

# Modèles d'EDP pour la biologie évolutive.

## I. Populations homogènes en espace.

Dans cette première partie, on considère des populations structurées par un trait phénotypique  $x \in \mathbb{R}$  seulement. A chaque temps  $t \geq 0$ , la population est donc une mesure positive  $f(t, \cdot) \in \Pi_+(\mathbb{R})$ .

La fitness d'un individu est (pour nous, dans ce cours) son taux de naissance moins son taux de mort. On considère qu'elle est de la forme suivante:  $s[f(t, \cdot)](x) := a(x) - \int b(x, y) f(t, y) dy$ , où  $a(x)$  caractérise l'adaptation d'un individu de trait  $x$  à son milieu, et  $-\int b(x, y) f(t, y) dy$  décrit l'altération de sa fitness du fait de la compétition avec le reste de la population.

Remarque: définir la fitness ainsi n'a un sens que pour les populations asexuées, où les descendants ont généralement le même trait phénotypique que leurs parents.

On arrive ainsi au modèle suivant:

$$\partial_t f(t, x) = s[f(t, \cdot)](x) f(t, x) + \text{"mutations"},$$

Où les mutations peuvent être:

- négligées, "mutations" = 0, auquel cas on considère généralement une population initiale où tous les traits sont présents,  $f_0 \geq 0$ ,
- modélisées par une diffusion, "mutations" =  $\mu \Delta_x f$ , ce qui est pertinent si il y a de nombreuses mutations de petit effet,
- modélisées par un terme intégral, "mutations" =  $\mu \left[ \int m(x, y) f(t, y) dy - f(t, x) \right]$ , ce qui est le plus réaliste biologiquement,

# 1) - Théorie d'existence, et dynamique

Théorème [Carizo, Carrillo, Cuadrado]: Soient  $a, b, m$  réguliers, et les mutations modélisées par un terme intégral. Alors il existe une solution  $f \in C^0(\mathbb{R}_+; M_+(\mathbb{R}))$ , au sens où pour toute fonction test  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R})$ ,

$$-\iint \partial_t \phi u - \int_{\mathbb{R}} \phi(0, x) f(x) dx = \iint \phi [s[f]f + \nu (\int m(x, y) f(t, y) dy - \delta)]$$

Idée de la preuve: On définit la ~~distance~~ <sup>norme</sup> suivante:

$$\|\mu\| := \sup_{\Psi \in \mathcal{G}} \left| \int \Psi d\mu \right|,$$

où  $\mathcal{G} := \{\Psi \in W^{1, \infty}; \|\Psi\|_{W^{1, \infty}} \leq 1\}$ . L'espace vectoriel des mesures sur  $\mathbb{R}$  de norme finie est alors complet, et l'on peut appliquer les idées du théorème de Cauchy-Lipschitz.

En particulier, on peut montrer que  $\Gamma(f)(t) := f^0 + \int_0^t [s[f]f + \nu (\int m f - \delta)] ds$  est contractive.

$$\begin{aligned} \|\Gamma(f)(t) - \Gamma(g)(t)\| &\leq \int_0^t \left\| s[f]f + \nu (\int m f - \delta) - s[g]g + \nu (\int m g - \delta) \right\| ds \\ &\leq \int_0^t \left\| a(s, x) (f(s, x) - g(s, x)) \right\| + \dots \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Or, } \|a(x)(f(s, x) - g(s, x))\| &= \sup_{\Psi \in \mathcal{G}} \left| \int a(x) \Psi(x) d(f(s, \cdot) - g(s, \cdot))(x) \right| \\ &\leq \sup_{\substack{\Psi \in \mathcal{G} \\ \|a\|_{W^{1, \infty}}}} \left| \int \Psi d(f(s, \cdot) - g(s, \cdot))(x) \right| \\ &\leq \|a\|_{W^{1, \infty}} \|f(s, \cdot) - g(s, \cdot)\| \end{aligned}$$

$$\text{D'où: } \sup_{[0, T]} \|\Gamma(f) - \Gamma(g)\| \leq CT \sup_{[0, T]} \|f - g\|.$$

□

Remarque: Si  $\mu, \nu \in \mathcal{D}_1(\mathbb{R})$  sont des mesures de probabilité, alors  $\|\mu - \nu\| = W_1(\mu, \nu)$ , la 1-distance de Wasserstein entre  $\mu$  et  $\nu$ . La norme  $\|\cdot\|$  est donc une généralisation de cette distance à des mesures de masse différente.

