



Équations aux dérivées partielles pour l'écologie des populations

Lionel Roques

► To cite this version:

Lionel Roques. Équations aux dérivées partielles pour l'écologie des populations. Equations aux dérivées partielles [math.AP]. Aix-Marseille Université, France, 2013. tel-03702111

HAL Id: tel-03702111

<https://hal.inrae.fr/tel-03702111>

Submitted on 22 Jun 2022

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.

Équations aux dérivées partielles pour l'écologie des populations

HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

présentée et soutenue publiquement le 20 mars 2013

par

Lionel ROQUES

Composition du jury

Rapporteurs : M. Odo DIEKMANN
M. Thierry GALLAY
M. Jean-Michel ROQUEJOFFRE

Examineurs : Mme Assia BENABDALLAH
M. Henri BERESTYCKI
M. Bastien FERNANDEZ
M. François HAMEL

Mis en page avec la classe thloria.

Remerciements

Je voudrais commencer par remercier l'ensemble de mes collaborateurs qui sont également tous des amis. Parmi eux, je tiens tout particulièrement à remercier ceux qui ont participé directement aux travaux présentés dans ce manuscrit, en m'apportant leur compétence et leur soutien et en m'offrant une écoute avertie : André, Bruno, Etienne, François, Grégoire, Henri, Jérôme C., Jérôme R., Jimmy, Julien, Marie-Anne, Michael, Michel, Mickaël, Mohammad, mon père (eh oui !), Olivier B., Radu, Samuel et Thomas G. Ainsi, chacun des travaux présentés dans ce manuscrit vient cristalliser une aventure humaine différente, qui a pu débiter autour d'un bon repas, dans un bar, en voiture ou à bord d'un semi-rigide, sur une paroi abrupte ou au sommet de la Sainte-Victoire, ou certaines fois au bureau (chacun se reconnaîtra).

Je tiens également à remercier chaleureusement les rapporteurs de mon manuscrit, Odo Diekmann, Thierry Gallay et Jean-Michel Roquejoffre qui m'ont fait l'honneur de relire mon manuscrit et d'en fournir une analyse détaillée et constructive. J'ai également le plaisir et l'honneur de compter Assia Benabdallah, Henri Berestycki, Bastien Fernandez et François Hamel parmi les membres de mon jury. Je les remercie vivement de leur présence.

J'aimerais aussi remercier Sylvie, notre gestionnaire d'unité, Hervé, le Directeur Général de l'Informatique, ainsi que les trois directeurs successifs de l'unité BioSP : Rachid, Denis et Etienne. Ils m'ont permis de m'épanouir dans un laboratoire dont la thématique était initialement assez éloignée des problèmes d'EDP. Je souhaiterais également remercier les autres membres de l'unité BioSP et du centre INRA PACA, Cindy, Claude, Franck, Malek, Marc, Olivier M., Thomas B., Vincent ainsi que les "anciens" Emily, Flo, Gwen, Malika, Marion, Nico et Vera avec qui les discussions, scientifiques ou non, sont toujours enrichissantes.

Je remercie également l'équipe d'Analyse Appliquée du LATP de m'accueillir régulièrement le mardi.

Enfin, je remercie tous mes amis non-scientifiques ainsi que ma famille pour m'avoir empêché de trop travailler.

à Chloé et Sarah

Table des matières

Introduction Générale

1

Chapitre I : Persistance et extinction. Effets de la fragmentation

7

1	Effets du milieu : influence des hétérogénéités et de la fragmentation (#1, 2, 3)	9
1.1	Un critère analytique de persistance	11
1.2	Effet de l'hétérogénéité du milieu	13
1.3	Effet de la fragmentation : un résultat analytique	13
1.4	Configuration optimale de l'habitat	16
1.5	Effet de la fragmentation : étude dans des environnements binaires aléatoires	19
2	Influence de facteurs externes : modèles de prélèvement (#4)	20
2.1	Analyse mathématique du modèle de prélèvement à récolte quasi-constante	22
3	Rôle de la donnée initiale (#5)	24
3.1	Etude analytique 1D	25
3.2	Problème 2D, fragmentation de la donnée initiale et probabilité d'installation	26

Chapitre II : Phénomènes de propagation en milieu hétérogène

29

1	Fronts pulsatoires (#6, 7)	30
1.1	Existence de fronts pulsatoires	31
1.2	Unicité et stabilité des fronts pulsatoires	32

2	Vitesse de propagation : effets du milieu (§6, 8, 9, 10)	33
2.1	Rôle de l'hétérogénéité	34
2.2	Rôle de la fragmentation	34
2.3	Milieus rapidement et lentement oscillants	35
3	Discussion	40

Chapitre III : Colonisation d'un milieu homogène 43

1	Vitesse de propagation : effets de la population initiale (§11, 12)	45
1.1	Phénomènes d'accélération	47
1.2	Aplatissement des solutions	48
1.3	Lien avec les modèles intégro-différentiels	49
1.4	Discussion	51
2	Analyse de la structure interne des fronts (§13, 14)	52
2.1	Structure des fronts tirés	54
2.2	Structure des fronts poussés	55
2.3	Vers une nouvelle définition des fronts poussés et tirés	56
2.4	Discussion	57
3	Rôle de l'effet Allee dans le maintien de la diversité génétique (§14)	58
3.1	Dynamique des fractions génétiques	59
3.2	Erosion de la diversité génétique en l'absence d'effet Allee	60
3.3	Conservation de la diversité génétique en présence d'un effet Allee fort	62
3.4	Quelques remarques	64
3.5	Discussion	65
4	Perspectives	66

Chapitre IV : Problèmes inverses et problèmes d'inférence 67

1	Détermination de coefficients à partir de données exactes (§15, 16, 17, 18) .	68
1.1	Une inégalité de stabilité	69
1.2	Détermination simultanée de plusieurs coefficients d'une EDP à partir d'observations localisées	71

1.3	Détermination de coefficients d'un système compétitif	75
1.4	Discussion	77
2	Estimation de paramètres à partir de données incertaines (§19, 20)	79
2.1	Un modèle mécanico-statistique de réaction-diffusion pour l'analyse d'un processus d'expansion	80
2.2	Estimation de paramètres dans un modèle climatique avec effet- mémoire	85

Liste des travaux	89
--------------------------	-----------

Bibliographie	93
----------------------	-----------

Introduction Générale

Cette introduction générale peut être lue comme une préface. J'y expose mes motivations et l'esprit général de mes travaux.

Mes recherches se situent à l'interface entre mathématiques appliquées et écologie théorique. Ainsi, la plupart des résultats présentés dans ce manuscrit tentent de répondre à des problèmes d'écologie des populations en analysant le comportement de modèles d'équations aux dérivées partielles (EDP).

Les problèmes d'écologie qui sont étudiés dans ce manuscrit se rapportent à des questions d'écologie de la conservation, à l'étude de phénomènes de dispersion en général et à celle des invasions biologiques en particulier, ainsi qu'à des questions de génétique des populations. Ce dernier domaine d'application, que je n'ai abordé que récemment, devrait prendre toute son importance dans mon projet de recherche.

Ces questions d'écologie, une fois traduites en problèmes d'EDP, portent en général sur l'influence des différents paramètres du modèle tels que les coefficients, le type de nonlinéarité, le type de donnée initiale, etc. sur le comportement de la solution. Afin d'y répondre de façon rigoureuse, il a fallu résoudre des problèmes d'équations aux dérivées partielles elliptiques et paraboliques semilinéaires. Des résultats d'existence, d'unicité et de stabilité des solutions de problèmes stationnaires et de problèmes d'évolution sont donc décrits au cours de ce manuscrit. L'analyse des propriétés fines de ces équations, permettant de décrire le comportement précis de leurs solutions, a conduit dans certains cas à des problèmes mathématiques jusqu'à présent laissés ouverts, et a nécessité dans d'autres cas l'introduction de nouvelles notions, comme celle de *structure interne* des fronts poussés et tirés (Chapitre III). Les branches des mathématiques auxquelles mes travaux apportent une contribution sont essentiellement l'optimisation de valeurs propres d'opérateurs elliptiques, l'analyse des solutions du type "front progressif" (travelling wave) d'équations de réaction-diffusion, les propriétés de propagation des solutions de ces équations et la résolution de problèmes inverses de reconstruction de coefficients d'EDP paraboliques. Apparaissent également dans mes travaux, de façon épisodique, des équations intégral-différentielles, des équations différentielles ordinaires, une équation d'Hamilton-Jacobi, des champs de Gibbs et autres modèles probabilistes, des chaînes de Markov...

Les résultats que je m'attache à obtenir sont généralement de nature qualitative. Ils donnent des tendances plus que des estimations précises, et permettent de comprendre plus que de prédire de façon quantitative. Des situations complexes sont bien sûr susceptibles de mettre ces résultats en défaut. Toutefois, de mon point de vue, la simplicité des hypothèses à l'origine des modèles utilisés permet d'envisager les résultats décrits dans ce manuscrit comme des éléments d'explication de la physique sous-jacente aux problèmes d'écologie considérés. Les résultats énoncés dans les Chapitres I à III ne sont par exemple pas vrais pour des systèmes multi-espèces. Néanmoins, même dans des conditions où les hypothèses ne sont pas vérifiées (ce qui est souvent le cas), il me semble que ces résultats apportent de l'information. Considérons l'exemple d'une proie qui, en présence de prédateurs, aurait intérêt à vivre dans un environnement fragmenté. Nos résultats du Chapitre I, obtenus dans un cadre idéal sans prédateur, montrent qu'un environnement agrégé offre plus de chances de persistance à la proie. Ces résultats indiquent donc que la présence de prédateurs est en quelque sorte doublement dommageable pour la proie, qui en plus de subir les pertes directes infligées par le prédateur, se voit indirectement forcée

de vivre dans un environnement fragmenté pour échapper au prédateur.

La démonstration mathématique de phénomènes connus empiriquement peut s'avérer satisfaisante intellectuellement, et aboutir dans certains cas à des conclusions surprenantes. Toutefois, mon intérêt va avant tout vers la découverte de phénomènes (physiques, biologiques ou uniquement mathématiques) qui ne sont pas évidents intuitivement et/ou vont à l'encontre du point de vue dominant. Ce manuscrit décrit par exemple quelques "catastrophes" (Thom, 1972), phénomènes discontinus émergeant en quelque sorte spontanément à partir d'un milieu continu :

- la configuration optimale d'une réserve, obtenue en minimisant la valeur propre d'un opérateur elliptique par rapport à un certain coefficient, peut passer brutalement d'une forme de boule à une forme de bande pour un léger accroissement de la surface occupée par la ressource (Chapitre I, Section 1.4) ;
- la solution de l'équation de Fisher-KPP, une des équations de réaction-diffusion les plus classiques, a un comportement de propagation tout à fait différent suivant le type de donnée initiale. Les données initiales qui décroissent exponentiellement vite conduisent à des solutions se propageant à vitesse finie ; les données initiales qui décroissent plus lentement que toute exponentielle conduisent à des solutions qui accélèrent et se propagent avec des vitesses tendant vers l'infini. Ce résultat permet d'expliquer des recolonisations plus rapides que prévues sur la base des capacités de dispersion connues (paradoxe de Reid, Chapitre III, Section 1) ;
- la vitesse de propagation de la solution d'une équation de réaction-diffusion dépend en général continûment des paramètres de l'équation. Ce n'est pas le cas de la structure interne de la solution (définie dans le Chapitre III). Ainsi, la dynamique de la structure génétique spatiale d'une population au cours d'une colonisation est fortement influencée par l'existence d'un "effet Allee", qui correspond à une baisse de la fertilité à faible densité de population. Cet effet Allee, bien connu pour avoir des effets négatifs sur la propagation d'espèces (diminution de la vitesse de propagation, échec d'invasions biologiques...) joue ici un rôle avantageux, au sens où il permet le maintien de la diversité génétique au cours d'une colonisation (Chapitre III, Section 3).

D'autres exemples de résultats moins "catastrophiques" mais néanmoins inattendus sont donnés dans ce manuscrit :

- une distribution inéquitable des ressources donne de meilleures chances de persistance (Chapitre I, Section 1.2), et peut entraîner un accroissement de la vitesse de propagation d'invasions biologiques (Chapitre II, Section 2.1) ;
- dans un milieu hétérogène périodique rapidement oscillant, la vitesse de propagation d'une invasion dépend de la moyenne spatiale arithmétique du taux de croissance intrinsèque de la population et de la moyenne spatiale harmonique du coefficient de diffusion. Ainsi, les régions où la mobilité est réduite ont une influence négative très importante sur la vitesse de propagation, contrairement aux régions où le taux de croissance est faible (Chapitre II, Section 2.3.3) ;
- il est dans certains cas possible de déterminer de façon unique tous les coefficients (même dans le cas où ils sont hétérogènes en espace) d'une équation de réaction-diffusion avec nonlinéarité polynomiale, ce à partir de mesures de la solution et de son gradient en un *unique point* de l'espace (Chapitre IV, Section 1).

Ce manuscrit comporte quatre chapitres. Chaque chapitre est divisé en sections thématiques pouvant correspondre à un ou plusieurs articles publiés. Certaines sections sont suivies d’une discussion et de perspectives qui constituent une partie de mon projet de recherche pour les années à venir.

Les résultats du Chapitre I s’intéressent au comportement asymptotique en temps de solutions d’EDP paraboliques, dans des environnements généralement hétérogènes périodiques ou bornés. En décrivant le rôle de différents facteurs sur la convergence des solutions vers l’état nul ou vers un état stationnaire strictement positif, ces résultats trouvent des applications en biologie de la conservation. Ainsi, une part importante de ces travaux est consacrée à l’étude du rôle de facteurs environnementaux tels que la présence d’hétérogénéités spatiales ou la fragmentation de la ressource sur la persistance de populations. Ces travaux s’appuient sur l’étude de la valeur propre principale d’un opérateur elliptique de type Schrödinger. Le rôle de la donnée initiale est également étudié, pour des nonlinéarités du type bistable modélisant un effet Allee fort.

Le Chapitre II s’inscrit dans la continuité du Chapitre I, en présentant des résultats de propagation de solutions d’EDP paraboliques dans des environnements hétérogènes périodiques. Dans ces environnements, la notion de front doit être remplacée par la notion de *front pulsatoire*. Sous les hypothèses du Chapitre I avec lesquelles étaient obtenus des résultats de persistance, je décris, dans la première partie de ce chapitre II, des résultats théoriques d’existence, d’unicité et de stabilité de fronts pulsatoires. La deuxième partie du chapitre est consacrée à l’analyse des effets des hétérogénéités spatiales et de la fragmentation de la ressource sur la vitesse de propagation des fronts.

J’ai choisi de séparer les résultats de propagation obtenus en milieu homogène de ceux obtenus en milieu hétérogène en deux chapitres différents. Les résultats en milieu homogène, présentés dans le Chapitre III, ne doivent en effet pas être considérés comme des corollaires de ceux obtenus en milieu hétérogène. Au contraire, je pense que leur simplicité leur confère un caractère plus général en permettant d’isoler l’effet de chacun des facteurs étudiés. Ainsi, les résultats de ce chapitre s’appliquent à des équations paraboliques semilinéaires en dimension 1 d’espace et en particulier à l’équation de Fisher-KPP. Dans la première partie du Chapitre III, des solutions de cette équation totalement différentes des solutions classiques du type front sont présentées : ces solutions se propagent en accélérant et se déforment au cours du temps. De telles solutions apparaissent lorsque l’on considère le problème de Cauchy associé à l’équation de Fisher-KPP, avec des données initiales qui décroissent lentement à l’infini. La deuxième partie du chapitre concerne les solutions classiques de type front, dont la plupart des propriétés sont bien connues, mais dont la dynamique de la “structure interne” restait à découvrir. Une définition rigoureuse de cette notion de structure interne est présentée, ainsi que l’étude de sa dynamique pour différents types de nonlinéarités. Ces résultats trouvent des applications en génétique des populations en permettant de décrire la dynamique de la structure génétique spatiale d’une population au cours d’une colonisation.

Enfin, le Chapitre IV décrit des résultats de détermination et d’estimation de coefficients spatialement hétérogènes de modèles d’EDP à partir d’observations de leur solution. La première partie du chapitre présente des résultats de détermination de coefficients pour des EDP paraboliques comparables à celles des chapitres précédents, et pour des systèmes d’EDP paraboliques. Ces résultats peuvent être vus comme des résultats d’unicité pour

les problèmes inverses associés à ces EDP et se distinguent des résultats classiques par la nature semilinéaire des équations considérées et par la taille réduite du domaine d'observation. Ces résultats, obtenus dans des conditions idéales où les observations sont exactes, sont complétés dans la deuxième partie de ce chapitre par la présentation de méthodes permettant d'estimer des coefficients de modèles d'EDP à partir de données incertaines et partielles. Ces méthodes, dites "mécanico-statistiques", combinent un modèle statistique pour le processus d'observation avec un modèle d'EDP pour le processus dynamique envisagé. Elles sont notamment appliquées à l'expansion de la processionnaire du pin vers le nord de la France.

Chapitre I

Persistance et extinction

Effets de la fragmentation

Sommaire

1	Effets du milieu : influence des hétérogénéités et de la fragmentation (#1, 2, 3)	9
1.1	Un critère analytique de persistance	11
1.2	Effet de l'hétérogénéité du milieu	13
1.3	Effet de la fragmentation : un résultat analytique	13
1.4	Configuration optimale de l'habitat	16
1.5	Effet de la fragmentation : étude dans des environnements binaires aléatoires	19
2	Influence de facteurs externes : modèles de prélèvement (#4)	20
2.1	Analyse mathématique du modèle de prélèvement à récolte quasi-constante	22
3	Rôle de la donnée initiale (#5)	24
3.1	Etude analytique 1D	25
3.2	Problème 2D, fragmentation de la donnée initiale et probabilité d'installation	26

Les résultats présentés dans ce chapitre sont tirés de l'analyse de modèles de réaction-diffusion. Ces modèles font intervenir des équations aux dérivées partielles semilinéaires paraboliques. Comme dans l'ensemble des modèles présentés dans ce document (mise à part la Section 2.2 du Chapitre IV), les inconnues peuvent être vues comme des concentrations (densités de populations, de gènes, de particules). Nous nous intéressons donc uniquement aux solutions positives des équations décrivant ces modèles. Dans le Chapitre I, l'inconnue u représente toujours une densité de population.

Les trois sections de ce chapitre sont dédiées à l'analyse du comportement asymptotique en temps des solutions de ces modèles de réaction-diffusion. Nous nous intéressons en particulier à la convergence des solutions vers l'état nul ou vers un état stationnaire strictement positif et à l'effet de différents facteurs sur ce comportement asymptotique. Nos résultats permettent ainsi d'étudier *la persistance ou l'extinction* de populations en fonction de ces facteurs. Avant de définir ces notions de persistance et d'extinction, rappelons que dans les modèles que nous étudions, il suffit que la donnée initiale soit positive et non identiquement nulle pour que la solution, c'est-à-dire la densité de population, soit strictement positive pour tout temps $t > 0$ et toute position x de l'espace. C'est une conséquence du principe du maximum fort parabolique. Ainsi, la population ne peut s'éteindre en un temps fini, au sens où il existerait un temps positif à partir duquel la solution serait identiquement nulle. En revanche, la solution peut tendre vers 0 en temps grand. Nous distinguons donc deux cas :

Définition 1. *La population tend vers l'extinction si $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x) = 0$ uniformément en tout point de l'espace.*

Définition 2. *Il y a persistance de la population s'il existe une suite de temps $t_n \rightarrow \infty$ et une suite d'ensembles ω_n de mesure minorée par une certaine constante positive telles que $\lim_{n \rightarrow \infty} \inf_{x \in \omega_n} u(t_n, x) > 0$.*

Notons qu'il existe théoriquement des alternatives à ces deux possibilités (par exemple la convergence de la solution vers une masse de Dirac). Néanmoins de telles alternatives ne seront pas admissibles sous les hypothèses de ce chapitre. De fait, dans ce chapitre, la solution $u(t, x)$ convergera soit uniformément vers 0 soit uniformément sur tout compact vers un état stationnaire strictement positif.

Dans la Section 1 nous nous intéressons aux effets du milieu sur la persistance. La plupart des résultats de cette section s'appuient sur une condition nécessaire et suffisante pour la persistance, basée sur une inégalité faisant intervenir le signe de la valeur propre principale d'un opérateur elliptique linéaire. Ce critère de persistance est présenté en début de section. Les résultats qui suivent s'intéressent à l'effet de différents facteurs environnementaux sur cette valeur propre. Nous décrivons des résultats de réarrangement, des résultats d'optimisation et des résultats numériques venant préciser l'effet de la fragmentation de la ressource.

Les résultats de persistance et d'extinction obtenus dans la Section 1 pour des systèmes "autonomes" sont complétés par les résultats de la Section 2, qui décrivent le comportement d'une équation de réaction-diffusion en présence d'un terme de forçage. Ce terme de forçage peut être interprété comme un terme de prélèvement, et intervient notamment dans des modèles de pêche.

Contrairement aux équations étudiées dans les deux sections précédentes, celles de la Section 3 décrivent un milieu homogène. Nous nous intéressons ici au rôle de la donnée initiale et en particulier à sa répartition spatiale, lorsque le terme de réaction prend en compte un effet Allee fort (à faible densité de population : taux de mortalité > taux de natalité). Alors que cette donnée initiale n'avait pas d'influence sur les résultats présentés dans la Section 1, en raison de la nature des termes de réaction considérés, elle joue ici un rôle déterminant.

1 Effets du milieu : influence des hétérogénéités et de la fragmentation (#1, 2, 3)

L'IUCN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), déjà en 2000, avait placé la fragmentation de l'habitat comme première cause de perte de biodiversité (IUCN, 2000, 2002). Cependant, en pratique, fragmentation et destruction de l'habitat sont souvent concomitantes si bien qu'il est empiriquement difficile de distinguer les effets de la fragmentation *per se* de ceux liés à la perte d'habitat. Les résultats de cette section permettent de préciser les effets de la fragmentation *per se*.

Ces résultats sont tirés de l'analyse de modèles de réaction-diffusion qui généralisent le modèle logistique classique à des environnements hétérogènes. Ces modèles, évoqués pour la première fois dans l'article de Skellam (1951), ont commencé à être étudiés dans les années 80, essentiellement par simulation numérique (Shigesada et al., 1986). Ils sont au coeur de l'ouvrage *Biological invasions : theory and practice*, de Shigesada et Kawasaki (1997).

La forme générale des modèles considérés ici est

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (D(x)\nabla u) = f(x, u), \quad t > 0, \quad x \in \Omega. \quad (1)$$

L'inconnue $u(t, x)$ peut être interprétée comme une densité de population à un instant t et une position x . La matrice $D(x)$ correspond à un terme de diffusion pouvant être anisotrope. Nous la supposons symétrique et uniformément elliptique. La fonction f est le terme de réaction (ou croissance). L'espace est supposé de dimension N (i.e. $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^N$). Le cas particulier $N = 1$, $D(x) = \text{constante}$ et $f(x, u) = u(1 - u)$ correspond au modèle logistique de Fisher-Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov (Fisher, 1937; Kolmogorov et al., 1937). Skellam (1951) Shigesada et al. (1986, 1997) ont quant à eux considéré le cas particulier $f(x, u) = u(r(x) - \gamma(x)u)$ (avec $\gamma(x) > 0$).

Dans tout le Chapitre I, nous faisons les hypothèses suivantes sur le terme de réaction f :

$$\text{Stationnarité de l'état 0} : f(x, 0) = 0 \text{ pour tout } x \in \Omega. \quad (\text{H1})$$

Cette hypothèse signifie qu'une population dont la densité vaut 0 ne peut plus croître. Nous supposons donc implicitement dans nos modèles qu'il n'y a pas d'apport extérieur.

$$\text{Densité-dépendance} : \exists M > 0 \text{ t.q. pour tout } s \geq M, f(\cdot, s) \leq 0. \quad (\text{H2})$$

Dans cette section, nous faisons une hypothèse complémentaire dite “hypothèse KPP” par analogie avec le problème étudié dans (Kolmogorov et al., 1937). Cette hypothèse indique que le taux de croissance *per capita* décroît strictement avec la densité de population :

$$\forall x \in \Omega, s \mapsto f(x, s)/s \text{ est strictement décroissante.} \quad (\text{H3})$$

On pourra dans certains cas remplacer l’hypothèse (H3) par une hypothèse plus faible, qui signifie cette fois que le taux de croissance *per capita* est maximal en 0 :

$$\forall x \in \Omega, \forall s > 0, f(x, s) < \frac{\partial f}{\partial s}(x, 0) s. \quad (\text{H3}')$$

Ces différentes hypothèses sont bien entendu vérifiées dans les exemples cités ci-dessus.

Par analogie avec les modèles étudiés par Skellam et Shigesada et ses collègues, nous définissons

$$r(x) := \frac{\partial f}{\partial s}(x, 0).$$

Ainsi, le coefficient $r(x)$ correspond au taux de croissance de la population en l’absence de compétiteurs, i.e. $r(x)$ est le taux de croissance *intrinsèque* de la population. Dans la section suivante, nous verrons qu’en raison de l’hypothèse (H3), la persistance de la population modélisée dépend du terme de réaction f uniquement au travers de cette fonction $r(x)$.

Bien que la plupart des résultats décrits dans ce chapitre puissent être adaptés à des domaines bornés (cf. (§1), section 6 et (§2)), nous présenterons dans ce document uniquement le cas où l’environnement est infini et périodique. Sous cette hypothèse, $\Omega = \mathbb{R}^N$, et les fonctions $x \mapsto f(x, u)$ et $x \mapsto D(x)$ sont L –périodiques. Pour un élément $L = (L_1, \dots, L_N)$ de $(\mathbb{R}_+^*)^N$, nous dirons par la suite qu’une fonction g définie dans $\mathbb{R}^N$ est L –périodique si $g(x + k) = g(x)$ pour tout $x \in \mathbb{R}^N$ et $k \in L_1\mathbb{Z} \times \dots \times L_N\mathbb{Z}$. La cellule de périodicité est notée

$$C := [0, L_1] \times \dots \times [0, L_N].$$

Le choix d’un tel environnement périodique permet d’étudier le rôle des hétérogénéités spatiales indépendamment des effets de bords. L’étude d’équations du type (1) dans des milieux bornés impose en effet, pour que le problème soit bien posé, de choisir des conditions au bord du domaine. Ces conditions, généralement du type Dirichlet (absorbantes), Neumann (réfléchissantes) ou Robin (semi-absorbantes, semi-réfléchissantes), ont une influence déterminante sur la persistance de la solution du modèle (1), et sur les configurations du milieu qui améliorent les chances de persistance (cf. (§1), théorèmes 6.1 et 6.3, ainsi que Harrell et al., 2001; Cantrell et Cosner, 2003).

L’étude d’EDP dans de tels milieux infinis périodiques a motivé ces dernières années de nombreux travaux mathématiques. Ces travaux portent principalement sur des phénomènes de propagation, qui seront abordés dans le Chapitre II de ce document.

Remarque 3. Certains problèmes en environnements périodiques sont en fait intimement liés avec des problèmes posés dans des domaines bornés, avec conditions aux bords de Neumann. Voir par exemple le théorème 2.6 dans (§2). Notons que lorsque la donnée

initiale $u(0, x)$ n'est pas L -périodique, la solution $u(t, x)$ du problème de Cauchy associé à l'équation (1) n'est pas L -périodique. Ainsi, le problème (1) en environnement périodique *n'est pas* équivalent à un problème posé sur un tore. Certaines démonstrations (notamment le résultat d'unicité du Théorème 5) sont plus complexes dans le cas périodique que dans le cas borné.

1.1 Un critère analytique de persistance

La plupart des résultats de la Section 1 s'appuient sur le critère de persistance que nous décrivons ici. Ce critère met en relation caractéristiques spatiales de l'environnement et caractéristiques biologiques de la population modélisée. Il repose sur le signe d'une valeur propre d'un opérateur elliptique linéaire. L'utilisation d'une valeur propre dans un critère de persistance semble assez générique. Voir par exemple (Caswell, 1989) pour des modèles matriciels de populations structurées en âge et (Hanski, 1975) pour des modèles de métapopulations. Dans les modèles de réaction-diffusion en environnement borné, un critère comparable avait été obtenu, d'abord dans des milieux 1D et homogènes par Ludwig et al. (1979) puis en dimension supérieure et avec des coefficients hétérogènes par Cantrell et Cosner (1989, 1991a, 1991b, 2003). Le cas périodique abordé ici n'avait été traité que formellement, en dimension 1 et avec des coefficients constants par morceaux par Shigesada et Kawasaki (1997).

