

ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE DE LYON

27 août 2015
Rapport de Stage

Évolution des populations structurées en âge

Florian LAVIGNE

encadré par M. Vincent CALVEZ



FIGURE 1 – Hydre (zoologique), espèce sans sénescence, dont les capacités sont étudiées pour soigner des maladies liées à l'âge.

Table des matières

1	Introduction	3
1.1	Cas discret	3
1.2	Cas continu	3
2	Équations de Hamilton-Jacobi et solutions de viscosité	5
3	Population asexuée sans structure d'âge	5
3.1	Mise en place de l'EDP	5
3.2	Étude de l'hamiltonien	6
3.3	Étude qualitative	7
4	Population asexuée avec structure d'âge	7
4.1	Équation limite en temps long et avec petites mutations - Limite formelle	8
4.2	Étude de l'hamiltonien	9
4.3	Heuristique	9
4.4	Mauvaise adaptation et <i>wall of death</i>	10
5	Population sexuée	11
5.1	Modèles	11
5.2	Équations de la distribution stable	12
5.3	Théorème de point fixe	13
5.4	Exposant de Malthus	15
6	Modélisation numérique	16
6.1	Première méthode : Application de la méthode des caractéristiques	16
6.2	Deuxième méthode : Méthode des volumes finis avec flux décentré	17
6.3	Résultats numériques	18
A	Théorème de Schauder	21
B	Compléments sur les solutions de viscosité	22

Remerciements

Je remercie mon maître de stage, M. Vincent CALVEZ, qui m'a permis d'étudier des modèles mathématiques en biologie, grâce à l'ouvrage [8] qu'il m'a conseillé. Il m'a aussi permis d'approfondir mes notions sur les équations de Hamilton-Jacobi et les solutions de viscosité.

Je le remercie de plus de m'avoir conseillé d'aller voir la conférence de M. Paul RAINEY intitulée *The evolution of multicellularity*, ayant eu lieu à l'ENS Lyon le 22 Juin 2015.

Je le remercie enfin, tout autant que MM. Thomas LEPOUTRE et Paul VIGNEAUX, qui m'ont aidé lors de la numérisation, que ce soit simplement l'utilisation des caractéristiques pour cela ou la connaissance d'une autre méthode ou encore la manipulation du logiciel *Octave*.

Le but de ce stage est d'étudier le vieillissement dans une population avec structure d'âge, en considérant le principe de mutation-sélection. Ce thème de recherche est actuellement très étudié pour comprendre le fonctionnement des maladies liées à l'âge telles que Alzheimer, dégénérescence musculaire, presbytie, etc.

1 Introduction

Nous allons introduire quelques notions de bio-mathématique, présentées dans [8]. On considère donc une population quelconque, qui admet une *structure d'âge*.

1.1 Cas discret

On considère en premier lieu une population à des temps et âges discrets. On pose $P(t, a)$ la probabilité qu'un individu âgé de a au temps t survive entre t et $t + 1$. De même, on définit le nombre $f(t, a)$ d'individu en vie d'âge a au temps t .

Ainsi, on a :

$$f(t, a) = f(t - 1, a - 1)P(t - 1, a - 1).$$

Puis :

$$f(t, a) - f(t, a - 1) + f(t, a - 1) - f(t - 1, a - 1) + f(t - 1, a - 1)(1 - P(t - 1, a - 1)) = 0.$$

Définissons la probabilité de mortalité au temps t d'un individu âgé de a mourant entre t et $t + 1$ par :

$$\mu(t, a) = 1 - P(t, a).$$

Dans ce cas, nous avons l'équation suivante :

$$\Delta_a f(t, a) + \Delta_t f(t, a - 1) + f(t - 1, a - 1)\mu(t - 1, a - 1) = 0$$

1.2 Cas continu

À partir de la formule précédente, on obtient la formule dans le cas continu suivante :

$$\partial_t f(t, a) + \partial_a f(t, a) + \mu(a)f(t, a) = 0.$$

Le but de ce stage est d'ajouter une hétérogénéité par rapport à des traits phénotypiques continus notés z . Cette quantité peut représenter la transparence du cristallin (cataracte), la rigidité des artères (athérosclérose) ou bien encore le taux de cannibalisme dans la population (cf. [5]). De plus, le *taux de mortalité instantané* dépendra aussi d'un paramètre $m(z)$, appelé la *mortalité additionnelle en fonction de l'âge*. Ainsi, l'EDP devient :

$$\partial_t f(t, a, z) = -\partial_a f(t, a, z) - \mu(a, m(z))f(t, a, z). \quad (1)$$

On cherche maintenant à trouver une condition au bord. On pose $\beta(a)$ le taux de reproduction, qu'on suppose ne dépendant que de l'âge.

Population asexuée

Le nombre de nouveaux nés au temps t vaut $\int_0^\infty \beta(a)f(t, a, z)da$. Cependant, il faut considérer les mutations possibles après fécondation. C'est pourquoi on définit la fonction paire suivante.

On pose $K_\varepsilon(z', z) = K_\varepsilon(|z - z'|)$ la probabilité de mutation du trait z' vers le trait z , qu'on appelle *noyau de mutation*, avec ε la variance de K_ε . Ainsi :

$$f(t, 0, z) = \int_{\mathbb{R}} \int_0^\infty \beta(a)f(t, a, z)K_\varepsilon(|z - z'|) da dz'.$$

Population sexuée

Le modèle présenté ici a été mis en place par Bülmer dans les années 1980 dans [7].

Posons $\zeta(t, z) := \int_0^\infty \beta(a)f(t, a, z)da$ le nombre de gamètes produits au temps t par des individus de trait z . On suppose ici que les lois génétiques entre mâles et femelles sont identiques.

Donc la probabilité qu'un gamète féconde un autre gamète au temps t est :

$$\frac{\zeta(t, z')\zeta(t, z)}{\int_{\mathbb{R}} \zeta(t, w)dw} dz' dz.$$

De plus, on suppose que les phénotypes sont distribués normalement autour de la moyenne des parents, de variance fixe suite à la séparation indépendante d'un grand nombre de *loci*, avec de faibles effets additifs. Ainsi on note G cette gaussienne.

Alors on a :

$$f(t, 0, z) = \frac{1}{\int_{\mathbb{R}} \zeta(t, w)dw} \int_{\mathbb{R}^2} \zeta(t, z')\zeta(t, \tilde{z})G\left(z - \frac{z' + \tilde{z}}{2}\right) dz' d\tilde{z}.$$

Objectif

L'objectif de ce stage est d'étudier la réponse d'une classe d'âge (notée a^*) à la variation d'un environnement, ce qui correspond à la question d'adaptabilité de cette classe. Pour cela, la mortalité additionnelle m sera une fonction dépendant du trait phénotypique z : il s'agira d'une mortalité ajoutée à la classe a^* . Cette fonction sera supposée positive, avec un minimum strict en $z = 0$ (par exemple une parabole).

Pour représenter la variation de l'environnement qui change à une vitesse k supposée constante, on remplacera le paramètre z de m par $y := z - kt$. Nous pourrons ainsi étudier l'évolution d'un trait prédominant au cours du temps.

Déf 1. Le *trait prédominant* z_k est le trait phénotypique qui réalise le maximum de la densité.

Déf 2. Le *lag* est la différence entre les traits prédominants z_k avec la vitesse k et z_0 , *id est* $y_k := z_k - z_0$. On verra par la suite comment le caractériser.

Déf 3. On note λ_k le taux de croissance global de la population.

Déf 4. Le *load*, noté $\Delta\lambda_k$, est le taux de croissance de la population, lorsque l'environnement change à vitesse constante k *id est* $\Delta\lambda_k = \lambda_0 - \lambda_k$.

On étudiera d'abord le cas asexué sans structure d'âge, pour ensuite le comparer au cas structuré en âge. Enfin on effleurera le cas sexué, en faisant des traitements numériques. Pour traiter ces sujets, nous utiliserons les équations de type Hamilton-Jacobi, qui apparaissent dans certaines limites d'échelle.

Remarque 1. On traitera ici le cas où $\mu(a, m(z)) = d + m(z)\delta_{a^*}$, sauf si précision complémentaire. Cela correspond au cas où la mortalité est identique dans toutes les classes d'âge, sauf dans celle de a^* où la mortalité est modifiée selon le trait phénotypique z . De plus, les fonctions considérées sont supposées suffisamment régulières pour que ce qui suit reste vrai.

2 Équations de Hamilton-Jacobi et solutions de viscosité

Nous allons ici nous pencher sur quelques résultats mathématiques sur un type d'EDP : celles de Hamilton-Jacobi *id est* :

$$H(x, u, Du) = 0, \quad (2)$$

avec H une fonction numérique sur $\Omega \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ avec Ω un ouvert de \mathbb{R}^n .