Comportement en temps long:

- Si la compétition est uniforme [Caville, Fabre],

$$\partial_t f(t, x) = (a(x) - \int n(t, y) dy) n(t, x) + \text{"mutations"},$$

alors  $n$  converge vers un état stationnaire

- Si  $b$  est défini positif, au sens où pour toute mesure (non nécessairement positive)  $\nu \in \mathcal{M}(\mathbb{R})$ ,  $\iint b(x, y) d\nu(x) d\nu(y) > 0$ , alors la population converge vers un état stationnaire [Tabin, R.].

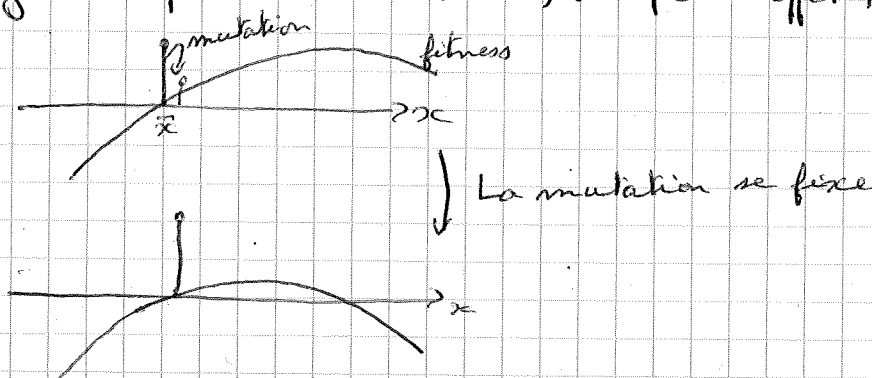
- En général, des cycles limites peuvent être présents (même si  $b > 0$ ), et même des comportements très complexes.

Numériquement, on observe cependant souvent la convergence vers un état stationnaire. Ce dernier est souvent constitué d'une somme d'agrégats, qui sont interprétés biologiquement comme des espèces distinctes.

## 2) - Liens avec la théorie des dynamiques adaptatives.

Breve description de la théorie des D.A.:

- On suppose qu'un seul trait  $\bar{x} \in \mathbb{R}$  est présent dans la population.
- On suppose la "dynamique écologique" rapide, c'est-à-dire que la population est à l'équilibre lorsqu'une mutation arrive.
- Il y a très peu de mutations, de petit effet,



En sont déduit des conditions de stabilité: ESS, CSS, Attracteur Evolutif, ainsi qu'une vitesse d'évolution (équation canonique):  $\dot{\bar{x}} \sim C(\text{mutations}) \nabla_x s[\bar{P} \delta_{\bar{x}}](\bar{x})$ .

Liens avec notre modèle:

•  $\bar{P} \delta_{\bar{x}}$  localement stable  $\iff \bar{x}$  Attracteur évolutif pour notre modèle

• vitesse d'évolution: Il n'y a pas de lien direct, comme le montre l'exemple suivant d'une population de taille constante soumise à une sélection, sans mutations:

$$\partial_t f(t, x) = (x - \int y f(t, y) dy) f(t, x).$$

Alors, pour tout  $\sigma > 0$ ,  $f(t, x) = \frac{1}{\sqrt{4\pi\sigma}} \exp\left(-\frac{(x-\sigma t)^2}{2\sigma}\right)$  est une solution exacte. La vitesse d'évolution d'une population ne dépend donc pas seulement du gradient de fitness ( $\nabla_x s[\bar{P} \delta_{\bar{x}}](\bar{x}) = 1$  ici), mais également de la diversité phénotypique présente initialement dans la population, i.e.  $\sigma$ . Le lien existant entre vitesse d'évolution et diversité phénotypique au sein de la population porte le nom de "Loi fondamentale de la sélection naturelle de Fisher". Ce principe montre l'importance de la diversité au sein des populations, qui est négligée dans la théorie des D.A.

### 3) Cas de grandes/nombreuses mutations.

Estimation du taux de mutations affectant un trait phénotypique donné [Barton]: 1% des offspring sont mutants.

Amplitude des mutations: non négligeable [Sanjuan].

Les hypothèses de la théorie des D.A. ne semblent donc pas toujours vérifiées. C'est encore plus vrai dans les cas de mutations fortes:

Éclairage UV, mutagène, cellules cancéreuses, bactéries "mutators"...

