  indépendantes de  $x$ , on est conduit à étudier

$$\partial_t v(t, y) = \partial_{yy} v(t, y) + \mu v(t, y) (1 - \phi \star v(t, y)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}. \quad (10.2)$$

On reconnaît en (10.2), une variante non locale de l'équation de Fisher-KPP

$$\partial_t v(t, y) = \partial_{yy} v(t, y) + \mu v(t, y) (1 - v(t, y)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}. \quad (10.3)$$

Depuis les travaux de Fisher [91] et Kolmogorov, Petrovskii et Piskunov [133], cette équation (10.3) est bien connue pour admettre des solutions du type front progressif, i.e. des solutions de (10.3) de la forme

$u(t, y) = \psi(y - ct)$  qui vérifient

$$\psi_{\xi\xi} + c\psi_{\xi} + \mu\psi(1 - \psi) = 0 \quad \text{pour tout } \xi \in \mathbb{R}, \quad (10.4)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow +\infty} \psi(\xi) = 0, \quad \lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1. \quad (10.5)$$

Plus précisément,

**Théorème 10.1** (Fisher-KPP [133]). *Soit  $c^* = 2\sqrt{\mu}$  alors pour tout  $c \geq c^*$ , il existe une fonction  $\psi \in C^2(\mathbb{R})$ ,  $\psi \geq 0$  telle que  $(c, \psi)$  soit une solution de (10.4) - (10.5). De plus cette solution est décroissante et unique à translation près. En outre, si  $c < c^*$  il n'existe pas de fronts progressifs positifs.*

Dans l'esprit des résultats de Fisher-KPP, H. Berestycki, G. Nadin, B. Perthame et L. Ryzhik [23] montrent que l'équation de Fisher-KPP non locale (10.2) admet des "semi-fronts" i.e des solutions de (10.2) de la forme  $u(t, y) = \psi(y - ct)$  qui vérifient

$$\psi_{\xi\xi} + c\psi_{\xi} + \mu\psi(1 - \phi \star \psi) = 0 \quad \text{pour tout } \xi \in \mathbb{R}, \quad (10.6)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow +\infty} \psi(\xi) = 0, \quad \psi > 0, \quad \liminf_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) > 0. \quad (10.7)$$

Ils obtiennent le résultat suivant :

**Théorème 10.2** ([23]). *Soit  $c^* = 2\sqrt{\mu}$  alors pour tout  $c \geq c^*$ , il existe une fonction  $\psi \in C^2(\mathbb{R})$ ,  $\psi \geq 0$  telle que  $(c, \psi)$  est une solution de (10.6) - (10.7). En outre, si  $c < c^*$  il n'existe pas de semi-front positif.*

Les semi-fronts dans ce cas ne sont pas nécessairement monotones, ainsi l'étude de leurs limites en  $\pm\infty$  s'avère parfois ardue sans autres informations sur les équilibres 0 et 1. En imposant des conditions supplémentaires sur le noyau  $\phi$  ou sur  $\mu$  on garantit la stabilité de l'équilibre 1 et ainsi il est plus aisé de montrer que les semi-fronts connectent l'état d'équilibre instable 0 à son unique équilibre stable 1. On trouve dans [23] deux conditions distinctes permettant de garantir la stabilité de 1. La première porte uniquement sur la ressource  $\mu$  : si celle-ci est "petite" alors 1 est nécessairement stable. En d'autres termes

**Proposition 10.1** ([23]). *Il existe  $\mu_0 > 0$  indépendant de  $\phi$  tel que, pour tout  $0 < \mu < \mu_0$  les semi-fronts du théorème 10.2 vérifient  $\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1$ .*

L'autre condition porte elle uniquement sur le noyau  $\phi$  indépendamment de la ressource considérée.

**Proposition 10.2** ([23]). *Si la transformation de Fourier  $\hat{\phi}$  est positive sur  $\mathbb{R}$ , alors, pour tout  $\mu > 0$  les semi-fronts du théorème 10.2 vérifient  $\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1$ .*

Quand ces conditions ne sont pas vérifiées, l'équilibre 1 peut être instable au sens de Turing [23, 99, 156] et d'autres solutions stationnaires apparaissent [4, 99]. Dans ces conditions, le comportement asymptotique des semi-fronts est plus ardu à analyser et il n'est en général pas connu. En collaboration avec M. Alfaro, je montre que les semi-fronts de grande vitesse sont toujours des fronts progressifs, même quand l'équilibre 1 est instable. Nous montrons

**Théorème 10.3** ([P1]). *Soit*

$$\bar{c} = \bar{c}(\phi, \mu) := \mu \left( \int_{\mathbb{R}} z^2 \phi(z) dz \right)^{1/2} \left( \int_{\mathbb{R}} \phi(z) \left( 1 - \mu \frac{z^2}{2} \right)^+ dz \right)^{-1}.$$

*alors les semi-fronts du théorème 10.2 de vitesse  $c > \bar{c}$  vérifient  $\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) = 1$ .*

Ce résultat est la conséquence d'une estimation *a priori* dans  $L^2$  de  $\psi'$  que l'on obtient en utilisant habilement l'inégalité de Cauchy-Schwarz. Une fois  $\psi' \in L^2$  prouvé, il est alors simple de montrer que les limites de  $\psi$  en  $\pm\infty$  sont des constantes. Ce résultat répond en outre à une question posée dans [156], à savoir, "Existe-t-il des fronts connectant deux états stationnaires instables?". Malheureusement, ce résultat ne couvre pas toutes les situations et on peut aisément construire des noyaux  $\phi$  tels que  $c^* < \bar{c}(\phi, \mu)$ . Dans ce cas, le comportement du semi-front de vitesse minimale n'est en général pas connu.



Faisant suite à ce résultat, en collaboration avec M. Alfaro et G. Raoul [P3], je me suis consacré à l'étude de l'équation non locale :

$$\partial_t v(t, y) = \partial_{yy} v(t, y) + v(t, y)(v(t, y) - \theta)(1 - \phi \star v(t, y)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}. \quad (10.8)$$

Cette équation peut-être vue comme une version non locale de l'équation de réaction-diffusion bistable

$$\partial_t v(t, y) = \partial_{yy} v(t, y) + v(t, y)(v(t, y) - \theta)(1 - v(t, y)) \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R},$$

équation connue pour admettre un front monotone  $(c, \psi)$  connectant les deux équilibres stables 0 et 1 [5, 90].

Comme pour l'équation de Fisher-KPP non locale, nous montrons que l'équation (10.8) admet pour solution un semi-front, i.e. une solution entière  $v(t, y) := \psi(y - ct)$  de (10.8) qui vérifie

$$\psi_{\xi\xi} + c\psi_{\xi} + \mu\psi(\psi - \theta)(1 - \phi \star \psi) = 0 \quad \text{pour tout } \xi \in \mathbb{R}, \quad (10.9)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow +\infty} \psi(\xi) = 0, \quad \psi(0) = \theta, \quad \liminf_{\xi \rightarrow -\infty} \psi(\xi) > \theta. \quad (10.10)$$

Plus précisément :

**Théorème 10.4** ([P3]). *Il existe  $c \in \mathbb{R}$  et une fonction positive  $\psi \in C^2(\mathbb{R})$  tels que  $(c, \psi)$  vérifie (10.9) – (10.10).*

Quand le noyau d'interaction  $\phi$  est suffisamment proche d'une masse de Dirac, nous prouvons que ce semi-front est bien un front connectant les deux équilibres 0 et 1.

La construction repose sur un schéma classique d'approximation, utilisé notamment dans [24]. L'idée directrice est de résoudre une version tronquée de (10.9) – (10.10) définie sur des intervalles bornés  $[-a, a]$  et de faire tendre  $a \rightarrow +\infty$ . Pour être utile, cette méthode requiert une normalisation précise et un contrôle fin sur les solutions construites dans les bornés. Ici, le terme non local ne permet pas l'utilisation des outils fondés sur le principe du maximum (principe de comparaison, méthode de glissement, ...). La normalisation et le contrôle fin sont les difficultés majeures de cette construction. On s'en sort par une étude approfondie de la solution obtenue par degré topologique. Entre autre, nous montrons que la valeur  $\theta$  qui nous sert de normalisation ne peut être prise qu'en un point.

## 10.2 Couplage trait-espace [P2]

Le cas d'un gradient d'adaptation est aussi une situation où l'on est susceptible d'observer un phénomène de propagation. Ces gradients apparaissent notamment lors d'études sur la répartition spatiale de populations structurées par un trait phénotypique [132, 152]. Les exemples suivants, tirés des travaux [161, 179], suggèrent un lien linéaire entre le trait optimal et la position spatiale des individus, voir la figure 10.1. Dans ce contexte, le taux de croissance et le noyau de compétition prennent la forme suivante :  $r(x, y) = a(y - Bx \cdot e)$ ,  $\beta(x, y, z) = K(y - Bx \cdot e, z - Bx \cdot e)$  où  $e \in S^{d-1}$ ,  $B \geq 0$ ,  $K \in C(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^+)$  et  $a \in C(\mathbb{R})$  est maximal en zéro et négatif en dehors d'un intervalle compact. Sous ces hypothèses l'équation (10.1) s'écrit

$$\partial_t u(t, x, y) - \Delta_{x,y} u(t, x, y) = \left( a(y - Bx \cdot e) - \int_{\mathbb{R}} K(y - Bx \cdot e, z - Bx \cdot e) u(t, x, z) dz \right) u(t, x, y).$$

La population ainsi modélisée vit sur ce que les écologistes appellent un *gradient environnemental* : pour survivre au point  $x$  les individus doivent avoir un trait proche du trait optimal  $y_{opt} := Bx \cdot e$ . Ainsi pour envahir un territoire, la population doit nécessairement évoluer. Sans perte de généralité, on peut supposer que  $e = e_1$  et en posant  $\tilde{u}(t, x, z) = u(t, x, z + Bx \cdot e_1)$ , on obtient une équation sur  $\tilde{u}$  de la forme

$$\partial_t \tilde{u}(t, x, z) - \mathcal{E}[\tilde{u}](t, x, z) = \left( a(z) - \int_{\mathbb{R}} K(z, z') \tilde{u}(t, x, z') dz' \right) \tilde{u}(t, x, z), \quad (10.11)$$

avec  $\mathcal{E}[\tilde{u}] := \Delta_x \tilde{u} + (B^2 + 1) \partial_{zz} \tilde{u} - 2B \partial_{xz} \tilde{u}$ , un opérateur elliptique.

Comme dans les chapitres précédents, l'étude du problème linéarisé en 0 :

$$\mathcal{E}[\varphi](x, z) + a(z)\varphi(x, z) + \lambda\varphi(x, z) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}, \quad (10.12)$$



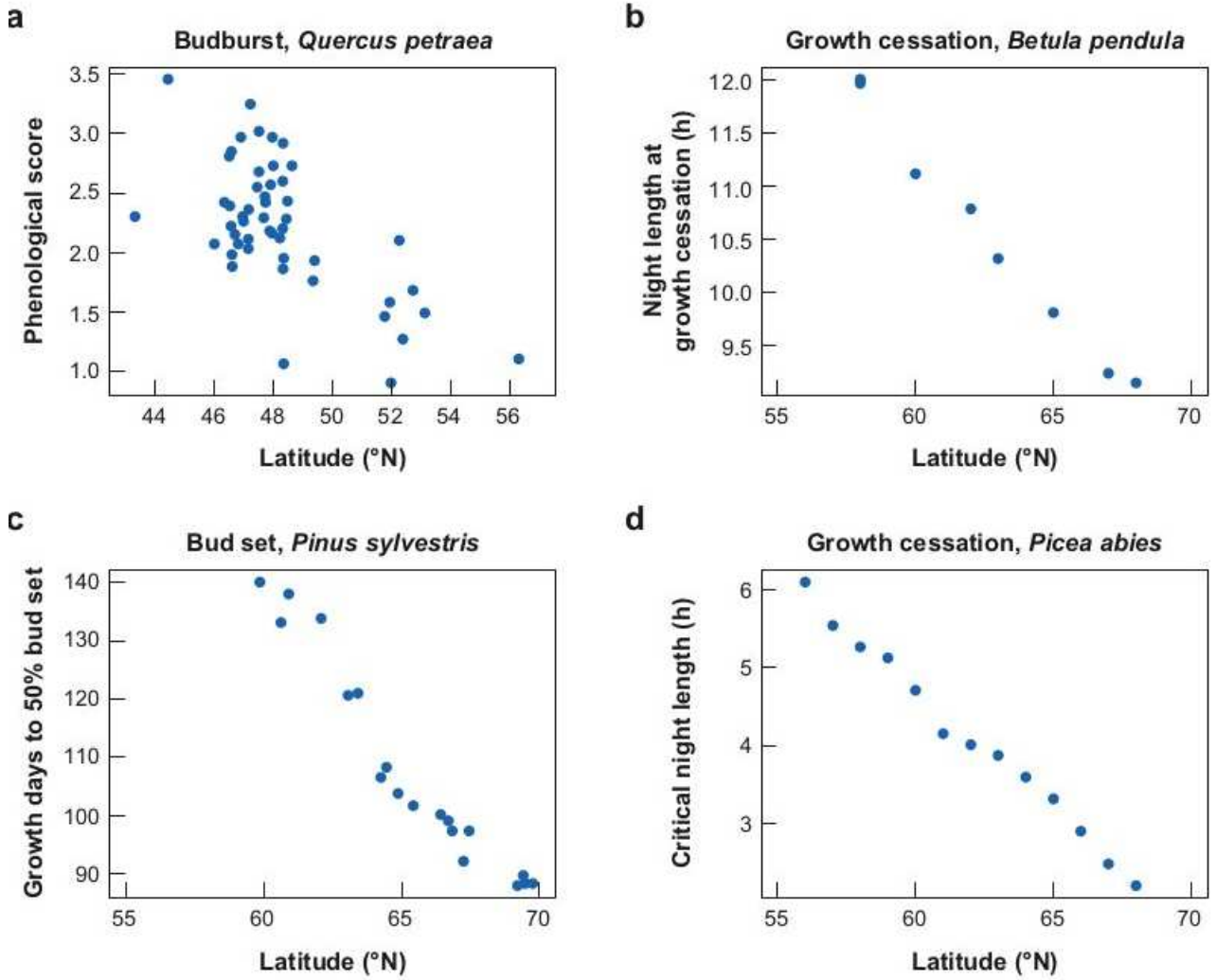


Figure 10.1 – Exemples de relations de dépendance entre traits phénologiques optimaux et la latitude [179]

fournit un critère de persistance vs extinction. Quand  $\lambda_1(\mathcal{E} + a) > 0$ , on montre facilement que la population  $\tilde{u}$  s'éteint exponentiellement vite. La question de la persistance est plus subtile. Supposons donc  $\lambda_1(\mathcal{E} + a) < 0$  et définissons la valeur propre auxiliaire suivante :

**Definition 10.1** (Valeur propre généralisée). On notera  $\lambda_0$  la première valeur propre généralisée de l'opérateur  $(B^2 + 1)\partial_{zz} + a$  et  $\varphi_0$  la fonction propre associée à  $\lambda_0$ .  $(\lambda_0, \varphi_0)$  vérifie donc

$$(B^2 + 1)\partial_{zz}\varphi_0(z) + a(z)\varphi_0(z) + \lambda_0\varphi_0(z) = 0 \quad \text{pour tout } z \in \mathbb{R}. \quad (10.13)$$

En s'appuyant sur les résultats récents de Berestycki et Rossi [31, 28, 27], on montre que  $\lambda_1(\mathcal{E} + a) = \lambda_0$ . Ainsi quand  $\lambda_1 < 0$  on a  $\lambda_0 < 0$  qui est une condition suffisante pour construire une solution stationnaire positive du problème

$$(B^2 + 1)\partial_{zz}u + \left( a(z) - \int_{\mathbb{R}} K(z, z')u(z') dz' \right) u(z) = 0 \quad \text{pour tout } z \in \mathbb{R}. \quad (10.14)$$

Par un rapide calcul cette solution s'avère être aussi une solution stationnaire de (10.11). Le cas  $\lambda_1 = 0$  est plus délicat à traiter et reste pour l'instant un problème ouvert.