On supposera que H est continue.

Déf 5. $u \in C(\Omega)$ est *sous-solution de viscosité* de (2) (*resp. sur-solution de viscosité*) si pour tout $\phi \in C^1(\Omega)$, si $x_0 \in \Omega$ est un point de maximum (*resp. minimum*) local de $u - \phi$, on a :

$$H(x_0, u(x_0), D\phi(x_0)) \leq 0 \text{ (resp. } \geq 0 \text{)}.$$

Déf 6. On appelle *solution de viscosité* de (2) une fonction qui est sous-et-sur-solution de viscosité du problème.

Théorème 1. *Supposons que H est borné et qu'il ne dépend que de x et de Du , uniformément continue sur $\mathbb{R}^n \times B(0, R)$ pour tout $R > 0$ et que $H(x, p) \rightarrow +\infty$ uniformément quand $|p| \rightarrow \infty$.*

Alors il existe $\lambda_{\min} \in \mathbb{R}$ tel que, pour tout $\lambda \geq \lambda_{\min}$, il existe une solution continue, lipschitzienne à :

$$H(x, Du) = \lambda.$$

Démonstration. Le théorème sera admis. La démonstration est disponible dans [4]. □

3 Population asexuée sans structure d'âge

3.1 Mise en place de l'EDP

Nous utiliserons ici le modèle proposé par Lynch et al (1991,1993), donné après changement d'échelle en $t' = \varepsilon t$, par :

$$\varepsilon \partial_t f^\varepsilon(t, z) = \int_{\mathbb{R}} \frac{1}{\varepsilon} K\left(\frac{z - z'}{\varepsilon}\right) \beta(z') f^\varepsilon(t, z') dz' - \mu(z - kt) f^\varepsilon(t, z). \quad (3)$$

Nous allons chercher l'équation de Hamilton-Jacobi vérifiée par $u^\varepsilon = -\varepsilon \log f^\varepsilon$ dans la limite des petites mutations, ce qui correspond au cas où $\varepsilon \rightarrow 0$. En utilisant (3), on obtient :

$$-\partial_t u^\varepsilon = \varepsilon \frac{\partial_t f}{f} = \int_{\mathbb{R}} \frac{1}{\varepsilon} K\left(\frac{z - z'}{\varepsilon}\right) \beta(z') e^{\frac{-u^\varepsilon(t, z')}{\varepsilon}} dz' e^{\frac{u^\varepsilon(t, z)}{\varepsilon}} - \mu(z - kt) \quad (4)$$

$$= \int_{\mathbb{R}} K(y) \beta(z - \varepsilon y) e^{\frac{u^\varepsilon(t, z) - u^\varepsilon(t, z - \varepsilon y)}{\varepsilon}} dy - \mu(z - kt) \quad (5)$$

On admet que (u_ε) est une famille équicontinue. Par Ascoli, u^ε admet une valeur d'adhérence qu'on notera u .

Soit $w \in C^1$. Soit (t_0, z_0) un maximum local de $w - u$, qu'on peut supposer strict. Dans ce cas, il existe $(t_\varepsilon, z_\varepsilon)$ maximum local de $w - u^\varepsilon$ tel que $(t_\varepsilon, z_\varepsilon) \rightarrow (t_0, z_0)$. Alors, il existe une constante A tel que pour tout $|y| < A$ on ait :

$$\forall \varepsilon, (w - u^\varepsilon)(t_\varepsilon, z_\varepsilon - y) \leq (w - u^\varepsilon)(t_\varepsilon, z_\varepsilon).$$

Ainsi, on obtient :

$$\int_{-A/\varepsilon}^{A/\varepsilon} K(y)\beta(z_\varepsilon - \varepsilon y)e^{\frac{u^\varepsilon(t_\varepsilon, z_\varepsilon) - u^\varepsilon(t_\varepsilon, z_\varepsilon - \varepsilon y)}{\varepsilon}} dy \leq \int_{-A/\varepsilon}^{A/\varepsilon} K(y)\beta(z_\varepsilon - \varepsilon y)e^{\frac{w(t_\varepsilon, z_\varepsilon) - w(t_\varepsilon, z_\varepsilon - \varepsilon y)}{\varepsilon}} dy$$

De plus $\partial_t w(t_\varepsilon, z_\varepsilon) = \partial_t u^\varepsilon(t_\varepsilon, z_\varepsilon)$. D'où en regroupant toutes les inégalités précédentes :

$$-\partial_t w(t_\varepsilon, z_\varepsilon) \leq \int_{-A/\varepsilon}^{A/\varepsilon} K(y)\beta(z_\varepsilon - \varepsilon y)e^{\frac{w(t_\varepsilon, z_\varepsilon) - w(t_\varepsilon, z_\varepsilon - \varepsilon y)}{\varepsilon}} dy + \int_{|y| > A/\varepsilon} K(y)\beta(z_\varepsilon - \varepsilon y)e^{\frac{u^\varepsilon(t_\varepsilon, z_\varepsilon) - u^\varepsilon(t_\varepsilon, z_\varepsilon - \varepsilon y)}{\varepsilon}} dy - \mu(z_\varepsilon - kt_\varepsilon).$$

Donc en passant à la limite on obtient :

$$-\partial_t w(t_0, z_0) - \int_{\mathbb{R}} K(y)e^{\partial_z w(t_0, z_0)y} dy \beta(z_0) + \mu(z_0 - kt_0) \leq 0.$$

On fait le même raisonnement pour si (t_0, z_0) est un minimum local. Ainsi u est la solution de viscosité de l'équation

$$\partial_t u(t, z) + \beta(z)\mathcal{L}K(\partial_z u(t, z)) = \mu(z - kt), \quad (6)$$

avec \mathcal{L} la transformée de Laplace bilatérale.

On supposera que $\beta(z) = r$, $\mu(y) = d + m(y)$ avec $m(y) = \alpha|y|^2$.

3.2 Étude de l'hamiltonien

Posons $H = \mathcal{L}K$, l'opérateur lié à cette EDP.

H est clairement continue sur les bornés.

Soit $A > 0$. Alors il existe χ tel que $\cosh(x) > A$ pour tout $x > \chi$. Ainsi :

$$\mathcal{L}K(p) = 2 \int_0^\infty \cosh(px)K(x)dx \quad (7)$$

$$\geq 2 \int_0^{\chi/p} \cosh(px)K(x)dx + 2A \int_{\chi/p}^\infty K(x)dx \quad (8)$$

$$\geq A, \text{ pour } p \text{ suffisamment grand.} \quad (9)$$

Donc $\lim_{p \rightarrow \infty} \mathcal{L}K(p) = \infty$.

D'après le théorème (1), il existe $\lambda_{\min} \in \mathbb{R}$ tel que, pour tout $\lambda \geq \lambda_{\min}$, il existe une solution continue, lipschitzienne ϕ à :

$$H(z, D\phi) = \lambda.$$

Ainsi l'EDP de Hamilton-Jacobi (6) admet une solution stable de la forme suivante :

$$u(t, z) = \lambda_k t - \phi_k(z).$$

3.3 Étude qualitative

Le but de cette partie est de trouver des relations entre *lag* et *load*, pour pouvoir ensuite comparer ces résultats avec le cas à structure d'âge.

L'équilibre mutation-sélection admet une solution asymptotique $u(t, z) = -\lambda_k t + \phi_k(z)$, qui vérifie :

$$-\lambda_k - k\partial_y\phi_k(y) + r\mathcal{L}K(\partial_y\phi_k(y)) - \mu(y) = 0. \quad (10)$$

On note y_k le point minimal de ϕ_k , correspondant au *lag*. Grâce à (10), on a :

$$-\lambda_k + r - \mu(y_k) = 0 \quad \text{et} \quad -\lambda_k - k\partial_y\phi_k(0) + r\mathcal{L}K(\partial_y\phi_k(0)) - d = 0. \quad (11)$$

Remarque 2. Si $k = 0$, alors ϕ_0 est symétrique par symétrie du problème. Donc $\partial_z\phi_0(0) = 0$. Ainsi :

$$\lambda_0 = r - d.$$

Revenons au cas où k est quelconque. On note la pente p_k en 0 définie par $p_k := \partial_y\phi_k(0)$ et le *load* $\Delta\lambda_k := \lambda_0 - \lambda_k$. L'équation (11) donne

$$\Delta\lambda_k = m(y_k) \quad \text{et} \quad \Delta\lambda_k = kp_k + r(\mathcal{L}K(0) - \mathcal{L}K(p_k)).$$

En dérivant (10) selon y , on a $\partial_{yy}^2\phi_k(0)(-k + r(\mathcal{L}K)'(p_k)) = 0$. On suppose $\partial_{yy}^2\phi_k(0) \neq 0$ et $(\mathcal{L}K)'$ bijective. D'où :

$$k = r(\mathcal{L}K)'(p_k) \quad (12)$$

Ainsi :

$$\Delta\lambda_k = k((\mathcal{L}K)')^{-1}\left(\frac{k}{r}\right) + r\left(1 - \mathcal{L}K\left((\mathcal{L}K)')^{-1}\left(\frac{k}{r}\right)\right)\right). \quad (13)$$

Proposition 2. *Supposons $m(y) = \alpha|y|^2$. Alors $\Delta\lambda_k$ ne dépend pas de α , id est de la sélection.*

Remarque 3. Cette propriété est vraie dans la limite $\varepsilon \rightarrow 0$.