Ce critère est basé sur l'idée suivante : si l'état 0 (où aucun individu n'est présent) est instable, alors nécessairement la solution $u(t, x)$ de (1) ne peut tendre vers 0. Ainsi, la population ne peut s'éteindre. En fait, sous les hypothèses (H1)-(H3), la réciproque est également vraie, indépendamment de la donnée initiale.

Afin d'étudier la stabilité (linéaire) de l'état 0, il convient de linéariser l'équation (1) au voisinage de 0. La stabilité de l'état 0, pour le problème linéaire, dépend du signe de la plus petite valeur propre (ou valeur propre principale) de l'opérateur linéaire :

$$\mathcal{L}_r : \psi \mapsto -\nabla \cdot (D(x)\nabla \psi) - r(x)\psi. \quad (2)$$

Le théorème de Krein-Rutman (voir par exemple Gilbarg et Trudinger, 1983) permet de définir précisément cette valeur propre, que nous notons $\lambda_1[r]$. En effet, $\lambda_1[r]$ est l'unique nombre réel tel qu'il existe une fonction *strictement positive* et L -périodique ϕ_1 telle que le couple $(\lambda_1[r], \phi_1)$ vérifie :

$$-\nabla \cdot (D(x)\nabla \phi_1) - r(x)\phi_1 = \lambda_1[r]\phi_1, \quad x \in \mathbb{R}^N. \quad (3)$$

Remarque 4. En notant $\lambda_1 = \lambda_1[r]$, nous avons voulu souligner la dépendance de la valeur propre λ_1 par rapport au taux de croissance intrinsèque r . La valeur propre λ_1 dépend également de la matrice de diffusion $D(x)$. Cependant, dans les applications des Sections 1.2 à 1.5, nous supposons que $D(x)$ est constante. Ainsi, nous nous sommes principalement penchés sur le rôle du profil spatial du terme de réaction f (rappelons que $r(x) := \frac{\partial f}{\partial s}(x, 0)$).

1.1.1 États stationnaires, existence et unicité

Avant d'étudier le comportement de la population en temps grand (comportement asymptotique des solutions de (1), quand $t \rightarrow \infty$), intéressons nous au problème stationnaire associé à l'équation (1) : considérons les solutions positive ou nulles, et bornées, de

$$-\nabla \cdot (D(x)\nabla p) = f(x, p), \quad x \in \mathbb{R}^N. \quad (4)$$

Ces solutions correspondent aux états d'équilibre (stable ou instable) de (1). Le résultat suivant donne une condition nécessaire et suffisante d'existence et d'unicité d'états stationnaires positifs.

Théorème 5 (#1). *1) Supposons que $\lambda_1[r] < 0$. Alors il existe une unique solution $p(x) > 0$ de (4). De plus cette solution est L -périodique.*

2) Supposons que $\lambda_1[r] \geq 0$. Alors la seule solution positive ou nulle de (4) est 0.

Noter que le résultat d'unicité de la partie 1) du Théorème 5 est démontré sans hypothèse de périodicité a priori sur $p(x)$. Ainsi, la partie difficile de la preuve du Théorème 5 consiste à démontrer que toute solution de (4) est nécessairement minorée par une constante strictement positive. Dans les domaines bornés, la preuve est plus classique et également plus simple ; voir par exemple (Berestycki, 1981; Cantrell et Cosner, 2003). Notons que le résultat d'existence d'un état stationnaire positif peut être obtenu avec des méthodes probabilistes, comme dans (Pinsky, 1996; Engländer et Pinsky, 1999, 2003; Engländer et Kyprianou, 2004).

Interprétation : l'existence d'un état stationnaire non nul dépend uniquement d'une condition sur le problème linéaire en 0. Pour ce modèle, ce qui semble conditionner la persistance de la population est donc son comportement à faible densité. Notons toutefois que ce seul résultat ne permet pas d'établir une condition de persistance ou d'extinction. Une telle condition ne peut être déduite qu'après étude du comportement asymptotique des solutions du problème d'évolution (1).

Remarque 6. Le résultat d'existence du Théorème 5 est vrai sans l'hypothèse KPP. Celui de non-existence reste également vrai si l'hypothèse KPP (H3) est remplacée par l'hypothèse plus faible (H3').

1.1.2 Problème d'évolution

Le résultat ci-dessous démontre que $\lambda_1[r] < 0$ est bien une condition nécessaire et suffisante de persistance.

Théorème 7 (#1). *Supposons que la donnée initiale $u_0 := u(0, \cdot) \geq 0$ n'est pas identiquement nulle.*

1) Si $\lambda_1[r] < 0$, la solution $u(t, x)$ de (1) converge vers la solution positive p de (4), uniformément sur les compacts.

2) Si $\lambda_1[r] \geq 0$, la solution $u(t, x)$ de (1) converge uniformément vers 0.

Notons que ce critère est remarquablement simple au vu du nombre d'informations qu'il synthétise. Remarquons également que la persistance de la population ne dépend pas

de la donnée initiale, et dépend uniquement de la fonction de croissance f au travers de sa dérivée en 0 : $r(x)$.

Dans les sections suivantes (de 1.2 à 1.5), nous utilisons ce critère pour évaluer l'effet de la structure spatiale de l'environnement sur la persistance. Nous faisons par la suite l'hypothèse que la matrice de diffusion $D(x)$ est constante. Ainsi, l'effet de la structure spatiale de l'environnement sur la persistance ne s'exprime qu'au travers du terme de croissance intrinsèque $r(x)$. Avec un léger abus de langage, nous identifierons parfois "l'environnement" ou "la ressource" et la fonction $r(x)$.

1.2 Effet de l'hétérogénéité du milieu

Dans cette partie, nous dirons qu'un milieu est hétérogène si les ressources ne sont pas réparties de façon équitable : le taux de croissance intrinsèque $r(x)$ n'est pas constant.

Commençons par noter que pour une même valeur moyenne du taux de croissance intrinsèque un milieu hétérogène donne toujours de meilleures chances de persistance.

Théorème 8 (#1). Soit $r_0 = \frac{1}{|C|} \int_C r(x) dx$. Alors,

$$\lambda_1[r] \leq \lambda_1[r_0].$$

L'interprétation de ce résultat est assez immorale. Pour que la population ait plus de chances de persister, il est préférable d'avoir une répartition inéquitable de la ressource. Les chances de persistance sont même d'autant plus importantes que la répartition de la ressource est inéquitable, au sens où :

Théorème 9 (#1). Si $\int_C r(x) dx \geq 0$, et si $r \not\equiv 0$, alors $\lambda_1[Br] < 0$ pour tout $B > 0$ et la fonction $B \mapsto \lambda_1[Br]$ est strictement décroissante sur $\mathbb{R}_+$. De plus, on a $\lim_{B \rightarrow \infty} \lambda_1[Br] = -\infty$.

Supposons par exemple que $r = r_0 + Br_1(x)$, où r_0 est constant et r_1 non constant mais de moyenne nulle. On a $\lambda_1[r] = -r_0 + \lambda_1[Br_1]$. Dans le cas $r_0 < 0$ et $B = 0$ (milieu homogène avec taux de croissance intrinsèque négatif), on a $\lambda_1[r] = -r_0 > 0$; la population tend donc vers l'extinction. En revanche, le Théorème 9 montre que pour une amplitude des hétérogénéités suffisamment grande, $\lambda_1[Br_1] < r_0$. Dans ce cas, $\lambda_1[r] < 0$ et il y a donc persistance de la population ; pourtant la valeur moyenne de r reste négative égale à r_0 .

1.3 Effet de la fragmentation : un résultat analytique

Dans cette partie, nous étudions l'influence de la répartition de la ressource sur les chances de persistance. Ainsi, on s'intéresse aux variations de $\lambda_1[r]$ dans une classe des fonctions dont certaines caractéristiques (telles que la moyenne et l'amplitude) sont fixées. Jusqu'à présent, cette question n'avait été abordée que dans des cas simples, et dans des domaines bornés. Dans (Cantrell et Cosner, 1991b), il s'agissait d'étudier l'influence de la position d'un patch favorable (de forme fixée, et dans lequel le taux de croissance a une

valeur fixée) dans environnement borné 1D. Voir également (Harrell et al., 2001) pour un problème comparable, en dimensions supérieures.

Les hypothèses que nous faisons ici sont les suivantes. Étant donnée une fonction r mesurable, on se place dans la classe des fonctions $\tilde{r}$ équimesurables avec r :

$$\forall t \in \mathbb{R}, |\{x \in C \text{ tq } r(\tilde{x}) > t\}| = |\{x \in C \text{ tq } r(x) > t\}|,$$

où $|\cdot|$ correspond à la mesure de Lebesgue.

Définition 10. La fonction $\mu : t \mapsto |\{x \in C \text{ tq } r(x) > t\}|$ est la fonction de distribution de r .

Dans cette partie, nous supposons que la matrice de diffusion est constante et proportionnelle à l'identité : $D(x) = D I_N$. Sous cette hypothèse, nous avons prouvé que pour toute fonction L -périodique $r \in L^\infty(\mathbb{R}^N)$, on peut améliorer les chances de persistance en réarrangeant d'une certaine façon la fonction $r(x)$ en une fonction r^* , ayant même fonction de distribution que r .

Définition 11. Soit $i \in [1, N]$. Le réarrangement symétrique décroissant de Steiner de la fonction r par rapport à la variable x_i est l'unique fonction r^{*i} définie sur C , symétrique par rapport à l'hyperplan $\{x_i = L_i/2\}$, décroissante quand $L_i/2 \leq x_i \leq L_i$ et telle que $\forall t \in \mathbb{R}, \forall (x_1, \dots, x_{i-1}, x_{i+1}, \dots, x_N) \in [0, L_1] \times \dots \times [0, L_{i-1}] \times [0, L_{i+1}] \times \dots \times [0, L_N]$,

$$|\{x_i \text{ tq } x \in C \text{ et } r^{*i}(x) > t\}| = |\{x_i \text{ tq } x \in C \text{ et } r(x) > t\}|.$$

Le résultat suivant est prouvé dans (§1).

Théorème 12. Soit $r \in L^\infty(\mathbb{R}^N)$ et $\lambda_1[r]$ la valeur propre principale de l'opérateur $\mathcal{L}_r$. Soit $i \in [1, N]$. Soit r^{*i} le réarrangement symétrique décroissant de Steiner de r par rapport à la variable x_i . Alors :

$$\lambda_1[r^{*i}] \leq \lambda_1[r].$$

La preuve de ce résultat utilise essentiellement une caractérisation variationnelle de λ_1 (formule de Rayleigh) :

$$\lambda_1[r] = \min_{\psi \in H_{per}^1(C)} \frac{\int_C D|\nabla \psi|^2(x) - r(x)\psi^2(x)dx}{\int_C \psi^2(x)dx},$$

ainsi que des inégalités de réarrangement (H_{per}^1 désigne l'ensemble des fonctions L -périodiques de $H_{loc}^1(\mathbb{R}^N)$). En particulier, nous avons utilisé les lemmes suivants :

Lemme 13 (Hardy-Littlewood). Soient c_1, c_2 deux fonctions mesurables L -périodiques, et c_1^{*i}, c_2^{*i} leurs réarrangements respectifs par rapport à la variable x_i . Alors

$$\int_C c_1^{*i} c_2^{*i} \geq \int_C c_1 c_2.$$

Lemme 14 (Polya-Szegö). Si $c \in H_{per}^1(C)$, alors, pour chaque $i = 1 \dots N$, $c^{*i} \in H_{per}^1(C)$ et :

$$\int_C |\nabla c|^2 \geq \int_C |\nabla c^{*i}|^2, \quad i = 1 \dots N.$$

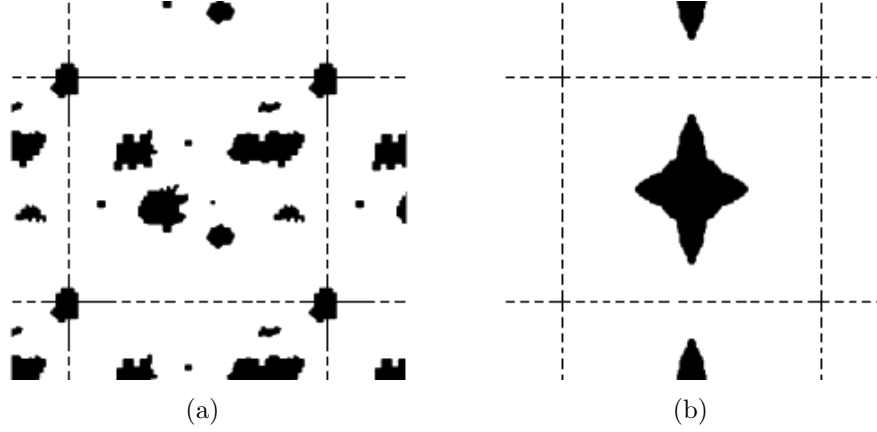


FIGURE 1 – (a) Une fonction binaire r . (b) La fonction $r^{*1,*2}$ obtenue après deux réarrangements de Steiner.

En faisant des réarrangements successifs par rapport à chacune des variables x_i , pour $i = 1 \dots N$, on abaisse la valeur propre principale :

$$\lambda_1[r^{*i,*j}] \leq \lambda_1[r^{*i}] \leq \lambda_1[r].$$

Notons qu'en général $r^{*i,*j} \neq r^{*j,*i}$ et $\lambda_1[r^{*i,*j}] \neq \lambda_1[r^{*j,*i}]$.

Afin d'illustrer le résultat du Théorème 12, supposons que l'environnement est binaire.

Définition 15. Nous dirons que l'environnement est binaire s'il existe un sous-ensemble mesurable $C^+ = C^+(r)$ de C et deux constantes r^+ et r^- (avec $r^+ > r^-$) tels que r vérifie :

$$\begin{cases} r(x) = r^+ & \text{si } x \in C^+, \\ r(x) = r^- & \text{si } x \in C^- = C \setminus C^+. \end{cases} \quad (5)$$

Dans un tel environnement binaire, l'ensemble C^+ correspond aux régions favorables et C^- aux régions défavorables de l'environnement.

Définition 16. L'ensemble C^+ correspond à la forme de l'habitat.

Donnons nous une proportion d'habitat $h \in (0, 1)$. Nous pouvons définir une famille d'environnements avec proportion d'habitat h :

$$S_h := \{C^+ \subset C \text{ tq } |C^+| = h|C|\}. \quad (6)$$

A chaque élément $C^+ \in S_h$ est attaché un environnement $r(x)$ défini par (5), et dans lequel la proportion d'habitat vaut h . Pour tout réarrangement r^{*i} de r , il existe $C^+(r^{*i}) \in S_h$ tel que r^{*i} vérifie également (5). De plus, quel que soit l'ordre dans lequel sont effectués les réarrangements, si r^* est obtenu par réarrangements successifs de r par rapport à chaque variable x_i , pour $i = 1, \dots, N$, alors $C^+(r^*)$ est connexe, et d'après le Théorème 12,

$\lambda_1[r^*] \leq \lambda_1[r]$ (la Figure 1 présente une fonction binaire r et la fonction réarrangée $r^* = r^{*1,*2}$).

Ce résultat soulève assez naturellement deux questions.

1. Le Théorème 12 implique que s'il existe une forme optimale de l'habitat, alors il existe une forme optimale stable par réarrangement symétrique de Steiner. Cependant, il existe de nombreuses formes stables par ce type de réarrangement. Peut-on démontrer l'existence d'une forme optimale ? Si oui, quel-est son profil ?

2. Dans l'environnement réarrangé, l'habitat est un ensemble connexe. Cette configuration de l'environnement offre plus de chances de persistance que l'environnement initial (où l'habitat n'est pas nécessairement connexe). Ainsi, la fragmentation de l'habitat semble jouer un rôle défavorable sur la persistance. Comment formaliser la notion de fragmentation ? Peut-on trouver une relation monotone entre λ_1 et le degré de fragmentation ?

Nous répondons à ces deux questions dans les sections suivantes.

1.4 Configuration optimale de l'habitat

Dans des environnements binaires (au sens de la Définition 15), la valeur de λ_1 , et donc les chances de persistance, dépendent de la forme de l'habitat. La valeur de r dans les zones favorables ($r = r^+$ dans C^+) et dans les zones défavorables ($r = r^-$ dans C^-) étant fixées, nous nous intéressons ici au problème d'optimisation suivant. *Étant donnée une proportion d'habitat h , quelle est la forme optimale $C^* \in S_h$, c'est-à-dire celle qui minimise λ_1 ?*

Dans le cas 1D, cette question était déjà résolue par Shigesada et Kawasaki (1997). La réponse est une conséquence évidente du Théorème 12 : la forme optimale C^* est simplement un intervalle de longueur $h|C|$. En revanche, à partir de la dimension 2, l'allure de la forme optimale était inconnue. L'existence même d'une telle forme optimale restait à démontrer.

Les problèmes de minimisation de valeurs propres d'opérateurs elliptiques constituent un domaine vaste et actif, ayant des implications non seulement en écologie, mais aussi en physique. Ainsi, le problème de Rayleigh (Rayleigh, 1945) est emblématique de ce domaine des mathématiques : parmi toutes les membranes de même aire, il s'agit de démontrer que la membrane circulaire possède la fréquence fondamentale la plus basse. Une réponse à ce problème est donnée par l'inégalité de Rayleigh-Faber-Krahn (Faber, 1923; Krahn, 1925, 1926; Lumiste, 1994). Dans ce cas particulier, ainsi que dans de nombreux autres travaux (Henrot et Pierre, 2005), les valeurs propres sont minimisées par rapport à la forme du domaine Ω sur lequel est défini l'opérateur. Ici, nous travaillons à domaine fixé ($\Omega = \mathbb{R}^N$) et nous minimisons $\lambda_1[r]$ par rapport au coefficient r de l'opérateur $\mathcal{L}_r$. Ce type de problèmes de minimisation n'a été envisagé que plus récemment (Chanillo et al., 2000; Hamel et al., 2005).

Commençons par définir la valeur optimale de $\lambda_1(C^+)$:

$$\lambda_1^* := \min_{C^+ \in S_h} \lambda_1(C^+),$$

où $\lambda_1(C^+) = \lambda_1[r]$ pour une fonction r vérifiant (5).

Nous pouvons alors définir l'ensemble des formes optimales de l'habitat,

$$S_h^* := \{C^+ \in S_h, \text{ tel que } \lambda_1(C^+) = \lambda_1^*\}. \quad (7)$$

Dans (#2), nous prouvons l'existence d'une forme optimale :

Théorème 17 (#2). *Pour tout $r^+ > r^-$ dans $\mathbb{R}$ et tout $h \in]0, 1[$, l'ensemble S_h^* est non vide.*

La preuve d'existence développée dans (#2) utilise une approche originale, différente des preuves utilisées habituellement pour les problèmes d'optimisation de valeurs propres (Chanillo et al., 2000; Henrot et Pierre, 2005). Cette preuve est en partie basée sur le résultat de réarrangement du Théorème 12.

Une conjecture naturelle serait de supposer que la forme optimale de C^+ est un disque. Une telle forme est en effet stable par le réarrangement décrit dans la Section 1.3. En fait, nous démontrons dans (#2) que ce n'est pas toujours le cas.

Proposition 18 (#2). *Il existe (au moins) une valeur de h pour laquelle le disque n'est pas optimal.*

Ainsi, la forme présentée en Figure 2 n'est jamais optimale. Ce résultat est basé sur une utilisation du Lemme de Hopf et sur l'observation non triviale suivante :

Lemme 19 (#2). *Si une forme C^+ est optimale, alors la fonction propre principale ϕ_1^* associée à la valeur propre $\lambda_1(C^+) = \lambda_1^*$ est constante sur le bord de C^+ .*

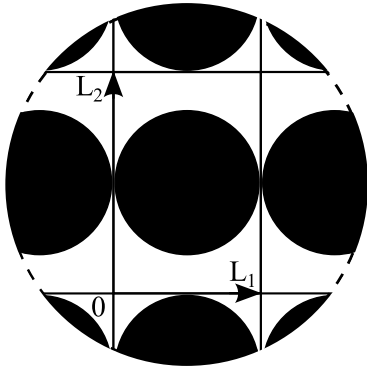


FIGURE 2 – Une configuration de l'habitat C^+ (région noire) qui n'est jamais optimale.

Un autre candidat naturel pour la forme optimale est la configuration en “bandes” : $C^+ = \{x \in C \text{ tq } x_i \in [\alpha_1, \alpha_2]\}$, pour un certain $i \in [1, N]$ et $0 \leq \alpha_1 < \alpha_2 \leq L_i$. Un résultat analogue à la Proposition 18 (cf. théorème 3.3 (b) de (#2)) montre en fait que cette forme n'est pas toujours optimale.

Afin de déterminer l'allure des formes optimales, nous avons cherché à minimiser la valeur de $\lambda_1(C^+)$ dans un sous-ensemble fini de S_h .

Nous nous sommes placés en dimension $N = 2$, et avons recouvert la cellule de périodicité C par un nombre n_C de sous-cellules rectangulaires C_i de même surface. Nous avons ensuite considéré le sous-ensemble $\hat{S}_h \subset S_h$ des ensembles C^+ pouvant être définis comme la réunion de $n^+ = h \times n_C$ sous-cellules C_i . Ainsi, $C^+ \in \hat{S}_h$ si et seulement si :

$$C^+ \in S_h \text{ et } \exists i_1, \dots, i_{n^+} \in [1, n_C] \text{ tq } C^+ = \bigcup_{j=1}^{n^+} C_{i_j}. \quad (8)$$

Il est prouvé dans (#2) (proposition 2.5) que les formes optimales dans les sous-ensembles discrets $\hat{S}_h$ convergent vers des formes optimales dans S_h , quand $n_C \rightarrow \infty$.

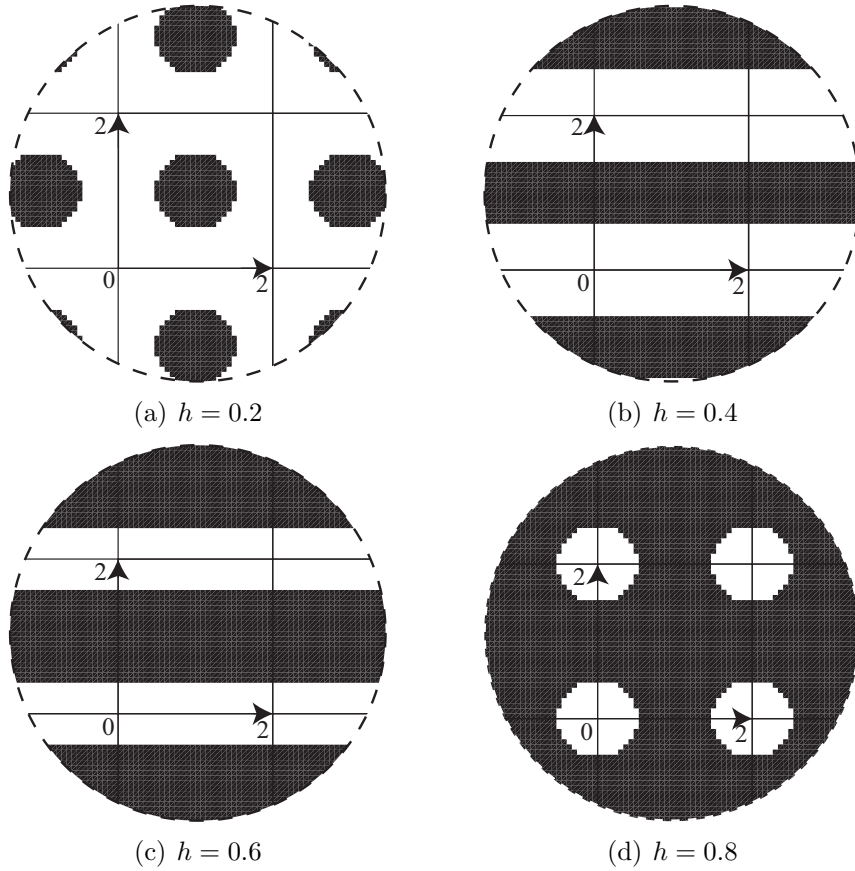


FIGURE 3 – Forme optimale de l’habitat dans le sous-ensemble $\hat{S}_h$, en fonction de la proportion d’habitat h .

En utilisant le résultat du Théorème 12, nous avons pu concentrer notre recherche de formes optimales dans un sous-ensemble de $\hat{S}_h$, celui constitué des formes stables par réarrangement.

Dans nos calculs, nous avons fixé $C = [0, 2] \times [0, 2]$, $r^+ = 10$, $r^- = -1$, $n_C = 30 \times 30$. La proportion d’habitat h varie entre 0 et 1. Le nombre de formes stables par réarrangement se calcule comme le nombre de partitions de l’entier n^+ . Ce nombre varie entre 1 et 2, 527, 074 (à comparer avec le nombre d’éléments de $\hat{S}_h : C_{n_C}^{n^+}$), ce qui a permis un calcul des valeurs prises par λ_1 pour chaque forme.

La Figure 3 présente la forme optimale dans $\hat{S}_h$ pour plusieurs valeurs de h . Nous pouvons observer que la forme optimale dépend de la proportion d’habitat h . Pour de faibles valeurs de h , la forme optimale a l’allure d’un disque, tandis que pour des valeurs intermédiaires de h , elle a l’allure d’une bande.

Il est possible de comparer entre elles les formes en bandes (en dimension 2) :

Proposition 20 (#2). *Parmi les formes en bandes, celle qui minimise λ_1 est concentrée contre le côté le plus petit de la cellule C (Figure 4).*

Nous avons vu (numériquement) que l'allure de la forme optimale dépendait de la proportion d'habitat h . Un calcul rapide montre qu'elle ne dépend de r^+ et r^- qu'à travers l'amplitude du taux de croissance $b := r^+ - r^-$. En dimension 1, il existe une unique forme stable par le réarrangement du Théorème 12 (noter que les formes en bandes et celles en boules sont identiques en 1D). Ainsi, dans ce cas, l'allure de la forme optimale est totalement indépendante de b (en 1D, C^* est un intervalle). Il est démontré dans (#2) que, pour $N > 1$, l'allure de la forme optimale dépend réellement de b :

Théorème 21 (#2). *Soit $B_{\min\{L_k\}/2}$ la boule de diamètre égal au plus petit côté de C . Si $h = \frac{|B_{\min\{L_k\}/2}|}{|C|}$, alors quel que soit $C^+ \in S_h$, C^+ n'est pas optimal pour $b > 0$ assez grand.*

Ainsi, sans totalement fermer la question de la forme optimale de l'habitat, les résultats de (#2) montrent que (1) cette forme dépend de la proportion d'habitat h et de l'amplitude du taux de croissance b (2) cette forme a l'allure (approximative?) d'une boule ou d'une bande suivant les valeurs de h et b .

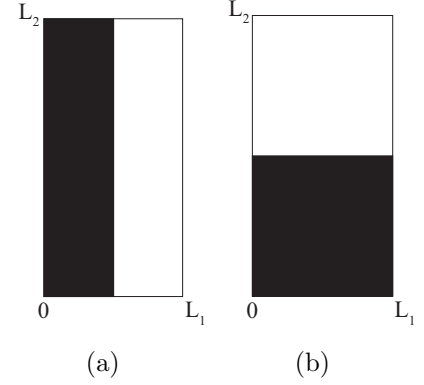


FIGURE 4 – La configuration (b), où l'habitat C^+ est concentré contre le côté le plus petit de la cellule C conduit à des valeurs plus petites de λ_1 que la configuration (a), indépendamment de la proportion d'habitat h , et de r^+ et r^- .

1.5 Effet de la fragmentation : étude dans des environnements binaires aléatoires

Cette section résume certains résultats obtenus dans (#3). Comme dans la section précédente, on suppose que l'environnement est (i) binaire au sens de la Définition 15 et (ii) discret : $C^+ \in \hat{S}_h$, où $\hat{S}_h$ est défini comme dans la section précédente. En utilisant le critère de persistance $\lambda_1 < 0$, et dans le contexte de paysages générés de façon stochastique, nos résultats permettent de préciser l'effet de la fragmentation *per se*. La proportion h étant fixée, peut-on trouver une relation statistique entre le degré de fragmentation des configurations $C^+ \in \hat{S}_h$ et la valeur de $\lambda_1(C^+)$?