Pour simplifier l'exposition des résultats qui vont suivre, fixons  $a(z) = 1 - Az^2$ . Pour ce  $a$  particulier,  $\lambda_0$  et  $\varphi_0$

sont connus explicitement :

$$\lambda_0 = \sqrt{A(B^2 + 1)} - 1, \quad \varphi_0(z) = \exp\left(-\sqrt{\frac{A}{B^2 + 1}} \frac{z^2}{2}\right).$$

Lorsque que  $\lambda_1 < 0$  nous construisons des semi-fronts (solutions de la forme  $\tilde{u}(x, z) = \psi(x \cdot e_1 - ct, z)$ ) se propageant le long de l'axe optimal  $z = 0$ . Plus précisément, nous montrons

**Théorème 10.5.** *Supposons  $\lambda_1(\mathcal{E} + a) < 0$  et soit*

$$c^* := 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{B^2 + 1}}.$$

(i) *Pour tout  $c \geq c^*$ , il existe  $\psi \in C^2(\mathbb{R}^2)$  solution strictement positive de*

$$\mathcal{E}[\psi](s, z) + c\partial_s\psi(s, z) + \left(a(z) - \int_{\mathbb{R}} K(z, z')\psi(s, z') dz'\right)\psi(s, z) = 0 \quad \text{pour tout } s, z \in \mathbb{R}^2, \quad (10.15)$$

*En outre,  $\psi$  vérifie*

$$\|\psi(s, \cdot)\|_{\infty} \rightarrow 0, \quad \int_{\mathbb{R}} \psi(s, z) dz \rightarrow 0 \quad \text{quand } s \rightarrow +\infty,$$

*et il existe des constantes positives  $\nu, C$  et  $\kappa$  telles que*

$$\nu \mathbb{1}_{(s, z) \in (-\infty, 0] \times [-\nu, \nu]}(s, z) \leq \psi(s, z) \leq Ce^{-\kappa z^2}.$$

(ii) *Pour  $0 \leq c < c^*$ , il n'existe pas de solution positive de (10.15) vérifiant  $\psi(s, z) \leq \gamma(z)$  pour un  $\gamma \in L^1$  et  $\liminf_{s \rightarrow +\infty} \psi(s, 0) = 0$ .*

Pour la démonstration de ce résultat, nous suivons la même stratégie que celle utilisée dans le cas de l'équation de Fisher-KPP et de l'équation bistable non locale. On commence par étudier une version tronquée de (10.15) définie sur  $(-a, a) \times (-b, b)$ . L'existence d'une solution pour cette version tronquée est obtenue par un argument utilisant le degré topologique. La difficulté principale est d'obtenir des estimations *a priori* indépendantes de  $a$  et  $b$  sur les  $\psi_{a,b}$  et  $c_{a,b}$ , solutions du problème tronqué. Pour obtenir ces estimations, on obtient d'abord une estimation indépendante de  $a$  et  $b$  de la quantité  $\int_{\mathbb{R}} \psi(s, z) dz$ . Via des résultats classiques, cette estimation nous permet de montrer que  $\|\psi_{a,b}\|_{\infty}$  est contrôlée par une constante indépendante de  $a$  et  $b$ . Le contrôle de  $c_{a,b}$  se fait en imposant l'intervalle sur lequel on obtient par degré des solutions normalisés.

Contrairement aux semi-fronts solutions de l'équation de Fisher-KPP non locale, où sous certaines hypothèses on peut prouver qu'ils sont monotones, la monotonie des semi-fronts solutions de (10.15) est loin d'être claire. Notre compréhension du comportement de l'onde en  $-\infty$  est ainsi assez limitée pour l'instant.

## 10.3 Discussion

L'étude de modèles démo-génétiques spatialisés est un domaine très actif et de nombreux résultats ont été récemment obtenus tant sur l'équation de Fisher-KPP que sur certaines formes de l'équation (10.1). Citons par exemple les travaux de Hamel et Ryzhik [109] sur les solutions périodiques de l'équation de Fisher-KPP, Alfaro, Berestycki et Raoul [3] sur des versions du modèle (10.11) incorporant un changement climatique ou encore Bouin et Calvez [33] sur les fronts de propagation pour une équation où le coefficient de diffusion dépend de la variable de trait. Sur ces sujets, je souhaite m'investir essentiellement sur les deux problèmes suivants :

- Pour l'équation de Fisher-KPP comme pour dans les autres équations étudiées ici, la construction des (semi-)fronts bute sur des difficultés techniques importantes. L'impossibilité d'utiliser les principes de comparaison et les techniques associées (itération monotone, méthode de glissement, balayage, ...) complique énormément l'obtention d'estimations *a priori* uniformes. Ce point est souvent contourné par l'utilisation forte de la théorie elliptique (estimation  $L^{\infty}$ , Bootstrap via Sobolev, ...) rendant presque illusoire l'extension de ces résultats dans des contextes moins réguliers (diffusion ou mutation non locale).

L'exploration de techniques plus élémentaires pour obtenir ces estimations est une première étape cruciale en vue d'une généralisation de ces résultats à des situations moins régulières qui sont plus pertinentes du point de vue écologique.

- dans tous ces modèles, la reproduction des individus apparaît sous la forme d'un taux de croissance. Cette description est particulièrement bien adaptée pour la description de populations clonales dont les individus muteraient (ou pas) à chaque événement de naissance. Pour les populations de virus et de manière plus générale pour les populations sexuées, les événements de naissance, et par conséquent les phénomènes de mutation, sont bien plus complexes et nécessitent l'introduction d'autres types de modèle. Une première piste que je souhaite explorer concerne l'existence et la caractérisation de phénomènes de propagation pour un modèle du type

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x, y) = \Delta u(t, x, y) + u(t, x, y) \left( r(x, y) - \int_{\mathbb{R}} K(y, z) u(t, x, z) dz \right) + \gamma \iint_{\mathbb{R}^2} Q(y, y_*, y'_*) u(t, x, y_*) u(t, x, y'_*) dy_* dy'_* \quad \text{sur } \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}$$

où le noyau  $Q$  est un noyau de collision, modélisant la formation d'un nouvel individu à partir de deux parents.

**Troisième partie**  
**Autres Problèmes**



# Introduction

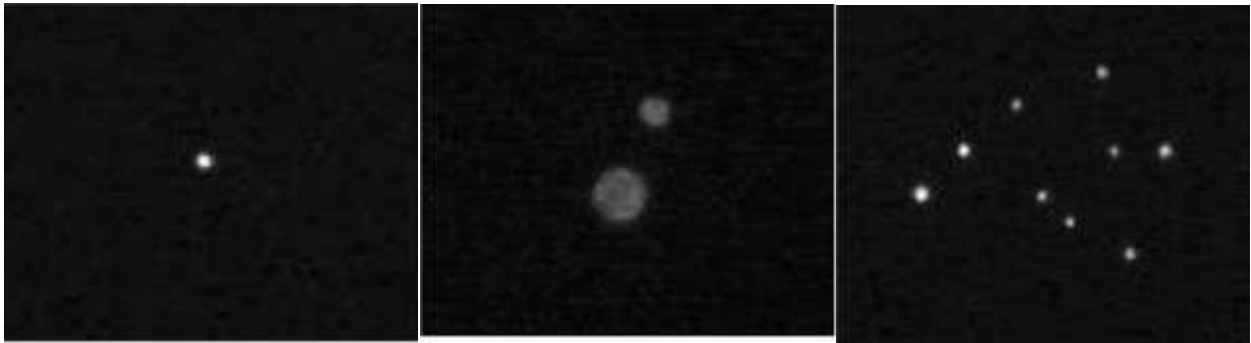
Dans cette dernière partie, je présente des résultats obtenus lors de diverses collaborations nouées au cours de mes différents pre- et postdocs à l'université de Tel Aviv, au Centro de Modelamiento Matemático de l'universidad de Chile, et au Max Planck Institute for mathematics de Leipzig. Ces résultats concernent :

- le problème de Combustion en micro-gravité [[P17](#)]
- la propagation d'interfaces en milieu aléatoire [[P21](#)]

Les deux chapitres suivants résument mes résultats sur ces deux sujets.

# 11 Contribution à l'étude des flambesballs [P17]

Depuis les expériences de Ronney (1984), il est bien connu que lorsque l'on déclenche la combustion d'un mélange  $H_2 - air$  très pauvre, on observe la naissance de très petites flammes courbes [38, 39, 140, 176]. Ces flammes apparaissent comme stationnaires (animées d'une vitesse constante) et ne constituent pas de nouvelles sources d'ignition pour le milieu ambiant.



Ceci présage d'une certaine stabilité de ces flammes ainsi que l'existence d'un mécanisme de stabilisation lors de la combustion. Pour expliquer l'apparition de ces flammes, Buckmaster - Joulin - Ronney [38, 39, 176] ont émis l'hypothèse que la perte de chaleur lors de la combustion imparfaite du combustible serait à l'origine de la stabilisation du front de flamme. Cette hypothèse est étudiée via l'analyse du modèle de réaction diffusion :

$$\begin{cases} \rho C_p \partial_t T = \nabla \cdot (\lambda \nabla T) + \frac{QBY\rho}{m} e^{-\frac{E}{RT}} - \varepsilon q(T) & \text{dans } \mathbb{R}^3, \\ \rho \partial_t Y = \nabla \cdot (\mu \nabla Y) - BY \rho e^{-\frac{E}{RT}} & \text{dans } \mathbb{R}^3, \\ Y \rightarrow Y_\infty, \quad T \rightarrow T_\infty & \text{quand } |x| \rightarrow \infty, \end{cases} \quad (11.1)$$

où  $T$  est la température et  $Y$  la concentration du réactif. Les paramètres  $Y_\infty > 0, T_\infty > 0$  sont la concentration du réactif et la température à l'infini tandis que  $C_p, R, Q$  et  $m$  sont respectivement la capacité de chaleur spécifique à pression constante, la constante des gaz parfaits, le dégagement de chaleur chimique et la masse moléculaire du réactif. La réaction est caractérisée par la loi d'Arrhenius à un pas  $\sim Be^{-\frac{E}{RT}}$  où  $B$  et  $E$  sont des constantes positives. En outre, les effets hydrodynamiques sont négligés, à savoir la densité  $\rho$ , la conductivité thermique  $\lambda$  et le coefficient de diffusion  $\mu$  sont constants. Le terme  $q(T)$  représente les pertes radiatives dues à une combustion imparfaite du réactif.

Sous l'hypothèse de hautes énergie d'activation ( $E \gg 1$ ), une simplification courante de (11.1) est de supposer que la combustion s'opère dans une couche mince de l'espace (typiquement la surface d'une sphère) et de considérer qu'après combustion le combustible est entièrement consommé. Cette approche, utilisée dans [38, 39, 138, 151], conduit à l'étude du problème à frontière libre

$$\begin{cases} \partial_t T = \Delta T + Be^{-\frac{E}{2T^*}} \delta(r - R(t)) - \varepsilon q(T) & \text{in } \mathbb{R}^3 \\ \partial_t Y = \frac{1}{Le} \Delta Y - Be^{-\frac{E}{2T^*}} \delta(r - R(t)) & \text{in } \mathbb{R}^3 \\ Y \equiv 0 & \text{in } B(0, R(t)) \\ q \equiv 0 & \text{in } \mathbb{R}^3 \setminus B(0, R(t)) \\ Y \rightarrow Y_\infty, \quad T \rightarrow T_\infty & \text{as } |x| \rightarrow \infty \end{cases} \quad (11.2)$$

où  $R(t)$  est le rayon du front de flamme,  $\delta$  est la mesure de Dirac,  $T^*$  est la température du front et  $Le$  est le nombre de Lewis.

Pour ce système, lorsque la perte de chaleur n'excède pas une certaine valeur positive critique  $\varepsilon_0$  Buckmaster *et al.* [38, 39] obtiennent l'existence de deux solutions stationnaires (i.e. il existe deux valeurs possibles pour  $R$ ). Par ailleurs, ils montrent que la flamme de plus petit rayon est instable alors que celle de grand rayon est stable.

Plus récemment, d'autres modèles ont été introduits pour justifier et décrire l'existence des flameballs. Citons par exemple, le modèle intérodifférentiel décrivant l'évolution du rayon de la flamme [126, 137, 178] :

$$\frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^t \frac{\dot{R}(s)}{\sqrt{t-s}} ds = R \text{Log}(R) + Eq(t) - \lambda R^3,$$

et un modèle à frontière libre incorporant une description des mécanismes causant la perte de chaleur [194, 102] :

$$\left\{ \begin{array}{l} \Delta T - 3\alpha^2(T - T_\infty) + \alpha\Delta(\Theta^4) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^3 \\ \frac{1}{Le}\Delta Y = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^3 \setminus S_{R^*} \\ \Delta\Theta + \beta(T - T_\infty) = 0 \quad \text{dans } \mathbb{R}^3 \setminus S_{R^*} \\ Y \equiv 0 \quad \text{dans } B(0, R^*) \\ [\Theta] = [Y] = 0, \quad -[\Theta_r] = \frac{1}{Le}[Y_r] = F(\Theta(R^*)) \\ T \rightarrow T_\infty, \quad \Theta \rightarrow \Theta_\infty, \quad Y \rightarrow Y_\infty \quad \text{quand } |x| \rightarrow \infty \end{array} \right.$$

Cependant, bien que ces modèles produisent des résultats en partie conformes aux observations réalisées en microgravité, on peut légitimement s'interroger sur l'existence de solutions stationnaires radiales pour le modèle (11.1).