Pour étudier le profil d'une population à l'équilibre, considérons le cas simple suivant [Wascman]:

$$\partial_t f(t, x) = (a(x) - \int f(t, y) dy) f(t, x) + \varepsilon \int f(t, y) dy,$$

où  $a(x) = 1 - x^2$ . Alors:

$$f(t, x) = \frac{\varepsilon I}{I - \varepsilon(1 + x^2)}$$

pour identifier  $I$ , on intègre cette équation:  $\frac{1}{\varepsilon} = \int \frac{dx}{I - \varepsilon(1 + x^2)}$ .  
 problème: si  $x \in \mathbb{R}^d$ ,  $d \geq 3$ , alors  $\int \frac{dx}{|x|^2} < \infty$ , et l'égalité ci-dessus ne peut être vérifiée si  $\varepsilon$  est petit.

Explication: ~~une~~ la population est constituée d'une masse de Dirac en  $x=0$ , plus une partie régulière.

Application: Le problème de l'évolutionary rescue est le suivant: On considère une population à l'équilibre dont on change brutalement l'environnement (par exemple en passant de  $s[f] = 1 - x^2 - \int f dy$  à  $\tilde{s}[f] = 1 - (x - \bar{x})^2 - \int f dy$ ). La population arrivera-t-elle à survivre.

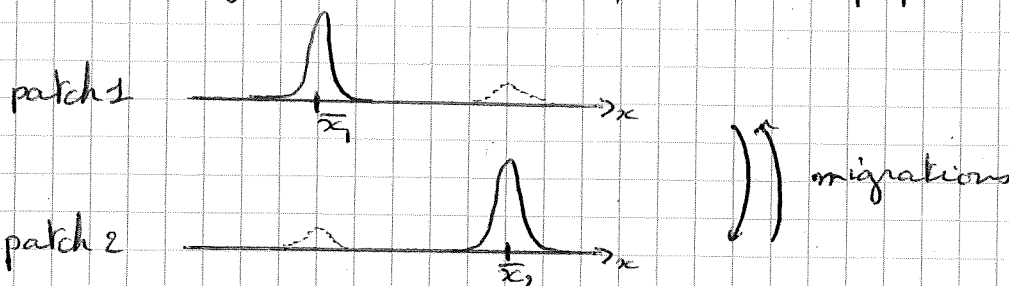
La résolution théorique de ce problème nécessite une bonne compréhension des profils des populations, ainsi qu'une approche probabiliste (il y a toujours survie avec le modèle déterministe présenté plus haut).

## II. Evolution et structure spatiale.

### 1) Cas de deux patches: l'approche Hamilton-Jacobi.

Mathématiques: [Merrakimi].

biologie: [Debaene, Gardan, Ronce] - en préparation.



$\bar{x}_i$ : trait phénotypique optimal dans le patch  $i$ .

Modèle:

$$\begin{cases} -\varepsilon^2 \Delta m_{1,\varepsilon} = (a_1 - \int m_{1,\varepsilon}) m_{1,\varepsilon} + \nu (m_{2,\varepsilon} - m_{1,\varepsilon}) \\ -\varepsilon^2 \Delta m_{2,\varepsilon} = (a_2 - \int m_{2,\varepsilon}) m_{2,\varepsilon} + \nu (m_{1,\varepsilon} - m_{2,\varepsilon}) \end{cases} \quad x \in (0,1), \nu > 0, \varepsilon > 0$$

avec des conditions aux bords de Neuman:  $\partial_x m_i(0) = \partial_x m_i(1) = 0$ .

On introduit le changement de variable  $m_{i,\varepsilon} = e^{\frac{u_{i,\varepsilon}}{\varepsilon}}$ . Alors:

$$\begin{cases} -\varepsilon \Delta u_{1,\varepsilon} = |\nabla u_{1,\varepsilon}|^2 + a_1 - \frac{1}{\varepsilon} \int m_{1,\varepsilon} + \nu \left( e^{\frac{u_{2,\varepsilon} - u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} - 1 \right) \\ -\varepsilon \Delta u_{2,\varepsilon} = |\nabla u_{2,\varepsilon}|^2 + a_2 - \frac{1}{\varepsilon} \int m_{2,\varepsilon} + \nu \left( e^{\frac{u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon}}{\varepsilon}} - 1 \right) \end{cases}$$

où  $I_{i,\varepsilon} := \int m_{i,\varepsilon}$ .