Un modèle stochastique de paysage binaire, proche du modèle d'Ising, est développé dans (#3). Une propriété importante de ce modèle est de permettre un contrôle exact de la proportion h , tout en générant des configurations $C^+ \in \hat{S}_h$. Ce modèle est défini par la mesure de Gibbs suivante sur $\hat{S}_h$:

$$P(X = C^+) = \frac{1}{Z} e^{\beta s(C^+)},$$

où $Z = \sum_{C^+ \in \hat{S}_h} e^{\beta s(C^+)}$ et $s(C^+)$ est le nombre de paires de sous-cellules (C_i, C_j) ($i < j$) adjacentes et appartenant à C^+ . Le paramètre β permet de contrôler l'espérance de $s(C^+)$ et ainsi de générer des configurations avec différents degrés de fragmentation.

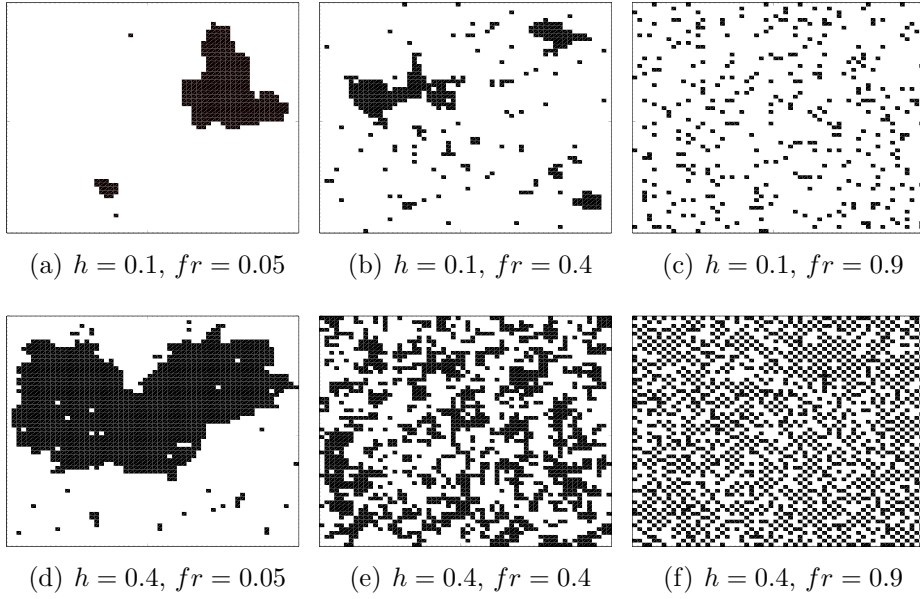


FIGURE 5 – Configurations $C^+ \in \hat{S}_h$ pour différentes valeurs de la proportion d’habitat h et différentes valeurs de l’indice de fragmentation fr .

Dans (#5), nous proposons de définir le degré de fragmentation de la façon suivante :

$$fr(C^+) = 1 - \frac{s(C^+)}{B(n^+)}, \quad (9)$$

où $B(n^+) = \max_{K^+ \in \hat{S}_h} \{s(K^+)\}$. Ainsi, $fr(C^+)$ varie entre 0 et 1. Si $fr(C^+) = 1$, cela signifie qu’aucune sous-cellule C_i composant le support de C^+ n’est adjacente à une autre sous-cellule de ce support. Si $fr(C^+) = 0$, cela signifie que les sous-cellules C_i composant le support de C^+ sont le plus adjacentes possible. Comme illustré par la Figure 5, l’indice fr est lié à une notion intuitive de fragmentation du support de C^+ .

Les résultats de (#3), illustrés par la Figure 6 montrent une corrélation croissante entre $\lambda_1(C^+)$ et $fr(C^+)$. De plus, la proportion d’habitat h étant fixée, les caractéristiques géométriques de C^+ autres que son indice de fragmentation $fr(C^+)$ semblent avoir peu d’influence sur la valeur de $\lambda_1(C^+)$ (faible variance de λ_1 à fr fixé).

2 Influence de facteurs externes : modèles de prélèvement (#4)

Dans cette partie, nous nous intéressons à un cas particulier de modèle du type (1), auquel est soustrait un terme de forçage :

$$\frac{\partial u}{\partial t} - D\Delta u = u(r(x) - \gamma(x)u) - Y(x, u), \quad t > 0, \quad x \in \mathbb{R}^N. \quad (10)$$

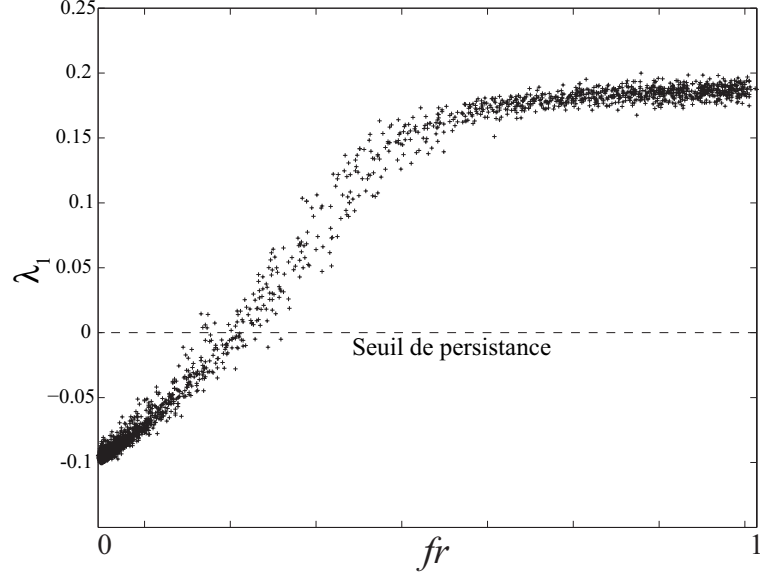


FIGURE 6 – Couples $(fr(C^+), \lambda_1(C^+))$, calculés sur 30000 éléments $C^+ \in \hat{S}_h$, avec une cellule de périodicité $C = [0, 1] \times [0, 1]$, une proportion d'habitat $h = 0.2$, et les valeurs du taux de croissance $r^+ = 7.8$ et $r^- = -2.2$. Le calcul du coefficient ρ de Spearman indique une très forte corrélation croissante ($\rho = 0.94$).

Ce modèle, étudié dans (#4, 21), est l'analogue spatialisé de l'EDO $U' = rU(1 - U/K) - Y(U)$, très utilisée comme modèle de pêche (Schaefer, 1957; Beddington et May, 1977; Murray et Sperb, 1983). Dans cette EDO, $Y(U)$ est une fonction de prélèvement, ou stratégie de prélèvement. Classiquement, cette fonction modélise soit une stratégie de prélèvement à récolte constante : $Y(U) = \delta$, soit une stratégie de prélèvement à effort constant : $Y(U) = EU$. Ici, δ correspond au quota imposé aux récoltants (Stephens et al., 2002) tandis que $E > 0$ correspond à l'effort de prélèvement.

L'hypothèse que nous faisons ici sur $Y(x, u)$ s'apparente à la stratégie à récolte constante. L'analyse du cas où l'effort est constant (en temps) $Y(x, u) = E(x)u$ découle en effet de façon immédiate des résultats de la Section 1. Dans le cas borné, avec conditions de Dirichlet, des modèles du type (10), avec effort constant, ont également été abordés dans (Neubert, 2003; Kurata et Shi, 2008). Notons que les résultats de la présente section sont présentés dans le cas périodique (comme dans la Section 1). Ils restent cependant vrais dans le cas borné avec conditions de Neumann (#4).

L'hypothèse que nous faisons sur le terme de prélèvement est :

$$Y(x, u) = \delta \chi(x) \rho_\varepsilon(u),$$

où δ est une constante strictement positive correspondant au quota de prélèvement, $0 < \chi(x) \leq 1$ est une fonction pouvant moduler ce quota en fonction de la position et ρ_ε vérifie :

$$\rho_\varepsilon \in C^1(\mathbb{R}), \rho'_\varepsilon \geq 0, \rho_\varepsilon(s) = 0 \text{ pour tout } s \leq 0, \text{ et } \rho_\varepsilon(s) = 1 \text{ pour tout } s \geq \varepsilon, \quad (11)$$

où ε est un (petit) paramètre strictement positif. Ainsi, quand la densité u est supérieure à ε , la récolte est constante. En revanche, dès que $u < \varepsilon$, la récolte décroît en même temps

que u tend vers 0. Nous qualifions le modèle

$$\frac{\partial u}{\partial t} - D\Delta u = u(r(x) - \gamma(x)u) - \delta \chi(x) \rho_\varepsilon(u), \quad t > 0, \quad x \in \mathbb{R}^N, \quad (12)$$

de modèle de prélèvement à récolte quasi-constante. Notons qu'il eut été peu réaliste de supposer $Y(x, u) = \delta \chi(x)$. Cela reviendrait à supposer que l'effort de prélèvement peut atteindre des valeurs indéfiniment grandes pour maintenir un quota constant à faible densité de population.

2.1 Analyse mathématique du modèle de prélèvement à récolte quasi-constante

2.1.1 États stationnaires

On s'intéresse ici aux solutions stationnaires positives et bornées de (12), c'est-à-dire aux solutions $p_\delta > 0$ de

$$-D\Delta p_\delta = p_\delta(r(x) - \gamma(x)p_\delta) - \delta \chi(x) \rho_\varepsilon(p_\delta). \quad (13)$$

Dans toute la Section 2.1 on suppose que $\lambda_1[r] < 0$, où $\lambda_1[r]$ désigne la valeur propre définie dans la Section 1.1. Ainsi, dans le cas sans prélèvement ($\delta = 0$), le Théorème 5 implique l'existence et l'unicité d'une solution p_0 de (13).

Soit ϕ_1 la fonction propre principale associée à $\lambda_1[r]$. Posons

$$\varepsilon_0 = \frac{\varepsilon}{\min \phi_1} \geq \varepsilon.$$

Afin de décrire les différentes solutions de (13), nous aurons recours aux définitions suivantes :

Définition 22. *Fonction (ou population) résiduelle : une fonction périodique $\sigma(x) \geq 0$ est dite résiduelle si $\max_C \sigma < \varepsilon_0$.*

Définition 23. *Fonction (ou population) significative : une fonction périodique $\sigma(x) \geq 0$ est dite significative si $\min_C \sigma \geq \varepsilon_0$.*

Le paramètre ε intervenant dans (12) est destiné à être petit. Ainsi, nous faisons l'hypothèse

$$\varepsilon_0 < \frac{-\lambda_1 \min \phi_1}{4 \max \gamma}.$$

Sous cette hypothèse, la solution p_0 du problème sans prélèvement est significative, au sens de la définition ci-dessus.

Notre premier résultat montre qu'il existe un seuil δ^* tel que l'équation (13) admette une solution significative si et seulement si $\delta \leq \delta^*$:

Théorème 24 (#4). *Il existe $\delta^* \geq 0$ tel que*

- 1) *si $\delta \leq \delta^*$, (13) admet au moins une solution significative $p_\delta \leq p_0$,*
- 2) *si $\delta > \delta^*$, (13) n'a pas de solution significative.*

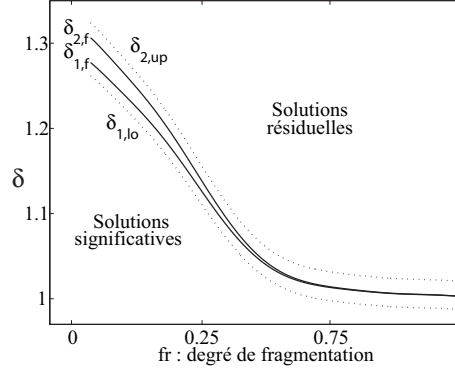


FIGURE 7 – Lignes pleines : courbes $(fr(C^+), \delta_1(C^+))$ et $(fr(C^+), \delta_2(C^+))$, calculées par lissage polynomial (degré 9) à partir de 2000 éléments $C^+ \in \hat{S}_h$. Lignes pointillées : intervalles de confiance à 99%.

Notre second résultat permet de caractériser le nombre de solutions significatives de (13). Soit λ_2 la deuxième valeur propre de l'opérateur défini par (2).

Théorème 25 (#4). *Supposons que $\lambda_2 \geq 0$. Le problème (13) admet au plus deux solutions L -périodiques. S'il existe deux solutions, alors elles sont ordonnées.*

Enfin, nous sommes capables d'estimer δ^* :

On définit

$$\delta_1 := \frac{\lambda_1^2 \min \phi_1}{(1 + \min \phi_1)^2} \max \gamma \text{ et } \delta_2 := \frac{\lambda_1^2}{4 \min \gamma}. \quad (14)$$

Théorème 26 (#4). 1) *Si $\delta \leq \delta_1$, alors (13) admet une solution significative L -périodique.*
 2) *Si $\delta > \delta_2$, alors les seules solutions possibles de (13) sont des solutions résiduelles.*

On a donc $\delta_1 \leq \delta^* \leq \delta_2$. L'intérêt principal de ce résultat vient du fait que δ_1 et δ_2 peuvent être calculés numériquement. Ainsi, on est capable d'évaluer la taille de la zone d'incertitude $\delta \in]\delta_1, \delta_2]$. Voir la Figure 7.

2.1.2 Problème d'évolution

Nous prouvons que δ^* correspond au quota maximum supportable par la population prélevée. Soit p_0 la solution de (13) sans terme de prélèvement.

Théorème 27. *Soit $u(t, x)$ la solution de (12), avec donnée initiale $u(0, x) = p_0(x)$. Alors u est une fonction décroissante de t et,*

- 1) *si $\delta \leq \delta^*$, $u(t, x) \rightarrow p_\delta(x)$ uniformément quand $t \rightarrow \infty$, où p_δ est la solution L -périodique significative maximale de (13) ;*
- 2) *si $\delta > \delta^*$, alors $u(t, \cdot)$ converge uniformément vers une solution non significative de (13) ;*
- 3) *si $\delta > \delta_2$, alors $u(t, \cdot)$ converge uniformément vers une solution résiduelle de (13).*

Notons que dans le cas 1), la solution $u(t, x)$ reste significative pour tout temps. Ainsi, le terme de prélèvement vérifie $Y(x, u) = \delta \chi(x)$, et est donc constant en temps.

2.1.3 Applications : effet de la fragmentation de l'habitat sur le quota supportable

Nous avons calculé les valeurs de δ_1 et δ_2 dans le contexte de paysages binaires générés de façon stochastique, comme dans la Section 1.5. Mis à part r , tous les coefficients sont supposés constants (par exemple $D \equiv 1$, $\gamma \equiv 1$ et $\chi \equiv 1$). La fonction r vérifie les mêmes hypothèses que dans la Section 1.5, avec les valeurs $r^+ = 10$ et $r^- = 0$ et une proportion d'habitat $h = 0.2$. La Figure 7 représente les courbes obtenues après lissage des jeux de données $(fr(C^+), \delta_1(C^+))$ et $(fr(C^+), \delta_2(C^+))$, ainsi que des intervalles de confiance à 99% ($\delta_{1,lo}$, $\delta_{2,up}$).

La faible épaisseur de ces intervalles souligne la qualité de la relation entre le quota maximum supportable δ^* et le degré de fragmentation de l'habitat. Cela indique également que les bornes δ_1 et δ_2 sont proches d'être optimales.

Finalement, ces résultats numériques indiquent que, pour une surface d'habitat donnée, les configurations agrégées permettent de supporter des quotas de prélèvement plus élevés que les configurations fragmentées. Cela complète donc les résultats de la Section 1.5 sur l'effet de la fragmentation sur la persistance.

Remarque 28. Dans (#21), nous avons abordé l'effet de la fragmentation des zones prélevées, i.e. du support de χ , sur la récolte annuelle. Cette fois, la relation entre fragmentation et récolte annuelle n'est pas monotone : il existe un quota $\delta^o > 0$ optimal en termes de récolte.

3 Rôle de la donnée initiale (#5)

On distingue classiquement trois étapes lors d'un phénomène d'invasion biologique. La première étape consiste en l'arrivée d'une petite population dite "fondatrice", la deuxième étape correspond à l'installation de cette population et la troisième étape est l'étape d'expansion (Dobson et May, 1986; Walther et al., 2009).

Le succès de la phase d'installation, qui correspond à la persistance de la population considérée, peut dépendre en partie de la taille de la population fondatrice ainsi que d'autres facteurs. En particulier, en raison d'une faible taille de la population fondatrice, l'existence d'un effet Allee peut entraîner l'échec de la phase d'installation, i.e., la population fondatrice d'éteint (Drake, 2004; Leung et al., 2004; Yamanaka et Liebhold, 2009). La présence d'un effet Allee signifie que le taux de croissance *per capita* de la population ($f(u)/u$ dans nos modèles) est plus faible quand la densité de population est faible. Il peut être la conséquence de plusieurs processus : difficulté à trouver un partenaire à faible densité (McCarthy, 1997; Berec et al., 2007), phénomènes de stochasticité démographique (Lande, 1998), baisse de la fitness liée à la consanguinité.

Sous les hypothèses (H3) ou (H3') de la Section 1, le terme de croissance f ne prend pas en compte l'effet Allee. Dans ce cas, le comportement de la solution du modèle (1) est totalement indépendant de la donnée initiale. C'est une conséquence du Théorème 7. En revanche, ce résultat n'est plus vrai si nous faisons une hypothèse du type "bistable"

sur la fonction f . En effet, remplaçons les hypothèses (H3) et (H3') par :

$$\begin{aligned} f'(0) < 0 \text{ et } \exists \rho \in]0, 1[\text{ t.q. } f < 0 \text{ dans }]0, \rho[\text{ et } f > 0 \text{ dans }]\rho, 1[, \\ \int_0^1 f(s) ds > 0 \text{ et } f(1) = 0. \end{aligned} \quad (\text{HA})$$

Sous cette hypothèse, la fonction f modélise un effet Allee fort : le terme de croissance $f(u)$ est négatif à faible densité (i.e., en dessous du seuil ρ). Considérons le modèle

$$\begin{cases} u_t = D \Delta u + f(u), & \text{pour } t > 0 \text{ et } x \in \mathbb{R}^N, \\ u(0, x) = u_0(x), & \text{pour } x \in \mathbb{R}^N. \end{cases} \quad (15)$$

Le comportement de la solution de ce modèle dépend du choix de la donnée initiale u_0 . Pour une donnée initiale constante, par exemple, la solution de (15) est égale à la solution de l'EDO $N' = f(N)$, qui tend vers 0 si $N(0) \in [0, \rho[$ et vers 1 si $N(0) \in]\rho, 1]$.

3.1 Etude analytique 1D

Dans le cas de la dimension 1 d'espace, nous avons pu obtenir quelques résultats analytiques. Pour cela, nous avons considéré des données initiales binaires, valant 0 ou 1, et dont le support est constitué de deux intervalles de même longueur $L/2$, séparés par une distance α . Plus précisément,

$$u_0(x) = \mathbb{1}_{[-(\alpha/2+L/2), -\alpha/2]}(x) + \chi_{] \alpha/2, \alpha/2+L/2]}(x), \quad x \in \mathbb{R}, \quad (16)$$

où, pour tout intervalle $J \subset \mathbb{R}$, $\mathbb{1}_J$ est la fonction caractéristique de l'intervalle J .

Ainsi, la donnée initiale modélise une population fondatrice constituée de deux groupes de même taille, et séparés par une distance α . L'effet de α sur le devenir de la population (succès ou non de la phase d'installation) constitue donc une information quant à l'effet de la fragmentation du support de la population fondatrice.

Afin d'étudier cet effet, nous nous sommes basés sur des résultats de Zlatoš (2006) (cas $\alpha = 0$) et Du et Matano (2010) (cas $\alpha \geq 0$). Ces résultats établissent, pour chaque $\alpha \geq 0$, l'existence d'une taille critique $L^*(\alpha)$ du support, telle que : 1) si $L < L^*(\alpha)$ alors la solution de (15)-(16) tend vers 0 uniformément, ce qui correspond à l'extinction de la population et donc à l'échec de l'installation ; 2) si $L > L^*(\alpha)$ alors la solution de (15)-(16) tend vers 1 uniformément sur tout compact (persistance de la population et succès des phases d'installation et d'expansion).

Nous avons démontré le résultat suivant :

Théorème 29 (§5). *La fonction $\alpha \mapsto L^*(\alpha)$ est continue sur $[0, \infty[$. De plus, $L^*(\alpha) < 2L^*(0)$ pour tout $\alpha > 0$ et*

$$L^*(\alpha) \rightarrow 2L^*(0) \text{ quand } \alpha \rightarrow \infty. \quad (17)$$

Ce résultat montre que la structure spatiale de la donnée initiale a bien un effet sur la réussite de la phase d'installation. De plus, il souligne l'effet globalement négatif de la fragmentation : quand la distance α séparant les deux groupes devient grande, la taille minimale $L^*(\alpha)$ de la population fondatrice devient deux fois plus grande que si les individus étaient réunis en un seul groupe.

Des simulations numériques (figure 4 de (§5)) indiquent que $L^*(\alpha)$ tend à croître avec α , mais n'est pas monotone. En effet, pour de très faibles valeurs de α il semble que $L^*(\alpha)$ soit légèrement décroissante. La preuve d'un tel résultat constitue un problème intéressant (en particulier la preuve de la non-optimalité du cas $\alpha = 0$), mais ne semble pas immédiate.

3.2 Problème 2D, fragmentation de la donnée initiale et probabilité d'installation

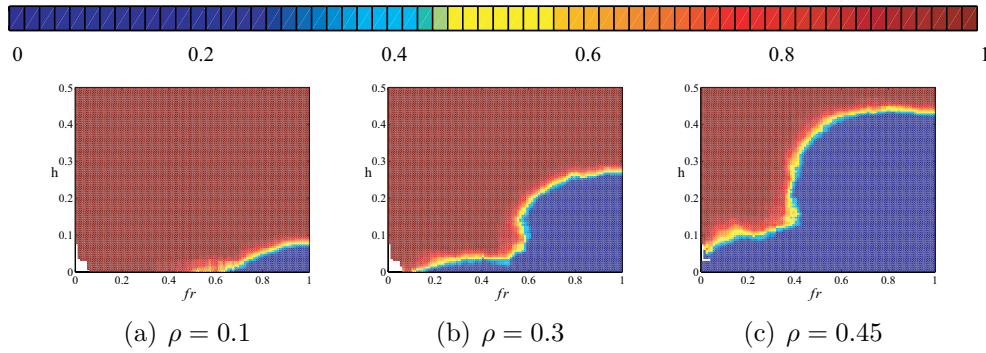


FIGURE 8 – Probabilité de succès de la phase d'installation en fonction du seuil ρ , de l'indice de fragmentation de la donnée initiale fr et de l'indice d'abondance h de cette population.

Afin d'analyser dans des conditions plus réalistes l'effet de la fragmentation du support de la donnée initiale, dans le cas $N = 2$, sur la solution de l'équation (15), nous avons construit des données initiales caractérisées par deux indices : un indice d'abondance $h \in [0, 1]$ et un indice de fragmentation $fr \in [0, 1]$ (défini comme dans la Section 1.5). Ces données initiales sont générées par un algorithme stochastique, comparable à celui de la Section 1.5. La Figure 8 représente la probabilité de succès de la phase d'installation, en fonction du seuil ρ de l'effet Allee et de l'indice de fragmentation fr .

Cette étude numérique a conduit à plusieurs constatations non triviales quant à l'effet de la fragmentation du support de la donnée initiale :

- le succès de la phase d'installation dépend presque uniquement de $h(u_0)$ et de $fr(u_0)$, et non des autres caractéristiques géométriques du support de la donnée initiale : la zone d'incertitude entre un succès presque sûr et un échec presque sûr de l'établissement est très étroite ;
- on observe l'existence d'un seuil de fragmentation fr^* (proche de $fr = 1/2$) où l'abondance minimale nécessaire au succès de l'installation augmente de façon importante. De part et d'autre de ce seuil, le succès de la phase d'installation dépend peu de l'indice de fragmentation. D'une part, quand $fr < fr^*$ l'abondance minimale est proche de celle qui serait obtenue avec un unique groupe dont le support serait un disque. D'autre part, quand $fr > fr^*$ l'abondance minimale est proche de ρ ; ainsi le modèle se comporte comme un modèle "homogénéisé" dans lequel $u_0(x)$ serait remplacé par une constante égale à sa moyenne (voir la remarque 5 dans (§5)) ;

- comme dans le cas 1D, l'effet de la fragmentation augmente lorsque ρ grandit.

Chapitre II

Phénomènes de propagation en milieu hétérogène

Sommaire

1	Fonts pulsatoires (#6, 7)	30
1.1	Existence de fronts pulsatoires	31
1.2	Unicité et stabilité des fronts pulsatoires	32
2	Vitesse de propagation : effets du milieu (#6, 8, 9, 10)	33
2.1	Rôle de l'hétérogénéité	34
2.2	Rôle de la fragmentation	34
2.3	Milieus rapidement et lentement oscillants	35
3	Discussion	40

Les résultats de ce chapitre s'inscrivent dans la continuité de ceux de la Section 1 du Chapitre I. Nous nous plaçons sous les hypothèses du Chapitre I garantissant la persistance de la solution de l'équation

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (D(x) \nabla u) = f(x, u), \quad x \in \mathbb{R}^N. \quad (1)$$

Ainsi, nous supposons que la valeur propre principale λ_1 définie dans la Section (1.1) du Chapitre I est strictement négative. Sous ces hypothèses, nous étudions les propriétés de propagation des solutions de l'équation (1). Nous commençons, dans la Section 1, par rappeler la notion de front pulsatoire, qui étend la notion de front à des milieux hétérogènes périodiques. Nous démontrons ensuite l'existence de tels fronts dans des milieux hétérogènes correspondant à ceux décrits dans la Section 1 du Chapitre I, et prouvons l'unicité (pour toute vitesse supérieure ou égale à la vitesse minimale) et la stabilité de ces fronts, renforçant ainsi leur signification physique.

Dans une deuxième partie, correspondant à la Section 2, nous nous intéressons aux effets du milieu (hétérogénéité, fragmentation) sur la vitesse minimale de propagation des fronts pulsatoires, qui correspond en dimension 1 d'espace à la notion intuitive de vitesse asymptotique de propagation. Nous sommes notamment amenés à considérer des milieux rapidement oscillants et des milieux lentement oscillants. Nous obtenons des formules pour les limites des vitesses de propagation dans ces deux situations extrêmes, qui nous permettent de quantifier l'effet des hétérogénéités du milieu sur la vitesse de propagation. Ces formules permettent également de mieux cerner les rôles respectifs du terme de diffusion et du terme de réaction sur la vitesse de propagation en milieu hétérogène.

1 Fronts pulsatoires (§6, 7)

Rappelons qu'en dimension $N \geq 1$, un front (plan) se propageant dans une direction e de la sphère unité et avec une vitesse c , est une fonction du type $u(t, x) = U(x \cdot e - ct)$. Ainsi, dans un repère mobile se déplaçant dans la direction e avec la vitesse constante c , la fonction u a un profil constant en temps (voir le Chapitre III).

En environnement hétérogène, et en particulier pour l'équation (1) étudiée dans le Chapitre I, où les coefficients sont L -périodiques (où $L = (L_1, \dots, L_N)$, cf. chapitre I), il n'existe en général pas de solution du type front. La notion de front doit alors être remplacée par une notion plus générale, celle de front pulsatoire, introduite par Shigesada et al. (1986) et Xin (1992). Un front pulsatoire se propageant dans une direction e et à vitesse c est une fonction dont le profil est périodique en temps (ou quasi-périodique en dimension $N \geq 2$) dans les repères mobiles se déplaçant dans la direction e avec la vitesse c . Plus précisément :

Définition 30. *Un front pulsatoire se déplaçant dans la direction e , et décrivant l'invasion de l'état stationnaire 0 par un état stationnaire $p(x)$ est un couple (c, u) , où $c > 0$ est la*

vitesse effective du front et u une solution de (1) vérifiant :

$$\begin{cases} \forall k \in \prod_{i=1}^N L_i \mathbb{Z}, \forall x \in \mathbb{R}^N, u\left(t - \frac{k \cdot e}{c}, x\right) = u(t, x + k), \\ u(t, x) \xrightarrow{x \cdot e \rightarrow \infty} 0, \quad u(t, x) - p(x) \xrightarrow{x \cdot e \rightarrow -\infty} 0. \end{cases} \quad (2)$$

1.1 Existence de fronts pulsatoires

Nous faisons les hypothèses (H1)-(H3) du Chapitre I, Section 1 sur le terme de réaction f (hypothèses du type KPP). Nous faisons de plus l'hypothèse

$$\lambda_1 = \lambda_1[r] < 0,$$

où $\lambda_1[r]$ est défini comme dans la Section 1.1 du Chapitre I. Ainsi, le Théorème 5 du Chapitre I implique l'existence et l'unicité d'un état stationnaire $p(x) > 0$, solution de (1). Les résultats de cette section démontrent l'existence de solutions de (1) du type front pulsatoire, connectant l'état stationnaire 0 à l'état stationnaire $p(x)$.