## Un modèle avec température d'ignition

Ma principale contribution à l'étude des flameballs, consiste en l'analyse d'un modèle approché de (11.1), où l'on introduit les deux simplifications suivantes :

- Les pertes de chaleurs sont linéaires, i.e.,  $q(T) = a(T - T_\infty)$  avec  $a > 0$ ,
- On approche la loi d'Arrhenius  $e^{-\frac{E}{RT}}$  par  $\eta(T - T_0)BYe^{-\frac{E}{RT}}$  ou  $T_0$  est une constante appelée température d'ignition et  $\eta$  est une fonction cut-off vérifiant  $\eta > 0$  sur  $\mathbb{R}^+$  et  $\eta \equiv 0$  sur  $\mathbb{R}^-$ .

Ces deux simplifications sont motivées par les travaux [127, 184], où les pertes radiatives sont modélisées par la loi de Stefan :  $q(T) = \varepsilon(T^4 - T_\infty^4)$  pour  $\varepsilon > 0$ . Quand  $T$  est proche de  $T_\infty$ , on peut approcher  $q(T) \approx 4\varepsilon T_\infty^3(T - T_\infty)$ . Dans notre étude, on suppose que cette relation linéaire est vraie pour toute température  $T$ . On observe que ce type d'approximation linéaire se retrouve aussi dans différents travaux [35, 151, 184]. L'hypothèse b), quand à elle, correspond à une approximation standard permettant d'éviter le problème de la *frontière froide*, voir [21].

Après adimensionnement du système, on est conduit à étudier le système

$$\left\{ \begin{array}{l} \Delta u + vg(u) - cu = 0 \quad \text{in } \mathbb{R}^3 \\ \frac{1}{Le}\Delta v - vg(u) = 0 \quad \text{in } \mathbb{R}^3 \\ u \rightarrow 0, \quad v \rightarrow v_\infty \quad \text{as } |x| \rightarrow +\infty \end{array} \right. \quad (11.3)$$

où  $u, v$  représentent respectivement la température et la concentration du combustible,  $Le > 0$  est le nombre de Lewis,  $c > 0$ ,  $v_\infty > 0$  et  $g$  est une fonction de type ignition, c'est à dire, qu'il existe  $\theta > 0$  de sorte que  $g(u) = 0$  quand  $u \leq \theta$  et  $g > 0$  si  $u > \theta$ .



En posant  $v(x) = v_\infty \tilde{v}(\sqrt{Le}x)$ ,  $u(x) = \frac{v_\infty}{Le} \tilde{u}(\sqrt{Le}x)$  on se ramène à l'étude du système :

$$\begin{cases} \Delta u + vf(u) - \varepsilon u = 0 & \text{dans } \mathbb{R}^3 \\ \Delta v - vf(u) = 0 & \text{dans } \mathbb{R}^3 \\ u \rightarrow 0, \quad v \rightarrow 1 & \text{quand } |x| \rightarrow +\infty \end{cases} \quad (11.4)$$

où  $f$  est une fonction de type ignition. Ce changement de variable montre en particulier que le nombre de Lewis  $Le$  ne joue aucun rôle particulier dans l'existence/non existence de solutions positives de (11.3).

En absence de pertes de chaleur ( $\varepsilon = 0$ )  $u + v$  est alors une fonction harmonique bornée et le système (11.4) se réduit à l'étude d'une EDP semi-linéaire sur  $\mathbb{R}^3$ ,

$$\begin{cases} \Delta u + (1 - u)f(u) = 0 & \text{sur } \mathbb{R}^3, \\ u \rightarrow 0, & \text{quand } |x| \rightarrow +\infty. \end{cases} \quad (11.5)$$

Dans le cas d'une fonction  $f$  de type ignition, l'existence d'une solution positive non triviale de (11.5) est bien connue, voir par exemple [22, 67, 135]. Cette réduction n'est plus valide en présence de pertes de chaleur car dans cette situation la fonction  $u + v$  n'est plus une fonction harmonique bornée. Intuitivement, il est toutefois naturel de penser que le système (11.4) admet au moins une solution positive non-triviale quand  $\varepsilon$  est petit. Mon premier résultat va dans ce sens et même au delà. En collaboration avec J. Davila nous obtenons :

**Théorème 11.1.** *Soit  $f : [0, 1] \rightarrow [0, +\infty)$  une fonction continue du type ignition vérifiant pour certains  $C > 0$*

$$f(t) \leq Cf(u) \quad \forall t \leq u, \quad t, u \in [\theta, 1]. \quad (11.6)$$

*Alors, il existe  $0 < \varepsilon_1 < +\infty$  tel que pour tout  $0 < \varepsilon < \varepsilon_1$ , il y a au moins 2 solutions positives de (11.4).*

La démonstration repose en partie sur l'observation suivante. Si  $(u, v)$  est une solution radiale non triviale de (11.4), alors il existe  $r > 0$  tel que  $u(r) > \theta$  et ainsi puisque  $\lim_{r \rightarrow \infty} u(r) = 0$ , il existe  $\beta_u > 0$  tel que

$$u(\beta_u) = \theta \quad \text{et} \quad u(r) < \theta \quad \forall r > \beta_u.$$

Ainsi par un changement d'échelle, en posant  $u = u(\beta r)$ ,  $v = v(\beta r)$ , l'étude de (11.4) se ramène à l'étude de deux systèmes couplés

$$\begin{cases} \Delta u - \beta^2 \varepsilon u = 0 & \text{sur } (1, +\infty) \\ \Delta v = 0 & \text{sur } (1, +\infty) \\ u(1) = \theta, \quad v(1) = \gamma \\ u(+\infty) = 0 \quad v(+\infty) = 1 \end{cases} \quad (11.7)$$

et

$$\begin{cases} \Delta u - \beta^2 \varepsilon u = -\beta^2 v f(u) & \text{sur } (0, 1) \\ \Delta v = \beta^2 v f(u) & \text{sur } (0, 1) \\ u(1) = \theta \quad v(1) = \gamma \\ u'(0) = 0 \quad v'(0) = 0 \\ u'(1^-) = u'(1^+) \quad v'(1^-) = v'(1^+) \end{cases} \quad (11.8)$$

où  $\gamma$  est un paramètre à ajuster et  $\beta$  est une nouvelle variable. Le système (11.7) s'intégrant explicitement,

$$u = \frac{\theta e^{-\beta \sqrt{\varepsilon}(r-1)}}{r} \quad v = 1 - \frac{1 - \gamma}{r}$$

on est en fait ramené à l'étude du problème sur-déterminé

$$\begin{cases} \Delta u - \beta^2 \varepsilon u = -\beta^2 v f(u) & \text{sur } B(0,1), \\ \Delta v = \beta^2 v f(u) & \text{sur } B(0,1), \\ u(x) = \theta \quad v(x) = \gamma & \text{sur } \partial B(0,1), \\ u'(0) = 0 \quad v'(0) = 0, \\ u'(x) = -\theta(1 + \beta\sqrt{\varepsilon}) \quad v'(x) = 1 - \gamma & \text{sur } \partial B(0,1). \end{cases} \quad (11.9)$$

En jouant sur les paramètres  $\varepsilon, \beta$  et  $\gamma$ , on déduit certaines propriétés des solutions de (11.9) permettant de construire des solutions non-triviales via le degré topologique. Dans cette analyse, le paramètre  $\beta$  permet à la fois de distinguer les différentes solutions possibles et d'étudier les dépendances des solutions par rapport à  $\varepsilon$ . En particulier, on montre :

**Théorème 11.2.** Soient  $(u_\varepsilon, v_\varepsilon)$  et  $(U_\varepsilon, V_\varepsilon)$  les solutions de (11.4) pour tout  $0 < \varepsilon \leq \varepsilon_1$  obtenues au théorème 11.1 alors l'une d'entre d'elle a un rayon de réaction borné quand  $\varepsilon \rightarrow 0$ , c'est à dire  $\beta(\varepsilon) = O(1)$  quand  $\varepsilon \rightarrow 0$ , et l'autre a un rayon de réaction dans l'intervalle  $\delta/\sqrt{\varepsilon} \leq \beta(\varepsilon) \leq 1/(\theta\sqrt{\varepsilon})$  quand  $\varepsilon \rightarrow 0$ , où  $\delta > 0$  est une constante fixée.

## Le cas d'une fonction discontinue

Dans la pratique, l'extension des Théorèmes 11.1–11.2 à des non-linéarités discontinues peut s'avérer utile pour la compréhension de la structure de l'ensemble des solutions. Le cas particulier de la fonction d'ignition  $f = H(x - \theta)$  avec  $H$  la fonction de Heaviside est particulièrement intéressant car pour cette non-linéarité on obtient une description complète de l'ensemble des solutions positives. Plus précisément, nous obtenons le résultat :

**Théorème 11.3.** Soit  $f$  la fonction de Heaviside, alors il existe  $\varepsilon_0 > 0$  tel que, pour tout  $0 < \varepsilon < \varepsilon_0$  il existe deux solutions radiales de (11.4), il existe une unique solution radiale pour  $\varepsilon = \varepsilon_0$  et aucune pour  $\varepsilon > \varepsilon_0$ .

Ce résultat est illustré par le diagramme de bifurcation de  $R(\varepsilon) = \beta(\varepsilon)$  en fonction de  $\varepsilon$  pour  $\theta = \frac{1}{2}$  :

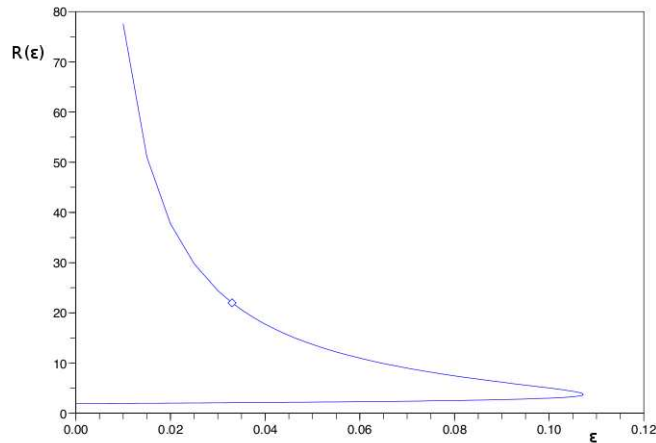


Figure 11.1 – Courbe  $\beta(\varepsilon) = R(\varepsilon)$  solution quand  $f$  est une fonction de Heaviside  $H(x - \theta)$  avec  $\theta = 1/2$ .

La démonstration de ce résultat consiste en une construction explicite des solutions. Dans ce cas précis, le système sur-déterminé (11.9) s'intègre complètement. En effet, dans cette situation, seuls deux situations sont possibles. Soit  $u > \theta$  dans  $B(0,1)$ , soit  $u \leq \theta$  sur  $B(0,\eta)$  et  $u > \theta$  dans sur l'anneau  $A(0,\eta,1)$ . Dans les deux cas, le système (11.9) s'intègre complètement, donnant des relations implicites entre les coefficients. Par exemple,

dans le cas  $u > \theta$  dans  $B(0, 1)$ , on obtient

$$\theta(1 - \varepsilon)(1 + th(\beta\sqrt{\varepsilon})) + \frac{th(\beta)}{\beta} = \frac{th(\beta\sqrt{\varepsilon})}{\beta\sqrt{\varepsilon}}, \quad \gamma = \frac{th(\beta)}{\beta}.$$

L'étude analytique de ces relations permet de montrer l'existence de solutions  $C^1$  non-triviales de (11.4) et de construire le diagramme de bifurcation illustré par la figure 11.1. Cette méthode permet aussi d'avoir une information plus précise sur la structure des solutions. En particulier on s'aperçoit que pour  $\varepsilon$  petit la solution de plus grand rayon vérifie  $u \leq \theta$  sur  $B(0, \eta)$  et  $u > \theta$  sur l'anneau  $A(0, \eta, 1)$  tandis que la solution de petit rayon vérifie  $u \geq \theta$  sur  $B(0, 1)$ .

En combinant les résultats du cas Heaviside et les théorèmes 11.1 et 11.2, on généralise nos résultats d'existence à des fonctions d'ignition satisfaisant

$$f \text{ continue sur } (\theta, 1] \text{ et } \lim_{u \rightarrow \theta^+} f(u) \text{ existe.} \quad (11.10)$$

Pour ces fonctions nous montrons :

**Théorème 11.4.** *Soit  $f : [0, 1] \rightarrow [0, +\infty)$  une fonction d'ignition vérifiant (11.6), et (11.10). Alors il existe  $0 < \varepsilon_1 < +\infty$  de sorte que pour tout  $0 < \varepsilon < \varepsilon_1$  il existe au moins deux solutions de (11.4). L'une d'entre elle vérifie  $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \beta_\varepsilon = \beta_0 > 0$  où  $\beta_0$  est une constante positive, tandis que l'autre vérifie  $\delta/\sqrt{\varepsilon} \leq \beta \leq 1/(\theta\sqrt{\varepsilon})$  quand  $\varepsilon \rightarrow 0$ , où  $\delta > 0$  est une constante donnée.*

La démonstration s'opère en deux temps. On introduit une suite de fonctions régulières  $(f_n)_{n \in \mathbb{N}}$  qui sont des régularisations de la fonction discontinue  $f$ . Les estimations *a priori* obtenues via le théorème 11.1 permettent la construction de solutions pour le problème régularisé pour tout  $\varepsilon \in (0, \varepsilon_1)$  où  $\varepsilon_1$  ne dépend plus de  $n$ . La suite de solutions  $(u_n, v_n)_{n \in \mathbb{N}}$  étant uniformément bornée, l'extraction d'une paire de fonction limite ne pose donc pas de problème majeur. Par contre, du fait de la discontinuité de  $f$ , le passage à la limite dans les équations vérifiées par  $(u_n, v_n)$  s'avère très délicat. Une analyse fine de l'ensemble des points  $\Gamma_n := \{x \in [0, 1), \bar{u}_n(x) = \theta\}$  pour tout  $n$  nous permet d'obtenir une borne uniforme sur le cardinal de cet ensemble fini. Ainsi, après extraction, le couple de fonctions  $(\bar{u}, \bar{v})$  vérifie (11.4) presque partout.

## Perspectives

La suite pertinente de ce travail consiste en la compréhension fine de la dépendance des solutions radiales par rapport au paramètre  $\theta$  et la construction des solutions non triviales pour le système (11.1). Au vu des résultats expérimentaux, la question de l'existence de solutions non radiales est assez naturelle. Le problème (11.4) étant invariant par translation, l'une des pistes à explorer est la construction d'une solution multi-modales à partir de solutions radiales construites et centrées en différents points de l'espace.

## 12 Etude de propagation d'interfaces en milieu aléatoire [P21]

Ce dernier chapitre présente mes contributions à l'étude de la propagation d'interfaces dans un milieu aléatoire [P21]. Ce travail est le fruit d'une collaboration avec N. Dirr et S. Luckhaus (Max Planck Institut, Leipzig) lors de mon séjour au Max Planck Institute de Leipzig.