Théorème: Si  $a$  est régulier, à extraction près, on a les convergences

suivantes:

$$\begin{aligned} \min a &= \underline{a} > 0, \max a = \bar{a} < \infty \\ u_{i,\varepsilon} &\xrightarrow{L^\infty} u_i \\ m_{i,\varepsilon} &\longrightarrow m_i \\ I_{i,\varepsilon} &\longrightarrow I_i \end{aligned}$$

Où  $u$  est solution de viscosité de:

$$\begin{cases} -|\nabla u|^2 = H(x, I_1, I_2), & H(x, I_1, I_2) \text{ étant la valeur propre principale de la matrice;} \\ \max u = 0 \end{cases}$$

$$A = \begin{pmatrix} a_1 - \nu - I_1 & \nu \\ \nu & a_2 - \nu - I_2 \end{pmatrix}$$

De plus,  $\text{supp } m_i \subset \{H(\cdot, I_1, I_2) = 0\}$ ,  $I_i = \int m_i$ .

Remarque: Résoudre le problème ci-dessus sur  $u$  revient au travail effectué par les biologistes. Noter que si le problème limite n'admet qu'une seule solution, l'extraction de sous-suite devient inutile. Si  $u \sim -(x - \bar{x}_i)^2$  au voisinage de  $\bar{x}_1, \bar{x}_2$ , alors  $m_{1,\varepsilon}$  et  $m_{2,\varepsilon}$  sont à peu près des sommes de deux gaussiennes.

Définition:  $u$  est une sous-solution de viscosité de  $L(\Delta u, \nabla u, u) \leq 0$

si pour toute fonction test  $\varphi \in C^\infty$  telle que le maximum de  $u - \varphi$  est atteint en  $\bar{x}$ ,  $L(\Delta \varphi, \nabla \varphi, u)_{\bar{x}} \leq 0$ .

Les ~~sous~~ solutions sont définies de même ( $L(\Delta \varphi, \nabla \varphi, u)_{\bar{x}} \geq 0$  si  $\bar{x}$  est le min de  $u - \varphi$ ), et une sur + sous-solution est une solution de viscosité.

Preuve:  $0 < a \leq I_{i,\varepsilon} \leq \bar{a} < \infty$ .

Supposons par l'absurde que  $I_{1,\varepsilon} > \bar{a}$ , et  $I_{1,\varepsilon} > I_{2,\varepsilon}$ . Alors:

$$0 \leq (\bar{a} - I_{1,\varepsilon}) I_{1,\varepsilon} + \nu (I_{2,\varepsilon} - I_{1,\varepsilon})$$

$$\Rightarrow I_{1,\varepsilon} < I_{2,\varepsilon} \quad \text{c.à.d.}$$

de même pour  $a \leq I_{i,\varepsilon}$ .

•  $u_{1,\varepsilon}$  et  $u_{2,\varepsilon}$  sont proches.

Soit  $\bar{x} = \arg \max (u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon})$ , tq  $(u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon})_{\bar{x}} \geq 0$ . Alors:

$$\begin{aligned} \frac{-\varepsilon \Delta (u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon})}{\varepsilon} &= (|\nabla u_{1,\varepsilon}|^2 - |\nabla u_{2,\varepsilon}|^2) + a_1 - a_2 + I_{2,\varepsilon} - I_{1,\varepsilon} \\ &\quad + \nu e^{\frac{u_{2,\varepsilon} - u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} - \nu e^{\frac{u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon}}{\varepsilon}} \end{aligned}$$

D'où:  $\nu e^{\frac{u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon}}{\varepsilon}} \leq a_1 - a_2 - I_{2,\varepsilon} - I_{1,\varepsilon} \leq C$ , et  $u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon} \leq C\varepsilon$ .

De même dans l'autre sens, et donc  $|u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon}| \leq C\varepsilon$ .

•  $(u_i)$  est uniformément Lipschitz.

Soit  $\bar{x}$  le maximum de  $|\nabla u_{1,\varepsilon}|$ . Alors:

$$0 = -\varepsilon \Delta u_{1,\varepsilon} = |\nabla u_{1,\varepsilon}|^2 + a_1 - I_{1,\varepsilon} + \nu \frac{u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon}}{\varepsilon} - \nu$$

$$\Rightarrow |\nabla u_{1,\varepsilon}|^2 \leq C$$

•  $\max u_{i,\varepsilon} \sim 0$ .

$$\begin{aligned} \bar{a} > I_1 &= \int e^{\frac{u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} \geq \int e^{\frac{\max u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} \geq \frac{C\varepsilon}{\varepsilon} \\ a \leq I_1 &\leq \int e^{\frac{\max u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} \end{aligned}$$

D'où  $\max u_{i,\varepsilon} \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} 0$ .