Démonstration. On considère tous les éléments, comme des fonctions de α . On dérive par rapport à α l'équation (11). On a donc :

$$\partial_\alpha(\Delta\lambda_k) = k\partial_\alpha p_k - r(\mathcal{L}K)'(p_k)\partial_\alpha p_k = 0,$$

d'après (12). □

Corollaire 3. *Quand k tend vers l'infini, $\Delta\lambda_k$ devient négatif, ce qui produit donc un effet d'extinction.*

4 Population asexuée avec structure d'âge

Nous allons donc étudier dans cette partie une population structurée en âge. D'après l'introduction, le système associé à ce modèle est :

$$\begin{cases} \partial_t f(t, a, z) + \partial_a f(t, a, z) + \mu(a, m(z))f(t, a, z) = 0 \\ f(t, 0, z) = \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}} K_\varepsilon(z - z')\beta(a)f(t, a, z')dz'da. \end{cases} \quad (14)$$

On s'attend, d'après [10], à ce que la population soit concentrée sur un trait dominant, quand $\varepsilon \rightarrow 0$. Pour étudier la limite, on va renormaliser f , par rapport à une population monomorphique, *id est* sans mutation.

Déf 7. La *renormalisation* est :

$$u^\varepsilon(t, a, z) = -\varepsilon \log \left(\frac{f^\varepsilon(t, a, z)}{F(a, z)} \right),$$

avec F vérifiant le système différentiel sans mutation suivant :

$$\begin{cases} \lambda(z)F(a, z) + \partial_a F(a, z) + \mu(a, m(z))F(a, z) = 0 \\ F(0, z) = \int_0^\infty \beta(a)F(a, z)da. \end{cases} \quad (15)$$

et l'*exposant de Malthus* (ou encore taux de croissance d'un trait isolé) $\lambda(z)$:

$$\int_0^\infty \beta(a) \exp \left[-\lambda(z)a - \int_0^a \mu(a', m(z))da' \right] da = 1. \quad (16)$$

Nous allons étudier la limite de ces solutions quand ε tend vers 0, et principalement le *lag* y_k , défini comme dans la partie précédente.

4.1 Équation limite en temps long et avec petites mutations - Limite formelle

Nous allons tout d'abord nous pencher sur le cas où l'environnement ne change pas. On a donc l'EDP vérifiée par u^ε :

$$\partial_t u^\varepsilon(t, a, z) + \frac{\partial_a u^\varepsilon(t, a, z)}{\varepsilon} - \frac{\partial_a F(a, z)}{F(a, z)} - \mu(a, m(z)) = 0. \quad (17)$$

On s'attend à ce que la limite de u^ε notée u ne dépend pas de a . Donc on peut décomposer formellement $u^\varepsilon(t, a, z)$ en $u(t, z) + \varepsilon\eta(a)$. Alors comme $(\mu + \lambda)F = -\partial_a F$, on obtient :

$$\partial_t u(t, z) + \partial_a \eta(a) + \lambda(z) = 0.$$

Enfin : $\eta(a) - \eta(0) = -(\lambda(z) + \partial_t u)a$. À partir de la condition initiale, on a :

$$\begin{aligned} 1 &= \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}} \beta(a) e^{\frac{u^\varepsilon(t, 0, z) - u^\varepsilon(t, a, y)}{\varepsilon}} \frac{1}{\varepsilon} K \left(\frac{z - y}{\varepsilon} \right) \frac{F(a, y)}{F(0, z)} dy da \\ &= \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}} \beta(a) e^{\frac{u(t, z) - u(t, z - \varepsilon y)}{\varepsilon}} e^{\eta(0) - \eta(a)} K(y) \frac{F(a, z - \varepsilon y)}{F(0, z)} dy da \end{aligned}$$

On refait alors le même raisonnement que dans le cas sans structure d'âge pour u .

On a donc que u est solution de viscosité de l'équation de Hamilton-Jacobi suivante :

$$\begin{cases} \partial_t u(t, z) + \Lambda(m(z), \partial_z u(t, z)) = 0 \\ \int_0^\infty \beta(a) \exp \left[-a\Lambda(m, p) - \int_0^a \mu(a', m)da' \right] da = \frac{1}{\mathcal{L}K(p)} \end{cases}$$

Grâce à cette étude, nous pouvons considérer le cas où l'environnement est modifié à vitesse k *id est* $\partial_t u(t, z) + \Lambda(m(z - kt), \partial_z u(t, z)) = 0$. On translate cette relation par $y = z - kt$ et on obtient, en posant $v(t, y) = u(t, z)$:

$$\partial_t v(t, y) - k\partial_y v(t, y) + \Lambda(m(y), \partial_y v(t, y)) = 0 \quad (18)$$

On va étudier l'influence de la vitesse k sur la dynamique de l'évolution du système.

4.2 Étude de l'hamiltonien

Soit l'opérateur suivant :

$$H : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R} \quad (19)$$

$$(\Lambda, m, p) \mapsto \int_0^\infty \beta(a) e^{-a\Lambda - \int_0^a \mu(a', m) da'} da \times \mathcal{L}K(p). \quad (20)$$

H est continue voire même C^1 .

Clairement on a $\lim_{\Lambda \rightarrow \infty} H(\Lambda, m, p) = 0$ et $\lim_{\Lambda \rightarrow -\infty} H(\Lambda, m, p) = \infty$.

Or $\partial_\Lambda H = - \int_0^a a \beta(a) e^{-a\Lambda - \int_0^a \mu(a', m) da'} da \times \mathcal{L}K(p)$.

Cependant, $K > 0$ donc $\mathcal{L}K(p) > 0$, puis $\partial_\Lambda H < 0$. Enfin :

$$\exists! \Lambda(m, p), H(\Lambda(m, p), m, p) = 1.$$

Par théorème des fonctions implicites, comme H est régulière il existe $\tilde{\Lambda}$ un C^1 -difféomorphisme sur un voisinage $\mathcal{V}(m_0, p_0)$. Par unicité de Λ , $\tilde{\Lambda} = \Lambda|_{\mathcal{V}(m_0, p_0)}$. Donc Λ est C^1 sur $B(0, R)$.

Par théorème 1, il existe λ_{\min} tel que pour tout $\lambda \geq \lambda_{\min}$ il existe une solution lipschitzienne à $\Lambda(m(z), \partial_z u) = \lambda$.

On va donc prendre une solution de la forme $v(t, y) = -\lambda_k t + \phi_k(y)$ solution de :

$$-\lambda_k - k \partial_y \phi_k(y) + \Lambda(m(y), \partial_y \phi_k(y)) = 0. \quad (21)$$

4.3 Heuristique

Soit $\varepsilon > 0$ quelconque. On considère le problème (14) avec les conditions $\beta(a) = r$ et $\mu(a, z) = d + m(z)\delta_{a^*}$.

Le but de cette sous-partie est de savoir si le lag peut diverger ou non, et ainsi comparer avec le cas sans structure d'âge. Alors on suppose qu'il existe une vitesse critique k^* pour laquelle le lag diverge : les individus âgés de plus de a^* sont très maladaptés. Alors $f(z) = 0$ pour $a > a^*$. On regarde une solution du type $f(t, a, z) = \exp(\lambda_{k^*} t) G(a, z)$. En appliquant les méthodes vues en (10) et (15) on a l'équation suivante :

$$\begin{cases} \lambda_{k^*} G(a, y) - k^* \partial_y G(a, y) + \partial_a G(a, y) + d G(a, y) = 0, & a \in]0, a^*[\\ G(a, z) = 0, & a \in]a^*, \infty[\\ G(0, z) = \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}} r K_\varepsilon(z - z') G(a, z') dz' da \end{cases}. \quad (22)$$

Soit $g(a) = \int_{\mathbb{R}} G(a, y) dy$. En intégrant (22) par rapport à y , on obtient l'équation

$$\lambda_{k^*} g(a, y) + \partial_a g(a) + d g(a) = 0.$$

De plus comme K_ε est d'intégrale 1, on a le système :

$$\begin{cases} g(a) = g(0) \exp(-(\lambda_{k^*} + d)a) \mathbf{1}_{a < a^*} \\ g(0) = r \int_0^{a^*} g(a) da \end{cases}.$$

D'où : $g(0) = r \int_0^{a^*} g(0) \exp(-(\lambda_{k^*} + d)a) da$; puis $1 = \frac{r}{\lambda_{k^*} + d} (1 - e^{-(\lambda_{k^*} + d)a^*})$.