Nous nous sommes intéressés à l'influence des hétérogénéités et du bruit sur la propagation d'une interface dans un milieu donné. Plus précisément, on s'intéresse aux propriétés qualitatives de l'interface  $\Gamma_t := (x, u(x, t))$  où  $u$  est une solution du problème d'évolution suivant :

$$\partial_t u(x, t) = u_{xx}(x, t) + f(x, u(x, t)) + F \quad \text{sur} \quad \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+, \quad (12.1)$$

$$u(x, 0) = 0, \quad (12.2)$$

où  $F$  est une constante représentant un champ extérieur et  $f(x, s, \omega) : \mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}$  est un champ aléatoire régulier à moyenne nulle. On s'intéresse en particulier à la relation entre la vitesse de l'interface  $\Gamma_t$  et la force du champ extérieur  $F$  (phénomène de blocage/déblocage).

Ce modèle peut être vu comme une approximation "petit gradient" d'un modèle de propagation d'interface par courbure moyenne avec perturbations aléatoires. L'interface décrite se déplace ainsi par courbure moyenne dans un substrat comportant des défauts distribués de manière aléatoire. Le champ aléatoire  $f(x, s, \omega)$  décrit ainsi la structure des obstacles rencontrés par l'interface  $\Gamma_t$ . Dans ce contexte, les obstacles sont simplement les régions où  $f < 0$ , et plus  $f$  est négative, plus l'obstacle sera difficile à passer.

Pour des substrats périodiques ( $f$  périodique), Dirr et Yip [80] ont caractérisé un phénomène de blocage/déblocage d'interface.

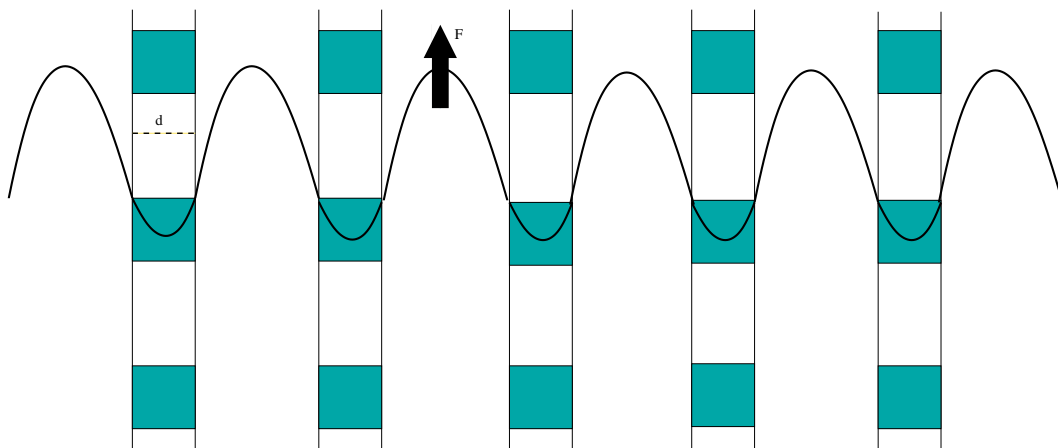


Figure 12.1 – Champ périodique d'obstacles de même type

Dans ce cas, ils montrent qu'il existe une force critique  $F^*$  décrivant le seuil de déblocage. C'est à dire, si  $F < F^*$ , alors l'interface se retrouve bloquée ( $u(x, t)$  converge vers un état stationnaire borné), situation qui n'arrive jamais lorsque  $F > F^*$  où l'interface se propage à une vitesse positive.

Notre étude porte sur le même type de phénomènes mais pour des substrats  $f(x, s, \omega)$  aléatoires. Plus précisément, nous considérons un modèle d'obstacles aléatoires, où la position des obstacles est fixée et seul leur intensité est aléatoire.

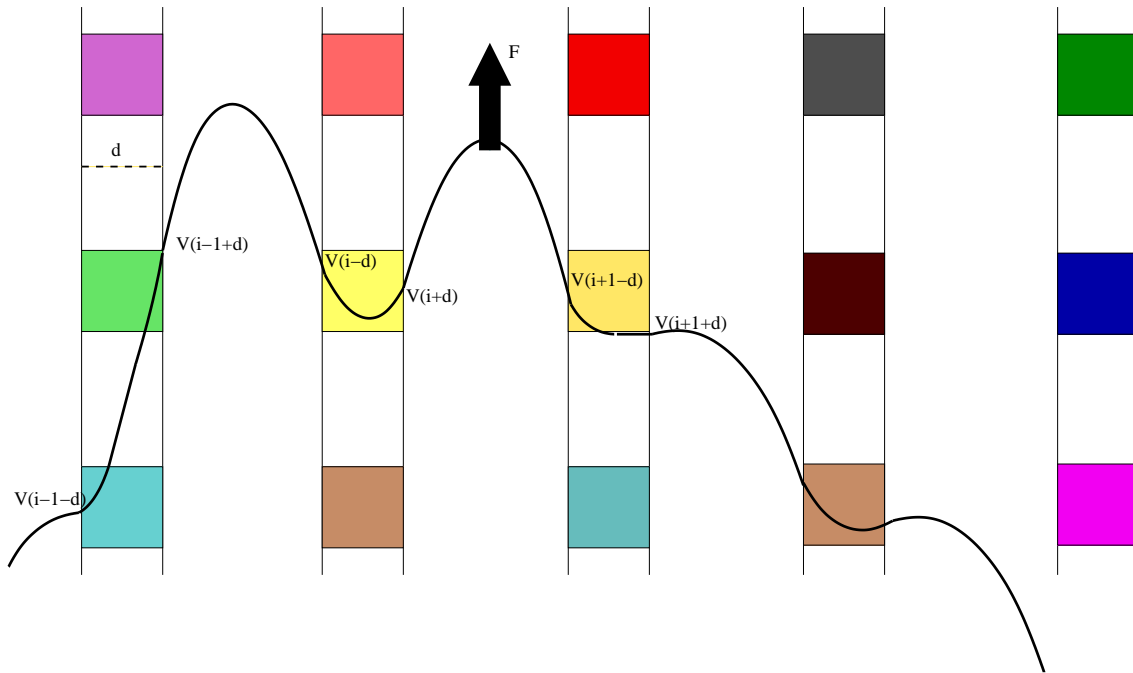


Figure 12.2 – Une réalisation du champ d'obstacles  $f(x, s, \omega)$ . Les couleurs symbolisent les différents types d'obstacles présents

Concrètement, on commence par définir un réseau d'obstacles :

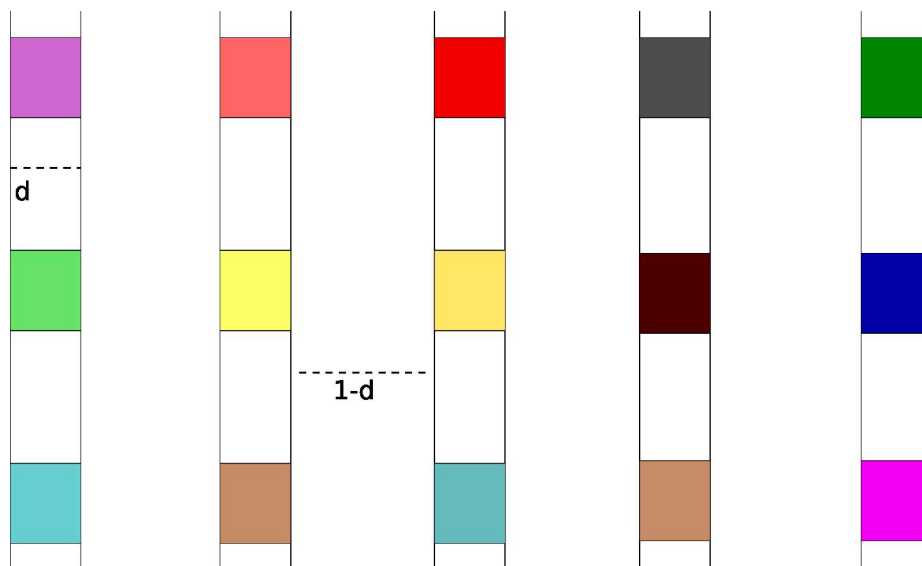


Figure 12.3 – Réseau d'obstacles

**Definition 12.1** (Obstacles).

1. Soit  $\mathbb{Z}_{1/2} := \mathbb{Z} + \frac{1}{2}$ . Nous supposons que les obstacles se trouvent sur un réseau  $\mathcal{R} := \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}$  où pour plus de commodité  $(b_{i,j})_{i,j \in \mathbb{Z}}$  désignent les nœuds du réseau, c'est à dire  $b_{i,j} := (i, j + 1/2)$ .
2. Pour  $d < 1/2$ , on définit  $Q_d := [-d, d]^2$ , et  $Q_d(i, j) := Q_d + b_{i,j}$ . Les obstacles, à savoir les régions où  $f < 0$ , sont ainsi représentés par  $Q_d(i, j)$ .

Pour obtenir l'existence de solutions régulières au problème de Cauchy, la non-linéarité  $f(x, s)$  doit être suffisamment régulière :

**Definition 12.2** (champ aléatoire).

Soit  $(l(i, j)(\omega))_{(i, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}}$  un champ de variables aléatoires exponentielles indépendantes et identiquement distribuées i.e. il existe  $\lambda_0 > 0$  tel que pour  $r \geq 0$

$$\mathbb{P}\{l(i, j)(\omega) > r\} = e^{-\lambda_0 r}.$$

Soient  $\Sigma$  l'ensemble des obstacles, c'est-à-dire  $\Sigma := \bigcup_{(i, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}} (Q_d(i, j))$  et  $\phi \in C_c^\infty$  une fonction non négative dont le support est contenu dans le cube  $Q_d$ . On définit le champ aléatoire  $f$  de la manière suivante :

$$f(x, s) = g(x, s) - \sum_{(i, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}} l(i, j) \phi((x, s) - b_{i, j})$$

où  $g$  est une fonction non-négative choisie de sorte que le champ  $f$  soit à moyenne nulle dans un sens convenable :

$$g \geq 0 \quad \text{sur} \quad \mathbb{R}^2 \quad \text{et} \quad g = 0 \quad \text{sur} \quad \bar{\Sigma},$$

$$\lim_{L \rightarrow \infty} \frac{1}{(2L)^2} \int_{[-L, L]^2} f(x, s) dx ds = 0 \quad \text{presque sûrement.}$$

**Remarque 12.1.** Comme  $\mathbb{E}(l(i, j)) = \frac{1}{\lambda}$ , la loi des grands nombres nous indique qu'on peut choisir  $g$  de la forme

$$g(x, s) = \sum_{(i, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}} \frac{1}{\lambda} \phi((x, s) - b_{i, j}).$$

Pour ce type de champs aléatoires  $f$ , nous montrons qu'il existe une constante de forçage  $F^*$  telle que, pour tout  $F \geq F^*$  et pour presque toutes les configurations d'obstacles l'interface  $\Gamma_t := (x, u(x, t))$  n'est jamais piégée, i.e pour presque toutes les configurations d'obstacles, la solution  $u(x, t)$  ne converge pas vers une solution stationnaire positive du problème. Pour obtenir ce résultat, nous montrons que les solutions stationnaires d'un problème de Dirichlet défini sur  $[-N, N]$ , sont "grandes" avec une grande probabilité quand  $N \gg 1$ .

Plus précisément, considérons le problème de Dirichlet suivant :

$$u_{xx} + f(x, u, \omega) + F = 0 \quad \text{sur} \quad [-N + d, N - d], \quad (12.3)$$

$$u(-N + d) = u(N - d) = 0. \quad (12.4)$$

Pour ce problème nous obtenons le résultat suivant :

**Théorème 12.1.** Il existe des constantes positives  $F^* > 0$ ,  $C$  et  $K$  telles que pour tout  $F > F^*$  et pour  $N$  suffisamment grand, alors

$$\mathbb{P}(\{\omega \mid u(x, \omega) \geq (K(N - 1) - K|x|)_+ \text{ sur } [-N + d, N - d]\}) \geq 1 - Ce^{-\frac{N}{C}},$$

où  $a_+$  désigne la partie positive du réel  $a$  et  $u(\omega)$  est une solution de (12.3)-(12.4).

De ce résultat découle le corollaire :

**Corollaire 12.1.** Soit  $F > F^*$ , avec  $F^*$  défini par le théorème 12.1. Alors on a

1. Presque sûrement, il n'existe pas de solution stationnaire positive globale de (12.1).
2. Soit  $u$  une solution du problème d'évolution (12.1)-(12.2). Alors avec probabilité 1,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x, \omega) = +\infty \quad \text{pour tout } x \in \mathbb{R}.$$

L'originalité de ce travail a été d'obtenir une borne déterministe pour  $F^*$  garantissant la propagation de l'interface même s'il existe des régions où  $f(x, u, \omega) \ll -1$ . En fait, nous montrons que, tant que la probabilité de trouver de telles régions est suffisamment "petite", une borne déterministe sur  $F^*$  existe. Par ailleurs, comme

$f$  peut prendre des valeurs arbitrairement grandes, les preuves ne s'appuient pas sur des constructions EDP classiques. En effet, en l'absence d'un contrôle uniforme sur  $f$ , l'existence de sous-solutions permettant de pousser l'interface est exclue, rendant ainsi nécessaire l'utilisation d'arguments probabilistes.