Dans le cas où l'état stationnaire $p(x)$ est constant, l'existence de fronts pulsatoires a été démontrée par Berestycki et Hamel (2002) pour des nonlinéarités monostables (ne vérifiant pas nécessairement l'hypothèse KPP (H3)) et du type "ignition" (voir Chapitre III, Section 2 pour une définition dans le cas homogène). Notre résultat d'existence étend certains résultats de (Berestycki et Hamel, 2002) au cas où l'état stationnaire $p(x)$ n'est pas constant et au cas où la fonction f peut prendre des valeurs négatives pour certaines valeurs de x .

Théorème 31 (#6). *Il existe $c^* = c^*(e) > 0$ tel que l'équation (1) admet une solution front pulsatoire (c, u) se déplaçant dans la direction e si et seulement si $c \geq c^*$. De plus, la fonction u est nécessairement croissante en t .*

La vitesse minimale c^* est caractérisée par la formule suivante :

$$c^* = \min \{c, \exists \lambda > 0 \text{ tel que } \mu_c(\lambda) = 0\},$$

où $\mu_c(\lambda)$ est la valeur propre principale de l'opérateur elliptique :

$$\begin{aligned} -L_{c,\lambda}\psi &= -\nabla \cdot (D(x)\nabla\psi) + 2\lambda eD(x)\nabla\psi \\ &\quad + [\lambda\nabla \cdot (D(x)e) - \lambda^2 eD(x)e + \lambda c - f_u(x, 0)]\psi, \end{aligned} \quad (3)$$

avec conditions périodiques.

Notons que, de façon équivalente, nous avons la formule :

$$c^* = \min_{\lambda > 0} \frac{-k_\lambda}{\lambda}, \quad (4)$$

où k_λ est la valeur propre principale de l'opérateur $-\hat{L}_\lambda = -L_{c,\lambda} - \lambda c$.

Une des difficultés spécifiques à ce problème, comparé à (Berestycki et Hamel, 2002), provient du fait que le terme de réaction f n'a pas nécessairement un signe constant. Notons qu'un théorème proche pourrait se déduire des travaux de Weinberger (2002). Toutefois, notre approche est très différente de par sa preuve, et ne nécessite pas de supposer *a priori* que les fronts sont monotones en t (contrairement à Weinberger, 2002).

1.2 Unicité et stabilité des fronts pulsatoires

Sous les hypothèses des sections précédentes, et même dans les cas étudiés antérieurement par Shigesada et Kawasaki (1997), Berestycki et Hamel (2002) et Weinberger (2002), aucun résultat d'unicité n'avait été démontré pour des fronts pulsatoires. Nous avons récemment démontré un tel résultat, sous des hypothèses plus générales que celles considérées dans cette section (présence d'un terme d'advection, domaine périodique, cf. (#7)). En particulier, sous l'hypothèse KPP (H3'), nous avons démontré le résultat suivant.

Théorème 32 (#7). *Soit $c \in \mathbb{R}^*$. Si (c, u_1) et (c, u_2) sont deux solutions du type front pulsatoire de (1), alors il existe $\tau \in \mathbb{R}$ tel que*

$$u_1(t, x) = u_2(t + \tau, x) \text{ pour tout } (t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^N. \quad (5)$$

En particulier, pour chaque direction e et chaque vitesse c , l'ensemble des fronts pulsatoires solutions de (1) est soit un ensemble vide, soit homéomorphe à $\mathbb{R}$.

Les résultats de stabilité obtenus dans (#7) sont vrais sous des hypothèses encore plus générales que celles de l'unicité. En particulier, certains résultats restent vrais sous une hypothèse monostable où l'hypothèse (H3') n'est pas vérifiée. La suppression de cette hypothèse rend d'ailleurs la preuve du résultat beaucoup plus ardue (en particulier la construction de sur-solutions). Afin de simplifier la présentation de ce document, nous ne décrivons toutefois ce résultat que dans un cas simple, correspondant aux hypothèses (H1), (H2) et (H3').

Avant d'énoncer ce résultat de stabilité, rappelons que nous faisons l'hypothèse $\lambda_1 < 0$ et que $p(x)$ est donc l'unique solution stationnaire positive, bornée non nulle de (1). Pour chaque $\lambda \in \mathbb{R}$ et chaque $c \in \mathbb{R}$, rappelons également que l'opérateur $-L_{c,\lambda}$ est défini par (3) et que $\mu_c(\lambda)$ est la valeur propre principale associée à cet opérateur.

Définissons, pour chaque $c \geq c^*(e)$, :

$$\lambda^c = \min \{ \lambda > 0 \text{ tel que } \mu_c(\lambda) = 0 \}, \quad (6)$$

et ψ^c , la fonction propre principale associée à l'opérateur $-L_{c,\lambda^c}$.

On a le résultat suivant :

Théorème 33 (#7). *Supposons que (c, u) est un front pulsatoire solution de (1). Soit $U(t, x)$ la solution du problème de Cauchy (1) avec une donnée initiale U_0 , vérifiant $0 \leq U_0(x) \leq p(x)$ pour tout $x \in \mathbb{R}^N$. Alors il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que, si U_0 vérifie :*

$$\liminf_{\varsigma \rightarrow -\infty} \inf_{x \in \mathbb{R}^N, x \cdot e \leq \varsigma} [U_0(x) - p(x)] > -\varepsilon_0, \quad (7)$$

alors,

1) *si $c > c^*(e)$ et s'il existe $B > 0$ tel que*

$$U_0(x) \sim B e^{-\lambda^c x \cdot e} \psi_{\lambda^c}(x) \text{ quand } x \cdot e \rightarrow \infty, \quad (8)$$

alors

$$\sup_{x \in \mathbb{R}^N} |u(t, x) - U(t + \tau, x)| \rightarrow 0 \text{ quand } t \rightarrow \infty, \quad (9)$$

pour un certain τ unique (donné par la décroissance de u).

2) si $c = c^*(e)$ et s'il existe $B > 0$ tel que

$$U_0(x) \sim B(x \cdot e) e^{-\lambda^{c^*} x \cdot e} \psi_{\lambda^{c^*}}(x) \quad \text{quand } x \cdot e \rightarrow \infty, \quad (10)$$

alors on a à nouveau (9).

L'hypothèse (7) signifie simplement que la donnée initiale U_0 est proche de l'état stationnaire p quand $x \cdot e \rightarrow -\infty$. L'hypothèse (8) signifie quant à elle que la donnée initiale U_0 est proche de l'état stationnaire 0 et ressemble asymptotiquement au front de vitesse c quand $x \cdot e \rightarrow \infty$ (le comportement asymptotique exponentiel de ce front est détaillé dans un article récent : Hamel, 2008).

Notons également que la stabilité du front de vitesse minimale était un problème ouvert même dans des cas relativement simples (couverts par les résultats présentés dans (#7)) où le milieu est invariant par translation dans la direction de propagation (équations du type “shear-flow” dans des cylindres infinis, en milieu homogène).

2 Vitesse de propagation : effets du milieu (#6, 8, 9, 10)

Les résultats de cette section prolongent ceux de la Section 1 du chapitre I, où étaient analysés les effets du milieu sur la persistance d'une population modélisée par l'équation (1). Il s'agit maintenant d'étudier l'effet de l'environnement sur la vitesse minimale $c^*(e)$ définie dans la Section 1.1. Rappelons que cette vitesse minimale a une importance particulière d'un point de vue physique. Elle est en effet liée à la notion plus intuitive de vitesse (asymptotique) de propagation. Sous les hypothèses (H1), (H2), (H3') du Chapitre I et $\lambda_1 < 0$, il existe en effet une vitesse de propagation $w^*(e) \geq 0$ dans la direction e , telle que pour toute donnée initiale à support compact (positive, non nulle) $u(0, x)$, la solution u du problème de Cauchy associé à (1) vérifie (Freidlin et Gärtner, 1979; Weinberger, 2002; Berestycki et al., 2008) :

$$\begin{cases} \lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x + cte) = 0 & \text{pour tout } c > w^*(e), \\ \liminf_{t \rightarrow \infty} u(t, x + cte) > 0 & \text{pour tout } 0 \leq c < w^*(e), \end{cases} \quad \text{unif. sur tout compact.} \quad (11)$$

Cette vitesse de propagation peut être calculée à partir des vitesses minimales $c^*(\zeta)$ des fronts pulsatoires se propageant dans les directions ζ telles que $\zeta \cdot e > 0$ cf. (Weinberger, 2002; Berestycki et al., 2008) :

$$w^*(e) = \min_{\zeta \in \mathbb{S}^{N-1}, \zeta \cdot e > 0} \frac{c^*(\zeta)}{\zeta \cdot e}. \quad (12)$$

En particulier, en dimension 1, les vitesses de propagation dans les directions -1 et 1 sont égales aux vitesses minimales des fronts pulsatoires se propageant dans ces directions : $w^*(\pm 1) = c^*(\pm 1)$. De plus, la formule (12) implique que la plupart des résultats énoncés

dans les sections suivantes pour la vitesse minimale $c^*(e)$ sont également vrais pour la vitesse asymptotique de propagation $w^*(e)$.

Comme dans le Chapitre I, nous définissons le taux de croissance intrinsèque de la population (i.e., en l'absence de compétiteurs) :

$$r(x) := \frac{\partial f}{\partial s}(x, 0).$$

Dans cette section, nous analysons la dépendance de la vitesse minimale $c^*(e)$ par rapport à ce coefficient et au coefficient de diffusion $D(x)$.

2.1 Rôle de l'hétérogénéité

Cette section est le pendant de la Section 1.2 du Chapitre I, où était étudié l'effet de l'hétérogénéité du milieu sur les chances de persistance d'une population. Nous supposons ici que le terme de diffusion $D(x)$ est fixé et ne dépend pas de x . Nous étudions la dépendance de la vitesse $c^* = c^*(e)$ (pour une direction e fixée) par rapport au coefficient $r(x)$, et notons $c^* = c^*[r]$.

Commençons par remarquer qu'à moyenne constante, la présence d'hétérogénéités dans l'environnement augmente la vitesse des fronts par rapport au cas homogène. Rappelons que l'ensemble C , défini au Chapitre I, correspond à la cellule de périodicité.

Théorème 34 (#6). *Supposons que $r_0 = \frac{1}{|C|} \int_C r > 0$. Alors*

$$c^*[r] \geq c^*[r_0] = 2\sqrt{(eDe)r_0}.$$

Plus ces hétérogénéités sont prononcées, plus la vitesse est grande :

Théorème 35 (#6). *Supposons que $\int_C r \geq 0$ et $r \not\equiv 0$. Alors la fonction $B \mapsto c^*[Br]$ est croissante sur $]0, \infty[$.*

2.2 Rôle de la fragmentation

La nature non-autoadjointe de l'opérateur $-\hat{L}_\lambda$ associé à la valeur propre k_λ intervenant dans la formule (4) ne permet pas de formuler k_λ sous la forme d'un quotient de Rayleigh. Ainsi, les méthodes de réarrangement de la Section 1.3 du Chapitre I ne peuvent plus s'appliquer directement. Toutefois, Nadin (2010) a récemment prouvé un résultat comparable au Théorème 12 du Chapitre I, mais pour la vitesse c^* : en dimension 1, nous avons $c^*[r^*] \geq c^*[r]$, où r^* est le réarrangement de Steiner de r , défini dans la Section 1.3. Notons qu'il est également prouvé dans (Nadin, 2010) que ce résultat n'est pas vrai en général en dimension supérieure.

Dans un cas particulier d'environnements binaires unidimensionnels, nous sommes à même de fournir un résultat plus précis décrivant l'effet de la fragmentation. Supposons que le terme de diffusion $D(x)$ est constant et que le terme $r(x) = r_z(x)$ est défini par la Figure 1 : l'habitat, c'est-à-dire là où r_z prend la valeur r^+ , est de mesure l dans chaque

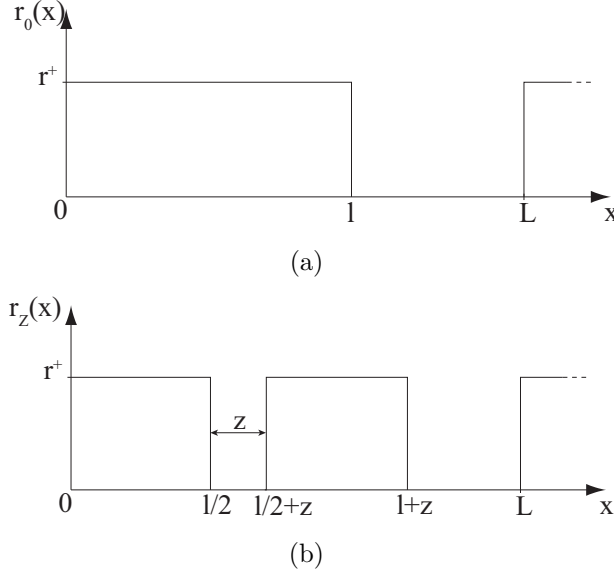


FIGURE 1 – La fonction L -périodique $x \mapsto r_z(x)$, (a) : avec $z = 0$; (b) : avec $z > 0$.

cellule de périodicité $[0, L]$. Pour $z = 0$, cet habitat est simplement un intervalle. Quand z devient positif, l'habitat est fragmenté en deux régions de longueur $l/2$. Nous avons prouvé que la vitesse est d'autant plus faible que la distance minimale séparant deux régions consécutives est grande :

Théorème 36 (#8). *Supposons que $l \in (3L/4, L)$. Alors $z \mapsto c^*[r_z]$ est décroissante sur $[0, (L-l)/2]$, et croissante sur $[(L-l)/2, L-l]$.*

2.3 Milieux rapidement et lentement oscillants

Revenons au cas général de l'équation (1). Une façon d'étudier la dépendance de la vitesse à la fragmentation du milieu est d'analyser l'influence de la taille de la cellule de périodicité sur la vitesse c^* . Considérons l'équation (1) en dimension 1 d'espace, et avec des coefficients L -périodiques en x :

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \frac{\partial}{\partial x} \left(D_L(x) \frac{\partial u}{\partial x} \right) = f_L(x, u), \quad x \in \mathbb{R}, \quad (13)$$

où $D_L(x) = D(x/L)$, et $f_L(x, s) = f(x/L, s)$, pour tout $x \in \mathbb{R}$ et $s \geq 0$, où $D(x)$ et $f(x, s)$ sont 1-périodiques en x . Posons

$$r_L(x) := \frac{\partial f_L}{\partial s}(x, 0).$$

En un certain sens, le milieu est d'autant plus fragmenté que L est petit : nous pouvons par exemple observer que la fonction $L \mapsto \int_0^1 |r'_L(x)| dx$ est décroissante.

Le problème de la dépendance de la vitesse, disons c_L^* , à la période L a d'abord été abordé numériquement dans (Kinezaki et al., 2003, 2006) et (#9). On retrouvait dans

ces cas une croissance de la vitesse c_L^* par rapport à la période, indiquant à nouveau un effet négatif de la fragmentation sur la vitesse de propagation. Ces observations ont été confirmées par un résultat analytique présenté par Nadin (2010). Du fait de cette dépendance monotone de la vitesse c_L^* par rapport à la période L , l'obtention de formules explicites pour les limites $c_0^* := \lim_{L \rightarrow 0} c^*(L)$ et $c_\infty^* := \lim_{L \rightarrow \infty} c^*(L)$ a des conséquences intéressantes :

- les quantités c_0^* et c_∞^* fournissent des bornes pour la vitesse c_L^* ;
- elles permettent ainsi de mesurer l'effet maximal des oscillations du milieu sur la vitesse de propagation ;
- le ratio c_∞^*/c_0^* donne une première indication quantitative de l'effet potentiel des hétérogénéités du milieu sur la vitesse de propagation.

Les résultats que nous présentons dans cette partie soulignent également les rôles fondamentalement différents du terme de diffusion et du terme de réaction sur la vitesse de propagation en milieu hétérogène. Rappelons que dans le cas des milieux homogènes (i.e. avec $D(x) = D_0 = \text{cte}$ et $f(x, u) = f(u)$), et sous l'hypothèse KPP (H3') avec $f'(0) > 0$, la vitesse est donnée par la formule $c^* = 2 \sqrt{f'(0) D_0}$ (Kolmogorov et al., 1937) : les termes de diffusion et de réaction ont ici des rôles comparables. Nous verrons que dans des milieux hétérogènes, la vitesse de propagation peut être très sensible à des perturbations localisées du coefficient de diffusion, alors que ces mêmes perturbations n'ont que peu d'effet sur la vitesse quand elles sont appliquées au terme de réaction.

Enfin, les propriétés de propagation que nous établissons dans des milieux lentement oscillants permettent de préciser le rôle de l'amplitude des hétérogénéités sur la vitesse de propagation. En effet, nos formules pour c_0^* et c_∞^* permettent de décrire le façon exacte le comportement asymptotique de la vitesse $c^*[B r]$ (cf. Théorème 35) quand $B \rightarrow 0$ et $B \rightarrow \infty$.

2.3.1 Milieux rapidement oscillants

Le résultat suivant établit la valeur de la limite $c_0^* = \lim_{L \rightarrow 0} c_L^*$.

Théorème 37 (#8). *Supposons que $\int_0^1 r(x)dx > 0$. Alors,*

$$c_0 := \lim_{L \rightarrow 0^+} c_L^* = 2\sqrt{\langle r \rangle_a \langle D \rangle_h}, \quad (14)$$

où

$$\langle r \rangle_a = \int_0^1 r(x)dx \text{ et } \langle D \rangle_h = \left(\int_0^1 (D(x))^{-1} dx \right)^{-1} = \langle D^{-1} \rangle_a^{-1},$$

correspondent respectivement à la moyenne arithmétique de r et à la moyenne harmonique de D sur l'intervalle $[0, 1]$.

Notons qu'un calcul formel avait permis à Shigesada et al. (1986) d'établir la formule (14) dans le cas de coefficients sinusoïdaux. Le Théorème 37 généralise donc le résultat de Shigesada et al. (1986) et en fournit une preuve rigoureuse.

Notons également que cette formule peut être généralisée à des dimensions supérieures à 1, cf. le théorème 3.3 de El Smaily (2008) dans le cas d'un champ de diffusion à divergence nulle, et la proposition 4.1 de Nadin (2010) dans le cas général.

2.3.2 Milieux lentement oscillants

En dépit des conséquences intéressantes que peut avoir leur étude, les milieux lentement oscillants (i.e. $L \rightarrow \infty$) n'ont été que peu traités dans la littérature. Les articles de Freidlin (1985) et de Evans et Souganidis (1989) y font référence, mais les techniques employées, basées sur la théorie des jeux, et les formules obtenues, sont relativement complexes et ne permettent pas d'obtenir des résultats quantitatifs tels que ceux présentés dans cette section.

Nous avons démontré le résultat suivant :

Théorème 38 (#9, 10). *Supposons que $\max_{x \in [0,1]} r(x) > 0$. La limite $c_\infty^* = \lim_{L \rightarrow \infty} c_L^*$ est bien définie et vérifie :*

$$c_\infty^* = \min_{\lambda \geq j(M), \lambda > 0} \frac{j^{-1}(\lambda)}{\lambda}, \quad (15)$$

où la fonction $j : [M, \infty) \rightarrow [j(M), \infty)$ est définie par :

$$j(k) = \int_0^1 \sqrt{\frac{k - r(x)}{D(x)}} dx \quad (16)$$

pour tout $k \geq M := \max_{x \in [0,1]} r(x)$.

Le résultat obtenu dans (#10) est en fait plus général que celui énoncé ci-dessus. L'existence d'une vitesse limite w_∞^* (dans chaque direction) est en effet prouvée en dimension N et pour une équation plus générale du type :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \operatorname{div}(D_L(x) \nabla u) + q_L(x) \cdot \nabla u + f_L(x, u), \quad t > 0, \quad x = (x_1, \dots, x_N) \in \mathbb{R}^N. \quad (17)$$

Une formule du type (15) pour la vitesse c_∞^* est également proposée pour cette équation dans le cas $N = 1$.

Une première preuve du Théorème 38 est proposée dans (#9) dans le cas particulier où le terme de diffusion $D(x)$ est constant, et pour un terme de croissance $r(x)$ constant par morceaux. La preuve du résultat général proposé dans (#10) est basée sur une méthode de viscosité.

2.3.3 Conséquences des formules (14) et (15)

Milieux lentement oscillants vs milieux rapidement oscillants

Dans certains cas particuliers, la formule (15) permet de calculer explicitement la vitesse c_∞^* . Ainsi, il devient possible de comparer quantitativement c_∞^* et c_0^* . Par exemple,

dans le cas où $D(x)$ est constant et où $r(x)$ est constant par morceaux et prend deux valeurs : $r(x) = r^+ > 0$ sur $[0, 1/2)$ et $r(x) = 0$ sur $[1/2, 1)$ nous avons :

$$c_\infty^* = \frac{8}{9} \sqrt{3 D r^+}.$$

Sous ces mêmes hypothèses, le Théorème 37 montre que $c_0 = \sqrt{2 D r^+}$. Ainsi, nous avons $c_\infty^* = (4\sqrt{6}/9) \times c_0^*$, indépendamment de r^+ .

Le ratio entre les vitesses en milieu lentement oscillant et milieu rapidement oscillant peut en fait être indéfiniment grand. Considérons le cas $r(x) = r^+ > 0$ sur $[0, 1/2[$ et $r(x) = -r^+$ sur $[1/2, 1[$. Dans ce cas on a

$$c_\infty^* = \left(\frac{2}{\sqrt{3}} \right)^{\frac{3}{2}} \sqrt{D r^+},$$

alors que la vitesse tend vers 0 dans des milieux rapidement oscillants : $c_0^* = 2\sqrt{D} \langle r \rangle_a = 0$.

Dans un autre cas particulier, où cette fois le terme de croissance $r = r_0$ est constant, le Théorème 38 permet également d'obtenir une formule simple pour c_∞^* .

Corollaire 39 (#10). *Si $r = r_0$ est constant, nous avons :*

$$c_\infty^* = 2 \langle \sqrt{D} \rangle_h \sqrt{r_0}, \quad (18)$$

où

$$\langle \sqrt{D} \rangle_h = \left(\int_0^1 \frac{dx}{\sqrt{D(x)}} \right)^{-1}$$

est la moyenne harmonique de $\sqrt{D}$.

Sous les mêmes conditions, le Théorème 37 montre que

$$c_0^* = 2 \sqrt{\langle D \rangle_h} \sqrt{r_0}. \quad (19)$$

D'après l'inégalité de Cauchy-Schwarz, le membre de droite de l'équation (18) est plus grand que le membre de droite de (19) (strictement, si le terme de diffusion D est non constant). Ainsi, le rapport $\langle \sqrt{D} \rangle_h / \sqrt{\langle D \rangle_h} \geq 1$ mesure l'accroissement relatif des vitesses de propagation entre un milieu homogénéisé et un milieu oscillant infiniment lentement. Notons que l'inégalité $\langle \sqrt{D} \rangle_h / \sqrt{\langle D \rangle_h} \geq 1$ est cohérente avec le résultat de Nadin (2010) qui prouve que les vitesses c_L^* sont croissantes avec L .

Perturbations du terme de réaction vs perturbation du terme de diffusion

Considérons, une famille de fonctions positives 1-périodiques $(\rho_\varepsilon)_{0 < \varepsilon < 1/2}$ telles que, sur chaque période,

$$\begin{cases} 0 < \rho_\varepsilon \leq 1, \\ 0 < \rho_\varepsilon \leq \varepsilon^\alpha & \text{dans un intervalle de longueur } \varepsilon, \\ \rho_\varepsilon = 1 & \text{dans une intervalle de longueur } 1 - 2\varepsilon, \end{cases} \quad (20)$$

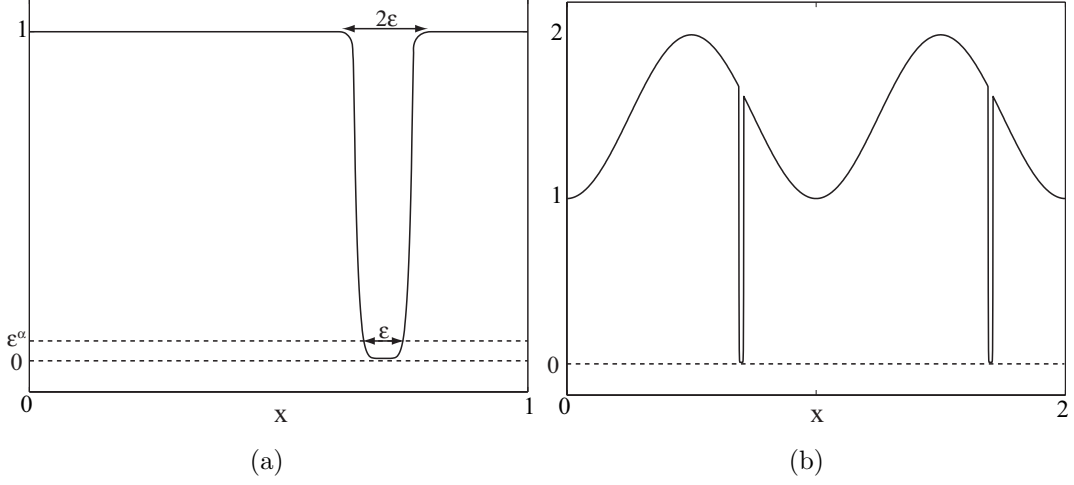


FIGURE 2 – (a) Représentation schématique d’une perturbation ρ_ε ; (b) Une fonction perturbée $x \mapsto \rho_\varepsilon(x) (1 + \sin^2(\pi x))$, avec $\varepsilon = 10^{-2}$ et $\alpha = 3$ dans la définition de ρ_ε .

pour un certain $\alpha > 2$ (cf. Figure 2). Ces fonctions vont jouer le rôle de perturbation (multiplicative) des coefficients $D(x)$ et $r(x)$. Afin de faciliter la présentation des résultats, nous noterons dans cette partie $c_{L,D,r}^*$ la vitesse de propagation associée à l’équation (13).

Commençons par considérer le cas où le coefficient de diffusion D est multiplié par la perturbation ρ_ε , i.e., D est remplacé par $\rho_\varepsilon \times D$. Le Corollaire 39 et la monotonie de l’application $L \mapsto c_{L,\rho_\varepsilon D,r}^*$ permettent d’affirmer que

$$0 < c_{L,\rho_\varepsilon D,r}^* \leq c_{\infty,\rho_\varepsilon D,\max r}^* \leq 2 \varepsilon^{\alpha/2-1} \sqrt{\max D} \sqrt{\max r}.$$

Par conséquent,

$$\forall L > 0, \quad c_{L,\rho_\varepsilon D,r}^* \rightarrow 0 \quad \text{quand } \varepsilon \rightarrow 0. \quad (21)$$

Considérons maintenant le cas où le terme de réaction f est multiplié par la perturbation ρ_ε , i.e., r est remplacé par $\rho_\varepsilon \times r$.