On a vu précédemment que $\lambda_0 = r - d$. D'où la relation suivante :

$$r e^{-ra^*} = (\Delta \lambda)_{k^*} e^{-(\Delta \lambda)_{k^*} a^*}.$$

Remarque 4. Si $ra^* > 1$, il existe $(\Delta \lambda)_{k^*} < r$ qui vérifie l'identité et donne ainsi un k^* compatible avec l'heuristique sur le lag.

4.4 Mauvaise adaptation et *wall of death*

On note encore une fois y_k le point où ϕ_k atteint son minimum. On a immédiatement que $\lambda_k = \Lambda(m(y_k), 0)$. Rappelons que, comme $m(0) = 0$, on a $\lambda_0 = \Lambda(0, 0)$.

En dérivant (21) on obtient :

$$-k\partial_{yy}^2\phi_k(y) + \partial_y m(y)\partial_m\Lambda(m(y), \partial_y\phi_k(y)) + \partial_{yy}\phi_k(y)\partial_p\Lambda(m(y), \partial_y\phi_k(y)) = 0.$$

En supposant $\partial_{yy}^2\phi_k(0) \neq 0$ on a :

$$\begin{cases} k = \partial_p\Lambda(0, p_k) \\ p_k = \partial_y\phi_k(0) \end{cases} \quad (23)$$

Ainsi, en insérant ce résultat dans (21), on a :

$$\Delta\lambda_k = \lambda_0 - \lambda_k = kp_k + \Lambda(0, 0) - \Lambda(0, p_k). \quad (24)$$

Proposition 4. *Supposons $m(y) = \alpha|y|^2$. Alors $\Delta\lambda_k$ ne dépend pas de α .*

Démonstration. On considère toutes les entités précédentes comme des fonctions de α . On dérive alors l'équation (24), en fonction de α . On trouve, d'après (23) :

$$\partial_\alpha\Delta\lambda_k = k\partial_\alpha p_k - \partial_\alpha\Lambda(0, p_k)\partial_\alpha p_k = 0.$$

□

Proposition 5. *Supposons $\beta(a) = r$.*

$$\Delta\lambda_k = re^{-ra^*}e^{\Delta\lambda_ka^*}(1 - e^{-m(y_k)}).$$

Remarque 5. Retournons à l'heuristique précédente. En effet, quand $m \rightarrow \infty$, on retrouve la condition trouvée précédemment, ce qui valide l'heuristique.

Démonstration. Reprenons l'équation de Hamilton-Jacobi vérifiée par $v(t, y)$. On a donc :

$$\int_0^\infty r \exp(-da - m(y)\mathbf{1}_{a \geq a^*} + a(v_t(t, y) - kv_y(t, y))) da = \frac{1}{\mathcal{L}K(v_y(t, y))}.$$

En découpant \mathbb{R}^+ en deux, puis en intégrant, on obtient, en posant $w = v_t(t, y) - kv_y(t, y)$:

$$\begin{aligned} \frac{1}{r\mathcal{L}K(v_y(t, y))} &= \int_0^{a^*} e^{-da+aw} da + \int_{a^*}^\infty e^{-da-m(y)+aw} da \\ &= \frac{e^{(w-d)a^*} - 1}{w-d} - \frac{e^{(w-d)a^*}}{w-d} e^{-m(y)} \end{aligned}$$

D'où :

$$\partial_t v(t, y) - k\partial_y v(t, y) - d = r\mathcal{L}K(\partial_y v(t, y)) \left(-1 + e^{(\partial_t v(t, y) - k\partial_y v(t, y) - d)a^*} (1 - e^{-m(y)}) \right).$$

Appliquons ce résultat au cas stable *id est* $v(t, y) = -\lambda_k t + \phi_k(y)$. On a alors :

$$-\lambda_k - k\partial_y\phi_k(y) - d = r\mathcal{L}K(\partial_y\phi_k(y)) \left(-1 + e^{(-\lambda_k - k\partial_y\phi_k(t, y) - d)a^*} (1 - e^{-m(y)}) \right).$$

En appliquant cette formule en y_k , on a alors :

$$-\lambda_k - d = r \left(-1 + e^{(-\lambda_k - d)a^*} (1 - e^{-m(y)}) \right).$$

D'où : $\Delta\lambda_k = re^{(-\lambda_k - d)a^*} (1 - e^{-m(y)}) = re^{-ra^*} e^{\Delta\lambda_ka^*} (1 - e^{-m(y)})$. □

Corollaire 6. $\Delta\lambda_k \geq 0$.

Corollaire 7. *On peut en déduire une formule pour y_k .*

Exemple 1

Supposons $m(y) = \alpha|y|^2$. Alors :

$$|y_k| = \left(-\frac{1}{\alpha} \log \left(1 - \frac{\Delta\lambda_k e^{-\Delta\lambda_k a^*}}{r e^{-ra^*}} \right) \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Dans le cas où $ra^* < 1$, le *lag* diverge pour la vitesse k^* tel que $\Delta\lambda_{k^*} = r$. On a alors $\lambda_{k^*} < 0$. La population va donc s'éteindre avant que le *load* puisse diverger.

Un autre phénomène apparaît si $ra^* > 1$. Il y a alors une seconde racine pour laquelle le *lag* diverge et est plus petite que r .

Exemple 2

Proposition 8. Si $\mu(a, m(y)) = d + m(y)\mathbf{1}_{a>a^*}$, on obtient la relation suivante :

$$m(y_k) = \frac{\Delta\lambda_k(r - \Delta\lambda_k)e^{(r-\Delta\lambda_k)a^*}}{r - \Delta\lambda_k e^{(r-\Delta\lambda_k)a^*}}$$

Démonstration. On reprend l'interprétation intégrale de l'équation de Hamilton-Jacobi. On reprend les mêmes notations que précédentes. Ainsi :

$$\begin{aligned} \frac{1}{r\mathcal{L}K(v_t(t, y))} &= \int_0^{a^*} e^{a(w-d)} da + \int_{a^*}^{\infty} e^{a(w-d)-m(y)(a-a^*)} da \\ &= \frac{e^{a^*(w-d)} - 1}{w-d} - \frac{e^{a^*(w-d)}}{w-d-m(y)} \end{aligned}$$

On applique cette formule pour le cas stationnaire et au point y_k . Dans ce cas, les simplifications donnent :

$$\frac{1}{r} = \frac{e^{a^*(\Delta\lambda_k-r)} - 1}{\Delta\lambda_k - r} - \frac{e^{a^*(\Delta\lambda_k-r)}}{\Delta\lambda_k - k - m(y_k)}$$

Posons $E = e^{(r-\Delta\lambda_k)a^*}$. On a alors :

$$\frac{1}{\Delta\lambda_k - r - m(y)} = \frac{1-E}{\Delta\lambda_k - r} - \frac{E}{r}.$$

D'où : $m(y_k) = \frac{E\Delta\lambda_k(r-\Delta\lambda_k)}{r-E\Delta\lambda_k}$. □

Corollaire 9. Si $m(y) = \alpha|y|^2$, alors :

$$|y_k| = \left(\frac{\Delta\lambda_k}{\alpha} \frac{r - \Delta\lambda_k}{r - \Delta\lambda_k e^{(r-\Delta\lambda_k)a^*}} e^{(r-\Delta\lambda_k)a^*} \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Remarque 6. Le même phénomène que dans l'exemple 1 apparaît si $ra^* > 1$: il existe une valeur $\Delta\lambda_k < r$ pour laquelle le *lag* diverge.

5 Population sexuée

5.1 Modèles

Cas sans structure d'âge

Dans cet *aparte*, la densité de population f de trait z au temps t suit la loi infinitésimale de génération de progénitures (c.f. [7]) :

$$\partial_t f(t, z) = \mathcal{G}(f)(t, z), \tag{25}$$

où l'opérateur \mathcal{G} de génération de descendants est défini par :

$$\mathcal{G}(f)(t, z) = \frac{1}{\int_{\mathbb{R}} f(t, w) dw} \int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}} f(t, z') f(t, \tilde{z}) G \left(z - \frac{z' + \tilde{z}}{2} \right) dz' d\tilde{z}, \quad (26)$$

et le noyau de redistribution des gamètes G est une gaussienne de moyenne 1 et de variance $\frac{V_{LE}}{2}$.