La preuve de ces résultats repose sur une série d'approximations des solutions stationnaires de (12.1) et l'estimation de la probabilité de certaines configurations d'obstacles. L'idée centrale est de relier la position des solutions stationnaires aux configurations d'obstacles possibles et d'estimer la probabilité de trouver  $u$  au dessus d'un chemin donné. Pour ce faire, à toute solution stationnaire  $u(\omega)$  de (12.1), on associe un chemin  $\bar{u}^d : \mathbb{Z} \rightarrow d\mathbb{Z}$ . Puis on relie ce chemin aux obstacles grâce à une estimation sur le Laplacien discret de ce chemin  $(\Delta_d \bar{u}^d)$ . Via les outils liés à l'étude des grandes déviations, cette estimation nous permet d'estimer la probabilité qu'a de ce chemin d'être au dessus du chemin défini par  $(K(N-1) - K|x|)_+$ . La construction du chemin ainsi que l'estimation du Laplacien discret sont des points clés de cette analyse. Pour construire ce chemin, on commence par transformer le problème (12.1) et on considère les solutions du problème suivant :

$$\partial_t v(x, t) = v_{xx}(x, t) + \tilde{f}(x, v(x, t)) + F\chi_\varepsilon(x) \quad \text{sur} \quad \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+, \quad (12.5)$$

$$v(x, 0) = 0, \quad (12.6)$$

où  $\tilde{f}(x, s) := -\sum_{(i,j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}_{1/2}} l(i, j) \phi((x, s) - b_{i,j})$  et  $\chi_\varepsilon$  est une régularisation de la fonction indicatrice de l'ensemble  $\mathbb{R}^2 \setminus \{\bigcup_{i \in \mathbb{Z}} (i-d, i+d) \times \mathbb{R}\}$ . L'interface  $\tilde{\Gamma} := (x, v(t, x))$  évolue maintenant dans le paysage aléatoire suivant :

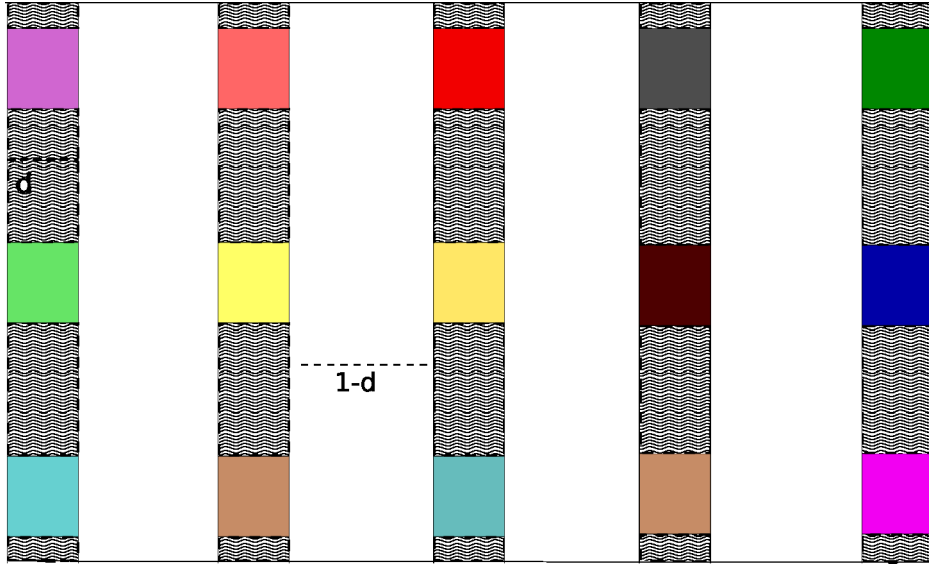


Figure 12.4 – Réseau d'obstacles modifié, le champs  $F$  agit maintenant en dehors des zones grisés et des obstacles.

Par construction,  $u(x, t)$  est une sur-solution de l'équation vérifiée par  $v$ . Ainsi, par construction  $u(x, t) \geq v(x, t)$  grâce au principe du maximum et à toute solution stationnaire  $u(\omega)$  il existe une solution stationnaire  $v(\omega)$  vérifiant  $u(\omega) \geq v(\omega)$ . On va maintenant travailler sur les solutions stationnaires de (12.5) et construire le chemin associé à  $u(\omega)$ . On remarque que les solutions stationnaires  $v(\omega)$  de (12.5) vérifient

$$v_{xx} = -F\chi_\varepsilon(x) \quad \text{sur} \quad (i+d, i-d+1), \quad (12.7)$$

$$v_{xx} = \sum_{j \in \mathbb{Z}^*} l(i, j)(\omega) \phi_{i,j}(x, v(x)) \quad \text{sur} \quad (i-d, i+d) \quad (12.8)$$

Ainsi pour connaître  $v$ , il suffit de connaître les valeurs de  $v$  en  $i-d$  et  $i+d$ . Soit maintenant  $w(i) :=$

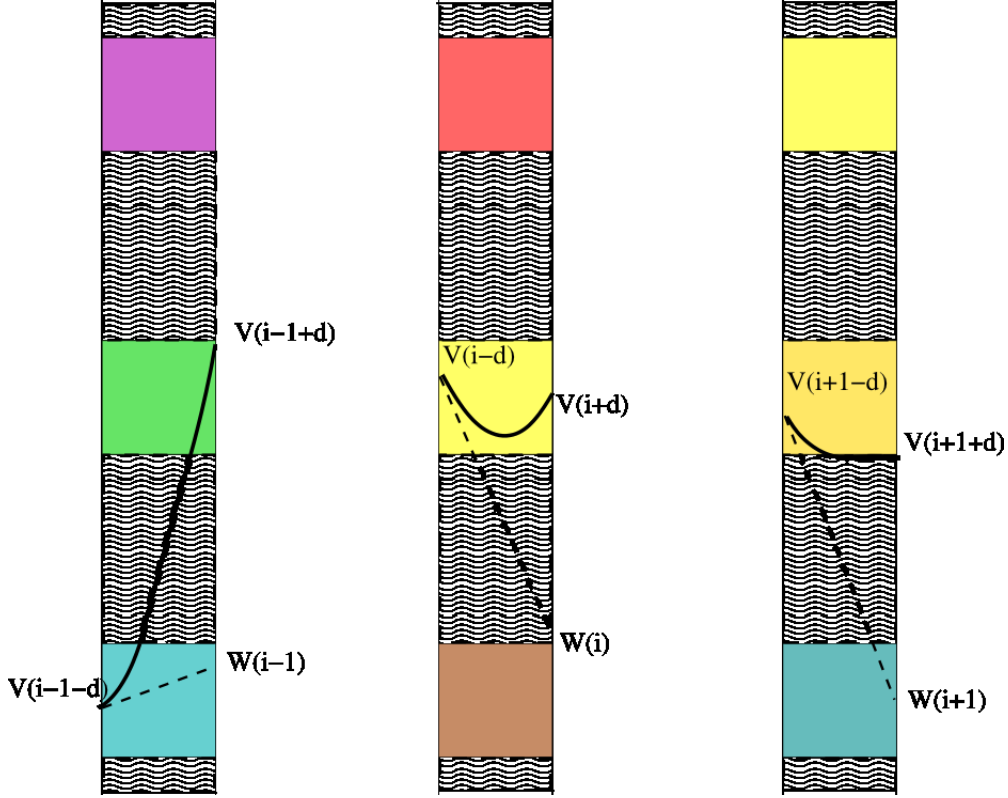


Figure 12.5 – Construction du chemin  $w$ .

$v(i-d) + 2dv_x(i-d)$ , on définit le chemin  $\bar{u}^d$  par

$$\bar{u}^d[i] := d \left\lceil \frac{w}{d}(i) - \frac{1}{2} \right\rceil = \inf\{k \in d\mathbb{Z} \mid w(i) - d/2 \leq k\}.$$

Une fois le chemin construit, il reste à le relier aux obstacles via son Laplacien discret. L'une des difficultés de cette estimation réside dans l'estimation du nombre d'obstacles traversés par l'interface. On montre en fait que pour une constante fixe  $\bar{F}$  bien choisie, pour tout  $i$ , il existe  $M(i) > 0$  telle que

$$|\Delta_d \bar{u}^d(i) + \bar{F}| \leq \frac{C_0}{M(i)} \sum_{-M(i)+\bar{v}(i) \leq j \leq \bar{v}(i)+M(i)} l_{i,j}(\omega). \quad (12.9)$$

Ainsi, les  $|\Delta_d \bar{u}^d(i) + \bar{F}|$  sont des variables aléatoires indépendantes, dont on a une bonne idée de leur fonction de répartition. Grâce à l'inégalité de Chebyshev, on a

$$\mathbb{P}[|\Delta_d \bar{u}^d(i) + \bar{F}| \geq r] \leq e^{-\lambda r} \mathbb{E} \left[ e^{\lambda |\Delta_d \bar{u}^d(i) + \bar{F}|} \right] \leq e^{-\lambda r} \mathbb{E} \left[ e^{\lambda \frac{1}{M} \sum_{i-M \leq j \leq i+M} l_{i,j}(\omega)} \right] \leq C e^{(\lambda_0 - r)\lambda}.$$

L'estimation (12.9) fournit aussi un moyen d'estimer la probabilité qu'un chemin soit "compatible" avec la configuration d'obstacles. Par chemin *compatible*, on entend, un chemin  $v_d$  qui serait obtenu par discrétisation d'une solution  $v(\omega)$  de (12.7) ( $v^d = \bar{u}^d$ ). En particulier, on obtient l'estimation

$$\mathbb{P}[v^d \text{ compatible}] \leq e^{CN} \tilde{\mathbb{P}}[v^d]$$

où  $C(d, \lambda_0)$  est une constante et  $\tilde{\mathbb{P}}$  est une probabilité sur les chemins  $(w[i])_i$  de  $\mathbb{Z} \rightarrow d\mathbb{Z}$  définie par



$$\tilde{\mathbb{P}}[w] := \frac{1}{Z^{2N-1}} e^{-\lambda_1 \sum_{i=-N+1}^{N-1} |\Delta_d w(i) + \bar{F}|},$$

où  $Z := \sum_{k=-\infty}^{+\infty} e^{-\lambda_1 |kd + \bar{F}|}$  et  $\lambda_1$  est une constante qui ne dépend que de  $d$  et  $\lambda_0$ .

Pour finir, il nous reste à estimer la probabilité qu'un chemin compatible  $(v^d[i])_i$  soit au dessus du chemin  $(z[i])_i$  défini par  $(K(N-1) - K|x|)_+$ , i.e.  $(\mathbb{P}[v^d \text{ compatible et } v^d \geq z])$ . Pour estimer cette probabilité, on définit la notion de "croisement" de deux chemins et on estime via les grandes déviations, la probabilité que le chemin  $(v^d[i])_i$  "croise" le chemin  $(z[i])_i$ , i.e. on estime  $\mathbb{P}[v^d \text{ croise } z]$ .

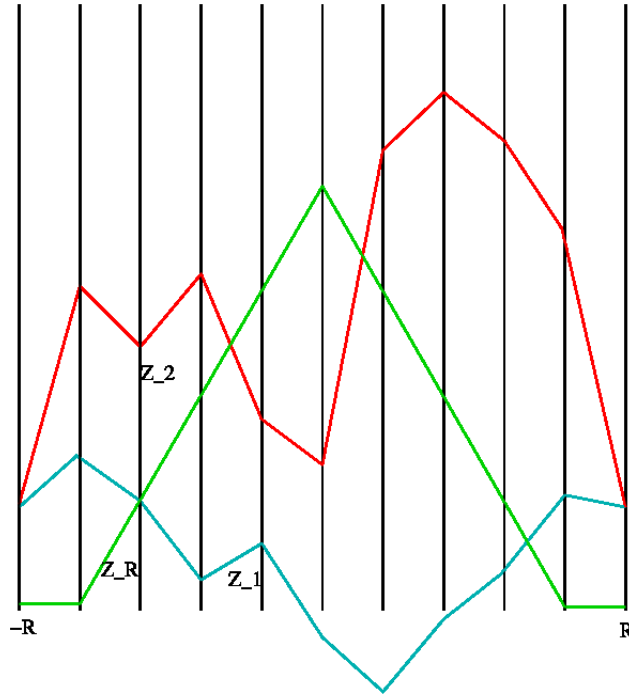


Figure 12.6 – Croisement des Chemins  $z_1, z_2$  et du triangle  $z_R$ .

**Remarque 12.2.** 1. Les résultats de non-existence de solutions stationnaires positives restent valables pour tout champ de variables aléatoires i.i.d.  $l(i, j)$  telles qu'il existe  $\lambda_0 > 0$  avec

$$\mathbb{P}\{l(i, j)(\omega) > r\} \leq C \text{ste}^{-\lambda_0 r}.$$

2. Dans notre analyse, on s'aperçoit que la forme des obstacles ( $\text{supp}(\phi)$ ) ne joue aucun rôle et les résultats demeurent vrais si l'on considère un champ aléatoire comme par exemple

$$f = g(x, s) - \sum_{(i, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{Z}^*} l(i, j) \Phi_{i, j}((x, s))$$

où  $\Phi_{i, j}$  sont des fonctions lisses uniformément bornées et telle que  $\text{supp}(\Phi_{i, j}) \subset Q_d(b_{i, j})$ .

# Liste de Publication

- [P1] M. Alfaro and J. Coville, *Rapid traveling waves in the nonlocal Fisher equation connect two unstable states*, Appl. Math. Lett. **25** (2012), no. 12, 2095–2099. MR 2967796
- [P2] M. Alfaro, J. Coville, and G. Raoul, *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** (2013), no. 12, 2126–2154.
- [P3] ———, *Bistable travelling waves for nonlocal reaction diffusion equations.*, Discrete Contin. Dyn. Syst. **34** (2014), no. 5, 1775–1791 (English).
- [P4] H. Berestycki, J. Coville, and H.-H. Vo, *Persistence criteria for populations with non-local dispersion*, Journal of Mathematical Biology (2015), 1–53 (English).
- [P5] O. Bonnefon, J. Coville, J. Garnier, and L. Roques, *Inside dynamics of solutions of integro-differential equations*, Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B **19** (2014), no. 10, 3057–3085.
- [P6] Olivier Bonnefon, Jerome Coville, Jimmy Garnier, Francois Hamel, and Lionel Roques, *The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity*, Ecological Complexity **20** (2014), 282–292.
- [P7] C. Cortazar, J. Coville, M. Elgueta, and S. Martinez, *A nonlocal inhomogeneous dispersal process*, J. Differential Equations **241** (2007), no. 2, 332–358. MR MR2358896
- [P8] J. Coville, *Monotonicity in integrodifferential equations*, Comptes Rendus Mathematique **337** (2003), no. 7, 445 – 450.
- [P9] ———, *On uniqueness and monotonicity of solutions of non-local reaction diffusion equation*, Ann. Mat. Pura Appl. (4) **185** (2006), no. 3, 461–485. MR MR2231034
- [P10] ———, *Maximum principles, sliding techniques and applications to nonlocal equations*, Electron. J. Differential Equations (2007), No. 68, 23 pp. (electronic). MR MR2308868 (2008a :35018)
- [P11] ———, *Travelling fronts in asymmetric nonlocal reaction diffusion equations : The bistable and ignition cases*, 43 pages, Preprint du CMM, May 2007.
- [P12] ———, *Remarks on the strong maximum principle for nonlocal operators*, Electron. J. Differential Equations (2008), No. 66, 10. MR MR2411062
- [P13] ———, *On a simple criterion for the existence of a principal eigenfunction of some nonlocal operators*, J. Differential Equations **249** (2010), no. 11, 2921 – 2953.
- [P14] ———, *Harnack type inequality for positive solution of some integral equation*, Annali di Matematica Pura ed Applicata **191** (2012), no. 3, 503–528 (English).
- [P15] ———, *Singular measure as principal eigenfunction of some nonlocal operators*, Applied Mathematics Letters (2013), no. 26, 831–835.
- [P16] ———, *Nonlocal refuge model with a partial control*, Discrete and Continuous Dynamical Systems **35** (2015), no. 4, 1421–1446.
- [P17] J. Coville and J. Davila, *Existence of radial stationary solutions for a system in combustion theory*, Discrete and Continuous Dynamical Systems-Series B (DCDS-B) **16** (2011), no. 3, 739–766.
- [P18] J. Coville, J. Davila, and S. Martinez, *Existence and uniqueness of solutions to a nonlocal equation with monostable nonlinearity*, SIAM Journal on Mathematical Analysis **39** (2008), no. 5, 1693–1709.
- [P19] ———, *Nonlocal anisotropic dispersal with monostable nonlinearity*, J. Differential Equations **244** (2008), no. 12, 3080–3118. MR MR2420515
- [P20] ———, *Pulsating fronts for nonlocal dispersion and KPP nonlinearity*, Ann. I. H. Poincaré – AN (2013), no. 30, 179–223.