• convergence

$(u_{i,\varepsilon})$  bornée et unif<sup>t</sup> Lipschitz converge à extraction près par Ascoli.

$\{m_{i,\varepsilon}$  et  $I_{i,\varepsilon}$  bornés, donc à extraction près,  $\begin{cases} m_{i,\varepsilon} \rightarrow m_i \\ I_{i,\varepsilon} \rightarrow I_i \end{cases}$

$u$  est solution de viscosité de  $-\varepsilon |\nabla u|^2 = H(x, I_1, I_2)$ .

Soit  $\begin{pmatrix} x_{1,\varepsilon} \\ x_{2,\varepsilon} \end{pmatrix}$  le vecteur propre principal de  $A_\varepsilon(x)$ , et  $\phi_{i,\varepsilon} = \ln(x_{i,\varepsilon})$ .

Soit  $\bar{x} \in (0,1)$  un maximum local de  $u - \varphi + \delta(x - \bar{x})^2$ , pour un  $\delta > 0$ .

Alors il existe  $x_\varepsilon \rightarrow \bar{x}$  tq  $x_\varepsilon$  soit le maximum local de  $u_{1,\varepsilon} - \varphi$

(epdq,  $(u_{1,\varepsilon} - \varphi)_{(x_\varepsilon)} \geq (u_{2,\varepsilon} - \varphi)_{(x_\varepsilon)}$ ). Alors,  $u_{1,\varepsilon} - u_{2,\varepsilon} \geq \varepsilon (\phi_{1,\varepsilon} - \phi_{2,\varepsilon})$ ,

et comme  $u_{1,\varepsilon}$  est solution (donc solution de viscosité) de

$$-\varepsilon \Delta u_{1,\varepsilon} = |\nabla u_{1,\varepsilon}|^2 + a_1 - I_{1,\varepsilon} + \nu e^{\frac{u_{2,\varepsilon} - u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} - \nu, \text{ on a:}$$

$$-\varepsilon \Delta \varphi = |\nabla \varphi|^2 + a_1 - I_{1,\varepsilon} + \nu \left( e^{\frac{u_{2,\varepsilon} - u_{1,\varepsilon}}{\varepsilon}} - 1 \right) \leq e^{\phi_{2,\varepsilon} - \phi_{1,\varepsilon}}$$

$$\leq |\nabla \varphi|^2 + a_1 - I_{1,\varepsilon} + \nu \left( \frac{x_{2,\varepsilon}}{x_{1,\varepsilon}} - 1 \right)$$

$$\leq |\nabla \varphi|^2 + \frac{1}{x_{1,\varepsilon}} \left( (a_1 - I_{1,\varepsilon}) x_{1,\varepsilon} + \nu (x_{2,\varepsilon} - x_{1,\varepsilon}) \right)$$

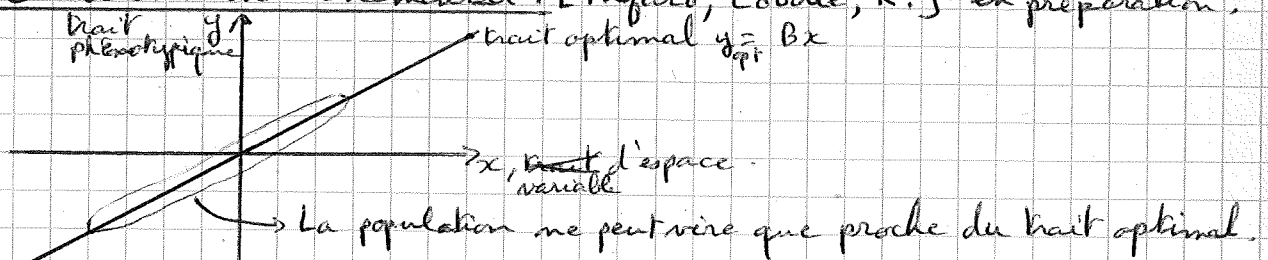
$$\leq |\nabla \varphi|^2 + \frac{1}{x_{1,\varepsilon}} \left( H(x, I_1, I_2) x_{1,\varepsilon} \right),$$

d'où, en passant à la limite,

$$-|\nabla \varphi|^2 \leq H(x, I_1, I_2).$$

de même,  $\geq$ , et  $u$  est bien solution de viscosité.  $\square$

2) - Gradient environnemental. [Alfaro, Coville, R.] - en préparation.