Cas avec structure d'âge

On suppose comme dans le cas asexué que le trait n'agit que sur le taux de mortalité $\mu(a, z)$. Le taux de reproduction $\beta(a)$ ne dépendant que de l'âge a . Ainsi la dynamique de f est modélisée par :

$$\begin{cases} \partial_t f(t, a, z) + \partial_a f(t, a, z) + \mu(a, z) f(t, a, z) = 0 \\ f(t, 0, z) = \mathcal{G} \left(\int_0^\infty \beta(a) f(\cdot, a, \cdot) da \right) (t, z) \end{cases}, \quad (27)$$

où l'opérateur de génération de descendants \mathcal{G} est défini par (26).

5.2 Équations de la distribution stable

Le but de la suite de cette partie est de définir un taux de croissance global λ_k s'il existe. Cependant, son existence est toujours une question ouverte à ce jour. Les résultats qui suivent suppose donc son existence.

On va chercher des solutions de la forme $f(t, a, z) = e^{\lambda t} F(a) \phi(a, z)$ où λ est l'*exposant de Malthus*, F est la distribution stable des âges du nombre d'individus et ϕ correspond à la distribution stable des phénotypes d'âges a . On a donc : $\int \phi = 1$.

Pour prouver l'existence et l'unicité de ϕ , on va se ramener à un problème de point fixe à λ donné.

En intégrant en z l'équation (27), on obtient :

$$\begin{cases} \lambda F(a) + \partial_a F(a) + \int_{\mathbb{R}} \mu(a, z) \phi(a, z) dz F(a) = 0 \\ F(0) = \int_0^\infty \beta(a) F(a) da \end{cases}. \quad (28)$$

On peut se ramener au cas où $\int F = 1$. Ainsi en résolvant l'EDO précédente on obtient :

$$F(a) = F(0) \exp \left(-\lambda a - \int_0^a \int_{\mathbb{R}} \mu(a', z) \phi(a', z) dz da' \right).$$

En insérant cette formule dans la condition au bord, on a la relation de dispersion suivante :

$$\int_0^\infty \beta(a) e^{-\lambda a} \exp \left(\int_0^a \int_{\mathbb{R}} \mu(a', z) \phi(a', z) dz da' \right) da = 1.$$

En réinjectant (28) dans (27), on obtient l'EDO vérifiée par ϕ qui est :

$$\begin{cases} \partial_a \phi(a, z) + (\mu(a, z) - \int_{\mathbb{R}} \mu(a, z) \phi(a, z) dz) \phi(a, z) = 0 \\ \phi(0, z) := \phi_0(z) = \mathcal{G}(\varphi)(z) \end{cases}, \quad (29)$$

où la distribution des gamètes φ est définie par :

$$\varphi(z) = \frac{\int_0^\infty \beta(a) F(a) \phi(a, z) da}{\int_0^\infty \beta(a) F(a) da}.$$

Cependant, on peut résoudre l'EDO (29), et on trouve alors :

$$\phi(a, z) = \phi_0(z) \exp \left(\int_0^a \mu(a', z) - \int_0^a \int_{\mathbb{R}} \mu(a', z) \phi(a', z) dz da' \right).$$

Posons s la fonction définie par :

$$s(a, z) = e^{\int_0^a \mu(a', z) da'}.$$

Dans ce cas en intégrant par rapport à z la formule trouvée pour ϕ , on a :

$$1 = \left(\int_{\mathbb{R}} s(a, z) \phi_0(z) dz \right) e^{\int_0^a \int_{\mathbb{R}} \mu(a', z) \phi(a', z) dz da'}.$$

On obtient donc l'équation simplifiée suivante :

$$\phi(a, z) = \frac{s(a, z) \phi_0(z)}{\int_{\mathbb{R}} s(a, z') \phi_0(z') dz'}.$$

Posons $\gamma(a)[\phi_0] := \frac{\beta(a) \tilde{F}(a)}{\int \beta(a) \tilde{F}(a) da}$ avec $\tilde{F}(a) := \frac{F(a)}{F(0)}$.

Alors la distribution φ vérifie :

$$\varphi(z) = \frac{\int_0^\infty \beta(a) F(a) \phi(a, z) da}{\int_0^\infty \beta(a) F(a) da} = \frac{\int_0^\infty \beta(a) \tilde{F}(a) \phi(a, z) da}{\int_0^\infty \beta(a) \tilde{F}(a) da} = \int_0^\infty \gamma(a)[\phi_0] \frac{s(a, z) \phi_0(z) dz}{\int_{\mathbb{R}} s(a, z') \phi_0(z') dz'} da. \quad (30)$$

On s'est donc ramené à chercher "le" point fixe de l'opérateur $\tilde{\mathcal{G}}$ définie par :

$$\tilde{\mathcal{G}}(\phi) := \int \int_{\mathbb{R}^2} \varphi(z') \varphi(\tilde{z}) G \left(z - \frac{z' + \tilde{z}}{2} \right) dz' d\tilde{z}, \quad (31)$$

$$\text{avec } \varphi(z) = \int_0^\infty \gamma(a)[\phi_0] \frac{s(a, z) \phi_0(z) dz}{\int_{\mathbb{R}} s(a, z') \phi_0(z') dz'} da. \quad (32)$$

5.3 Théorème de point fixe

Déf 8. Soit une fonction $g \in L^1(\mathbb{R})$. On appelle *variance* de g la quantité suivante :

$$\text{Var}(g) = \int_{\mathbb{R}} z^2 \frac{g(z)}{\int_{\mathbb{R}} g(x) dx} dz.$$

Déf 9. On pose l'ensemble suivant :

$$\mathcal{K} := \{f \in W^{1,1}(\mathbb{R}) | f \geq 0, \|f\|_1 = 1, \text{Var}(f) < \infty, f \text{ symétrique}\}.$$

Proposition 10. L'ensemble \mathcal{K} est un convexe fermé de $L^1(\mathbb{R})$.

Proposition 11. Soit $\phi \in \mathcal{K}$, alors $\tilde{\mathcal{G}}(\phi) \geq 0$ et $\|\tilde{\mathcal{G}}(\phi)\|_1 = 1$

Démonstration. La première partie de l'énoncé est évidente, vu qu'il ne s'agit que d'intégrales sur des fonctions positives.

Soit φ définie par (32). Alors :

$$\|\tilde{\mathcal{G}}(\phi)\|_1 = \int_{\mathbb{R}} \int \int_{\mathbb{R}^2} \varphi(z')\varphi(\tilde{z})G\left(z - \frac{z' + \tilde{z}}{2}\right) dz' d\tilde{z} dz = \left(\int_{\mathbb{R}} \varphi\right)^2 = \left(\int_0^\infty \gamma(a)[\phi] da\right)^2 = 1.$$

□

Déf 10. Soit une fonction $g \in L^1(\mathbb{R})$. On appelle *fonction de répartition* F_g de g la fonction définie par :

$$F_g(z) := \frac{\int_{-\infty}^z g(x) dx}{\int_{\mathbb{R}} g(x) dx}.$$

Lemme. Soit ϕ une fonction positive de $L^1(\mathbb{R})$ de masse 1 et s une fonction symétrique positive, décroissante sur \mathbb{R}^+ . Alors :

- il existe $\xi^* \in]-\infty, 0[$ tel que $\forall z \in]-\infty, \xi^*[$, $F_{s\phi}(z) \leq F_\phi(z)$ et $\forall z \in]\xi^*, \infty[$, $F_{s\phi}(z) \geq F_\phi(z)$.
- les variances s'ordonnent ainsi : $\text{Var}(s\phi) \leq \text{Var}(\phi)$.

Démonstration. Vérifions point par point le lemme énoncé ci-dessus.

- On étudie le sens de variation de la fonction auxiliaire :

$$I(z) = \int_{-\infty}^z s\phi - \left(\int_{-\infty}^z \phi\right) \left(\int_{\mathbb{R}} s\phi\right).$$

On a donc $I(-\infty) = I(+\infty) = 0$, et :

$$I'(z) = \phi(z) \left(s(z) - \int_{\mathbb{R}} s\phi\right).$$

On a que $\int_{\mathbb{R}} s\phi < s(0)\phi(0) < s(0)$. Donc comme s est symétrique décroissante, la dérivée I' change de signe en deux points $z_0 > 0$ et $-z_0$.

z	$-\infty$	$-z_0$	ξ^*	z_0	$+\infty$	
$I'(z)$		-	0	+	0	-
$I(z)$	0	↘ ↗		0	↘	0

D'où l'existence de ξ^* .