- [P21] J. Coville, N. Dirr, and S. Luckhaus, *Non-existence of positive stationary solutions for a class of semi-linear pdes with random coefficients*, *NHM* **5** (2010), no. 4, 745–763.
- [P22] J. Coville and L. Dupaigne, *Travelling fronts in integrodifferential equations*, *Comptes Rendus Mathématique* **337** (2003), no. 1, 25 – 30.
- [P23] ———, *Propagation speed of travelling fronts in non local reaction-diffusion equations*, *Nonlinear Anal.* **60** (2005), no. 5, 797–819. MR MR2113158
- [P24] ———, *On a non-local equation arising in population dynamics*, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. A* **137** (2007), no. 4, 727–755. MR MR2345778
- [P25] F. Fabre, J. Montarry, J. Coville, R. Senoussi, V. Simon, and B. Moury, *Modelling the evolutionary dynamics of viruses within their hosts : A case study using high-throughput sequencing*, *PLoS Pathog* **8** (2012), no. 4, e1002654.
- [P26] S. Soubeyrand, L. Roques, J. Coville, and J. Fayard, *Patchy patterns due to group dispersal*, *Journal of Theoretical Biology* **271** (2011), 87–99.

# Prépublication

- [PreP1] H. Berestycki, J. Coville, and H. Vo, *Properties of the principal eigenvalue of some nonlocal operators*, Preprint (2014).
- [PreP2] J. Coville, *Convergence to equilibrium for positive solutions of some mutation-selection model*, ArXiv e-prints (2013).
- [PreP3] J. Coville and F. Fabre, *Convergence to the equilibrium in a Lotka-Volterra ODE competition system with mutations*, ArXiv e-prints (2013).

# En préparation

- [WiP1] M. Alfaro and J. Coville, *Propagation phenomena in nonlocal monostable equations : travelling waves vs. acceleration*, En préparation (2015).
- [WiP2] O. Bonnefon, J. Coville, and G. Legendre, *Concentration phenomenon in some nonlocal equation*, arXiv :1510.01971.
- [WiP3] J. Coville and S. Martinez, *Remarks on modelling dispersal with general nonlocal operators*, En Préparation.
- [WiP4] C. Xhaard, F. Fabre, J. Coville, P. Frey, S. Soubeyrand, and F. Halkett, *Inferring invasion determinants with mechanistic models and multitype samples*, Preprint.

# Bibliographie

- [1] E. Akin, *The geometry of population genetics*, The geometry of population genetics, Lectures Notes in Biomathematics, vol. 31, Springer, 1979.
- [2] G. Alberti and G. Bellettini, *A nonlocal anisotropic model for phase transitions. I. The optimal profile problem*, Math. Ann. **310** (1998), no. 3, 527–560. MR MR1612250 (2000b :82013)
- [3] M. Alfaro, H. Berestycki, and G. Raoul, *The effect of climate shift on a species submitted dispersion, evolution, growth and nonlocal competition*, Preprint (2013).
- [4] N. Apreutesei, N. Bessonov, V. Volpert, and V. Vougalter, *Spatial structures and generalized travelling waves for an integro-differential equation*, Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B **13** (2010), no. 3, 537–557.
- [5] D. G. Aronson and H. F. Weinberger, *Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics*, Adv. in Math. **30** (1978), no. 1, 33–76. MR MR511740 (80a :35013)
- [6] I. Averill, Y. Lou, and D. Munther, *On several conjectures from evolution of dispersal*, Journal of Biological Dynamics **6** (2012), no. 2, 117–130, PMID : 22873583.
- [7] G. Barles, S. Mirrahimi, and B. Perthame, *Concentration in Lotka-Volterra parabolic or integral equations : a general convergence result*, Methods Appl. Anal. **16** (2009), no. 3, 321–340. MR 2650800 (2011g :35017)
- [8] G. Barles and B. Perthame, *Dirac concentrations in Lotka-Volterra parabolic pdes*, Indiana Univ. Math. J. **57** (2008), 3275–3302.
- [9] P. W. Bates, P. C. Fife, X. Ren, and X. Wang, *Traveling waves in a convolution model for phase transitions*, Arch. Rational Mech. Anal. **138** (1997), no. 2, 105–136. MR MR1463804 (98f :45004)
- [10] P. W. Bates and G. Zhao, *Existence, uniqueness and stability of the stationary solution to a nonlocal evolution equation arising in population dispersal*, J. Math. Anal. Appl. **332** (2007), no. 1, 428–440. MR MR2319673 (2008h :35019)
- [11] P.W. Bates and F. Chen, *Periodic traveling waves for a nonlocal integro-differential model.*, Electron. J. Differ. Equ. **1999** (1999), 19 (English).
- [12] \_\_\_\_\_, *Structure of principal eigenvectors and genetic diversity*, Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications **74** (2011), no. 18, 7285 – 7295.
- [13] J. R. Baxter, *Restricted mean values and harmonic functions*, Trans. Amer. Math. Soc. **167** (1972), 451–463. MR 0293112 (45 #2191)
- [14] BEETLE, *Long-term effects of genetically modified (gm) crops on health and the environment (including biodiversity) : prioritization of potential risks and delimitation of uncertainties.*, Report, German Federal Office of Consumer Protection and Food Safety, BLaU-Umweltstudien and Genius GmbH., 2009.
- [15] H. Berestycki and G. Chapuisat, *Traveling fronts guided by the environment for reaction-diffusion equations*, Networks and Heterogeneous Media **8** (2013), no. 1, 79–114.
- [16] H. Berestycki, O. Diekmann, C. J. Nagelkerke, and P. A. Zegeling, *Can a species keep pace with a shifting climate ?*, Bull. Math. Biol. **71** (2009), no. 2, 399–429. MR 2471053 (2010a :92052)
- [17] H. Berestycki and F. Hamel, *Generalized travelling waves for reaction-diffusion equations*, Perspectives in Nonlinear Partial Differential Equations : in Honor of Haim Brezis, 2007.
- [18] \_\_\_\_\_, *Generalized transition waves and their properties*, Comm. Pure Appl. Math. **65** (2012), 592–648.
- [19] H. Berestycki, F. Hamel, and L. Roques, *Analysis of the periodically fragmented environment model : II - biological invasions and pulsating travelling fronts*, J. Math. Pures Appl. **84** (2005), no. 8, 1101–1146.
- [20] H. Berestycki, F. Hamel, and L. Rossi, *Liouville-type results for semilinear elliptic equations in unbounded domains*, Ann. Mat. Pura Appl. (4) **186** (2007), no. 3, 469–507. MR MR2317650 (2008c :35058)

- [21] H. Berestycki and B. Larrouturou, *Quelques aspects mathématiques de la propagation des flammes prémélangées*, Nonlinear partial differential equations and their applications. Collège de France Seminar, Vol. X (Paris, 1987–1988), Pitman Res. Notes Math. Ser., vol. 220, Longman Sci. Tech., Harlow, 1991, pp. 65–129. MR MR1131819 (93a :80008)
- [22] H. Berestycki and P.-L. Lions, *Nonlinear scalar field equations, I. existence of a ground state*, Archive for Rational Mechanics and Analysis **82** (1983), no. 4, 313–345 (English).
- [23] H. Berestycki, G. Nadin, B. Perthame, and L. Ryzhik, *The non-local Fisher-KPP equation : travelling waves and steady states*, Nonlinearity **22** (2009), no. 12, 2813–2844. MR 2557449 (2010j :35438)
- [24] H. Berestycki, B. Nicolaenko, and B. Scheurer, *Traveling wave solutions to combustion models and their singular limits*, SIAM J. Math. Anal. **16** (1985), 1207–1242.
- [25] H. Berestycki and L. Nirenberg, *Travelling fronts in cylinders*, Ann. Inst. H. Poincaré Anal. Non Linéaire **9** (1992), no. 5, 497–572. MR MR1191008 (93k :35019)
- [26] H. Berestycki, L. Nirenberg, and S. R. S. Varadhan, *The principal eigenvalue and maximum principle for second-order elliptic operators in general domains*, Comm. Pure Appl. Math. **47** (1994), no. 1, 47–92. MR MR1258192 (95h :35053)
- [27] H. Berestycki, J.-M. Roquejoffre, and L. Rossi, *The periodic patch model for population dynamics with fractional diffusion*, Discrete Contin. Dyn. Syst. S **4** (2011), no. 1, 1–13.
- [28] H. Berestycki and L. Rossi, *On the principal eigenvalue of elliptic operators in  $\mathbb{R}^N$  and applications*, J. Eur. Math. Soc. (JEMS) **8** (2006), no. 2, 195–215. MR MR2239272 (2007d :35076)
- [29] ———, *Reaction-diffusion equations for population dynamics with forced speed. I. the case of the whole space*, Discrete Contin. Dyn. Syst. **21** (2008), no. 1, 41–67. MR 2379456 (2009f :35173)
- [30] ———, *Reaction-diffusion equations for population dynamics with forced speed ii - cylindrical-type domains*, Discrete and Continuous Dynamical Systems **25** (2009), no. 1, 19–61.
- [31] Henri Berestycki and Luca Rossi, *Generalizations and properties of the principal eigenvalue of elliptic operators in unbounded domains*, Communications on Pure and Applied Mathematics **68** (2015), no. 6, 1014–1065.
- [32] J.-M. Bony, P. Courrège, and P. Priouret, *Semi-groupes de feller sur une variété à bord compacte et problèmes aux limites intégro-différentiels du second ordre donnant lieu au principe du maximum*, Annales de l'institut Fourier **18** (1968), no. 2, 369–521 (fre).
- [33] E. Bouin and V. Calvez, *Travelling waves for the cane toads equation with bounded traits*, arXiv preprint arXiv :1309.4755 (2013).
- [34] J. Bourgain, H. Brezis, and P. Mironescu, *Another look at Sobolev spaces*, in Optimal Control and Partial Differential Equations, Citeseer, 2001.
- [35] I. Brailovsky and G. I. Sivashinsky, *On stationary and travelling flame balls*, Combustion and Flame **110** (1997), no. 4, 524 – 529.
- [36] H. Brezis, *How to recognize constant functions. connections with Sobolev spaces*, Uspekhi Mat. Nauk **57** (2002), 59–74, English version to appear in Russian Math. Surveys, volume in honor of M. Vishik.
- [37] A. Brunel, *Propriété restreinte de valeur moyenne caractérisant les fonctions harmoniques bornées sur un ouvert de  $\mathbb{R}^n$  (selon d. heath et s. orey)*, Séminaire Équations aux dérivées partielles–École Polytechnique, (1972), no. Exp. No 14, 1–8.
- [38] J. D. Buckmaster, G. Joulin, and P. D. Ronney, *The structure and stability of nonadiabatic flame balls*, Combustion and Flame **79** (1990), no. 3-4, 381 – 392.
- [39] J. D. Buckmaster, G. Joulin, and P.D. Ronney, *The structure and stability of nonadiabatic flame balls : II. effects of far-field losses*, Combustion and Flame **84** (1991), no. 3–4, 411 – 422.
- [40] J. M. Bullock and R. Nathan, *Plant dispersal across multiple scales : linking models and reality*, Journal of Ecology **96** (2008), no. 4, 567–568.
- [41] R. Bürger, *The mathematical theory of selection, recombination, and mutation*, Wiley series in mathematical and computational biology, John Wiley, 2000.

- [42] R Bürger and J Hofbauer, *Mutation load and mutation -selection -balance in quantitative genetic traits*, Journal of Mathematical Biology **32** (1994), no. 3, 193–218.
- [43] M. L. Cain, B. G. Milligan, and A. E. Strand, *Long-distance seed dispersal in plant populations*, Am. J. Bot. **87** (2000), no. 9, 1217–1227.
- [44] A Calsina and S Cuadrado, *Stationary solutions of a selection mutation model : The pure mutation case*, Mathematical Models, Methods, in Applied Sciences **15** (2005), no. 7, 1091–1117.
- [45] A. Calsina and S. Cuadrado, *Asymptotic stability of equilibria of selection-mutation equations*, Journal of Mathematical Biology **54** (2007), no. 4, 489–511.
- [46] A. Calsina, S. Cuadrado, L. Desvillettes, and G. Raoul, *Asymptotics of steady states of a selection–mutation equation for small mutation rate*, Proceedings of the Royal Society of Edinburgh : Section A Mathematics **143** (2013), no. 06, 1123–1146.
- [47] J. A. Canizo, J. A. Carrillo, and S. Cuadrado, *Measure solutions for some models in population dynamics*, preprint.
- [48] S. Cano-Casanova and J. López-Gómez, *Properties of the principal eigenvalues of a general class of non-classical mixed boundary value problems*, Journal of Differential Equations **178** (2002), no. 1, 123 – 211.
- [49] R. S. Cantrell and C. Cosner, *Diffusive logistic equations with indefinite weights : population models in disrupted environments*, Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Section : A Mathematics **112** (1989), 293–318.
- [50] R. S. Cantrell and C. Cosner, *Diffusive logistic equations with indefinite weights : Population models in disrupted environments ii*, SIAM Journal on Mathematical Analysis **22** (1991), no. 4, 1043–1064.
- [51] ———, *On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species*, J. Math. Biol. **37** (1998), no. 2, 103–145. MR MR1649516 (99m :92025)
- [52] R. S. Cantrell, C. Cosner, and Y. Lou, *Movement toward better environments and the evolution of rapid diffusion*, Mathematical Biosciences **204** (2006), no. 2, 199 – 214.
- [53] ———, *Approximating the ideal free distribution via reaction–diffusion–advection equations*, Journal of Differential Equations **245** (2008), no. 12, 3687–3703.
- [54] R. S. Cantrell, C. Cosner, and S. Ruan, *Spatial ecology*, Chapman & Hall/CRC Mathematical & Computational Biology, Taylor & Francis, 2009.
- [55] J. Carr and A. Chmaj, *Uniqueness of travelling waves for nonlocal monostable equations*, Proc. Amer. Math. Soc. **132** (2004), no. 8, 2433–2439 (electronic). MR MR2052422 (2005b :35125)
- [56] J. A. Carrillo, S. Cuadrado, and B. Perthame, *Adaptive dynamics via Hamilton-Jacobi approach and entropy methods for a juvenile-adult model*, Mathematical Biosciences **205** (2007), no. 1, 137–161.
- [57] N. Champagnat, *Approches stochastiques et déterministes en biologie : dynamique adaptative, modélisation pour l’écologie, génétique des populations et dynamique moléculaire ; caractère bien posé d’équations différentielles ordinaires et stochastiques.*, HDR, 2014.
- [58] N. Champagnat, R. Ferrière, and S. Méléard, *Unifying evolutionary dynamics : from individual stochastic processes to macroscopic models*, Theoretical population biology **69** (2006), no. 3, 297–321.
- [59] ———, *Individual-based probabilistic models of adaptive evolution and various scaling approximations*, Seminar on Stochastic Analysis, Random Fields and Applications V (RobertC. Dalang, Francesco Russo, and Marco Dozzi, eds.), Progress in Probability, vol. 59, Birkhauser Basel, 2008, pp. 75–113 (English).
- [60] N. Champagnat and P.-E. Jabin, *The evolutionary limit for models of populations interacting competitively via several resources*, Journal of Differential Equations **251** (2011), no. 1, 176–195.
- [61] N. Champagnat, P.-E. Jabin, and G. Raoul, *Convergence to equilibrium in competitive Lotka-Volterra and chemostat systems*, Comptes Rendus Mathématique **348** (2010), no. 23-24, 1267–1272.
- [62] X. Chen, *Existence, uniqueness, and asymptotic stability of traveling waves in nonlocal evolution equations*, Adv. Differential Equations **2** (1997), no. 1, 125–160. MR MR1424765 (98f :35069)
- [63] X. Chen, R. Hambrock, and Y. Lou, *Evolution of conditional dispersal : a reaction–diffusion–advection model*, Journal of mathematical biology **57** (2008), no. 3, 361–386.
- [64] J. S. Clark, *Why trees migrate so fast : Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord*, The American Naturalist **152** (1998), no. 2, 204–224.