En utilisant la monotonie de l’application $L \mapsto c_{L,D,\rho_\varepsilon r}^*$ et le résultat du Théorème 37, nous obtenons l’inégalité :

$$\forall L > 0, \quad c_{L,D,\rho_\varepsilon r}^* \geq c_{0,D,\rho_\varepsilon r}^* = 2 \sqrt{\langle D \rangle_h} \sqrt{\langle \rho_\varepsilon r \rangle_a}.$$

Par définition de ρ_ε , il vient

$$\forall L > 0, \quad \liminf_{\varepsilon \rightarrow 0} c_{L,D,\rho_\varepsilon r}^* \geq 2 \sqrt{\langle D \rangle_h} \sqrt{\langle r \rangle_a} > 0. \quad (22)$$

Finalement, les formules (21) et (22) montrent que de petites perturbations du coefficient de diffusion peuvent réduire de façon significative les vitesses de propagation, alors que ces mêmes perturbations n’ont que peu d’effet quand elles sont appliquées au terme de réaction. Ainsi, une zone où $D(x) \ll 1$ joue le rôle d’une barrière. Ce phénomène n’apparaît sans doute pas dans le cas d’équations avec dispersion non-locale comme celles présentées en Section 1.3.

Petites et grandes amplitudes du terme de réaction

Une autre conséquence du Théorème 38 est l'obtention d'un équivalent de la vitesse de propagation pour les grandes amplitudes du terme de réaction. Ce résultat vient préciser le résultat du Théorème 35. En utilisant les notations des Théorèmes 35, 37 et 38, nous avons

Corollaire 40 (#10). *Pour tout $L > 0$, $c^*[Br]$ vérifie :*

$$\begin{aligned} c^*[Br] &\sim c_\infty^* \times \sqrt{B} \quad \text{quand } B \rightarrow \infty, \\ c^*[Br] &\sim c_0^* \times \sqrt{B} = 2\sqrt{B} \sqrt{\langle D \rangle_h \langle r \rangle_a} \quad \text{quand } B \rightarrow 0. \end{aligned}$$

Notons qu'un résultat similaire est vrai en dimension $N \geq 1$. Cependant, nous n'avons pas établi de formule pour c_∞^* dans le cas $N > 1$ (une formule pour c_0^* est par contre proposée dans la proposition 4.1 de Nadin, 2010).

3 Discussion

Les milieux hétérogènes périodiques offrent un cadre de travail permettant de généraliser la notion de front, avec les fronts pulsatoires, et de décrire assez précisément ces solutions. En outre, ce cadre permet d'obtenir des premiers résultats sur l'effet des hétérogénéités et de la fragmentation sur la vitesse de propagation des solutions d'équations de réaction-diffusion.

La notion de front peut être étendue à des milieux hétérogènes plus généraux que les milieux périodiques. Ainsi, une notion de front de transition généralisé a été introduite par Berestycki et Hamel (2007) (voir également Berestycki et Hamel, 2012, et le Chapitre III, Section 2.3), parallèlement à une autre notion plus restrictive de front généralisé introduite par H. Matano (communications orales). Plus récemment, une notion de front critique, recouvrant dans certains cas les notions précédentes, a été proposée par Nadin (2012). Des résultats d'existence et d'unicité ainsi que des résultats de non-existence commencent à apparaître pour ces différents types de fronts (Mellet et al., 2009, 2010; Nolen et Ryzhik, 2009; Nolen et al., 2012; Nadin et Rossi, 2012; Zlatoš, 2012).

Toutefois, peu de résultats permettent de décrire les dépendances entre vitesse de propagation (vitesse asymptotique de propagation ou vitesse minimale des fronts) et hétérogénéités du milieu dans les milieux non-périodiques (voir Kinezaki et al., 2006, pour une étude numérique). Une des difficultés vient de la notion de valeur propre principale, qui n'est pas toujours bien définie dans de tels milieux.

Nous avons proposé à Jimmy Garnier, dans le cadre de sa thèse que nous avons co-encadrée avec François Hamel, de développer des méthodes spécifiques à l'étude des phénomènes de propagation dans des milieux hétérogènes non-périodiques en étudiant le problème suivant (suggéré par Odo Diekmann à la suite d'un exposé que j'ai donné en 2009 à Orsay). Dans la Section 2.3.2, nous considérons des milieux périodiques lentement oscillants, et donnons une formule pour la limite des vitesses $c_\infty^* = \lim_{L \rightarrow \infty} c_L^*$, lorsque la période L tend vers l'infini. Si, au lieu de considérer cette limite, nous considérons directement

un milieu qui oscille de plus en plus lentement quand $x \rightarrow \infty$, pourrions-nous toujours définir une vitesse de propagation ? Si oui, quelle serait cette vitesse ?

Ainsi, en collaboration avec Thomas Giletti et Grégoire Nadin, Jimmy a considéré le problème suivant. Dans l'équation (13), supposons que D_L est constant et que f_L ne dépend pas de L , mais que le taux de croissance $r(x) = \frac{\partial f_L}{\partial s}(x, 0)$ vérifie $r(x) = r_0(\phi(x))$, où r_0 est une fonction 1-périodique et ϕ est une fonction strictement croissante et telle que $\lim_{x \rightarrow \infty} \phi(x) = \infty$. Ainsi, la fonction ϕ décrit la déformation de l'environnement périodique r_0 en un environnement qui oscille de plus en plus lentement quand $x \rightarrow \infty$. Le but de leur travail était d'étudier l'effet de ϕ sur la vitesse asymptotique de propagation. Leurs résultats, décrits dans l'article (Garnier et al., 2012) montrent que, suivant la façon dont l'environnement oscille à l'infini, la vitesse de propagation peut être unique ou non. Plus précisément, si la période augmente rapidement (i.e., si ϕ croît sous-logarithmiquement) alors la vitesse de propagation oscille entre deux valeurs, tandis que si la période augmente lentement (i.e., si ϕ croît sur-logarithmiquement) alors il existe une vitesse asymptotique de propagation et cette vitesse est égale à la vitesse c_∞^* que nous définissons dans la Section 2.3.2. Leur travail met donc en évidence un effet des hétérogénéités spatiales dans des environnements non-périodiques, en exhibant un phénomène qui n'avait jusqu'à présent pas été observé dans ce type de milieu.

Chapitre III

Colonisation d'un milieu homogène

Nouvelles propriétés de l'équation de Fisher-KPP

Sommaire

1	Vitesse de propagation : effets de la population initiale (#11, 12)	45
1.1	Phénomènes d'accélération	47
1.2	Aplatissement des solutions	48
1.3	Lien avec les modèles intégro-différentiels	49
1.4	Discussion	51
2	Analyse de la structure interne des fronts (#13, 14)	52
2.1	Structure des fronts tirés	54
2.2	Structure des fronts poussés	55
2.3	Vers une nouvelle définition des fronts poussés et tirés	56
2.4	Discussion	57
3	Rôle de l'effet Allee dans le maintien de la diversité génétique (#14)	58
3.1	Dynamique des fractions génétiques	59
3.2	Erosion de la diversité génétique en l'absence d'effet Allee	60
3.3	Conservation de la diversité génétique en présence d'un effet Allee fort	62
3.4	Quelques remarques	64
3.5	Discussion	65
4	Perspectives	66

Les travaux présentés dans cette section portent sur des équations de la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad (1)$$

comme l'équation de Fisher-KPP, introduite par Kolmogorov et al. (1937) et Fisher (1937) pour modéliser la propagation d'un gène avantageux. Cette équation, très étudiée tout au long du 20^{ème} siècle, intervient dans de nombreux domaines d'applications, et notamment en dynamique des populations (Grindrod, 1996; Shigesada et Kawasaki, 1997; Murray, 2002; Cantrell et Cosner, 2003) où la quantité $u = u(t, x)$ correspond comme dans le Chapitre I à une densité de population. Nos travaux apportent un éclairage nouveau sur les propriétés de cette équation.

Une des caractéristiques les plus étudiées de ce type d'équations est l'existence, sous certaines conditions, de solutions du type front (ou "travelling wave"). Rappelons qu'un front 1D se propageant de gauche à droite avec la vitesse $c > 0$ est une solution particulière de (1) de la forme $u(t, x) = U(x - ct)$. Cette solution décrit l'invasion d'un état stationnaire de l'équation (par exemple 0, si $f(0) = 0$) par un autre état stationnaire (par exemple 1, si $f(1) = 0$) avec une vitesse c constante et un profil U également constant au cours du temps.

Si ces phénomènes de propagation à vitesse constante sont bien étudiés, tant dans les milieux homogènes que dans les milieux hétérogènes (cf. Chapitre II), les événements de propagation à vitesse croissante ne bénéficient quant à eux que d'un traitement mathématique très partiel. Ils ont pourtant toute leur importance dans le cadre de la migration d'espèces. Dans la Section 1, nous décrivons des solutions de (1) totalement différentes des solutions du type front : ces solutions se propagent en accélérant et se déforment au cours du temps. Nous montrons que ces solutions apparaissent lorsque l'on considère le problème de Cauchy associé à (1), avec des données initiales qui décroissent lentement à l'infini.

Dans la Section 2, nous considérons cette fois les solutions du type front de l'équation (1). Depuis les articles de Kolmogorov et al. (1937) et Fisher (1937), de très nombreux travaux ont été consacrés à l'analyse de ces fronts. Ces travaux portent généralement sur les vitesses de propagation des solutions, le profil des fronts, leur stabilité, l'existence ou l'unicité des solutions. L'évolution de la "structure interne" de ces fronts restait jusqu'à maintenant inconnue. En supposant qu'à un temps t fixé, le front est constitué de plusieurs fractions (sous-groupes), nous étudions la dynamique de cette structure interne en décrivant l'évolution spatio-temporelle de ces fractions.

Enfin, dans la Section 3 nous appliquons les résultats de la section précédente afin de décrire la dynamique de la structure génétique spatiale d'une population au cours d'une colonisation. Nous nous intéressons en particulier au rôle de l'effet Allee, qui correspond à une baisse de fertilité à faible densité. Alors que de nombreuses études consacrées à l'effet Allee (notamment la nôtre en Section 3 du Chapitre I) soulignent son rôle défavorable, nous montrons ici qu'il peut permettre le maintien de la diversité génétique au cours d'une colonisation.

1. INTRODUCTION

1.1. It is now fifty years since the publication of *The Origin of the British Flora* by Clement Reid (1899). In it is suggested an interesting numerical problem on the rate of dispersal of plants. Reid states: 'Though the post-glacial period counts its thousands of years, it was not indefinitely long, and few plants that merely scatter their seed could advance more than a yard in a year, for though the seed might be thrown further, it would be several seasons before an oak for instance, would be sufficiently grown to form a fresh starting point. The oak, to gain its present most northerly position in North Britain after being driven out by the cold, probably had to travel fully six hundred miles, and this without external aid would take something like a million years.'

(...)

Of the population spread out after n generations, that proportion lying outside a circle of radius R is

$$p = \int_R^\infty \exp[-r^2/na^2] 2r dr/na^2 = \exp\{-R^2/na^2\}. \quad (4)$$

(...)

We then have $R/a < 300 \sqrt{(\log 9,000,000)} = 1200$.

In the original form of the problem as stated by Reid, R is given as 600 miles. It then follows that a (the root mean square distance of daughter oaks about their parent) $> \frac{1}{2}$ mile. On these premises the conclusion which Reid reached appears inescapable—namely, that animals such as rooks must have played a major role as agents of dispersal.

FIGURE 1 – Extraits de l'article de Skellam (1951).

1 Vitesse de propagation : effets de la population initiale (§11, 12)

En 1899, dans son mémoire intitulé “The origin of the British flora”, Reid (1899) a soulevé le paradoxe suivant : la vitesse de recolonisation du continent européen par certaines espèces végétales à la fin de la dernière ère glaciaire (fin du Pléistocène, il y a 11 000 ans) fut très élevée et ne pouvait, d’après Reid, être expliquée en utilisant les distances moyennes de dispersion et les capacités reproductives connues pour ces espèces. Ce paradoxe a été formalisé par Skellam (1951), voir la Figure 1.

De nos jours on qualifie de “paradoxe de Reid” toute recolonisation plus rapide que prévue sur la base des capacités de dispersion connues. Une des explications avancées par Reid est la présence d’événements de dispersion à longue distance. Depuis Mollison (1977), il est admis que, pour une distance moyenne de dispersion fixée, des modèles prenant en compte de tels événements de dispersion à longue distance conduisent à des vitesses de propagations bien plus rapides que les modèles diffusifs classiques dont l’hypothèse sous-jacente est une dispersion gaussienne. Ainsi, au cours des années 90, plusieurs auteurs ont tâché de résoudre le paradoxe de Reid en proposant des modèles d’équations intégral-différentielles dans lesquels le noyau de dispersion n’est pas nécessairement gaussien (Kot et al., 1996; Clark, 1998). Leurs résultats, essentiellement numériques, montrent que des noyaux de dispersion dont la décroissance est lente à l’infini (ces noyaux sont non-exponentiellement bornés, que nous abrégeons par la suite par NEB) conduisent à des vitesses de propagation croissantes au cours du temps : la région occupée par la population s’étend en accélérant. Ainsi, un choix adéquat de noyau de dispersion permet de bien approcher les données paléontologiques de vitesses de recolonisation de la fin du Pléisto-

cène. Depuis, dans l'ensemble de la littérature écologique et mathématique, on retrouve la vision selon laquelle les modèles intégro-différentiels avec noyau NEB conduisent à une accélération (voir la Section 1.3), tandis que les modèles diffusifs, tels que les modèles de réaction-diffusion, conduisent à des vitesses de propagation constantes.

Pour des problèmes de colonisation classiques, la population initiale (à $t = 0$, moment où l'on commence à modéliser) est généralement à support compact ou à décroissance gaussienne ou exponentielle et, dans ce cas, on sait que les modèles de réaction-diffusion du type (1) conduisent à des fronts de propagation se déplaçant à vitesse constante c , et dont le profil est constant dans le repère mobile de vitesse c (Kolmogorov et al., 1937; Uchiyama, 1978; Bramson, 1983). Pour les problèmes de recolonisation, la population à $t = 0$ peut être bien différente. En effet, après un événement de colonisation-rétraction, la densité de population n'est pas liée aux capacités dispersives de la population et peut être de type NEB. On connaît par exemple depuis peu (Provan et Bennett, 2008) l'existence de refuges cryptiques très au-delà de la limite de population supposée par Reid.

Ainsi, dans [HR10] nous nous sommes attachés à l'étude mathématique complète des modèles classiques du type (1) pour des données initiales NEB. Nous prouvons ainsi que les modèles diffusifs peuvent engendrer des propagations à vitesse croissante, avec des profils se déformant au cours du temps. Nous retrouvons en fait les vitesses de propagation que l'on obtiendrait avec des modèles intégro-différentiels, et donnons de ce fait, dans [RHFFK10] une explication alternative à la dispersion à longue distance pour le paradoxe de Reid. Nous détaillons les principaux résultats mathématiques obtenus dans ces travaux.

On s'intéresse au problème 1D suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), & t > 0, \quad x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (2)$$

où la fonction $f \in C^{1,\delta}([0, 1])$ vérifie une hypothèse du type KPP (cf. (H3'), Chapitre I) :

$$f(0) = f(1) = 0, \quad 0 < f(s) \leq f'(0)s \quad \text{pour tout } s \in]0, 1[. \quad (3)$$

La condition initiale $u_0 : \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$ est asymptotiquement du type “front”, au sens où :

$$u_0 > 0 \text{ dans } \mathbb{R}, \quad \liminf_{x \rightarrow -\infty} u_0(x) > 0 \quad \text{et} \quad \lim_{x \rightarrow \infty} u_0(x) = 0. \quad (4)$$

De plus, on suppose que u_0 décroît plus lentement que n'importe quelle fonction exponentielle quand $x \rightarrow \infty$:

$$\forall \varepsilon > 0, \quad u_0(x) e^{\varepsilon x} \rightarrow \infty \text{ quand } x \rightarrow \infty. \quad (5)$$

Nous dirons par la suite qu'une telle fonction u_0 est non exponentiellement bornée (NEB). Cette dernière condition est vérifiée en particulier si $u'_0(x) = o(u_0(x))$ quand $x \rightarrow \infty$.

Voici trois exemples de fonctions NEB qui nous serviront à illustrer nos résultats :

- 1) les fonctions logarithmiquement souslinéaires :

$$u_0(x) = C e^{-\alpha x / \ln x} \text{ pour } x \text{ assez grand,} \quad (6)$$

avec $\alpha, C > 0$;

- 2) les fonctions dont le logarithme est une puissance < 1 de x :

$$u_0(x) = C e^{-\beta x^\alpha} \text{ pour } x \text{ assez grand,} \quad (7)$$

avec $\alpha \in]0, 1[$ et $\beta, C > 0$;

- 3) les fonctions à décroissance algébrique :

$$u_0(x) = C x^{-\alpha} \text{ pour } x \text{ assez grand,} \quad (8)$$

avec $\alpha, C > 0$.

1.1 Phénomènes d'accélération

Pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$ et $t \geq 0$, on définit l'ensemble de niveau λ de $u(t, \cdot)$ par :

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

Notre premier résultat montre que la solution se propage avec une vitesse asymptotique infinie :

Théorème 41 (#11, 12). *Supposons que u_0 vérifie (4) et (5). Alors pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$,*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\min E_\lambda(t)}{t} = \infty. \quad (9)$$

Ce résultat ne concerne que la vitesse asymptotique. Il n'est donc pas très précis au sens où, pour toutes les données initiales NEB, cette vitesse est précisément égale à ∞ . Le résultat suivant précise la dépendance entre les ensembles de niveaux $E_\lambda(t)$ et le type de décroissance de la donnée initiale.

Théorème 42 (#11, 12). *Supposons que u_0 vérifie (4), (5) et que $u_0(x)$ est décroissante pour x assez grand et vérifie $u_0''(x) = o(u_0(x))$ quand $x \rightarrow \infty$. Pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$, tout $\varepsilon \in]0, f'(0)[$, tous $\gamma > 0$ et $\Gamma > 0$, il existe un temps T à partir duquel nous avons l'encadrement suivant pour les ensembles $E_\lambda(t)$:*

$$E_\lambda(t) \subset u_0^{-1} \left\{ [\gamma e^{-(f'(0)+\varepsilon)t}, \Gamma e^{-(f'(0)-\varepsilon)t}] \right\}. \quad (10)$$

Illustrons ce résultat au travers des quatre exemples cités ci-dessus :

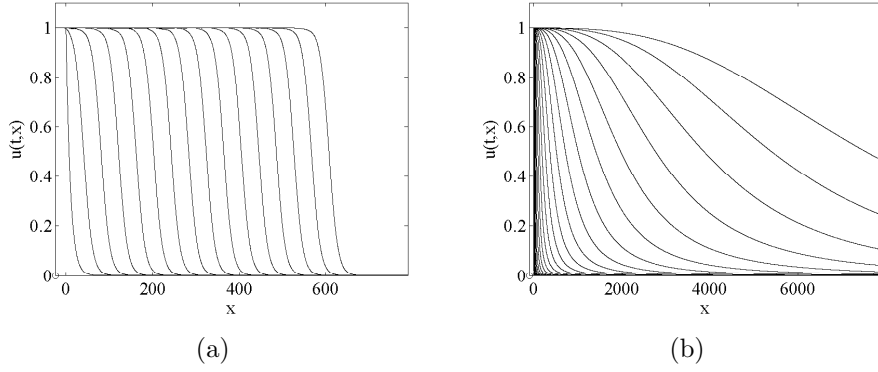


FIGURE 2 – Solution $u(t, x)$ de l'équation (2) avec $f(u) = u(1 - u)$ en des temps successifs. (a) : avec la donnée initiale exponentiellement bornée $u_0(x) = e^{-\frac{x}{10}}$ (pour $x \geq 0$), aux temps $t = 0, 4, 8 \dots 60$; (b) : avec la donnée initiale NEB $u_0(x) = 1/(1 + x^3)$, aux temps $t = 0, 1, 2 \dots 27$.

- exemple 1) Dans ce cas, la vitesse moyenne de propagation augmente logarithmiquement. Les ensembles de niveaux vérifient :

$$\min E_\lambda(t) \sim \max E_\lambda(t) \sim f'(0) \alpha^{-1} t \ln t \quad \text{quand } t \rightarrow \infty.$$

- exemple 2) La position des lignes de niveaux est en $t^{1/\alpha}$:

$$\min E_\lambda(t) \sim \max E_\lambda(t) \sim f'(0)^{1/\alpha} \beta^{-1/\alpha} t^{1/\alpha} \quad \text{quand } t \rightarrow \infty.$$

- exemple 3) Dans ce cas, les lignes de niveaux se déplacent exponentiellement vite :

$$\ln(\min E_\lambda(t)) \sim \ln(\max E_\lambda(t)) \sim f'(0) \alpha^{-1} t \quad \text{quand } t \rightarrow \infty.$$

Ces exemples peuvent bien sûr être généralisés, et on voit qu'avec un bon choix de donnée initiale, les ensembles de niveaux peuvent se déplacer aussi vite que l'on veut.

1.2 Aplatissement des solutions

En termes de vitesse de propagation des ensemble de niveaux, les Théorèmes 41 et 42 montrent que la solution de l'équation (2) avec une donnée initiale NEB se comporte totalement différemment du cas classique, où la donnée initiale est exponentiellement bornée. La Figure 2 illustre cette différence. Dans le cas NEB, non seulement la solution tend à accélérer, mais elle tend également à s'aplatir. Nous avons pu démontrer ce résultat sous une hypothèse technique supplémentaire sur u_0 vérifiée par la plupart des exemples classiques de fonctions NEB (en particulier dans les trois exemples ci-dessus).

Théorème 43 (#11, 12). *Supposons que u_0 vérifie (4), (5) et que $u'_0/u_0 \in L^p(\mathbb{R}) \cap C^{2,\theta}(\mathbb{R})$ pour un certain $p \in (1, \infty)$ et $\theta \in]0, 1[$. Alors, la solution u de (2) vérifie :*

$$\|u_x(t, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \rightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow \infty. \quad (11)$$

1.3 Lien avec les modèles intégréo-différentiels

Dans le cadre de sa thèse, que nous avons co-encadrée avec François Hamel, Jimmy Garnier a travaillé à la démonstration rigoureuse des résultats de Kot et al. (1996) et Clark (1998). Ces résultats, essentiellement numériques, montraient l'existence de phénomènes d'accélération dans des modèles intégréo-différentiels décrivant des événements de dispersion à longue distance.

Les modèles étudiés par Garnier (2011) ont la forme suivante :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = J \star u - u + f(u), & t > 0, \quad x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (12)$$

où $\star$ désigne le produit de convolution et J est appelé noyau de dispersion.

Dans le cas classique, étudié par exemple dans les travaux de Weinberger (1982, 2002) et de Coville et Dupaigne (2007), et dans de nombreux autres articles (Aronson, 1977; Diekmann, 1979; Thieme, 1979; Lutscher, 2007, 2008), une hypothèse “EB” est faite *sur le noyau J* :

$$\exists \eta > 0 \text{ tel que } \int_{\mathbb{R}} J(x) e^{\eta|x|} dx < \infty. \quad (13)$$

Dans ce cas, l'étude de l'équation (12) montre que ses solutions ont un comportement comparable au comportement des solutions d'équations de réaction-diffusion classiques (existence de fronts, vitesse asymptotique de propagation finie,...). Son intérêt est donc limité. Dans le cas étudié par Jimmy Garnier, une hypothèse NEB est faite sur le noyau J . Les résultats sont dans ce cas radicalement différents du cas classique. Même dans le cas d'une donnée initiale u_0 à support compact, les résultats présentés dans (Garnier, 2011) montrent que ces noyaux NEB conduisent systématiquement à des phénomènes d'accélération comparables à ceux décrits dans le Théorème 42. Ces résultats soulignent l'importance de la prise en compte d'événements de dispersion à longue distance lors de la modélisation de phénomènes d'expansion. Je détaillerai ci-dessous les principaux résultats de l'article (Garnier, 2011).

1.3.1 Hypothèses sur f et J

La fonction $f \in C^{1,\delta}([0, 1])$ est ici du type monostable, mais pas nécessairement KPP :

$$f(0) = f(1) = 0, \quad f(s) > 0 \text{ pour tout } s \in]0, 1[, \text{ et } f'(0) > 0. \quad (14)$$

Le noyau de dispersion J est une fonction positive, paire, d'intégrale 1 et de moment d'ordre 1 fini (distance moyenne de dispersion finie) :

$$J > 0, \quad J(x) = J(-x), \quad \int_{\mathbb{R}} J(x) dx = 1 \text{ et } \int_{\mathbb{R}} |x| J(x) dx < \infty. \quad (15)$$

De plus, le noyau est supposé à “queue lourde”, i.e., c'est une fonction NEB :

$$J'(x) = o(J(x)) \text{ quand } |x| \rightarrow \infty. \quad (16)$$

1.3.2 Principaux résultats

J. Garnier s'est intéressé à la solution du problème de Cauchy (12) avec une donnée initiale $u_0 \not\equiv 0$ à support compact.

Le premier résultat de J. Garnier montre, comme le Théorème 41 dans le cas de l'équation de réaction-diffusion (2) avec donnée initiale NEB, que la vitesse asymptotique de propagation de la solution est infinie (dans les deux directions) :

Théorème 44 (Garnier (2011)). *Supposons que J vérifie (15) et l'hypothèse NEB (16). Alors, pour tout $\lambda \in]0, 1[$,*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\min\{E_\lambda(t) \cap [0, \infty[\}}{t} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{-\max\{E_\lambda(t) \cap (-\infty, 0] \}}{t} = \infty. \quad (17)$$

Le résultat suivant donne une “borne inférieure” pour les ensembles de niveaux $E_\lambda(t)$, et implique que les ensembles de niveaux se déplacent en accélérant :

Théorème 45. *Supposons que J vérifie (15) et l'hypothèse NEB (16). Pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$ et $\varepsilon \in]0, f'(0)[$, il existe un temps T à partir duquel :*

$$E_\lambda(t) \subset J^{-1} \left\{ \left] 0, e^{-(f'(0)-\varepsilon)t} \right] \right\}, \quad (18)$$

où pour tout $A \subset]0, J(0)[$, $J^{-1}\{A\}$ désigne l'image réciproque de A par J .

Sous des hypothèses complémentaires sur le noyau, il est possible d'établir une “borne supérieure” pour les ensembles de niveaux.

Hypothèse 46. *Il existe $\sigma > 0$ tel que $x \mapsto |J'(x)/J(x)|$ est décroissante sur $[\sigma, \infty[$, et il existe $\varepsilon_0 \in]0, 1[$ tel que*

$$\int_{\mathbb{R}} J(z)^{\varepsilon_0} dz < \infty. \quad (19)$$

Hypothèse 47. *On suppose cette fois que*

$$\left| \frac{J'(x)}{J(x)} \right| = O\left(\frac{1}{|x|}\right) \text{ quand } |x| \rightarrow \infty. \quad (20)$$

Théorème 48. *Supposons que J vérifie (15) et (16) et l'une ou l'autre des Hypothèses 46 et 47. Alors, il existe $\rho > f'(0)$ tel que pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$, il existe un temps T à partir duquel :*

$$E_\lambda(t) \subset J^{-1} \left\{ [e^{-\rho t}, J(0)] \right\}. \quad (21)$$

Les Théorèmes 45 et 48 donnent une estimation de la position des ensembles de niveaux $E_\lambda(t)$ en temps grand. En particulier, pour tout niveau $\lambda \in]0, 1[$ et tout élément $x_\lambda(t) \in E_\lambda(t)$, nous avons (en temps grand) :

$$\min \left(J^{-1} \left(e^{-(f'(0)-\varepsilon)t} \right) \cap [0, \infty[\right) \leq |x_\lambda(t)| \leq \max \left(J^{-1} \left(e^{-\rho t} \right) \cap [0, \infty[\right). \quad (22)$$

Pour des noyaux J dont le comportement quand $x \rightarrow \infty$ serait celui des exemples 1), 2) et 3) ci-dessus, l'hypothèse 46 est toujours vérifiée. On aboutit alors aux encadrements suivants :

- exemple 1)

$$\frac{f'(0) - \varepsilon}{\alpha} t \ln(t) \leq |x_\lambda(t)| \leq \frac{\rho}{\alpha} t \ln(t) \text{ pour } t \text{ grand}; \quad (23)$$

- exemple 2)

$$\left(\frac{f'(0) - \varepsilon}{\beta} \right)^{1/\alpha} t^{1/\alpha} \leq |x_\lambda(t)| \leq \left(\frac{\rho}{\beta} \right)^{1/\alpha} t^{1/\alpha} \text{ pour } t \text{ grand}; \quad (24)$$

- exemple 3)

$$\frac{f'(0) - \varepsilon}{\alpha} t \leq \ln(|x_\lambda(t)|) \leq \frac{\rho}{\alpha} t \text{ pour } t \text{ grand}. \quad (25)$$

Notons que la borne supérieure fournie par le Théorème 48 est moins précise que celle donnée par le Théorème 42 : on peut se demander si la constante ρ du Théorème 48 peut être choisie aussi près que l'on veut de $f'(0)$. La démonstration du Théorème 48 ne permet pas de l'affirmer. Dans le cas des équations de Fisher-KPP avec diffusion fractionnaire,

$$\frac{\partial u}{\partial t} + (-\Delta)^\alpha u = f(u),$$

avec $\alpha \in (0, 1)$, on peut noter que les résultats de Cabré et Roquejoffre (2009, 2012) montrent que les ensembles de niveaux se propagent à vitesse exponentielle, comme dans l'exemple 3) ci-dessus. Leurs estimations sont cependant plus précises ; pour toute donnée initiale décroissante $u_0 \leq C x^{-2\alpha}$ pour $x > 0$, le théorème 1.5 de (Cabré et Roquejoffre, 2012) montre que tout ensemble de niveau $\lambda \in (0, 1)$ est compris entre $e^{\frac{f'(0) - \varepsilon}{2\alpha} t}$ et $e^{\frac{f'(0) + \varepsilon}{2\alpha} t}$. Le cas des données initiales plus lentement décroissantes est traité dans Felmer et Yangari (2012). Dans l'esprit de nos travaux présentés en Section 1.1, ils trouvent dans ce cas des vitesses exponentielles de propagation supérieures à celles trouvées par Cabré et Roquejoffre (2009, 2012), et qui dépendent explicitement de la décroissance de la donnée initiale.