- Réécrivons la variance. On la coupe d'abord en 3 parties :

$$\text{Var}(\phi) = \int_{-\infty}^{\xi^*} z^2 \phi(z) dz + \int_{\xi^*}^0 z^2 \phi(z) dz + \int_0^{+\infty} z^2 \phi(z) dz.$$

Appliquons maintenant la théorie de l'intégration par partie. Premièrement :

$$I_1(\phi) := \int_{-\infty}^{\xi^*} z^2 \phi(z) dz = (\xi^*)^2 F_\phi(\xi^*) - 2 \int_{-\infty}^{\xi^*} z F_\phi(z) dz.$$

Ensuite :

$$\begin{aligned} I_2(\phi) &:= \int_{\xi^*}^0 z^2 \phi(z) dz = \left[z^2 \int_{\xi^*}^z \phi(w) dw \right]_{\xi^*}^0 - 2 \int_{\xi^*}^0 z \int_{\xi^*}^z \phi(w) dw dz \\ &= -2 \int_{\xi^*}^0 z F_\phi(z) dz + 2 \int_{\xi^*}^0 z F_\phi(\xi^*) dz. \end{aligned}$$

Enfin, la troisième intégrale se transforme en :

$$I_3(\phi) := \int_0^{+\infty} z^2 \phi(z) dz = 2 \int_0^{+\infty} z \int_z^\infty \phi(w) dw dz = 2 \int_0^{+\infty} z(1 - F_\phi(z)) dz.$$

Par définition de ξ^* , $(\xi^*)^2 F_{s\phi}(\xi^*) = (\xi^*)^2 F_\phi(\xi^*)$. De plus, d'après l'inégalité vue dans le premier point pour $z < \xi^*$, on a :

$$\int_{-\infty}^{\xi^*} z F_{s\phi}(z) dz \leq \int_{-\infty}^{\xi^*} z F_\phi(z) dz.$$

Ainsi $I_1(s\phi) \leq I_1(\phi)$.

En utilisant l'inégalité pour $z \geq \xi^*$, on trouve $I_2(s\phi) \leq I_2(\phi)$ et $I_3(s\phi) \leq I_3(\phi)$.

Par conséquent, on obtient l'inégalité souhaitée. □

Proposition 12. *L'opérateur $\tilde{\mathcal{G}}$ stabilise la variance.*

Démonstration. En effet en reprenant les mêmes notations que celles de la démonstration précédente on a :

$$\text{Var}(\tilde{\mathcal{G}}(\phi)) = \int_{\mathbb{R}} |z|^2 \int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}} \varphi(z') \varphi(\tilde{z}) G\left(z - \frac{z' + \tilde{z}}{2}\right) dz' d\tilde{z} dz \quad (33)$$

$$= \int_{\mathbb{R}} |z|^2 G(z) dz + \int_{\mathbb{R}^2} \left(\frac{z' + \tilde{z}}{2}\right)^2 \varphi(z') \varphi(\tilde{z}) dz d\tilde{z} \quad (34)$$

$$= \text{Var}(G) + \frac{1}{2} \text{Var}(\varphi). \quad (35)$$

$$(36)$$

Par le lemme précédent, on a que :

$$\text{Var}(\varphi) = \int \gamma(a)[\phi] \text{Var}(s(a, \cdot)\phi) da \leq \text{Var}(\phi).$$

□

Proposition 13. *Il existe une distribution stable, dépendante de λ .*

Démonstration. Il suffit de prouver l'existence de ϕ_0 , ce qui est donné par le théorème de Schauder appliqué à l'opérateur $\tilde{\mathcal{G}}$. □

5.4 Exposant de Malthus

On va utiliser les équations (28) et (29), pour avoir une équation entre $\phi[\lambda]$ et λ . On obtient donc :

$$\phi(a, z) = \phi_0(z) s(a, z) \exp\left(\int_0^a \int_{\mathbb{R}} \mu(a', z) \phi(a', z) dz da'\right).$$

En utilisant $\int \phi(a, z) dz = 1$, on trouve la relation de dispersion suivante :

$$\int_0^\infty \beta(a) e^{-\lambda a} \int_{\mathbb{R}} s(a, z) \phi_0[\lambda](z) dz da = 1.$$

6 Modélisation numérique

Le but de cette partie est de comparer numériquement les résultats pour les cas sexué et asexué. Pour la mise en place de la théorie, nous mettrons de côté la dépendance en z , pour simplifier les notations. La grille des traits phénotypiques sera simplement basée sur la division de $[-Z; Z]$ par un entier quelconque. On notera le pas phénotypique dz . De plus, on considère un grand âge A et un temps grand T .

6.1 Première méthode : Application de la méthode des caractéristiques

Nous allons ici numériser (1) grâce à ses caractéristiques. On notera $\chi(t; t_0, a_0)$ la caractéristique évaluée en t et passant en (t_0, a_0) . On définit ensuite les fonctions :

$$\forall t \geq t_0, w_z(t; t_0, a_0) := f[t, \chi(t; t_0, a_0)].$$

On sait que w vérifie l'EDP suivante :

$$\partial_t w(t) = -\mu(\chi(t; t_0, a_0))w(t) \quad ; \quad w(t_0; t_0, a_0) = f(t_0, a_0).$$

Ainsi, on peut déterminer w , et :

$$w(t; t_0, a_0) = f(t_0, a_0) \exp\left(-\int_{t_0}^t \mu[\chi(\tau; t_0, a_0)]d\tau\right).$$

La méthode numérique ici se base en trois étapes.

Construction d'une grille de numérisation

Soit N un entier. On définit alors le *pas de temps* $dt = T/N$. Ainsi la grille de temps est définie par $t_n = ndt$ avec $0 \leq n \leq N$.

Maintenant nous allons discrétiser la grille des âges. Pour cela on définit :

$$a_0 = 0 \quad ; \quad a_{j+1} = a_j + dt.$$

Remarquons qu'en fait le pas des âges est choisi pour être le même que celui du temps *id est* $da = dt$.

Approximation des valeurs de f

On définit U_j^n une approximation de la valeur $f(a_j, t_n)$. Il faut donc avoir une méthode pour passer de U_j^n à U_{j+1}^{n+1} .

Pour faire cela, nous allons utiliser la propriété suivante :

Proposition 14. *En gardant les notations qui précèdent, U_j^n et U_{j+1}^{n+1} sont sur la même caractéristique.*

Démonstration. L'équation des caractéristiques est la suivante :

$$\partial_t \chi = 1.$$

D'où : $\chi(t; t_0, a_0) = t - t_0 + a_0$.

Or $\chi(t_{n+1}; t_n, a_j) = dt + a_j = a_{j+1}$.

D'où la propriété. □

Grâce à ça, nous avons l'égalité suivante :

$$U_{j+1}^{n+1} = U_j^n \exp \left(- \int_{t_n}^{t_{n+1}} \mu[\chi(\tau; t_0, a_0)] d\tau \right).$$

On discrétise maintenant l'intégrale dans l'exponentielle. Pour cela on applique la méthode dite *des trapèzes*.

On obtient alors la formule finale :

$$U_{j+1}^{n+1} = U_j^n \exp \left[-h \frac{\mu(a_j) + \mu(a_{j+1})}{2} \right].$$

Condition au bord

Pour terminer la numérisation, il faut remplir la condition au bord. Nous allons ici nous concentrer sur le cas asexué.

Ici on discrétise l'intégrale comme une somme. Ainsi :

$$U_0^n(z) = \sum_{j=0}^J \sum_{i=0}^I U_j^n(z_i) K_\varepsilon(|z - z_i|) dz \beta(a_j) da.$$

Conclusion

La convergence de la méthode sera admise.

6.2 Deuxième méthode : Méthode des volumes finis avec flux décentré

On va présenter la méthode générale pour pouvoir l'appliquer. On considérera donc l'EDP suivante :

$$\partial_t u + \partial_x [b(x)u] = 0. \quad (37)$$

On notera $(x_{i+1/2})_i$ les nœuds du maillage, dt le pas de temps, $t_n = ndt$, $dx_i = x_{i+1/2} - x_{i-1/2}$, $h = \max dx_i$. Ensuite on définit les deux fonctions numériques suivantes :

- $u_i^n = \frac{1}{dx_i} \int_{x_{i-1/2}}^{x_{i+1/2}} u(t_n, x) dx$ la moyenne de la solution exacte sur une maille.
- v_i^n la solution approchée par la méthode numérique.