- [65] J. S. Clark, C. Fastie, G. Hurtt, S. T. Jackson, C. Johnson, G. A. King, M. Lewis, J. Lynch, S. Pacala, C. Prentice, E. W. Schupp, T. Webb III, and P. Wyckoff, *Reid's paradox of rapid plant migration*, *BioScience* **48** (1998), 13–24.
- [66] M. Clavero and E. García-Berthou, *Invasive species are a leading cause of animal extinctions*, *Trends in Ecology & Evolution* **20** (2005), no. 3, 110.
- [67] P. Clément and G. Sweers, *Existence and multiplicity results for a semilinear elliptic eigenvalue problem.*, *Annali della Scuola Normale Superiore di Pisa - Classe di Scienze Sér. 4*, **14** (1987), no. 1, 97–121.
- [68] A. Cornea, *Finiteness principle and Harnack principle*, ICPT '91 (Amersfoort, 1991), Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1994, pp. 203–216. MR 1293764 (95m :31006)
- [69] A. Cornea and J. Vesely, *Martin compactification for discrete potential theory and the mean value property*, *Potential Analysis* **4** (1995), 547–569, 10.1007/BF01048068.
- [70] C. Cortazar, M. Elgueta, J. Garcia-Melian, and S. Martinez, *Existence and asymptotic behavior of solutions to some inhomogeneous nonlocal diffusion problems*, *SIAM Journal on Mathematical Analysis* **41** (2009), no. 5, 2136–2164.
- [71] C. Cosner, *A dynamic model for the ideal-free distribution as a partial differential equation*, *Theoretical Population Biology* **67** (2005), no. 2, 101–108.
- [72] ———, *Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal*, *Discrete And Continuous Dynamical Systems* **34** (2014), no. 5, 1701–1745.
- [73] C. Cosner and Y. Lou, *Does movement toward better environments always benefit a population ?*, *Journal of Mathematical Analysis and Applications* **277** (2003), no. 2, 489 – 503.
- [74] J.F. Crow and M. Kimura, *An introduction to population genetics theory*, New-York, Harper and Row, 1970.
- [75] L. Desvillettes, P.-E. Jabin, S. Mischler, and G. Raoul, *On selection dynamics for continuous structured populations*, *Communication in Mathematical Sciences* **6** (2008), no. 3, 729–747.
- [76] C. Deveaux and E. Klein, *Estimation de la dispersion de pollen à longue distance à l'échelle d'un paysage agricole : une approche expérimentale.*, Publication du Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution (2004).
- [77] U. Dieckmann, *Can adaptive dynamics invade ?*, *Trends in Ecology and Evolution* **12** (1997), 128–131.
- [78] O. Diekmann, *A beginners guide to adaptive dynamics*, Banach Center Publication, Vol 63 Insitute of Mathematics, Polish Academy of Sciences (2004), 47–86.
- [79] O. Diekmann, P.-E. Jabin, S. Mischler, and B. Perthame, *The dynamics of adaptation : An illuminating example and a Hamilton-Jacobi approach*, *Theoretical Population Biology* **67** (2005), no. 4, 257 – 271.
- [80] N. Dirr and N. K. Yip, *Pinning and de-pinning phenomena in front propagation in heterogeneous media*, *Interfaces Free Bound.* **8** (2006), no. 1, 79–109. MR 2231253 (2007d :35144)
- [81] J. Dockery, V. Hutson, K. Mischaikow, and M. Pernarowski, *The evolution of slow dispersal rates : a reaction diffusion model*, *Journal of Mathematical Biology* **37** (1998), no. 1, 61–83 (English).
- [82] M. D. Donsker and S. R. S. Varadhan, *On a variational formula for the principal eigenvalue for operators with maximum principle*, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **72** (1975), 780–783. MR MR0361998 (50 #14440)
- [83] ———, *On the principal eigenvalue of second-order elliptic differential operators*, *Comm. Pure Appl. Math.* **29** (1976), no. 6, 595–621. MR MR0425380 (54 #13336)
- [84] D. E. Edmunds, A. J. B. Potter, and C. A. Stuart, *Non-compact positive operators*, *Proc. Roy. Soc. London Ser. A* **328** (1972), no. 1572, 67–81. MR MR0637097 (58 #30581)
- [85] F. Fabre, E. Rousseau, L. Mailleret, and B. Moury, *Durable strategies to deploy plant resistance in agricultural landscapes*, *New Phytologist* **193** (2012), no. 4, 1064–1075.
- [86] J. Fang and X.-Q. Zhao, *Monotone wavefronts for partially degenerate reaction-diffusion systems*, *Journal of Dynamics and Differential Equations* **21** (2009), no. 4, 663–680 (English).
- [87] J. Fayard, E. K. Klein, and F. Lefèvre, *Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front*, *J. Evol. Biol.* **22** (2009), no. 11, 2171–2182.
- [88] P. C. Fife, *Mathematical aspects of reacting and diffusing systems*, *Lecture Notes in Biomathematics*, vol. 28, Springer-Verlag, Berlin, 1979. MR MR527914 (80g :35001)

- [89] ———, *An integrodifferential analog of semilinear parabolic PDEs*, Partial differential equations and applications, Lecture Notes in Pure and Appl. Math., vol. 177, Dekker, New York, 1996, pp. 137–145. MR MR1371585 (97c :35092)
- [90] P. C. Fife and J. B. McLeod, *The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions*, Arch. Ration. Mech. Anal. **65** (1977), no. 4, 335–361. MR MR0442480 (56 #862)
- [91] R. A. Fisher, *The wave of advance of advantageous genes*, Ann. Eugenics **7** (1937), 335–369.
- [92] N. Fournier and S. Méléard, *A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations*, Ann. Appl. Probab. **14** (2004), no. 4, 1880–1919. MR MR2099656 (2005m :60231)
- [93] J. M. Fraile, P. Koch Medina, J. López-Gómez, and S. Merino, *Elliptic eigenvalue problems and unbounded continua of positive solutions of a semilinear elliptic equation*, J. Differential Equations **127** (1996), no. 1, 295–319. MR 1387267 (97b :35036)
- [94] J. Garcia-Melian, R. Gomez-Reñasco, J. Lopez-Gomez, and J. C. Sabina de Lis, *Pointwise growth and uniqueness of positive solutions for a class of sublinear elliptic problems where bifurcation from infinity occurs*, Arch. Ration. Mech. Anal. **145** (1998), no. 3, 261–289. MR 1664522 (2000b :35079)
- [95] J Garcia-Melian, R. Letelier-Albornoz, and J. Sabina de Lis, *Uniqueness and asymptotic behaviour for solutions of semilinear problems with boundary blow-up*, Proc. Amer. Math. Soc. **129** (2001), no. 12, pp. 3593–3602 (English).
- [96] J. Garcia-Melian and J. D. Rossi, *A logistic equation with refuge and nonlocal diffusion*, Commun. Pure Appl. Anal. **8** (2009), no. 6, 2037–2053. MR 2552163 (2010k :45002)
- [97] J. Garnier, *Accelerating solutions in integro-differential equations*, SIAM J. Math. Anal. **43** (2011), 1955–1974.
- [98] J. Garnier, T. Giletti, F. Hamel, and L. Roques, *Inside dynamics of pulled and pushed fronts*, J. Math. Pures Appl. **11** (2012), 173–188.
- [99] S. Genieys, V. Volpert, and P. Auger, *Pattern and waves for a model in population dynamics with nonlocal consumption of resources*, Mathematical Modelling of Natural Phenomena **1** (2006), no. 01, 63–80.
- [100] D. Gilbarg and N. S. Trudinger, *Elliptic partial differential equations of second order*, Classics in Mathematics, Springer-Verlag, Berlin, 2001, Reprint of the 1998 edition. MR MR1814364 (2001k :35004)
- [101] M. Grinfeld, G. Hines, V. Hutson, K. Mischaikow, and G. T. Vickers, *Non-local dispersal*, Differential Integral Equations **18** (2005), no. 11, 1299–1320. MR MR2174822 (2006m :35033)
- [102] V. Guyonne and P. Noble, *On a model of flame ball with radiative transfer*, SIAM Journal on Applied Mathematics **67** (2007), no. 3, 854–868.
- [103] K. P. Hadeler, *Stable polymorphisms in a selection model with mutation*, SIAM Journal on Applied Mathematics **41** (1981), no. 1, pp. 1–7.
- [104] O. Hallatschek and D. R. Nelson, *Gene surfing in expanding populations*, Theor. Popul. Biol. **73** (2008), 158–170.
- [105] ———, *Life at the front of an expanding population*, Evolution **64-1** (2009), 193–206.
- [106] R. Hambrock and Y. Lou, *The evolution of conditional dispersal strategies in spatially heterogeneous habitats*, Bulletin of Mathematical Biology **71** (2009), no. 8, 1793–1817 (English).
- [107] F Hamel and R Monneau, *Conical-shaped travelling fronts allied to the mathematical analysis of the shape of premixed bunsen flames*, Nonlinear PDE’s in Condensed Matter and Reactive Flows, Springer, 2002, pp. 169–187.
- [108] F. Hamel and L. Roques, *Fast propagation for KPP equations with slowly decaying initial conditions*, J. Diff. Equations **249** (2010), 1726–1745.
- [109] F. Hamel and L. Ryzhik, *On the nonlocal Fisher-KPP equation : steady states, spreading speed and global bounds*, arXiv preprint arXiv :1307.3001 (2013).
- [110] W. D. Hamilton, *Extraordinary sex ratios*, Science **156** (1967), no. 3774, 477–488.
- [111] W. Hansen and N. Nadirashvili, *A converse to the mean value theorem for harmonic functions*, Acta Math. **171** (1993), no. 2, 139–163. MR 1251579 (94m :31004a)

- [112] ———, *Mean values and harmonic functions*, Math. Ann. **297** (1993), no. 1, 157–170. MR 1238413 (94m :31004b)
- [113] ———, *On Veech’s conjecture for harmonic functions*, Ann. Scuola Norm. Sup. Pisa Cl. Sci. (4) **22** (1995), no. 1, 137–153. MR 1315353 (96c :31004)
- [114] ———, *Restricted mean value property for positive functions*, J. Reine Angew. Math. **470** (1996), 89–107. MR 1370207 (97e :31001)
- [115] A. Hastings, *Can spatial variation alone lead to selection for dispersal?*, Theoretical Population Biology **24** (1983), no. 3, 244 – 251.
- [116] R. L. Hellmich, B. D. Siegfried, M. K. Sears, D. E. Stanley-Horn, M. J. Daniels, H. R. Mattila, T. Spencer, K. G. Bidne, and L. C. Lewis, *Monarch larvae sensitivity to bacillus thuringiensis- purified proteins and pollen*, Proceedings of the National Academy of Sciences **98** (2001), no. 21, 11925–11930.
- [117] G. Hetzer, W. Shen, and A. Zhang, *Effects of spatial variations and dispersal strategies on principal eigenvalues of dispersal operators and spreading speeds of monostable equations*, Rocky Mountain J. Math. **43** (2013), no. 2, 489–513.
- [118] M. W. Hirsch, *Systems of differential equations which are competitive or cooperative : I. limit sets*, SIAM Journal on Mathematical Analysis **13** (1982), no. 2, 167–179.
- [119] ———, *Systems of differential equations that are competitive or cooperative :II. convergence almost everywhere*, SIAM Journal on Mathematical Analysis **16** (1985), no. 3, 423–439.
- [120] ———, *Systems of differential equations which are competitive or cooperative : III. competitive species*, Nonlinearity **1** (1988), 51–71.
- [121] J. Hofbauer, *The selection mutation equation*, Journal of Mathematical Biology **23** (1985), 41–53.
- [122] J. Hofbauer, V. Hutson, and W. Jansen, *Coexistence for systems governed by difference equations of Lotka-Volterra type*, Journal of Mathematical Biology **25** (1987), 553–570.
- [123] V. Hutson, S. Martinez, K. Mischaikow, and G. T. Vickers, *The evolution of dispersal*, J. Math. Biol. **47** (2003), no. 6, 483–517. MR MR2028048 (2004j :92074)
- [124] V. Hutson, K. Mischaikow, and P. Poláčik, *The evolution of dispersal rates in a heterogeneous time-periodic environment*, Journal of mathematical biology **43** (2001), no. 6, 501–533.
- [125] P.-E. Jabin and G. Raoul, *On selection dynamics for competitive interactions*, Journal of Mathematical Biology **63** (2011), 493–517.
- [126] G. Joulin, *Point-source initiation of lean spherical flames of light reactants : an asymptotic theory*, Combustion science and technology **43** (1985), no. 1-2, 99–113.
- [127] L. Kagan, S. Minaev, and G.I. Sivashinsky, *On self-drifting flame balls*, Mathematics and Computers in Simulation **65** (2004), no. 4–5, 511 – 520, Wave Phenomena in Physics and Engineering : New Models, Algorithms, and Applications.
- [128] Ja. I. Kanel, *Stabilization of solutions of the cauchy problem for equations encountered in combustion theory*, Math. USSR SB **59** (1962), 245–288.
- [129] ———, *On steady state solution to systems of equations arising in combustion theory*, Dokl. Akad. Nauk USSR **149** (1963), no. 2, 367–369.
- [130] ———, *Stabilization of solutions of the equations of combustion theory with finite initial functions*, Matematicheskii Sbornik **65** (1964), 398–413.
- [131] C-Y. Kao, Y. Lou, and W. Shen, *Random dispersal vs. nonlocal dispersal*, Discrete and Continuous Dynamical Systems **26** (2010), no. 2, 551–596.
- [132] M. Kirkpatrick and N. H. Barton, *Evolution of a species’ range*, Am. Nat. **150** (1997), 1–23.
- [133] A. N. Kolmogorov, I. G. Petrovsky, and N. S. Piskunov, *étude de l’équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique*, Bulletin Université d’État à Moscow (Bjul. Moskowskogo Gos. Univ) **Série Internationale** (1937), no. Section A, 1–26.
- [134] L. Kong and W. Shen, *Positive stationary solutions and spreading speeds of KPP equations in locally spatially in homogeneous media*, Methods and Applications of Analysis **18** (2011), no. 4.