1.4 Discussion

Les résultats de cette section montrent que modèles de réaction-diffusion et modèles intégrés-différentiels peuvent aboutir, via des mécanismes différents, à des phénomènes d'accélération et des propagations à grande vitesse. Dans le cas de la recolonisation post-glaciaire, l'existence de tels phénomènes ne permet donc pas d'établir de façon sûre quels mécanismes (recolonisation à partir de refuges cryptiques vs dispersion à longue distance) ont permis d'aboutir à la distribution actuelle des espèces en Europe du Nord et en Amérique du Nord. En revanche, la structure génétique spatiale induite par une propagation diffusive pourrait s'avérer différente de celle induite par la dispersion à longue distance. Les résultats de la section suivante permettent de décrire l'évolution de la structure génétique spatiale d'une population au cours d'une colonisation, dans le cas d'une dispersion diffusive.

2 Analyse de la structure interne des fronts (§13, 14)

Classiquement, les solutions du type front sont uniquement caractérisées par une vitesse de propagation c et un profil U . L'objectif de cette section est de caractériser plus finement ces solutions. En supposant qu'un front est composé de plusieurs fractions, nous analysons la dynamique spatio-temporelle de chacune des fractions. Cela permet de décrire la dynamique de la “structure interne” du front.

En se basant sur ces résultats, nous définissons de nouvelles notions de solutions *poussées* et *tirées* de problèmes de réaction-dispersion. Ces nouvelles notions, compatibles avec celles initialement introduites par Stokes (1976) ont l'avantage d'être plus intuitives et applicables à un spectre plus général d'équations.

Nous verrons dans la section suivante (Section 3) que ces résultats ont des implications en génétique des populations.

Nous considérons ainsi les solutions du type front ($u(t, x) = U(x - ct)$) d'équations de la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad t > 0, \quad x \in \mathbb{R}. \quad (26)$$

Nos résultats couvrent les trois grands types de termes de réaction. Dans tous les cas on a $f(0) = f(1) = 0$ et :

- (A) **Monostable** f est *monostable* si $f'(0) > 0$, $f'(1) < 0$ et $f > 0$ dans $]0, 1[$. Cela peut correspondre au cas KPP ou modéliser un effet Allee faible si le taux de croissance *per capita* n'atteint pas son maximum en $u = 0$, cf. Section 3.4.
- (B) **Bistable** f est *bistable* si $\int_0^1 f(s) ds > 0$, $f'(0) < 0$, $f'(1) < 0$ et s'il existe $\rho \in]0, 1[$ tel que $f < 0$ dans $]0, \rho[$ et $f > 0$ dans $]\rho, 1[$. Cette hypothèse correspond à l'hypothèse (HA) de la Section 3 du Chapitre I (avec en plus $f'(1) < 0$) et permet de modéliser un effet Allee fort (cf. Section 3).
- (C) **Ignition** f est du type *ignition* si $f'(1) < 0$ et s'il existe $\rho \in]0, 1[$ tel que $f = 0$ dans $]0, \rho[$ et $f > 0$ dans $]\rho, 1[$. Ce terme de réaction intervient rarement dans des problèmes de dynamique des populations (cela correspondrait à un effet Allee faible, cf. Section 3.4), mais est utilisé en combustion. Dans ce cas, u correspond à une température et ρ est la température d'ignition, cf. (Berestycki et al., 1985) et (§22).

Aronson et Weinberger (1975, 1978) et Kanel (1961) ont prouvé que l'équation (26) avec des termes de réaction monostables, bistables ou du type ignition admet bien des solutions du type front. Ces fronts vérifient une équation elliptique semilinéaire. Dans les cas (B) et (C), il existe un unique front (c, U) , avec $c > 0$. Dans le cas monostable, il existe une vitesse minimale $c^* > 0$ telle que, pour tout $c \geq c^*$, il existe un unique front (c, U) .

Afin d'analyser l'évolution de la structure interne de ces fronts nous utilisons un formalisme proche de celui proposé dans l'article d'écologie (Hallatschek et Nelson, 2008). Ainsi, nous supposons que la solution u de (26) est composée de différentes fractions $(v^i(x))_{i \in I \subset \mathbb{N}}$

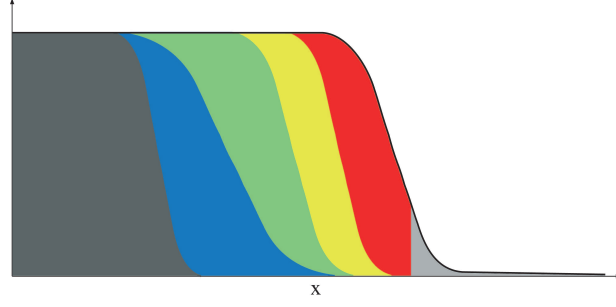


FIGURE 3 – Une représentation schématique d'un front U (courbe noire) composé de six fractions. Chaque fraction est représentée avec une couleur différente, et avec une épaisseur correspondant à la densité v^i de la fraction en chaque position x .

(voir la Figure 3). En particulier, à $t = 0$,

$$u(0, x) = U(x) = \sum_{i \in I} v_0^i(x) \quad \text{pour tout } x \in \mathbb{R}.$$

De plus, nous supposons que les fractions v^i sont identiques au sens où elles diffusent et croissent de la même façon. Cela signifie (cf. Vlad et al., 2004; Hallatschek et Nelson, 2008) que les différentes fractions partagent le même coefficient de diffusion (1 en l'occurrence) et le même taux de croissance *per capita* $g(u) := f(u)/u$, qui ne dépend que de la population totale u . Ainsi, les fractions vérifient l'équation :

$$\begin{cases} \frac{\partial v^i}{\partial t} = \frac{\partial^2 v^i}{\partial x^2} + g(u) v^i, & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ v^i(0, x) = v_0^i(x), & x \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (27)$$

Par unicité, on a bien sûr :

$$u = \sum_{i \in I} v^i,$$

ce qui implique que le terme croissance *per capita* $g(u) = g(\sum_{i \in I} v^i)$ peut être vu comme un terme de couplage dans le système (27).

Les fractions v^i étant identiques au sens précisé ci-dessus, il suffit d'étudier une fraction v^i arbitrairement choisie pour comprendre l'évolution de toutes les fractions et donc de la structure interne du front. Afin d'alléger les notations, nous notons v cette fraction arbitraire.

Remarque 49. L'équation (26) est homogène et le système (27) est linéaire. Pourtant l'étude de ce système est loin d'être triviale. Une des principales difficultés de notre étude vient de l'hétérogénéité spatio-temporelle induite par le taux de croissance *per capita* $g(u(t, x))$. Cette hétérogénéité ne vérifie aucune propriété de périodicité ni de monotonie (pour d'autres problèmes comportant des termes de réaction de la forme $f(x - ct, u)$, cf. Hamel, 1997a,b; Berestycki et Rossi, 2008).

Nous allons voir que l'évolution de la structure interne d'un front dépend essentiellement de sa nature *poussée* ou *tirée*. Les notions de fronts poussés et tirés ont été introduites

par Stokes (1976) dans le cas monostable (A) (voir également Rothe, 1981; van Saarloos, 2003).

Définition 50 (Stokes (1976)). ***Fronts tirés** Dans le cas monostable (A), si la vitesse minimale des fronts est égale à la vitesse du problème linéarisé ($c^* = 2\sqrt{f'(0)}$), le front de vitesse minimale est dit tiré. Quelle que soit la vitesse minimale, les fronts sur-critiques (de vitesse supérieure à c^*) sont également dits tirés.*

Définition 51 (Stokes (1976)). ***Fronts poussés** Dans le cas monostable (A), si la vitesse minimale des fronts est strictement supérieure à celle du problème linéarisé ($c^* > 2\sqrt{f'(0)}$), alors le front de vitesse minimale est dit poussé.*

Dans le cas tiré, la vitesse minimale c^* est déterminée par le taux de croissance à faible densité. Le front de vitesse minimale est donc tiré par les individus situés en avant du front. Inversement, dans le cas poussé la vitesse minimale ne dépend pas uniquement des individus en avant du front. On peut donc imaginer de façon intuitive que le front est “poussé” par l'ensemble des individus. Pour les fronts sur-critiques, le qualificatif “tiré” devient plus difficile à expliquer de manière intuitive.

Dans les cas (B) et (C), la vitesse de l'unique front est bien sûr strictement supérieure à la vitesse du problème linéarisé, qui est négative dans le cas (B) et nulle dans le cas (C). On peut donc, par analogie avec le cas (A), qualifier ces fronts de fronts poussés (ce qualificatif sera justifié par les résultats de la Section 2.2).

Dans les sections suivantes, nous allons détailler l'évolution de la structure interne des fronts dans les cas tirés et poussés. Nous verrons que les fronts tirés critiques et sur-critiques partagent la même structure interne. De même, les fronts poussés du cas (A) et les fronts dans les cas (B) et (C) ont également une structure interne commune.

2.1 Structure des fronts tirés

Le résultat suivant décrit l'évolution de la structure des fronts tirés (c, U) dans les repères mobiles de vitesse $c' \in]0, c[$.

Théorème 52 ((#14) cas particulier KPP, (#13) cas général). *Supposons que f est du type monostable (A). Soit (c, U) un front tiré et v une fraction du front, vérifiant le problème de Cauchy (27) avec une condition initiale v_0 telle que :*

$$\int_0^\infty e^{cx} v_0^2(x) dx < \infty. \quad (28)$$

Dans ce cas, on a :

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \left(\max_{x \geq \alpha\sqrt{t}} v(t, x) \right) \rightarrow 0 \text{ quand } \alpha \rightarrow \infty. \quad (29)$$

Ainsi, toute fraction v d'un front tiré u , qui décroît initialement plus rapidement que le front lui-même (au sens (28)), ne peut pas suivre l'avancée du front. En particulier, la formule (29) implique :

$$v(t, x + ct) \rightarrow 0 \text{ unif. sur les compacts quand } t \rightarrow \infty. \quad (30)$$

La conclusion du Théorème 52 est par exemple vraie si v_0 est du type $v_0 = v_0^l = U \cdot \mathbf{1}_{]-\infty, \alpha[}$, ou plus généralement si le support de v_0 est inclus dans $] -\infty, \alpha[$ pour un certain $\alpha \in \mathbb{R}$. Cela signifie que la propagation du front $u(t, x) = U(x - ct)$ est bien due à la partie en avant du front. Notons que les fronts tirés de vitesse critique c^* et de vitesse sur-critique $c > c^*$ partagent la même structure.

Dans le cas particulier où la fonction f est du type monostable KPP, il existe une preuve rapide du résultat (30) (cf. (§14)). Il suffit en effet de remarquer que v est majoré par la solution du problème linéaire $\partial_t w = \partial_{xx} w + w f'(0)$, qui peut être calculée explicitement, et de remarquer que $w(t, x + ct) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow \infty$ uniformément sur tout intervalle $[A, \infty[$.

Sous une hypothèse complémentaire sur v_0 , vérifiée par exemple si v_0 est à support compact, nous montrons que la fraction $v(t, x)$ tend vers 0 uniformément dans le repère fixe.

Proposition 53. *Sous les hypothèses du Théorème 52, si v_0 vérifie également :*

$$v_0(x) \rightarrow 0 \text{ quand } x \rightarrow -\infty, \text{ ou } v_0 \in L^p(\mathbb{R}) \text{ pour un certain } p \in [1, \infty[, \quad (31)$$

alors

$$v(t, \cdot) \rightarrow 0 \text{ uniformément sur } \mathbb{R} \text{ quand } t \rightarrow \infty. \quad (32)$$

2.2 Structure des fronts poussés

Théorème 54 (§14), cas particulier $f(u) = u(1-u)(u-\rho)$, (§13), cas général). *Supposons que f est du type (A), avec une vitesse minimale $c^* > 2\sqrt{f'(0)}$ (cas poussé), ou des types (B) ou (C). Soit (c, U) le front de vitesse minimale dans le cas (A) ou l'unique front dans les cas (B) et (C). Soit v une fraction du front, vérifiant le problème de Cauchy (27) avec une condition initiale v_0 . On a :*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \left(\max_{x \geq \alpha\sqrt{t}} |v(t, x) - p[v_0]U(x - ct)| \right) \rightarrow 0 \text{ quand } \alpha \rightarrow \infty, \quad (33)$$

où

$$p[v_0] = \frac{\int_{\mathbb{R}} v_0(x) U(x) e^{cx} dx}{\int_{\mathbb{R}} U^2(x) e^{cx} dx}. \quad (34)$$

De plus,

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \left(\min_{\alpha\sqrt{t} \leq x \leq x_0 + ct} v(t, x) \right) > 0 \text{ pour tout } \alpha \in \mathbb{R} \text{ et } x_0 \in \mathbb{R}. \quad (35)$$

Les conclusions de ce théorème montrent que dans les cas poussés, la structure des fronts est très différente de celle décrite par le Théorème 52 dans le cas tiré. En effet, la formule (33) implique que toute fraction d'un front poussé se propage à la même vitesse que le front, au sens

$$v(t, x + ct) \rightarrow p[v_0] U(x) \text{ unif. sur les compacts quand } t \rightarrow \infty. \quad (36)$$

Ce résultat est notamment vrai quand v_0 est à support compact. Ainsi, un observateur se déplaçant à la vitesse du front c verra la proportion de la fraction v tendre vers $p[v_0]$. En temps grand, le front est donc constitué de toutes ses fractions initiales, chacune avec la proportion $p[v_0]$. Le Théorème 54 montre également que les fronts monostables poussés, les fronts bistables et les fronts “ignition” ont la même structure interne.

La formule (35) montre que la fraction v se propage vers la gauche (à l'intérieur du front) au moins avec une vitesse nulle. Sous une hypothèse supplémentaire sur la condition initiale v_0 , qui signifie simplement que v_0 est petit au voisinage de $-\infty$, on montre que cette vitesse de propagation vers la gauche est nulle :

Proposition 55. *Sous les hypothèses du Théorème 54, si v_0 vérifie (31), alors*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \left(\max_{x \leq \alpha \sqrt{t}} v(t, x) \right) \rightarrow 0 \text{ quand } \alpha \rightarrow -\infty. \quad (37)$$

Notons que sans la condition (31), la conclusion (37) n'est pas nécessairement vraie. Supposons par exemple que $v_0 \equiv U$, alors $v(t, x) = U(x - ct)$ pour tout $t \geq 0$ et $x \in \mathbb{R}$. Ainsi, quels que soient $\alpha \in \mathbb{R}$ et $t \geq 0$, on a $\sup_{x \leq \alpha \sqrt{t}} v(t, x) = 1$.

Remarque 56 (Qu'entend-on par “vitesse nulle”?). Par vitesse nulle, on entend que la fraction v se propage vers la gauche de façon au plus sous-linéaire. De fait, si v_0 est à support compact, on peut démontrer que $v(t, x) \rightarrow p[v_0]/2$ uniformément sur tout compact quand $t \rightarrow \infty$, et que les lignes de niveaux $x_\lambda(t) = \inf E_\lambda(t)$ (avec les notations de la Section 1 et pour $\lambda < p[v_0]/2$) se propagent vers la gauche proportionnellement à $\sqrt{t}$.

2.3 Vers une nouvelle définition des fronts poussés et tirés

Les nouvelles notions de front poussé/front que nous proposons se veulent intuitives et applicables dans un cadre général. Ces notions sont basées sur les résultats obtenus dans les sections précédentes, qui montrent que les fronts peuvent être classifiés en deux catégories suivant la dynamique spatio-temporelle des fractions qui les composent. Cette classification est compatible avec la terminologie front tiré/front poussé proposée par Stokes (1976) dans le cas monostable (Définitions 50 et 51).

Considérons l'équation :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \mathcal{D}(u(t, x)) + f(t, x, u(t, x)), \quad t > 0, \quad x \in \mathbb{R}, \quad (38)$$

où $f(\cdot, \cdot, 0) = 0$, et où $\mathcal{D}$ est un opérateur linéaire modélisant la dispersion de la quantité u . Dans les résultats présentés ci-dessus, l'opérateur $\mathcal{D}$ correspond à un Laplacien. Il

pourrait être remplacé par un opérateur de diffusion hétérogène en temps/espace $\mathcal{D}(u) = \partial_x(a(t, x)\partial_x u)$, par un Laplacien fractionnaire, ou par un opérateur integro-différentiel $\mathcal{D}(u) = J \star u - u$, où J correspond à un noyau de dispersion, comme dans la Section 1.3.

Avant de définir les notions de front tiré/poussé, rappelons la définition de *front de transition généralisé* proposée par Berestycki et Hamel (2012) et adaptée au problème de Cauchy (38). Soit $p^+ :]0, \infty[\times \mathbb{R} \rightarrow [0, \infty[$ une solution de (38). Un front généralisé connectant les états $p^- = 0$ et p^+ est une solution positive u de (38) telle que 1) $u \not\equiv p^\pm$, 2) il existe $n \in \mathbb{N}$ et des sous-ensembles $(\Omega_t^\pm)_{t>0}$ et $(\Gamma_t)_{t>0} = (\{x_t^1, \dots, x_t^n\})_{t>0}$ de $\mathbb{R}$ tels que $\Gamma_t = \partial\Omega_t^\pm$, $\Omega_t^- \cup \Omega_t^+ \cup \Gamma_t = \mathbb{R}$ et $\sup \{d(x, \Gamma_t) \mid x \in \Omega_t^-\} = \sup \{d(x, \Gamma_t) \mid x \in \Omega_t^+\} = \infty$ pour tout $t > 0$, et 3) pour tout $\varepsilon > 0$ il existe $M > 0$ tel que

$$\text{pour tout } t \in]0, \infty[\text{ et } x \in \overline{\Omega_t^\pm}, \left(d(x, \Gamma_t) \geq M \right) \Rightarrow \left(|u(t, x) - p^\pm(t, x)| \leq \varepsilon \right),$$

où d est la distance usuelle entre des sous-ensembles de $\mathbb{R}$. Dans les cas traités par les Théorèmes 52 et 54, le front $u(t, x) = U(x - ct)$ est aussi un front généralisé connectant 0 et $p^+ = 1$. L'interface Γ_t est réduite à un point $\Gamma_t = \{x_t\} = \{ct\}$ et les ensembles $\Omega_t^\pm$ vérifient alors $\Omega_t^- =]x_t, \infty[$ et $\Omega_t^+ =]-\infty, x_t[$ pour tout $t > 0$.

Définition 57 (Front généralisé tiré (#13)). *Un front généralisé u connectant 0 et p^+ est tiré si pour toute fraction v vérifiant*

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = \mathcal{D}(v(t, x)) + g(t, x, u(t, x))v(t, x), & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ v(0, x) = v_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (39)$$

avec $g(t, x, s) = f(t, x, s)/s$ et

$$v_0 \text{ est à support compact, } 0 \leq v_0 \leq u(0, \cdot) \text{ et } v_0 \not\equiv 0, \quad (40)$$

nous avons

$$\sup_{d(x, \Gamma_t) \leq M} v(t, x) \rightarrow 0 \text{ quant } t \rightarrow \infty \text{ pour tout } M \geq 0.$$

Définition 58 (Front généralisé poussé, (#13)). *Un front généralisé u connectant 0 et p^+ est poussé si pour toute fraction v vérifiant (39)-(40) il existe $M \geq 0$ tel que*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \left(\sup_{d(x, \Gamma_t) \leq M} v(t, x) \right) > 0.$$

2.4 Discussion

Nous avons proposé une méthode permettant d'étudier la dynamique interne des solutions d'équations de réaction-dispersion pour des opérateurs de dispersion $\mathcal{D}(u)$ linéaires. Dans ce cas, on écrivait que chaque fraction v^i vérifiait

$$\partial_t v^i = \mathcal{D}(v^i) + v^i \frac{f(u)}{u}.$$

Les hypothèses sous-jacentes étant (i) que les fractions sont neutres au sens où elles ne diffèrent que par leur densité à $t = 0$, (ii) la somme $w = \sum v^i$ de toutes les fractions doit vérifier l'équation "totale" $\frac{\partial w}{\partial t} = \mathcal{D}(w) + w f(u)/u$, et par unicité on doit avoir $w = u$.

On peut généraliser la démarche aux opérateurs nonlinéaires. Commençons par écrire l'opérateur nonlinéaire $\mathcal{D}(u)$ sous la forme

$$\mathcal{D}(u) = G(u, u),$$

où G est linéaire par rapport à sa première variable et où la deuxième variable représente l'effet de la densité totale u sur la mobilité. On peut alors écrire :

$$\frac{\partial v^i}{\partial t} = G(v^i, u) + v^i \frac{f(u)}{u}.$$

Considérons par exemple le cas de l'opérateur $\mathcal{D}(u) = \partial_{xx}(u^2)$ intervenant dans l'équation des milieux poreux (Vázquez, 2007). On pourra écrire $G(v^i, u) = \partial_{xx}(u v^i)$. La population totale u intervient ici comme un coefficient de diffusion commun à toutes les fractions v^i . Les fractions sont donc neutres et, par linéarité de G par rapport à la première variable, elles vérifient bien l'équation totale. Une question ouverte est la détermination de la nature poussée ou tirée des solutions de ce type d'équations.

3 Rôle de l'effet Allee dans le maintien de la diversité génétique (§14)

Les invasions biologiques (DAISIE, 2009) et les changements climatiques régionaux, dont les fréquences tendent actuellement à s'accroître, conduisent à de nouveaux phénomènes de colonisation et donc au déplacement ou à l'expansion de l'aire de répartition de certaines espèces. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre II ainsi que dans la Section 1 du présent chapitre, de nombreux travaux d'écologie mathématique sont consacrés à l'étude de ces phénomènes d'expansion (voir aussi les livres de Shigesada et Kawasaki, 1997; Turchin, 1998). Ces travaux ont généralement pour objet l'étude de la vitesse de colonisation et des différents facteurs pouvant avoir une influence sur cette vitesse.

En revanche, les conséquences génétiques d'une colonisation ont fait l'objet d'un nombre plus réduit de travaux théoriques. Pourtant, les phénomènes de colonisation sont connus pour avoir des conséquences importantes en termes de diversité génétique (Hewitt, 2000; Davis et Shaw, 2001; Rousselet et al., 2010) puisqu'ils conduisent souvent à une perte de diversité le long du front de colonisation. Cette perte de diversité semble principalement due aux effets de fondation, responsables d'une importante dérive génétique en marge de l'aire de répartition. Dans certains cas, on observe néanmoins un maintien de la diversité génétique le long du front de colonisation (un exemple est donné dans Pluess, 2011). Des études simulatoires ont tâché de déterminer le rôle de différents facteurs, comme le noyau de dispersion (Ibrahim et al., 1996; Austerlitz et Garnier-Géré, 2003; Fayard et al., 2009) ou l'existence d'une phase juvénile (Austerlitz et Garnier-Géré, 2003), sur le maintien de

la diversité génétique. L'existence d'un effet Allee est un autre facteur-clé affectant la dynamique d'une population en expansion.

Rappelons que l'effet Allee se caractérise par une baisse de la fertilité à faible densité (cf. Remarque 59 ci-dessous et Section 3 du Chapitre I) et se retrouve chez de nombreuses espèces. Il est généralement considéré comme ayant un rôle défavorable ; il peut en effet ralentir ou stopper certaines colonisations comme nous le montrons dans (§23), voir également (Lewis et Kareiva, 1993; Lewis et Van Den Driessche, 1993; Barton et Turelli, 2011). Son effet sur la diversité génétique pourrait être plus favorable. La baisse de fertilité due à l'effet Allee devrait en effet réduire la dérive génétique en marge de l'aire de répartition et pourrait donc conduire à un meilleur maintien de la diversité génétique au cours d'une colonisation. Cette hypothèse est étayée par les travaux de Hallatschek et Nelson (2008) sur le phénomène de “surf” (voir la Section 3.4). Ces travaux ont en effet montré, en utilisant un modèle stochastique individu-centré et une approche backward, que la présence d'un effet Allee augmentait la probabilité de surf des individus situés dans le “cœur” de la population, c'est-à-dire loin des bords de l'aire de répartition de la population.

Notre objectif est ici de décrire, sur la base de résultats mathématiques, la dynamique de la diversité génétique au sein d'une population dont l'aire de répartition est en expansion, et d'évaluer le rôle de l'effet Allee sur le maintien de la diversité génétique.

Remarque 59 (Effet Allee). D'un point de vue mathématique, la présence d'un effet Allee signifie que le taux de croissance *per capita* $f(u)/u$ atteint un maximum pour une valeur de u strictement positive. On distingue l'effet Allee faible de l'effet Allee fort. Un effet Allee fort correspond à un terme de croissance $f(u)$ négatif en dessous d'un certain seuil ρ (cas bistable (B) de la Section 2). L'effet Allee est dit faible dans le cas où le terme de croissance f est toujours positif (cas (A) non-KPP et cas (C) de cette même section).

3.1 Dynamique des fractions génétiques

Dans l'équation (26), regardons la quantité u comme une densité de *population de gènes*. Si l'on s'intéresse à une population d'individus diploïdes, c'est-à-dire porteurs de deux copies d'un même gène, la densité de population d'un gène donné est simplement égale à deux fois la densité d'individus. Pour des individus haploïdes, ces deux quantités sont égales. Les fractions v^i composant u peuvent être vues comme des fractions génétiques neutres (au sens où elles partagent les mêmes caractéristiques de dispersion et de reproduction). Dans la population de gènes, chaque gène peut se disperser, s'éteindre ou se reproduire. Si l'on néglige les mutations, les descendants de chaque gène appartiennent à la même fraction que leur parent. Ainsi, dans une population d'individus diploïdes, le fait de voir u comme une densité de gènes plutôt qu'une densité d'individus permet de justifier l'utilisation du système (27) pour décrire la dynamique spatio-temporelle des différentes fractions génétiques. Cette interprétation nous permet d'appliquer les résultats des Sections 2.1 et 2.2. Les fractions *génotypiques* sont quant à elles décrites par le système présenté en Remarque 60.

Remarque 60 (Fractions génotypiques dans une population diploïde). Considérons, comme dans l'article de Aronson et Weinberger (1975), une population diploïde dans

laquelle un gène peut prendre deux formes (ou allèles) a et A . Trois génotypes sont possibles : aa , aA et AA . Notons $\rho_1(t, x)$, $\rho_2(t, x)$ et $\rho_3(t, x)$ les densités de chacun de ces génotypes. En supposant que la reproduction est panmictique (les individus s'apparient au hasard), le principe de Hardy-Weinberg (voir le livre de Hartl et Clark, 2006) permet de calculer les densités $\rho_1(t, x)$, $\rho_2(t, x)$ et $\rho_3(t, x)$ à partir des densités v_a et v_A correspondant à chaque fraction génétique (ou fraction allélique). Ainsi, on a :

$$\rho_1(t, x) = \frac{v_a^2}{4\rho}, \quad \rho_2(t, x) = \frac{v_a v_A}{2\rho} \quad \text{et} \quad \rho_3(t, x) = \frac{v_A^2}{4\rho}$$

où $\rho = \rho_1 + \rho_2 + \rho_3 = u/2$ désigne la densité de population totale.