Déf 11. On dit qu'un maillage de \mathbb{R} est *faiblement régulier* s'il existe deux constantes positives α, β tel que :

$$\alpha h \leq dx_i \leq \beta h.$$

Posons : $B_{i+1/2}^n = \frac{1}{dt} \int_0^d t [b(x_{i+1/2})u(t_n + s, x_{i+1/2})] ds$.

Intégrons maintenant (37) sur $(t_n, t_{n+1}) \times (x_{i-1/2}, x_{i+1/2})$. On obtient :

$$u_i^{n+1} - u_i^n + \frac{dt}{dx_i} (B_{i+1/2}^n - B_{i-1/2}^n) = 0.$$

Remarque 7. Le soucis est de trouver une méthode correcte pour approximer $B_{i+1/2}^n$. On définit alors des méthodes numériques grâce à cette dernière formule, par ce qui suit :

$$v_i^{n+1} - v_i^n + \frac{dt}{dx_i} [\langle bv \rangle_{i+1/2}^n - \langle bv \rangle_{i-1/2}^n] = 0.$$

Déf 12. Les choix spécifiques des $\langle bv \rangle_{i+1/2}^n$ sont appelés *flux numériques*.

Le flux décentré consiste à choisir une valeur gauche ou droite suivant le signe de la vitesse :

$$\langle bv \rangle_{i+1/2}^n = b(x_{i+1/2}) [v_i^n \mathbf{1}_{b(x_{i+1/2}) \geq 0} + v_{i+1}^n \mathbf{1}_{b(x_{i+1/2}) \leq 0}].$$

Remarque 8. Le but de cette méthode est de prendre la *méthode des rectangles à gauche* dans le "sens de la vitesse".

6.3 Résultats numériques

Nous allons ici appliquer les deux méthodes précédentes pour pouvoir vérifier les résultats précédents et tenter de les étendre.

Pour cela on va considérer une fonction de probabilité de mutation :

$$K_\varepsilon(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\varepsilon}} \exp\left(-\frac{z^2}{\varepsilon^2}\right),$$

avec $\varepsilon = 0.5$.

La mortalité additionnelle $m(z)$ affectera tous les individus d'âges $a > a^*$. La condition initiale est une fonction Dirac en z .

Cas asexué

On sait que :

$$\int_0^\infty r \exp(-a(\Lambda(0,p) + d)) da = \frac{1}{\mathcal{L}K(p)}$$

Ainsi $\frac{r}{\Lambda(0,p)+d} = \frac{1}{\mathcal{L}K(p)}$.

Donc on obtient $\Lambda(0,0) = r\mathcal{L}K(0) - d$ et $\Lambda(0,p_k) = r\mathcal{L}K(p_k) - d$.

Or $\mathcal{L}K(p) = \int_{\mathbb{R}} \exp\left(-px - \frac{x^2}{\varepsilon^2}\right) dx = \varepsilon\sqrt{\pi} \exp\left(\frac{\varepsilon^2 p^2}{4}\right)$.

On suppose que le terme dans l'exponentielle est suffisamment petit pour pouvoir approximer $\Delta\lambda_k$ en :

$$\Delta\lambda_k \simeq kp_k + \varepsilon r\sqrt{\pi} \frac{\varepsilon^2 p_k^2}{4}.$$

Maintenant il faut exprimer une relation entre p_k et y_k . Or :

$$k = \partial_p \Lambda(0, p_k) = \frac{\varepsilon^3 p_k \sqrt{\pi}}{2} \exp\left(\frac{\varepsilon^2 p_k^2}{4}\right) \simeq \frac{\varepsilon^3 p_k \sqrt{\pi}}{2}.$$

D'où $\Delta\lambda_k = \frac{2+r}{\varepsilon^3 \sqrt{\pi}} k^2$. On en déduit donc l'expression de $|y_k|$ grâce à l'exemple 2.

Les résultats suivants sont basés sur la méthode des caractéristiques.

D'après la figure (2), on observe que la dépendance en α pour y_k que nous avons trouvée semble correcte. Il en est de même pour la dépendance en k (figure (3)).

La figure (4) quant à elle montre une certaine cohérence, bien qu'un certain écart soit à noter.

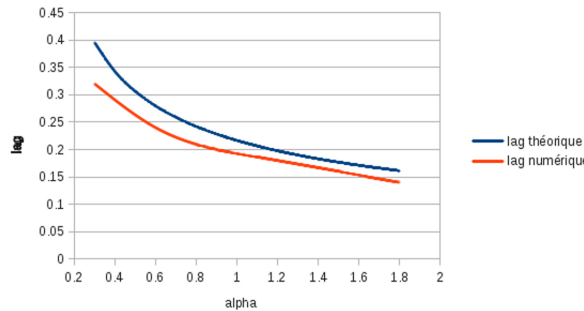
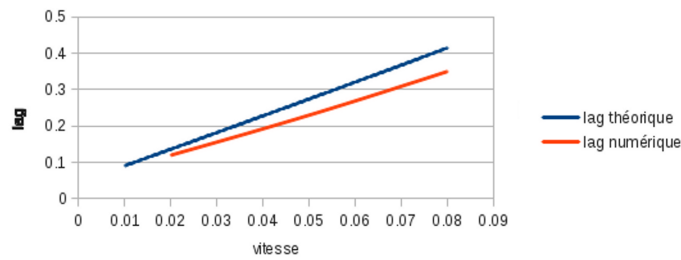
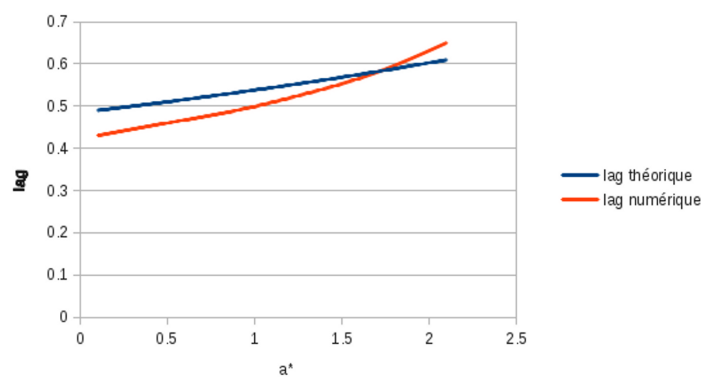


FIGURE 2 – $|y_k|$ en fonction de α ($r = 0.5$, $a^* = 1$, $k = 0.05$).

FIGURE 3 – $|y_k|$ en fonction de k ($r = 0.5$, $a^* = 1$, $\alpha = 0.9$).FIGURE 4 – $|y_k|$ en fonction de a^* ($r = 0.2$, $v = 0.05$, $\alpha = 0.9$).

Cas sexué

Ici nous allons tout simplement comparer les mesures faites pour le lag dans le cas sexué. La méthode utilisée est celle des volumes finis avec flux décentrés.

Ceci nous informe donc que la dépendance en α est bien plus complexe que celle dans le cas asexué. La négativité de la puissance nous montre aussi que l'on ne peut pas exprimer $m(y_k)$ en fonction des autres paramètres, comme dans le cas asexué.

Grâce au graphique 6, on observe encore la divergence de $|y_k|$ quasi-linéaire, quand a^* tend vers $+\infty$.

α	y_k	Puissance de α dans y_k
0.3	2.89	
0.6	1.55	-0.90
0.9	1.02	-0.95
1.2	0.78	-0.94
1.5	0.65	-0.93

FIGURE 5 – Tableau de différentes valeurs du lag en fonction de α .

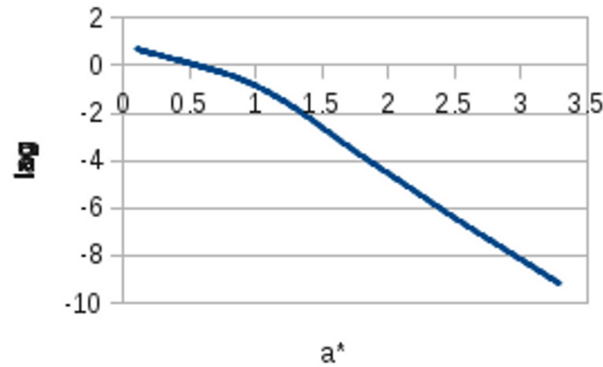


FIGURE 6 – $|y_k|$ en fonction de a^* ($r = 0.9$, $v = 0.05$, $\alpha = 0.3$).