- [135] M. Kwong, *Uniqueness of positive solutions of  $\Delta u - u + u^p = 0$  in  $\mathbb{R}^n$* , *Archive for Rational Mechanics and Analysis* **105** (1989), no. 3, 243–266 (English).
- [136] A. Lang and E. Vojtech, *The effects of pollen consumption of transgenic bt maize on the common swallowtail, *papilio machaon l.* (lepidoptera, papilionidae)*, *Basic and Applied Ecology* **7** (2006), no. 4, 296 – 306.
- [137] C. Lederman, J.M. Roquejoffre, and N. Wolanski, *Mathematical justification of a nonlinear integro-differential equation for the propagation of spherical flames*, *Annali di Matematica Pura ed Applicata* **183** (2004), no. 2, 173–239 (English).
- [138] C. Lee and J. Buckmaster, *The structure and stability of flame balls : A near-equidiffusional flame analysis*, *SIAM Journal on Applied Mathematics* **51** (1991), no. 5, 1315–1326.
- [139] D. J. Levey, J. J. Tewksbury, and B. M. Bolker, *Modelling long-distance seed dispersal in heterogeneous landscapes*, *Journal of Ecology* **96** (2008), no. 4, 599–608.
- [140] B. Lewis and G. von Elbe, *Combustion, flames and explosion of gases*, vol. 75, 1987.
- [141] W-T. Li, J-W. Sun, and F-Y. Yang, *Principal eigenvalues for some nonlocal dispersal dirichlet problems with weight function and applications*, Preprint (2012).
- [142] X.Z. Li, C.L. Tang, and Ji X.H., *The criteria for globally stable equilibrium in n-dimensional Lotka-Volterra systems*, *Journal of Mathematical Analysis and Applications* **240** (1999), no. 2, 600 – 606.
- [143] A. Lorz, S. Mirrahimi, and B. Perthame, *Dirac mass dynamics in multidimensional nonlocal parabolic equations*, *Communications in Partial Differential Equations* **36** (2011), no. 6, 1071–1098.
- [144] F. Lutscher, E. Pachepsky, and M. Lewis, *The effect of dispersal patterns on stream populations*, *SIAM Rev.* **47** (2005), no. 4, 749–772 (electronic). MR MR2212398 (2006k :92082)
- [145] H. Matano, *Traveling waves in spatially random media (mathematical economics)*, *Proceeding of Research Institute for Mathematical Sciences, Kyoto University* **1337** (2003), 1–9.
- [146] \_\_\_\_\_, *Traveling waves in spatially inhomogeneous diffusive media—the non-periodic case*, preprint (2012).
- [147] H. Matano, K.I. Nakamura, and B. Lou, *Periodic traveling waves in a two-dimensional cylinder with saw-toothed boundary and their homogenization limit*, *Netw. Heterog. Media* **1** (2006), no. 4, 537–568 (electronic). MR 2276253 (2007j :35090)
- [148] J. Medlock and M. Kot, *Spreading disease : integro-differential equations old and new*, *Math. Biosci.* **184** (2003), no. 2, 201–222. MR MR1991486 (2004g :92040a)
- [149] J. Metz, S. Geritz, G. Meszéna, F. Jacobs, and J.S. Van Heerwaarden, *Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction*, *Stochastic and spatial structures of dynamical systems* **45** (1996), 183–231.
- [150] P. Michel, S. Mischler, and B. Perthame, *General relative entropy inequality : an illustration on growth models*, *J. Math. Pures Appl.* (9) **84** (2005), no. 9, 1235–1260. MR MR2162224 (2006g :35020)
- [151] S. Minaev, L. Kagan, G. Joulin, and G. I. Sivashinsky, *On self-drifting flame balls*, *Combustion Theory and Modelling* **5** (2001), no. 4, 609–622.
- [152] S. Mirrahimi and G. Raoul, *Dynamics of sexual populations structured by a space variable and a phenotypic trait*, *Theoretical Population Biology* **84** (2013), no. 0, 87 – 103.
- [153] D. Mollison, *Long-distance dispersal of wind-borne organisms*, manuscript (1977).
- [154] G. Nadin, *Travelling fronts in space-time periodic media*, *J. Math. Pures Appl.* **92** (2009), 232–262.
- [155] \_\_\_\_\_, *Existence and uniqueness of the solution of a space–time periodic reaction–diffusion equation*, *Journal of Differential Equations* **249** (2010), no. 6, 1288 – 1304.
- [156] G. Nadin, B. Perthame, and M. Tang, *Can a traveling wave connect two unstable states? The case of the nonlocal Fisher equation*, *C. R. Math. Acad. Sci. Paris* **349** (2011), no. 9-10, 553–557. MR 2802923 (2012d :35193)
- [157] G. Nadin and L. Rossi, *Propagation phenomena for time heterogeneous KPP reaction-diffusion equations*, *J. Math. Pures Appl.* (2012).
- [158] R. Nathan and Hc. Muller-Landau, *Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment*, *Trends Ecol. Evol.* **15** (2000), no. 7, 278–285.

- [159] I. Netuka, *harmonic functions and mean value theorems*, Časopis Pěst. Mat. **100** (1975), no. 4, 391–409. MR 0463461 (57 #3411)
- [160] I Netuka and J. Veselý, *Mean value property and harmonic functions*, Classical and modern potential theory and applications (Chateau de Bonas, 1993), NATO Adv. Sci. Inst. Ser. C Math. Phys. Sci., vol. 430, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1994, pp. 359–398. MR 1321628 (96c :31001)
- [161] B. Neuffer and H. Hurka, *Colonization history and introduction dynamics of capsella bursa-pastoris (brassicaceae) in north america : isozymes and quantitative traits*, Molecular Ecology **8** (1999), no. 10, 1667–1681.
- [162] J. Nolen, J.-M. Roquejoffre, L. Ryzhik, and A. Zlatoš, *Existence and non-existence of Fisher-KPP transition fronts*, Arch. Ration. Mech. Anal. **203** (2012), 217–246.
- [163] R. D. Nussbaum and Y. Pinchover, *On variational principles for the generalized principal eigenvalue of second order elliptic operators and some applications*, J. Anal. Math. **59** (1992), 161–177, Festschrift on the occasion of the 70th birthday of Shmuel Agmon. MR MR1226957 (94h :35049)
- [164] J. N. Perry, Y. Devos, S. Arpaia, D. Bartsch, C. Ehlert, A. Gathmann, R. S. Hails, N. B. Hendriksen, J. Kiss, A. Messean, S. Mestdagh, G. Neemann, M. Nuti, J. B. Sweet, and C. C. Tebbe, *Estimating the effects of cry1f bt-maize pollen on non-target lepidoptera using a mathematical model of exposure*, J. Applied Ecology **49** (2012), no. 1, 29–37.
- [165] J. N. Perry, Y. Devos, S. Arpaia, D. Bartsch, A. Gathmann, R. S. Hails, J. Kiss, K. Lheureux, B. Manachini, S. Mestdagh, G. Neemann, F. Ortego, J. Schiemann, and J. B. Sweet, *A mathematical model of exposure of nontarget lepidoptera to bt-maize pollen expressing cry1ab within europe*, Proc. Roy. Soc. B-Biological Sciences **277** (2010), no. 1686, 1417–1425.
- [166] B. Perthame, *Transport equations in biology*, Transport Equations in Biology, Frontiers in Mathematics, vol. 12, Birkhauser Basel, 2007, pp. 1–26.
- [167] Y. Pinchover, *On positive solutions of second-order elliptic equations, stability results, and classification.*, Duke Math. J. **57** (1988), no. 3, 955–980 (English).
- [168] A. C. Ponce, *An estimate in the spirit of Poincaré’s inequality*, J. Eur. Math. Soc.(JEMS) **6** (2004), no. 1, 1–15.
- [169] ———, *A new approach to Sobolev spaces and connections to  $\Gamma$ -convergence*, Calculus of Variations and Partial Differential Equations **19** (2004), no. 3, 229–255.
- [170] C. Prevost, *Etude mathématique et numérique d’équations aux dérivées partielles liées à la physique et à la biologie*, Ph.D. thesis, Université d’Orléans, 2004.
- [171] G. Raoul, *Long time evolution of populations under selection and vanishing mutations*, Acta Applicandae Mathematica **114** (2011).
- [172] ———, *Local stability of evolutionary attractors for continuous structured populations*, Monatshefte für Mathematik **165** (2012), 117–144, 10.1007/s00605-011-0354-9.
- [173] N. Rawal, *Principal eigenvalue theory for time periodic nonlocal dispersal operators and applications*, Ph.D. thesis, Auburn University, 2014.
- [174] N. Rawal and W. Shen, *Criteria for the existence and lower bounds of principal eigenvalues of time periodic nonlocal dispersal operators and applications*, Journal of Dynamics and Differential Equations **24** (2012), no. 4, 927–954 (English).
- [175] N. Rawal, W. Shen, and A. Zhang, *Spreading speeds and traveling waves of nonlocal monostable equations in time and space periodic habitats*, Discrete and Continuous Dynamical Systems **35** (2015), no. 4, 1609–1640.
- [176] P. Ronney, *Near-limit flame structures at low lewis number.*, Combustion and Flame **82** (1990), no. 1, 1–14.
- [177] L. Roques, S. Soubeyrand, and J. Rousselet, *A statistical-reaction–diffusion approach for analyzing expansion processes*, Journal of Theoretical Biology **274** (2011), no. 1, 43 – 51.
- [178] H. Rouzaud, *Quelques propriétés mathématiques d’un modèle de flammes sphériques avec pertes de chaleur*, Ph.D. thesis, 2003, Thèse de doctorat dirigée par Roquejoffre, Jean-Michel Mathématiques appliquées Toulouse 3 2003, p. 121 p.

- [179] O. Savolainen, T. Pyhäjärvi, and T. Knürr, *Gene flow and local adaptation in trees*, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38** (2007), 595–619.
- [180] D.F. Sax and S.D. Gaines, *Species invasions and extinction : Future of native biodiversity on islands*, *PNAS* **105** (2008), 11490–11497.
- [181] K. Schumacher, *Travelling-front solutions for integro-differential equations. I*, *J. Reine Angew. Math.* **316** (1980), 54–70. MR MR581323 (81k :45007)
- [182] F. M. Schurr, O. Steinitz, and R. Nathan, *Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments : models, mechanisms and estimation*, *J. Ecol.* **96** (2008), no. 4, 628–641.
- [183] M. K. Sears, R. L. Hellmich, D. E. Stanley-Horn, K. S. Oberhauser, J. M. Pleasants, H. R. Mattila, B. D. Siegfried, and G. P. Dively, *Impact of bt corn pollen on monarch butterfly populations : A risk assessment*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98** (2001), no. 21, 11937–11942.
- [184] A. A. Shah, R. W. Thatcher, and J. W. Dold, *Stability of a spherical flame ball in a porous medium*, *Combustion Theory and Modelling* **4** (2000), no. 4, 511–534.
- [185] W. Shen, *Traveling waves in diffusive random media*, *J. Dynamics and Diff. Eqns.* **16** (2004), 1011–1060.
- [186] W. Shen and X. Xie, *On principal spectrum points/principal eigenvalues of nonlocal dispersal operators and applications*, *Discrete and Continuous Dynamical Systems* **35** (2015), no. 4, 1665–1696.
- [187] W. Shen and A. Zang, *Traveling wave solutions of spatially periodic nonlocal monostable equations*, *Comm. Appl. Nonlinear Anal.* **19** (2012), 73–101.
- [188] W. Shen and A. Zhang, *Stationary solutions and spreading speeds of nonlocal monostable equations in space periodic habitats.*, *Proc. Am. Math. Soc.* **140** (2012), no. 5, 1681–1696 (English).
- [189] N. Shigesada, K. Kawasaki, and E. Teramoto, *Traveling periodic waves in heterogeneous environments*, *Theoret. Population Biol.* **30** (1986), no. 1, 143–160. MR MR850456 (87h :92086)
- [190] J. M. Smith, *The logic of animal conflict*, *Nature* **246** (1973), 15–18.
- [191] R.V. Sole, R. Ferrer, I. Gonzalez-Garcia, J. Quer, and E. Domingo, *Red queen dynamics, competition and critical points in a model of rna virus quasispecies*, *Journal of Theoretical Biology* **198** (1999), no. 1, 47 – 59.
- [192] P. Turchin, *Quantitative analysis of movement : Measuring and modeling population redistribution in animals and plants*, *Sinauer Associates*, 1998.
- [193] K. Uchiyama, *The behaviour of solutions of some non-linear diffusion equations for large time*, *J. Math. Kyoto Univ.* **18** (1978), no. 3, 453–508.
- [194] J. van den Berg, V. Guyonne, and J. Hulshof, *Flame balls for a free boundary combustion model with radiative transfer*, *SIAM Journal on Applied Mathematics* **67** (2006), no. 1, 116–137.
- [195] W. A. Veech, *A converse to the mean value theorem for harmonic functions*, *American Journal of Mathematics* **97** (Winter, 1975), no. 4, 1007–1027.
- [196] T. L. Vincent and J. S Brown, *Evolutionary game theory, natural selection, and darwinian dynamics*, *Cambridge University Press*, 2005.
- [197] M. O. Vlad, L. L. Cavalli-Sforza, and J. Ross, *Enhanced (hydrodynamic) transport induced by population growth in reaction-diffusion systems with application to population genetics*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101** (2004), no. 28, 10249–10253.
- [198] H. F. Weinberger, *Long-time behavior of a class of biological models*, *SIAM J. Math. Anal.* **13** (1982), no. 3, 353–396. MR MR653463 (83f :35019)
- [199] ———, *On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat*, *J. Math. Biol.* **45** (2002), no. 6, 511–548. MR 1943224 (2004b :92043a)
- [200] D. V. Widder, *The laplace transform*, *Princeton Mathematical Series*, vol. vol. 6, *Princeton, N. J.*, 1941.
- [201] J. Xin, *Front propagation in heterogeneous media*, *SIAM Rev.* **42** (2000), no. 2, 161–230 (electronic). MR 1778352 (2001i :35184)
- [202] H. Yagisita, *Existence and nonexistence of travelling waves for a nonlocal monostable equation*, *Publ. RIMS, Kyoto Univ.* **45** (2009), 925–953.
- [203] E. Zeidler, *Nonlinear functional analysis and its applications. I*, *Springer-Verlag*, New York, 1986, Fixed-point theorems, Translated from the German by Peter R. Wadsack. MR MR816732 (87f :47083)
- [204] Y. B. Zel'dovich, *A theory of flame propagation*, *Zhurnal Fizicheskoi Khimii, USSR* **22** (1948), 27–49.