3.2 Erosion de la diversité génétique en l'absence d'effet Allee

En l'absence d'effet Allee, le taux de croissance *per capita* $f(u)/u$ atteint son maximum quand u tend vers 0. Les individus isolés bénéficient donc du meilleur taux de croissance. Cela correspond à l'hypothèse KPP (3), et dans ce cas les fronts sont toujours tirés (terme de croissance du type (A) tiré, avec les notations de la Section 2). En effet, il est bien connu que $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$. On peut donc appliquer les résultats de la Section 2.1.

Les résultats de la Section 2.1 montrent qu'en l'absence d'effet Allee, la diversité génétique s'érode au cours du temps, au sens où aucune fraction initialement à support compact ne peut suivre le front $U(x - ct)$. Pour des fractions initialement réparties comme sur la Figure 3, le Théorème 52 implique que la seule fraction à pouvoir suivre le front est la fraction la plus à droite. En effet, considérons la fraction v^r (en gris clair sur la Figure 3) : à $t = 0$, $v_0^r = U \cdot \mathbf{1}_{[\alpha, \infty)}$, pour un certain $\alpha \in \mathbb{R}$. La fraction correspondant au reste de la population vérifie $v_0^l = U \cdot \mathbf{1}_{]-\infty, \alpha]}$ ainsi que les hypothèses du Théorème 52. Comme $u(t, x) = U(x - ct) = v^l(t, x) + v^r(t, x)$, le Théorème 52 montre que $v^r(t, x)$ converge vers $U(x - ct)$ dans toute demi-droite $[A + ct, \infty)$. Cela peut être interprété comme une forme de “surf” de la fraction la plus en avant v^r (voir la Section 3.4 pour quelques explications sur le phénomène de surf).

La Figure 4 (a,b) illustre bien ces résultats. Seule la fraction gris clair (la plus à droite à $t = 0$) arrive à suivre la population $u(t, x)$ (Figure 4 (b)). Comme indiqué par la Proposition 53, toutes les fractions initialement à support compact ont tendance à “se diluer” par diffusion. Cependant, on peut noter que l'évolution de la structure génétique spatiale est lente par rapport à la vitesse d'avancée du front. De fait, on peut montrer que la densité maximum de chacune de ces fractions initialement à support compact tend vers 0 en $1/\sqrt{t}$. Ce résultat est illustré par la Figure 4 (c,d), qui décrit la dynamique d'une fraction initialement à support compact. Cette fraction suit approximativement l'équation de la chaleur $\partial_t w = \partial_{xx} w$. Sa masse et son barycentre restent donc quasiment constants au cours du temps.

Les résultats analytiques de la Section 2.1 sont vrais quand le profil de la donnée initiale u_0 est égal au profil d'un front U . Considérons un cas, peut-être plus réaliste, où la donnée initiale est du type Heaviside : $u_0(x) = 1$ pour $x \leq 0$ et $u_0(x) = 0$ pour $x > 0$. Il est connu que la solution $u(t, x)$ de (26) converge dans ce cas vers l'unique front U^* de vitesse $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$ (Kolmogorov et al., 1937), avec cependant un décalage en

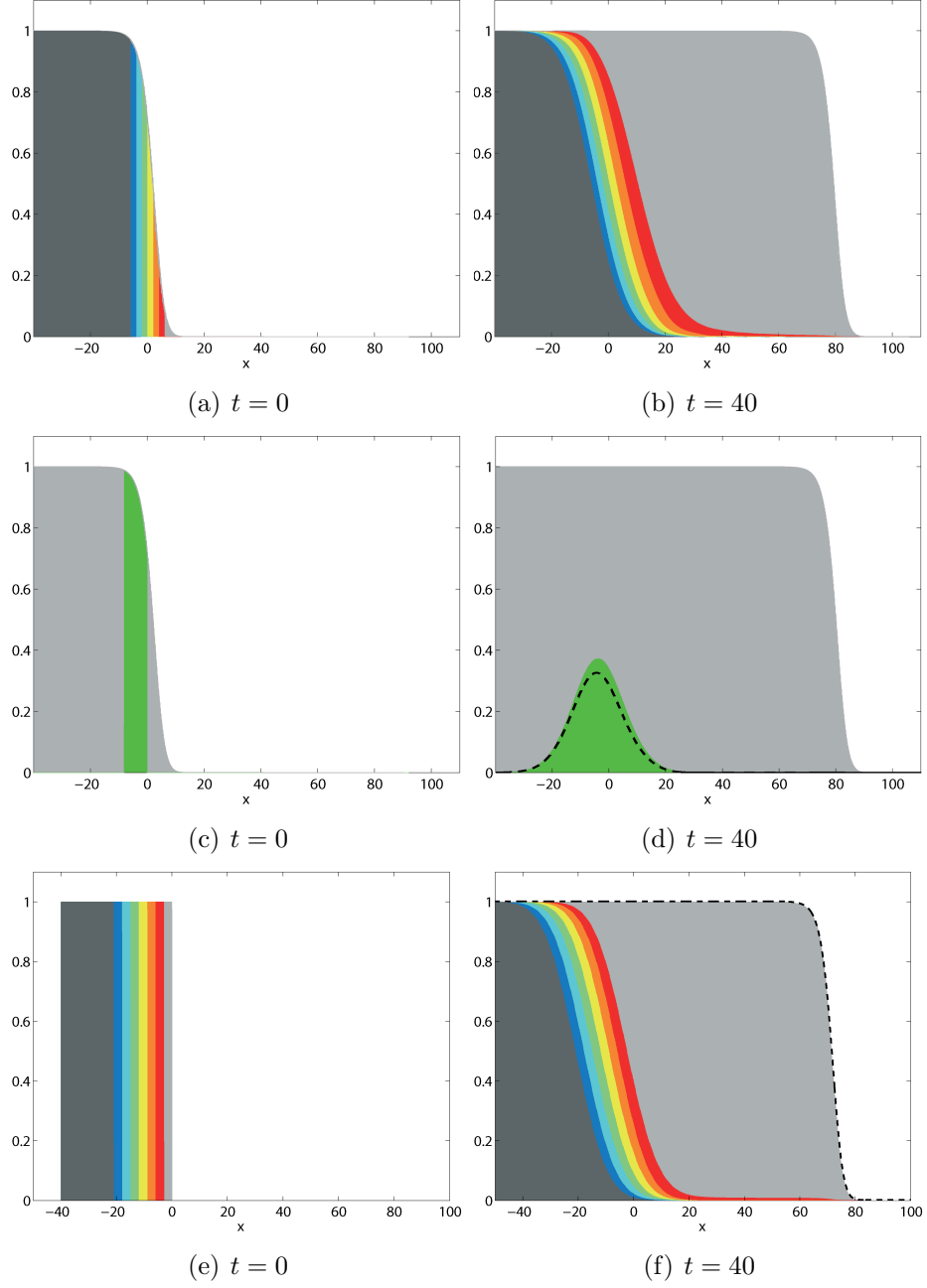


FIGURE 4 – Cas sans effet Allee : structure interne de la solution de l'équation (26) avec $f(u) = u(1-u)$. (a,b) : Donnée initiale u_0 égale au profil du front de vitesse minimale $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$. (c,d) : Idem avec uniquement deux fractions ; la courbe en pointillés correspond à la solution de l'équation de la chaleur. (e,f) : Donnée initiale u_0 à support compact ; la courbe noire en pointillés représente le profil du front de vitesse minimale.

$\frac{3}{c^*} \ln(t)$, cf. (Bramson, 1983), qui pourrait modifier nos résultats. C'est également le cas pour une large classe de données initiales (Lau, 1985). Cette propriété de stabilité du front de vitesse minimale lui donne un sens physique permettant de justifier l'utilisation de données initiales du type front $u_0 = U^*$. Néanmoins, on peut se demander si les résultats de la Section 2.1 restent vrais pour des données initiales à support compact, par exemple. C'est ce que nous avons voulu vérifier numériquement. La Figure 4 (e,f) illustre bien la propriété de convergence de $u(t, x)$ vers le front de vitesse minimale. Nos résultats numériques confirment les résultats analytiques que nous avons obtenus pour des données initiales du type front : bien que toutes les fractions soient initialement à support compact, seule la fraction initialement la plus en avant se maintient dans le front de colonisation.

3.3 Conservation de la diversité génétique en présence d'un effet Allee fort

Considérons le cas d'un effet Allee fort (terme de croissance du type (B) dans la Section 2). Les résultats de la Section 2.2, et en particulier la formule (36), montrent que toutes les fractions initialement présentes dans le front sont conservées au cours de la colonisation. Ainsi, dans le repère mobile qui avance à vitesse c (la vitesse du front $U(x - ct)$) on a $v(t, x + ct) \rightarrow p[v_0] U(x)$ quand $t \rightarrow \infty$. La proportion de la population occupée par une fraction v donnée dépend de la densité initiale v_0 de la fraction, de la façon décrite par la formule (34) :

$$p[v_0] = \frac{\int_{\mathbb{R}} v_0(x) U(x) e^{cx} dx}{\int_{\mathbb{R}} U^2(x) e^{cx} dx}.$$

En arrière de la vague de colonisation, c'est-à-dire en tout point du repère fixe, on peut montrer que $v(t, x) \rightarrow p[v_0]/2$. Cela correspond à une diffusion de la fraction à l'intérieur de la population ; ce phénomène est très lent par rapport à la vitesse d'avancée du front (voir la Remarque 56).

Les résultats numériques présentés sur la Figure 5 (a,b) illustrent bien ces résultats. La Figure 5 (c,d) illustre le cas d'une donnée initiale à support compact. Comme dans le cas KPP, les résultats analytiques obtenus avec des données initiales u_0 de type front semblent rester vrais pour des données initiales plus générales (c'est moins surprenant que dans le cas KPP car il n'y a ici pas de décalage logarithmique entre le front et la solution du problème de Cauchy avec donnée initiale Heaviside).

Dans le cas d'un terme de croissance $f(u) = u(1 - u)(u - \rho)$, ρ peut être vu comme l'intensité de l'effet Allee. On peut remarquer en comparant les figures 5 (d) et (f) que plus l'effet Allee est fort, plus les fractions situées initialement à l'intérieur de la population sont représentées sur le front de colonisation. La formule (36) donne des informations précises sur la contribution des "individus" initialement présents dans le front, en fonction de leur position à $t = 0$. Considérons la fraction "gauche" de la population : $v_0^l = U \cdot \mathbb{1}_{]-\infty, \alpha]}$ pour un certain $\alpha \in \mathbb{R}$. La proportion de cette fraction dans tout repère mobile de vitesse c tend vers $p(\alpha) := p[v_0^l]$. En dérivant $p(\alpha)$ par rapport à α , nous obtenons une quantité

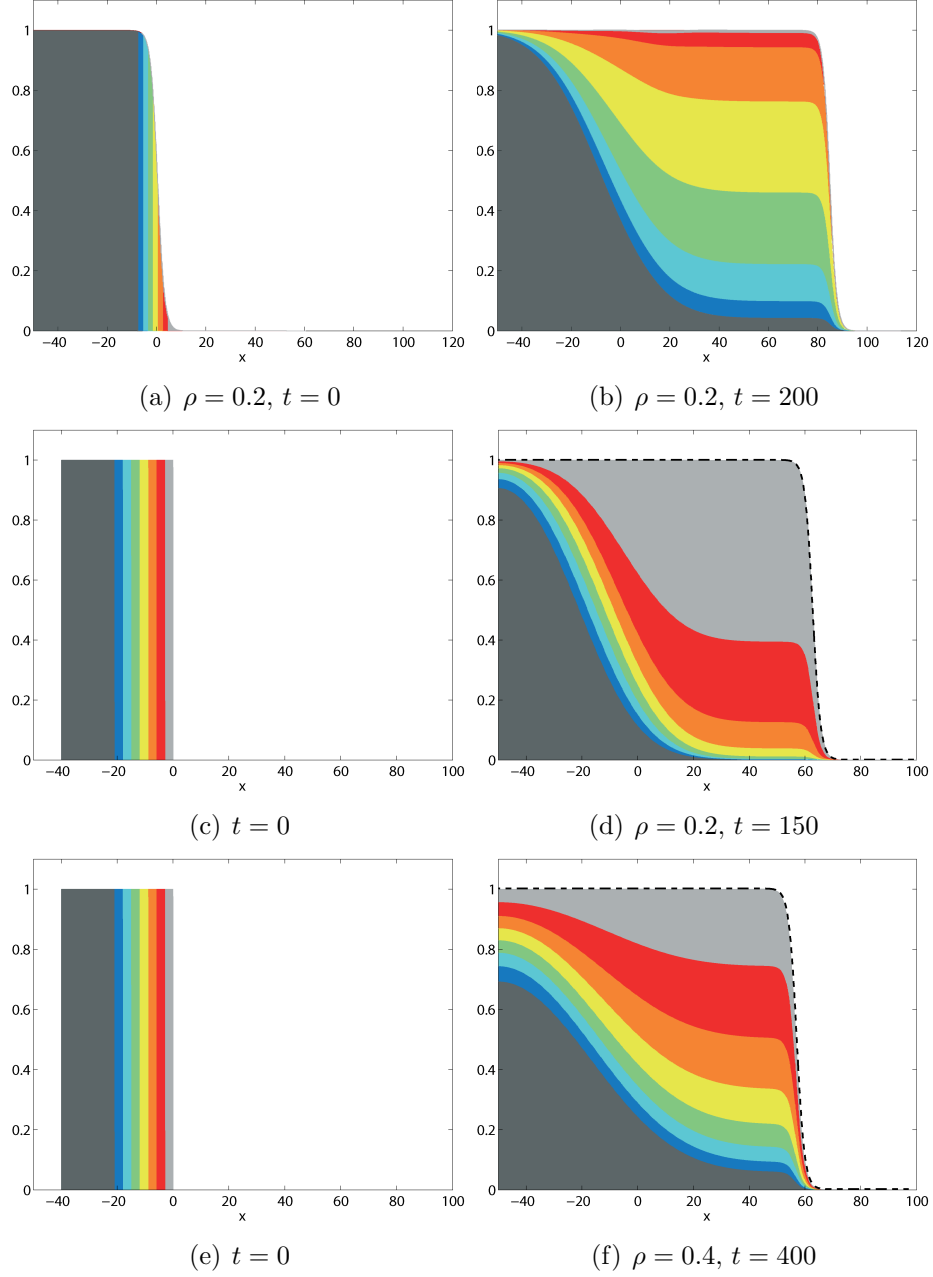


FIGURE 5 – Cas d'un effet Allee fort : évolution de la structure interne de la solution de l'équation (26) avec $f(u) = u(1 - u)(u - \rho)$. Figures (a,b) : donnée initiale de type front ($u_0 = U$). Figures (c-f) : donnée initiale u_0 à support compact ; les courbes en pointillés représentent le profil du front U donné par l'équation (41).

$p'(\alpha)$ pouvant être interprétée comme la contribution relative des individus localisés en $x = \alpha$ à $t = 0$ (#14) :

$$p'(\alpha) = \frac{U^2(\alpha) e^{c\alpha}}{\int_{-\infty}^{\infty} U^2(x) e^{cx} dx}.$$

Dans le cas particulier où $f(u) = u(1-u)(u-\rho)$ pour tout $u \in]0, 1[$, et pour un certain $\rho \in]0, 1/2[$, le profil du front U et sa vitesse c sont connus explicitement :

$$U(x) = \frac{1}{1 + e^{x/\sqrt{2}}} \text{ and } c = \frac{1 - 2\rho}{\sqrt{2}}. \quad (41)$$

Cette formule implique que $p'(\pm\infty) = 0$ et que p' atteint un unique maximum en

$$\alpha_{\max} = \sqrt{2} \ln \left(\frac{1 - 2\rho}{1 + 2\rho} \right). \quad (42)$$

De façon intéressante, nous pouvons observer que $\alpha_{\max}$ est une fonction décroissante de ρ , avec $\alpha_{\max}(0) = 0$, qui correspond à la position du point d'inflexion du profil U , et $\alpha_{\max}(1/2) = -\infty$. Cette formule souligne le rôle avantageux joué par l'effet Allee pour les fractions situées loin à l'intérieur de la population.

3.4 Quelques remarques

Le cas de l'effet Allee faible

Rappelons que si l'hypothèse KPP (3) n'est pas vérifiée, i.e., si le taux de croissance *per capita* $f(u)/u$ n'atteint pas son maximum quand u tend vers 0, mais que le terme de croissance $f(u)$ reste positif ou nul pour tout $u \in [0, 1]$ (cas (A) non-KPP et cas (C) de la Section 2), alors l'effet Allee est dit faible. Dans ce cas, les Théorèmes 52 et 54 montrent que la diversité peut être préservée (cas (A) poussé et cas (C)) ou non (cas (A) tiré), suivant la nature tirée ou poussée du front de colonisation. Ainsi, l'existence d'un effet Allee faible ne permet pas de conclure quant au devenir de la diversité au cours d'une colonisation.

Phénomène de surf

Dans une étude simulatoire basée sur un modèle du type “stepping-stone” Edmonds et al. (2004) ont analysé le sort d'une mutation apparaissant sur un front de colonisation. Dans certains cas, ils ont observé que la mutation pouvait réussir à se propager avec le front de colonisation. C'est ce phénomène qui fut qualifié de “surf” par Klopstein et al. (2006).

Dans l'article de Hallatschek et Nelson (2008) que nous avons déjà évoqué, les auteurs utilisent une approche rétrograde en temps (backward), et définissent un “surfeur” comme un ancêtre commun à l'ensemble des individus présents dans le front de colonisation. Ils concluent ainsi que le phénomène de surf n'est pas possible pour des modèles du type (26) avec un terme de croissance logistique $f(u) = u(1-u)$. Les résultats de la

Section 3.2 montrent également que pour ce terme de croissance logistique, aucune fraction initialement à support compact ne peut suivre le front. En revanche, notre approche “forward” montre également que la fraction v^r définie dans la Section 3.2 et correspondant à la partie initialement à l’avant du front (à $t = 0$, $v_0^r = U \cdot \mathbb{1}_{[\alpha, \infty[}$) réussit à surfer puisqu’elle tend vers le front et devient donc dominante dans le repère mobile du front.

Notre approche souligne également l’ambiguïté présente dans la définition du phénomène de surf. Le phénomène de surf peut correspondre, comme dans (Hallatschek et Nelson, 2008) (i) au cas d’un gène rare devenant dominant dans le front de colonisation, ou (ii) au cas d’un gène réussissant à se propager avec le front, sans nécessairement conduire à la disparition des autres gènes. Ces deux définitions conduisent à des résultats contradictoires. Avec la définition (i), le surf n’est possible qu’en l’absence d’effet Allee, et pour la fraction la plus en avant. Avec la définition (ii), plus générale que la définition (i), toutes les fractions surfent dans le cas d’un effet Allee fort.

Dynamique du barycentre

Edmonds et al. (2004) se sont particulièrement intéressés à la position du barycentre d’une fraction génétique mutante ayant réussi à surfer (voir aussi Excoffier et al., 2009, figure 4). Ils ont remarqué que ce barycentre se trouvait approximativement à mi-chemin entre l’origine de la mutation et l’avant du front de colonisation.

Pour toute fraction v initialement à support compact, le barycentre de la fraction peut être défini pour tout $t > 0$ comme l’unique point $\bar{x}(t)$ vérifiant $\int_{-\infty}^{\bar{x}(t)} v(t, y) dy = \int_{\bar{x}(t)}^{\infty} v(t, y) dy$. En l’absence d’effet Allee, comme Vlad et al. (2004) l’ont souligné, on peut noter numériquement un déplacement du barycentre vers la droite. En revanche, ce phénomène n’est que transitoire, et la position du barycentre tend rapidement à se stabiliser. En présence d’un effet Allee fort, le résultat (33) montre que le barycentre $\bar{x}(t)$ ne peut se propager vers la droite plus rapidement que $c/2$, où c est la vitesse du front de colonisation. En utilisant le résultat de la Proposition 55, on peut montrer que le barycentre se déplace vers la droite exactement à la vitesse $c/2$. On retrouve alors le résultat de Edmonds et al. (2004).

3.5 Discussion

Nos résultats contrastent avec l’idée selon laquelle l’effet Allee ne joue qu’un rôle défavorable sur la dynamique d’une population en expansion. La baisse de fertilité en avant du front de colonisation diminue la vitesse de colonisation, mais permet également à des fractions initialement situés en arrière de suivre le front. D’autres mécanismes conduisant à un ralentissement du front pourraient également jouer un rôle favorable sur la diversité génétique. On peut penser notamment à l’existence d’hétérogénéités spatiales, comme dans l’étude expérimentale de Pluess (2011), où une diversité génétique importante est retrouvée chez le mélèze lors de la colonisation d’une zone laissée libre par un retrait glaciaire (voir également la Section 4).

4 Perspectives

De nombreuses perspectives nous sont ouvertes par les résultats de ce chapitre. L'idée de considérer, comme dans les Sections 2 et 3, la solution d'une EDP comme une somme de sous-groupes a émergé dans la discussion de la Section 1. Nous voulions en effet pouvoir distinguer une propagation diffusive à grande vitesse d'une propagation due à une dispersion à longue distance et modélisée par une équation intégral-différentielle. Nous pensions que ces deux mécanismes de propagation aboutiraient à des structures génétiques différentes. Nous n'avons analysé, dans les Sections 2 et 3, que le cas diffusif. Nous ne pouvons donc pas encore nous prononcer sur l'éventuelle différence de structure interne entre les solutions de modèles diffusifs et les solutions de modèles intégral-différentiels décrivant de la dispersion à longue distance.

Nous projetons également d'étudier les effets d'autres facteurs sur la structure interne des solutions d'EDP, et donc sur la diversité génétique. On peut notamment évoquer l'existence d'une phase juvénile, qui pourra être modélisée par une équation à retard, et qui devrait jouer un rôle comparable à celui l'effet Allee, comme les travaux de Austerlitz et Garnier-Géré (2003) le montrent dans le cas de modèles simulatoires.

Enfin, un autre objectif à court terme est de comparer les résultats des Sections 2 et 3 avec des résultats obtenus en utilisant des modèles simulatoires discrets développés en collaboration avec O. Bonnefon. Notre objectif sera de décrire, en plus de l'effet des différents facteurs évoqués ci-dessus, l'effet de la nature discrète ou continue du modèle sur la structure interne des solutions.

Chapitre IV

Problèmes inverses et problèmes d'inférence

Sommaire

1	Détermination de coefficients à partir de données exactes (#15, 16, 17, 18)	68
1.1	Une inégalité de stabilité	69
1.2	Détermination simultanée de plusieurs coefficients d'une EDP à partir d'observations localisées	71
1.3	Détermination de coefficients d'un système compétitif	75
1.4	Discussion	77
2	Estimation de paramètres à partir de données incertaines (#19, 20)	79
2.1	Un modèle mécanico-statistique de réaction-diffusion pour l'analyse d'un processus d'expansion	80
2.2	Estimation de paramètres dans un modèle climatique avec effet-mémoire	85

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à la détermination et à l'estimation de coefficients spatialement hétérogènes de modèles d'EDP à partir d'observations des solutions de ces modèles. Nous distinguons volontairement la détermination de l'estimation d'un coefficient. Dans ce qui suit, nous dirons qu'un coefficient est déterminé par l'observation si c'est l'unique coefficient pouvant conduire à l'observation. L'estimation d'un coefficient consiste en la recherche effective, à partir de l'observation, du coefficient le plus vraisemblable.

Dans la première partie de ce chapitre (Section 1), nous présentons plusieurs résultats de détermination de coefficients pour des EDP et des systèmes d'EDP paraboliques semi-linéaires. Ces résultats peuvent être vus comme des résultats d'unicité pour les problèmes inverses associés à ces EDP. Nos résultats se distinguent des résultats classiques par la nature semilinéaire des équations considérées et par la taille du domaine d'observation. Nous sommes ici capables de déterminer des coefficients hétérogènes d'EDP *dans l'ensemble du domaine d'étude*, à partir d'*observations uniquement locales* de la solution.

Dans la deuxième partie de ce chapitre (Section 2) nous décrivons des approches dites "mécanico-statistiques" que nous avons développées pour estimer des coefficients de modèles d'EDP à partir de données incertaines et partielles. Ces approches combinent un modèle statistique pour le processus d'observation avec un modèle d'EDP pour le processus dynamique envisagé. Elles ont été appliquées à des données réelles (expansion de la processionnaire du pin, Section 2.1), ainsi qu'à des données simulées (données de type carotte glaciaire dans un modèle climatique, Section 2.2).

1 Détermination de coefficients à partir de données exactes (§15, 16, 17, 18)

Nous nous intéressons à des EDP parabolique de la même forme que celles considérées dans les Chapitre I et II, posées cette fois sur un domaine borné Ω (et avec un coefficient de diffusion D constant) :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial u}{\partial t} - D \Delta u = \sum_{k=1}^n r_k(x) u^k + g(x, u), \quad x \in \Omega \subset \mathbb{R}^N, \\ \text{conditions sur } \partial\Omega, \\ u(0, x) = u^0(x), \quad x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (1)$$

Comme nous l'avons vu dans le Chapitre I, le comportement de la solution de ces équations dépend de la forme précise des coefficients de l'équation. L'utilisation de ces équations à des fins de modélisation nécessite donc une connaissance précise des coefficients. En pratique, ces coefficients correspondent aux effets croisés de plusieurs facteurs, et peuvent rarement être observés. Ils sont généralement estimés en utilisant des observations de la solution $u(t, x)$ de (1).

Nous nous intéressons ici à la détermination des coefficients $r_k(x)$ du terme de réaction. La fonction $g(x, u)$ correspond à la partie connue de ce terme de réaction. D'un point de vue théorique, si $u(t, x)$ est observé en tout temps $t \geq 0$ et en tout point x du domaine Ω , tous les coefficients peuvent généralement être déterminés. En pratique, l'observation

$\mathcal{U}$ de $u(t, x)$ est généralement effectuée sur un sous-domaine de $[0, \infty[\times \Omega$ (Wikle, 2003). L'estimation des coefficients $r_k(x)$ sur Ω repose sur une comparaison de l'observation $\mathcal{U}$ avec la solution du même modèle en remplaçant les $r_k(x)$ par des coefficients $\tilde{r}_k(x)$ connus. Cette procédure d'inférence est commune à de nombreux modèles (voir par exemple Soubeyrand et al., 2009b). Implicitement, cela suppose que l'application qui aux coefficients associe l'observation $\mathcal{U}$ est bijective. En d'autres termes, étant donnée une observation $\mathcal{U}$ de la solution $u(t, x)$ de (1), $r_k(x)$ ($k = 1, \dots, n$) est l'unique jeu de coefficients permettant d'obtenir cette observation. Ce résultat d'unicité n'est pas toujours vérifié. Dans cette section, nous décrivons des conditions suffisantes (et dans certains cas optimales) pour qu'il soit vrai.

Remarque 61 (La notion de problème inverse). Soit $\mathcal{P}_\theta$ une famille d'EDP paramétrées par θ (une constante, une fonction, un vecteur de fonctions ...). Si, pour chaque valeur du paramètre θ , le problème direct $\mathcal{P}_\theta$ est bien posé, alors il existe une unique solution $u_\theta(t, x)$ ($t > 0$, $x \in \Omega$). Étant donnée une fonction $v(t, x)$ définie sur un sous-ensemble Q de $[0, \infty[\times \Omega$, le problème inverse consiste à trouver θ tel que $u_\theta(t, x) = v(t, x)$ dans Q . Se posent alors la question de l'existence d'un tel paramètre θ et de son unicité. Dans cette section, nous considérons le cas où la fonction v correspond à une observation de la solution u_θ . L'existence d'une solution au problème inverse est alors évidente. Nous démontrons l'unicité de la solution de plusieurs problèmes inverses, en tâchant d'utiliser des ensembles d'observation Q aussi réduits que possible.