Modèle:  $\partial_t m(t, x, y) - \Delta_x m(t, x, y) - \Delta_y m(t, x, y) = (1 - A(y - Bx)^2 - \int m(t, x, y) dy) m(t, x, y)$

Attention:  $x$  représente désormais la variable d'espace, et  $y$  le trait phénotypique

Numériquement, on observe que seuls deux dynamiques sont possibles: extinction de la population (si  $B$  est trop grand), ou survie de la population, qui se propage alors à l'espace tout entier.

Extinction:

Si on linéarise autour de 0, on obtient:  $\mathcal{L}(f) = \Delta_x y^m + (1 - A(y - Bx)^2) m$

valeur propre principale:  $\lambda = 1 - \sqrt{A(1 + B^2)}$ ,



vecteur propre principal:  $\phi(x, y) = e^{-\frac{1}{2} \sqrt{\frac{A}{1+B^2}} (y-Bx)^2}$

Donc  $\bar{m} = e^{\lambda t} \phi$  vérifie:  $\partial_t \bar{m} - \Delta_{x,y} \bar{m} = (1 - A(y-Bx)^2) \bar{m}$

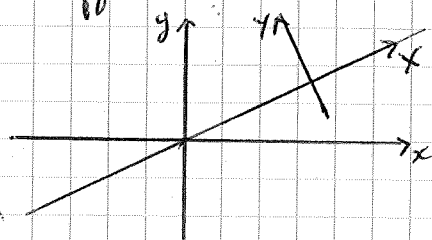
Tandis que  $f$  vérifie:  $\partial_t f - \Delta_{x,y} f \leq (1 - A(y-Bx)^2) f$

D'après le principe de comparaison parabolique, si  $f(t=0) \leq \bar{m}(t=0)$ , alors  $f \leq \bar{m}$  en tout temps. Par conséquent, si  $\lambda < 0$ , ie si  $A(1+B^2) > 1$ , la population s'éteint.

### Propagation.

Si  $A(1+B^2) < 1$ , on veut montrer que la population survit et envahit tout l'espace.

On effectue tout d'abord un changement de variables  $(x, y) \mapsto (X, Y)$ .



L'équation devient alors  $\partial_t m - \Delta_{X,Y} m = (1 - A(1+B^2)Y^2 - \text{compétition}) m$ .

Préliminaire:  $\lambda = 1 - \sqrt{A(1+B^2)}$ ,  $\Psi(Y) = e^{-\frac{\sqrt{A(1+B^2)}}{2} Y^2}$  sont la valeur propre principale et le vecteur propre principal de

$$\begin{cases} \lambda \Psi = \Delta_{Y^2} \Psi + (1 - A(1+B^2)Y^2) \Psi \\ \Psi \geq 0 \end{cases}$$

On cherche une sous-solution de la forme  $\bar{m}(t, X, Y) = e^{\nu(X-cT)} \Psi(Y)$ .

Alors  $\bar{m}$  vérifie  $\partial_t \bar{m} - \Delta_{X,Y} \bar{m} = (1 - A(1+B^2)Y^2) \bar{m}$  si:

$$0 = \nu^2 + c\nu + \lambda$$

$$\text{discriminant: } \Delta = c^2 - 4\lambda$$

On choisit la vitesse minimale  $\bar{c} = 2\sqrt{\lambda}$ , et donc  $\nu = -\frac{c}{2}$ .

Alors,  $m \leq \bar{m} = e^{-\frac{c(X-cT)}{2}} \Psi(Y)$

La population se propage donc au plus à la vitesse  $\bar{c}$ .

$$c^* = 2 \left( \frac{1 - \sqrt{A(1+B^2)}}{1+B^2} \right)^{1/2}$$

Enfin, on montre que le front se propage au moins à la vitesse  $c$ , pour tout  $c < c^*$ , au sens où il existe  $t_0^c, t_1^c$

$$\{x; \int m(t, x, y) dy > \delta\} \supset [-c(t-t_0), c(t-t_0)],$$

si  $m(0, \cdot) \neq 0$  et  $\delta$  est assez petit.

Pour cela, on utilise le fait qu'il existe des fronts de vitesse  $c < c^*$ , qui changent de signe :



→ on compare la solution du problème parabolique avec ce soliton multiplié par une petite constante. Si les deux se touchent, par l'inégalité de Harnack, la compétition est faible, et on aboutit à une contradiction.