Bilan

Nous avons donc vu que dans le cas asexué, la vitesse de croissance ne dépendait pas de la sélection. À l'inverse, dans le cas avec structure d'âge, nous pouvons avoir une croissance de la population, contrairement au cas sans structure d'âge. Les populations au-delà d'un certain âge a^* , quant à elles, vont finir par s'éteindre.

Cependant, on peut penser ici que l'extinction ne devrait pas être évitée. Le modèle a donc certaines limites. Nous n'avons en effet pas pris en compte des effets extérieurs comme le système appelé *proie-prédateur* ou encore le fait que l'environnement change continûment de façon non constante.

Enfin, pour le cas sexué, nous avons juste réussi à trouver l'existence d'une solution stable, en supposant que l'exposant de Malthus existait. De plus, par la numérisation, nous voyons la complexité de cette étude (pas d'expression simple en fonction de α).

On pourrait se pencher sur les travaux actuels en biologie, pour compléter cette étude, et tenter de les "prouver" mathématiquement et donc par des modèles. Par exemple, M. Hugo Aguilaniu a montré dans [1] que certains stéroïdes étaient reliés à la physiologie germinale de la durée de vie du vers *Caenorhabditis elegans*, quand les nutriments sont restreints. On pourrait donc retenter un nouveau modèle prenant en compte le taux de stéroïdes, pour comprendre leurs effets sur la sénescence.

A Théorème de Schauder

Rappel 1. Théorème de Brouwer

Toute application continue de la boule unité fermée de \mathbb{R}^n dans elle-même admet un point fixe.

Théorème 15. Théorème de Schauder

Soit M un convexe non vide d'un espace normé B . Soit T une application continue de M dans un compact $K \subset M$. Alors T admet un point fixe.

Démonstration. Soit $n \in \mathbb{N}$. Comme K est compact, il existe $x_1^n, \dots, x_m^n \in K$ tel que K soit recouvert par les $B_i^n = B(x_i^n, \frac{1}{n})$. On définit $X_n = \{x_1^n, \dots, x_m^n\}$. On définit alors :

$$f_i^n(x) = \max\left(0, \frac{1}{n} - \|x - x_i^n\|\right).$$

On a alors l'équivalence entre $f_i^n(x) \neq 0$ et $x \in B_i^n$. On définit alors :

$$P^n(x) = \frac{\sum_i f_i(x)x_i}{\sum_i f_i(x)}.$$

On a clairement la continuité de P^n et $P^n(x) \in B(x, \frac{1}{n})$.

On a aussi que $\text{Conv}(X_n) \subset M$. On a donc que $P^n T$ donne une application continue d'un convexe compact de dimension fini $\text{Conv}(X_n)$ dans lui-même. Un point fixe y_n est donné par le théorème de Brouwer. De $P^n T(y_n) = y_n$, on a $y_n \in B(T(y_n), \frac{1}{n})$ et donc $\|T(y_n) - y_n\| < \frac{1}{n}$. D'où le point fixe défini par $\lim y_n$. \square

B Compléments sur les solutions de viscosité

Déf 13. Soit $u \in C(\Omega)$. On appelle *surdifférentiel* (resp. *sous-différentiel*) de u au point $x \in \Omega$ le sous-ensemble convexe fermé de \mathbb{R}^n noté $D^+u(x)$ (resp. $D^-u(x)$) et défini par :

$$D^+u(x) = \left\{ p \in \mathbb{R}^n; \limsup_{y \rightarrow x} \frac{u(y) - u(x) - \langle p, y - x \rangle}{|y - x|} \leq 0 \right\},$$

$$\left(\text{resp. } D^-u(x) = \left\{ p \in \mathbb{R}^n; \liminf_{y \rightarrow x} \frac{u(y) - u(x) - \langle p, y - x \rangle}{|y - x|} \geq 0 \right\} \right).$$

Lemme. $u \in C(\Omega)$ est sous-solution (resp. sursolution) de (2) ssi $v = -u$ est sursolution (resp. sous-solution) de :

$$-H(x, -v, -Dv) = 0 \text{ dans } \Omega.$$

Théorème 16. • $u \in C(\Omega)$ est sous-solution de (2) ssi $\forall x \in \Omega :$

$$\forall p \in D^+u(x), H(x, u(x), p) \leq 0.$$

• $u \in C(\Omega)$ est sursolution de (2) ssi $\forall x \in \Omega :$

$$\forall p \in D^-u(x), H(x, u(x), p) \geq 0.$$

Démonstration. Par le lemme précédent, il suffit de démontrer que le premier point du théorème.

• Supposons que $\forall x \in \Omega, \forall p \in D^+u(x), H(x, u(x), p) \leq 0$.

Soit ϕ fonction test C^1 et x_0 un point de maximum local de $u - \phi$. Il existe alors $r > 0$ tel que :

$$\forall x \in B(x_0, r), u(x) - \phi(x) \leq u(x_0) - \phi(x_0).$$

On a cependant : $\phi(x) = \phi(x_0) + \langle D\phi(x_0), x - x_0 \rangle + o(|x - x_0|)$. Ainsi :

$$u(x) - u(x_0) - \langle D\phi(x_0), x - x_0 \rangle \leq o(|x - x_0|).$$

Donc $D\phi(x_0) \in D^+u(x_0)$.

• Supposons que u est sous-solution. Soit $p \in D^+u(x_0)$. Il suffit de montrer qu'il existe une fonction C^1 avec $D\phi(x_0) = p$ et $u - \phi$ a un maximum local en x_0 . Par exemple, $u(x_0) = \phi(x_0)$ et $u \leq \phi$ au voisinage de x_0 .

Ce problème est purement local. En effet si on définit ϕ sur un voisinage de x_0 , en utilisant une partition de l'unité, on construit $\tilde{\phi}$ vérifiant les mêmes hypothèses que celles souhaitées.

Quitte à traduire, on peut supposer $x_0 = 0$ et $u(x_0) = 0$. De plus quitte à remplacer u par $\tilde{u}(x) = u(x) - \langle p, x \rangle$ on peut aussi supposer $p = 0$.

Posons $\rho(x) = \left(\frac{u(x)}{x}\right)^+$. Dans ce cas, comme $0 \in D^+u(0)$, on a dans un voisinage de 0 :

$$u(x) \leq |x|\rho(x).$$

Régularisons $x \mapsto |x|\rho(x)$. Tout d'abord on va faire en sorte qu'elle ne dépende plus que de $|x|$. Pour cela on définit :

$$\tilde{\rho}(|x|) = \sup_{|y| \leq |x|} \rho(y).$$

On a donc : $u(x) \leq |x|\tilde{\rho}(|x|)$. On régularise cette dernière fonction par :

$$\frac{1}{|x|} \int_{|x|}^{2|x|} \tilde{\rho}(t) dt.$$

On s'est donc ramener au cas où ρ est continue dans un voisinage de 0 (même C^1) et donc la fonction ϕ suivante convient :

$$\phi(x) = \int_{|x|}^{2|x|} \tilde{\rho}(t) dt,$$

pour $x \neq 0$ et on la prolonge en 0 en posant $\phi(0) = 0$.

□

Corollaire 17. *Toute solution forte de (2) est solution de viscosité.*

Références

- [1] H. Aguilaniu. Steroid hormone signalling links reproduction to lifespan in dietary-restricted *Caenorhabditis elegans*. *Nature Communications*, September 2014.
- [2] O. Angulo and J.C. López-Marcos. Numerical integration of nonlinear size-structured population equations. *Ecological modelling*, 2000.
- [3] G. Barles. *Solutions de viscosité des équations de Hamilton-Jacobi*. Springer-Verlag, 1994.
- [4] G. Barles and J.-M. Roquejoffre. Ergodic type problems and large time behaviour of unbounded solutions of hamilton-jacobi equations. In *Communications in Partial Differential Equations*, pages 1209 – 1225, 2006.
- [5] P. Boireau. Cannibalisme observé chez les chenilles de *Elymnias hypermnestra*. In *Tropical Lepidoptera*, volume 6. 1995.
- [6] E. Bouin, V. Calvez, O. Cotto, J. Garnier, and O. Ronce. Notes du groupe de travail lyon-chambéry. Notes du groupe de travail Lyon-Chambéry, 2014.
- [7] M.G. Bülmer. The mathematical theory of quantitative genetics. *Clarendon Press*, 1980.
- [8] B. Charlesworth. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, 2 edition, 1994.
- [9] O. Cotto and O. Ronce. Maladaptation as a source of senescence in habitats variable in space and time. *Evolution*, 2014.
- [10] B. Perthame. Équations de transport non linéaires et systèmes hyperboliques. Théorie et méthodes numériques, 2005.
- [11] D. R. Smart. *Fixed point theorems*. Cambridge University Press, 1974.