1.1 Une inégalité de stabilité

Nous commençons par décrire un résultat d'unicité que nous avons obtenu pour un problème inverse associé à l'équation (1). Ce résultat permet d'obtenir l'unicité d'un seul coefficient. Sa démonstration utilise une inégalité de Carleman, comme dans la plupart des problèmes inverses associés à des EDP paraboliques (Bukhgeim et Klibanov, 1981; Immanuvilov et Yamamoto, 1998; Klibanov et Timonov, 2004). Cette méthode de démonstration permet d'obtenir une inégalité de stabilité et donc un résultat plus fort que le résultat d'unicité recherché. Néanmoins, la méthode des estimations de Carleman est adaptée aux problèmes linéaire, et fait intervenir une observation assez contraignante de la solution. Ainsi, l'ensemble où la solution est observée doit contenir un sous-ensemble de la forme $\{T\} \times \Omega$. Comme dans la majorité des résultats d'unicité pour des problèmes inverses associés à des EDP paraboliques (Immanuvilov et Yamamoto, 1998; Yamamoto et Zou, 2001; Bellassoued et Yamamoto, 2006; Cristofol et al., 2006; Benabdallah et al., 2009; Choulli, 2009), la solution u de (1) doit donc être observée sur l'ensemble du domaine Ω , cf. Figure 1. Nous verrons dans les sections suivantes qu'il est possible, au moins en dimension 1 d'espace, d'obtenir l'unicité de coefficients de l'équation (1) sans faire intervenir ce type d'observation (Figure 1).

Modèle et hypothèses sur les coefficients

Nous considérons ici le problème de Cauchy associé au modèle de Shigesada et al. (1986, 1997, cf. Chapitre I Section 1), sur un domaine borné Ω de $\mathbb{R}^N$ et avec conditions au bord

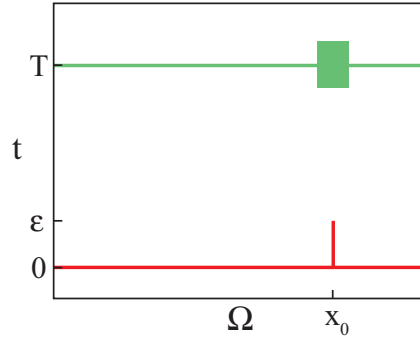


FIGURE 1 – Types d’observations permettant d’obtenir un résultat d’unicité dans le problème inverse de détermination de coefficients de l’équation (1). En vert, le type d’observation nécessaire quand la méthode de Carleman est utilisée. En rouge, le type d’observation nécessaire quand la méthode développée dans ([16, 17]) est utilisée.

de Dirichlet :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = D\Delta u + u(r(x) - \gamma u), & t > 0, x \in \Omega, \\ u(t, x) = 0, & t > 0, x \in \partial\Omega, \\ u(0, x) = u^0(x), & x \in \Omega. \end{cases} \quad (\mathcal{P}_{r,\gamma})$$

Le coefficient de diffusion $D > 0$ ainsi que le terme de compétition $\gamma \geq 0$ sont supposés constants. Le taux de croissance intrinsèque $r(x)$ dépend quant à lui de la variable d’espace.

Nous supposons que le coefficient D est connu, ainsi que la donnée initiale u^0 . Notre objectif est ici de déterminer le coefficient $r(x)$. Ce coefficient est supposé borné. Nous supposons également qu’il prend une valeur constante et connue à l’extérieur d’un sous-ensemble compact $\Omega_1 \subset \Omega$:

$$r \in \mathcal{M} := \{\rho \in L^\infty(\Omega), -M \leq \rho \leq M \text{ p.p., et } \rho \equiv m \text{ dans } \Omega \setminus \Omega_1\},$$

où les constantes m et M sont connues et $M > 0$.

La densité initiale $u^0(x)$ est supposée positive, bornée (dans $C^2(\overline{\Omega})$), et bornée inférieurement par une constante strictement positive dans une boule $\mathcal{B}_\varepsilon \subset \Omega_1$, de rayon ε :

$$u^0 \in \mathcal{D} := \{\phi \geq 0, \phi \in C^2(\overline{\Omega}), \|\phi\|_{C^2(\Omega)} \leq \overline{u^0}, \phi \geq \underline{u^0} \text{ dans } \mathcal{B}_\varepsilon\}, \quad (2)$$

où $\overline{u^0} > \underline{u^0} > 0$.

Remarque 62. Pour des raisons techniques, nous avons dû supposer que r prenait une valeur constante connue m dans $\Omega \setminus \Omega_1$. Cette valeur est typiquement négative, indiquant que près de la frontière “létale” $\partial\Omega$, l’environnement est défavorable. Notons également que Ω_1 peut être choisi aussi proche que l’on veut de Ω .

Observations

Soit $[t_0, t_1]$ un intervalle de temps et ω un sous-ensemble de mesure non nulle de Ω_1 . Nous supposons que l’ensemble des observations de la solution $u(t, x)$ de $(P_{r,\gamma})$ est donné par :

$$\mathcal{U}[u] = \{u(t, x), (t, x) \in ([t_0, t_1] \times \omega) \cup (\{(t_0 + t_1)/2\} \times \Omega)\}. \quad (3)$$

Cette observation est du type classique : la solution est observée sur tout le domaine Ω au temps $T = \frac{t_0 + t_1}{2}$ (cf. Figure 1).

Résultats

Soit $\tilde{r}$ une fonction de $\mathcal{M}$, et soit $\tilde{v}$ la solution du problème linéaire $(\mathcal{P}_{\tilde{r},0})$. Définissons une fonctionnelle $G_{\mathcal{U}}$ sur $\mathcal{M} \times \mathbb{R}_+$, qui mesure la distance entre l'observation de la solution u de $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ et la solution $\tilde{v}$ de $(\mathcal{P}_{\tilde{r},0})$:

$$G_{\mathcal{U}}(\gamma, \tilde{r}) = \|\partial_t u - \partial_t \tilde{v}\|_{L^2([t_0, t_1] \times \omega)}^2 \quad (4)$$

$$+ \|\Delta u(T, \cdot) - \Delta \tilde{v}(T, \cdot)\|_{L^2(\Omega)}^2 + \|u(T, \cdot) - \tilde{v}(T, \cdot)\|_{L^2(\Omega)}^2. \quad (5)$$

Notre premier résultat donne une inégalité de stabilité pour le problème linéaire (cas $\gamma = 0$).

Théorème 63 (#15). *Il existe une constante C , telle que pour tout $r, \tilde{r} \in \mathcal{M}$,*

$$\|r - \tilde{r}\|_{L^2(\Omega_1)}^2 \leq \frac{C}{u^0} G_{\mathcal{U}}(0, \tilde{r}).$$

Ce résultat implique notamment que si $G_{\mathcal{U}}(0, \tilde{r}) = 0$ alors $r \equiv \tilde{r}$ dans Ω . Autrement dit, l'observation $\mathcal{U}[u]$ est associée à un unique coefficient r . Il y a donc unicité pour le problème inverse considéré.

Une inégalité de stabilité pour le problème nonlinéaire $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ (avec $\gamma \neq 0$) peut être déduite du résultat précédent, dans le cas où la donnée initiale est suffisamment petite. Nous avons en effet le résultat suivant.

Théorème 64 (#15). *Nous avons $|G_{\mathcal{U}}(0, \tilde{r}) - G_{\mathcal{U}}(\gamma, \tilde{r})| = \mathcal{O}(\overline{u^0}^3)$, quand $\overline{u^0} \rightarrow 0$.*

Étant donnée l'observation $\mathcal{U}[u]$, la fonctionnelle $G_{\mathcal{U}}(\gamma, \tilde{r})$ peut être calculée pour tout $\tilde{r} \in \mathcal{M}$ (notons que le calcul de cette fonctionnelle ne nécessite pas de connaître γ). Les Théorèmes 63 et 64 indiquent que la minimisation de cette fonctionnelle permet d'obtenir une estimation de r , d'autant plus précise que la donnée initiale est petite. Un exemple de reconstruction numérique du coefficient $r(x)$ de l'équation $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ est présenté sur la Figure 2. On peut remarquer que l'observation de u au temps T (et sur tout Ω) n'est pas nécessairement proche du coefficient $r(x)$ à déterminer.

1.2 Détermination simultanée de plusieurs coefficients d'une EDP à partir d'observations localisées

Notre objectif est ici de déterminer un ou plusieurs coefficients de l'équation (1) à partir d'observations localisées en espace de la solution u . Peut-on toujours espérer obtenir un résultat d'unicité si, contrairement aux hypothèses faites dans la Section 1.1, la projection sur Ω de l'espace d'observation est contenue dans un sous-ensemble (strict) ω de Ω ? En

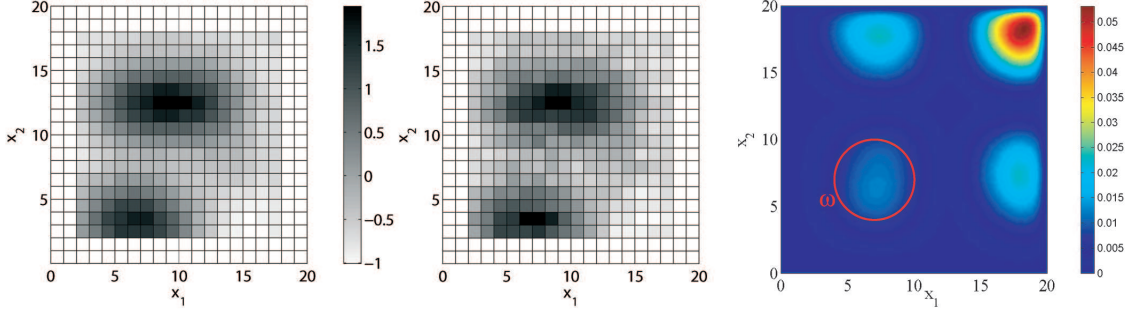


FIGURE 2 – Reconstruction numérique du coefficient $r(x)$ de l'équation $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ à partir de l'observation $\mathcal{U}[u]$ (cf. (3)) de la solution u . De gauche à droite : coefficient inconnu r à reconstruire; reconstruction par minimisation de la fonctionnelle $\tilde{r} \mapsto G_{\mathcal{U}}(\gamma, \tilde{r})$; valeur observée de la fonction $u(t, x)$ au temps T et sous-domaine ω où sont effectuées les observations spatio-temporelles. Ici, $D = 1$, $\gamma = 0.1$, $u^0 = 4 \cdot 10^{-3}xy \sin(x/4)^2 \sin(y/4)^2$, $t_0 = 0.1$ et $t_1 = 0.4$.

d'autres termes, l'information contenue dans la solution u sur un ensemble ne contenant pas Ω permet-elle de déterminer des coefficients $r_k(x)$ définis sur tout Ω ?

Nos résultats permettent de répondre par l'affirmative à cette question. La méthode développée dans (§16) permet en effet de prouver l'unicité d'un ou plusieurs coefficients $r_k(x)$ de (1) en utilisant des ensembles d'observation de la forme $[0, t_1] \times \{x_0\}$, où $x_0 \in \Omega$.

Bien que cette méthode suppose que la donnée initiale $u^0(x)$ soit connue sur Ω (cf. Figure 1), il paraît important de souligner que contrairement à l'observation de la solution u de (1) au temps T et sur tout Ω faite dans la Section 1.1 (et dans la majorité des résultats basés sur une inégalité de Carleman dans le cas de problèmes paraboliques), la donnée initiale ne contient aucune information sur les coefficients à déterminer. En revanche, notre méthode ne permet pas d'obtenir de résultats de stabilité comme ceux décrits dans la Section 1.1.

Modèle et hypothèses sur les coefficients

Nous considérons l'équation suivante, posée dans un intervalle $]a, b[\subset \mathbb{R}$:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \sum_{k=1}^n r_k(x) u^k + g(x, u), & t \in]0, T[, \quad x \in]a, b[, \\ \alpha_1 u(t, a) - \beta_1 \frac{\partial u}{\partial x}(t, a) = 0, & t > 0, \\ \alpha_2 u(t, b) + \beta_2 \frac{\partial u}{\partial x}(t, b) = 0, & t > 0, \\ u(0, x) = u^0(x), & x \in]a, b[. \end{cases} \quad (\mathcal{P}_{(r_k)}^{u^0})$$

Les coefficients à déterminer sont les $r_k(x)$. Le coefficient $D > 0$, la fonction g , les conditions aux bords ainsi que la donnée initiale $u_0 > 0 \in C^{2,\eta}([a, b])$, sont supposés connus. Nous supposons que les fonctions inconnues r_k appartiennent à l'espace $\mathcal{M}$ défini par :

$$\mathcal{M} := \{\psi \in C^{0,\eta}([a, b]) \text{ t. q. } \psi \text{ est analytique par morceaux sur }]a, b[\}, \quad (6)$$

pour un certain $\eta \in]0, 1]$. Une fonction $\psi \in C^{0,\eta}([a, b])$ est dite analytique par morceaux s'il existe $m > 0$ et une suite croissante $(\kappa_j)_{1 \leq j \leq m}$ telle que $\kappa_1 = a$, $\kappa_m = b$, et

$$\text{pour tout } x \in]a, b[, \quad \psi(x) = \sum_{j=1}^{m-1} \chi_{[\kappa_j, \kappa_{j+1}[}(x) \varphi_j(x),$$

pour des fonctions analytiques φ_j , définies sur les intervalles $[\kappa_j, \kappa_{j+1}]$, et où $\chi_{[\kappa_j, \kappa_{j+1}[}$ désignent les fonctions caractéristiques des intervalles $[\kappa_j, \kappa_{j+1}[$ pour $j = 1, \dots, m-1$.

Remarque 65. Notons que l'hypothèse de régularité $r_k \in \mathcal{M}$ n'est pas très restrictive. L'espace $\mathcal{M}$ contient par exemple l'ensemble des fonctions affines par morceaux. Dans la preuve de nos résultats, l'hypothèse $r_k, \tilde{r}_k \in \mathcal{M}$ permet d'éviter que l'ensemble des zéros de $r_k - \tilde{r}_k$ n'admette de points d'accumulation.

Les conditions aux bords peuvent être du type Dirichlet, Neumann ou Robin ; la seule hypothèse que nous faisons est :

$$\alpha_1^2 + \beta_1^2 > 0 \text{ et } \alpha_2^2 + \beta_2^2 > 0. \quad (7)$$

Notons que, contrairement au problème $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ traité dans la section précédente, le problème $(\mathcal{P}_{(r_k)}^{u^0})$ n'admet pas nécessairement une solution définie pour tout temps $t > 0$. Néanmoins, pour toute famille de coefficients $(r_k) \in \mathcal{M}^n$, il existe un temps $T_{(r_k)}^{u^0} \in]0, \infty]$ jusqu'auquel le problème $(\mathcal{P}_{(r_k)}^{u^0})$ admet une unique solution $u \in C_{1,\eta/2}^{2,\eta}([0, T_{(r_k)}^{u^0}] \times [a, b])$ (cf. Pao, 1992).

Observations

Considérons n données initiales positives et ordonnées $u_i^0 \in C^{2,\eta}([a, b])$. Nous supposons que, pour chaque $i = 1, \dots, n$, la solution u_i de $(\mathcal{P}_{(r_k)}^{u_i^0})$ ainsi que sa dérivée spatiale sont observées en un certain point $x_0 \in]a, b[$ et pendant un certain intervalle de temps $[0, \varepsilon[$. Ainsi, l'ensemble des observations est de la forme :

$$\mathcal{U}[(u_i)_{i=1,\dots,n}] = \{u_i(t, x_0), \partial u_i / \partial x(t, x_0), t \in [0, \varepsilon[, i = 1, \dots, n\}. \quad (8)$$

Remarque 66. Pour deux familles de fonctions $(u_i)_{i=1,\dots,n}$ et $(\tilde{u}_i)_{i=1,\dots,n}$ nous dirons que $\mathcal{U}[(u_i)_{i=1,\dots,n}] = \mathcal{U}[(\tilde{u}_i)_{i=1,\dots,n}]$ si et seulement si $u_i(t, x_0) = \tilde{u}_i(t, x_0)$ et $\partial u_i / \partial x(t, x_0) = \partial \tilde{u}_i / \partial x(t, x_0)$ pour tout $t \in [0, \varepsilon[$ et $i = 1, \dots, n$.

Résultats

Notre principal résultat montre que l'observation $\mathcal{U}$ permet de déterminer de façon unique l'ensemble des coefficients $r_k(x)$. Commençons par le cas d'un unique coefficient inconnu.

Théorème 67 (§16), cas $n = 1$). Soit $\tilde{r}_1 \in \mathcal{M}$ et $\tilde{u}$ la solution de $(\mathcal{P}_{(\tilde{r}_1)}^{u^0})$. Supposons que $\mathcal{U}[u] = \mathcal{U}[\tilde{u}]$. Alors $r_1 \equiv \tilde{r}_1$ sur $[a, b]$.

La méthode utilisée pour prouver ce résultat est très différente des méthodes utilisées classiquement dans la littérature associée aux problèmes inverses. Notre preuve est essentiellement basée sur une utilisation astucieuse du Lemme de Hopf et du principe du maximum parabolique. L'hypothèse d'analyticité par morceaux (cf. Remarque 65) intervient également de façon cruciale. En fixant $g(x, u) = -\gamma u^2$, ce résultat permet de montrer l'unicité pour le problème inverse considéré dans la Section 1.1 dans le cas de la dimension 1 d'espace avec une observation du type (8), c'est-à-dire sans observer la solution sur $\Omega \setminus \{x_0\}$. Un corollaire immédiat du Théorème 67 montre que, pour tout sous-domaine $\omega \subset \Omega$ de mesure non nulle, il existe un unique coefficient $r \in \mathcal{M}$ (où $\mathcal{M}$ est défini par (6)) associé à une observation de la solution u du problème $(\mathcal{P}_{r,\gamma})$ sur $[0, \varepsilon] \times \omega$ (sans observation de la dérivée spatiale).

Avec des observations supplémentaires, la méthode développée dans (§16) permet la détermination de n coefficients inconnus. Nous avons le résultat suivant :

Théorème 68 (§17, $n \geq 1$). *Soit $(\tilde{r}_k)_{1 \leq k \leq n}$ une famille de coefficients dans $\mathcal{M}$. Soit $\tilde{u}_i$ la solution de $(\mathcal{P}_{(\tilde{r}_k)}^{u_i^0})$, pour $i = 1, \dots, n$.*

Supposons que $\mathcal{U}[(u_i)_{i=1,\dots,n}] = \mathcal{U}[(\tilde{u}_i)_{i=1,\dots,n}]$. Alors $r_k \equiv \tilde{r}_k$ sur $[a, b]$ pour tout $k = 1, \dots, n$.

De nombreux problèmes inverses font également intervenir des observations de la solution sur le bord du domaine Ω , en particulier dans la détermination de termes nonlinéaires homogènes en espace $f(u)$ d'équations paraboliques (Lorenzi, 1982; DuChateau et Rundell, 1985; Pilant et Rundell, 1986; Nakamura, 2001; Egger et al., 2005; Choulli et al., 2006). Sous certaines conditions, la conclusion du Théorème 68 reste vraie quand l'observation est effectuée au bord du domaine. Par exemple, si $\beta_1 \neq 0$ et si les données initiales sont strictement positives en a , alors la conclusion reste vraie si $x_0 = a$.

En pratique, l'obtention de l'observation $\mathcal{U}$ du Théorème 68 nécessite un contrôle sur la donnée initiale, afin d'observer n trajectoires de la solution de $(\mathcal{P}_{(r_k)}^{u^0})$. Une question naturelle est de déterminer si la conclusion du Théorème 68 reste vraie quand le nombre de trajectoires observées est plus petit que n . Les résultats présentés dans (§17) montrent que la réponse est négative. Dans la section 4 de (§17), nous montrons que les autres hypothèses du Théorème 68 sont également nécessaires. En ce sens, le résultat du Théorème 68 est optimal. Ainsi, la conclusion du théorème n'est pas vraie en général dans chacun des cas suivants :

- si le nombre de trajectoires observées (i.e. de données initiales) est inférieur au nombre de coefficients à déterminer ;
- si les dérivées spatiales $\partial u_i / \partial x(t, x_0)$ ne sont pas observées ;
- si les coefficients r_k dépendent du temps ;
- si les données initiales ne sont pas connues (i.e. $u_i^0 \neq \tilde{u}_i^0$).

Malgré l'absence de résultat de stabilité, nous avons voulu vérifier que la minimisation d'une fonctionnelle $G_{\mathcal{U}}[(\tilde{r}_k)]$ mesurant la distance entre l'observation $\mathcal{U}[(u_i)_{i=1,\dots,n}]$ et la "prédiction" $\mathcal{U}[(\tilde{u}_i)_{i=1,\dots,n}]$ permettait de reconstruire des coefficients inconnus. Définissons

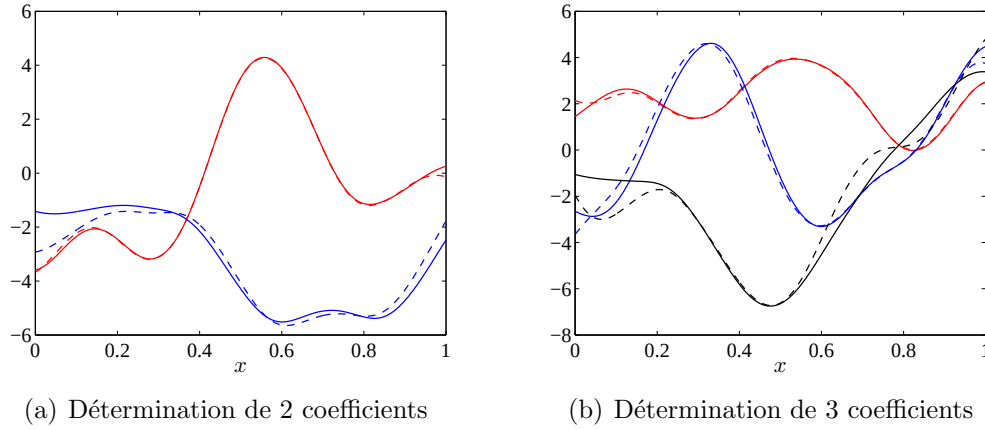


FIGURE 3 – (a) Lignes continues : deux coefficients r_1 et r_2 dans $\mathcal{M}$. Lignes en pointillés : coefficients r_1^* et r_2^* obtenus en minimisant $G_{\mathcal{U}}$. (b) Lignes continues : trois coefficients r_1 , r_2 et r_3 dans $\mathcal{M}$. Lignes en pointillés : coefficients r_1^* , r_2^* et r_3^* obtenus en minimisant $G_{\mathcal{U}}$. Pour ces calculs, nous avons fixé $[a, b] = [0, 1]$, $D = 0.1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$ et $\beta_1 = \beta_2 = 1$ (conditions de Neumann), $x_0 = 2/3$, $\varepsilon = 0.3$ et $g \equiv 0$.

$G_{\mathcal{U}}$ sur $\mathcal{M}^n$ par :

$$G_{\mathcal{U}}[(\tilde{r}_k)] = \sum_{i=1}^n \|u_i(\cdot, x_0) - \tilde{u}_i(\cdot, x_0)\|_{L^2(0, \varepsilon)} + \left\| \frac{\partial u_i}{\partial x}(\cdot, x_0) - \frac{\partial \tilde{u}_i}{\partial x}(\cdot, x_0) \right\|_{L^2(0, \varepsilon)}.$$

Nous avons $G_{\mathcal{U}}[(r_k)] = 0$, et le Théorème 68 montre que (r_k) est l'unique minimiseur global de $G_{\mathcal{U}}$ dans $\mathcal{M}^n$. Comme l'illustre la Figure 3 dans les cas de 2 et 3 coefficients, la minimisation de la fonctionnelle $G_{\mathcal{U}}$ permet une bonne reconstruction numérique des coefficients.

1.3 Détermination de coefficients d'un système compétitif

Nous nous intéressons ici à la détermination de coefficients hétérogènes d'un système compétitif du type Lotka-Volterra, composé de deux EDP semilinéaires paraboliques. Les systèmes compétitifs jouent un rôle crucial en écologie théorique. Ils permettent notamment d'étudier l'évolution de la biodiversité au sein d'un écosystème, cf. (MacArthur et Levins, 1967; Levin, 1970; May, 1974; Gilpin, 1975; May et Leonard, 1975; Smale, 1976; Huisman et Weissing, 1999) pour des systèmes d'EDO et (Levins, 1969; Durrett et Levin, 1994; Hanski et Gilpin, 1996; Cantrell et Cosner, 2003) pour des modèles spatialisés. Dans la Section 3 du Chapitre III, l'étude de l'évolution de la diversité génétique à l'intérieur d'un front de colonisation fait par exemple intervenir ce type de système.

La valeur des différents coefficients intervenant dans le système a une influence cruciale sur l'issue de la compétition, qui peut aboutir à l'extinction d'une des espèces ou à la coexistence des deux, cf. (Cantrell et Cosner, 1998, 2003) et (§24). Notre objectif est, comme dans la Section 1.2, de démontrer que certains des coefficients du système compétitif sont déterminés par des observations localisées de la solution du système.

Comme dans la Section 1.2, nous n'utilisons que des observations locales (i.e., sur un sous-ensemble strict du domaine d'étude Ω) de la solution du système. Les travaux anté-

rieurs dédiés à la détermination de coefficients de systèmes d'EDP paraboliques étaient basés sur la méthode des estimations de Carleman (Cristofol et al., 2006; Benabdallah et al., 2009, 2010; Cristofol et al., 2012). Ils faisaient donc intervenir, comme dans le cas scalaire, des observations de la solution sur tout le domaine d'étude Ω (ou dans certains cas sur le bord du domaine) et concernaient généralement des EDP linéaires, bien qu'un système couplé EDP linéaire-EDP semilinéaire soit étudié en utilisant cette méthode dans (Cristofol et al., 2012).

Modèle et hypothèses sur les coefficients

Nous considérons le système suivant, décrivant l'évolution des concentrations de deux espèces en compétition :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial u}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + r_1(x) u - a_{11}(x) u^2 - a_{12} uv, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + r_2(x) v - a_{21}(x) uv - a_{22}(x) v^2, \\ \text{Conditions en } a \text{ et } b, \\ u(0, x) = u^0(x), \quad v(0, x) = v^0(x), \quad x \in]a, b[. \end{array} \right. \quad t > 0, x \in]a, b[. \quad (\mathcal{S}_{(r_2, a_{21}, a_{22}, a_{12})}^{u^0, v^0})$$

Nous supposons que les coefficients r_1 et a_{11} associés à l'espèce 1 sont connus. En revanche, les coefficients r_2 , a_{22} associés à l'espèce 2 ainsi que les coefficients a_{12} et a_{21} décrivant les interactions entre les deux espèces sont inconnus. Les coefficients de diffusion D_1 , D_2 sont quant à eux supposés connus. On peut par exemple penser à une espèce invasive (l'espèce 2), dont les caractéristiques sont peu connues, entrant en compétition avec une espèce native et mieux décrite (l'espèce 1).

Le système étant compétitif, nous devons faire une hypothèse de signe sur les coefficients d'interaction :

$$a_{12}, a_{21} > 0 \text{ sur } [a, b]. \quad (9)$$

Pour des raisons techniques, nous supposons également que le coefficient a_{12} est constant. Les autres coefficients inconnus appartiennent à l'espace $\mathcal{M}$ introduit dans la Section 1.2 et correspondant aux fonctions analytiques par morceaux.

Les conditions vérifiées par u et v aux bords de l'intervalle $[a, b]$ sont similaires à celles vérifiées par u dans la Section 1.2, ce qui inclut les cas classiques des conditions de Dirichlet, Neumann et Robin, et peuvent être différentes pour u et v .

Observations

Comme dans la Section 1.2, nous avons besoin d'observer plusieurs trajectoires pour déterminer plusieurs coefficients du système $(\mathcal{S}_{(r_2, a_{21}, a_{22}, a_{12})}^{u^0, v^0})$. Cette fois, nous observons trois trajectoires de la solution du système $(\mathcal{S}_{(r_2, a_{21}, a_{22}, a_{12})}^{u^0, v^0})$, à partir de trois conditions initiales différentes. Plus précisément, nous considérons trois couples (u_1^0, v_1^0) , (u_2^0, v_2^0) , (u_3^0, v_3^0) de données initiales strictement positives dans $]a, b[$ et *non-alignées* :

$$(u_3^0 - u_2^0)(v_2^0 - v_1^0) - (v_3^0 - v_2^0)(u_2^0 - u_1^0) \neq 0 \text{ dans }]a, b[. \quad (10)$$

Rappelons que les données initiales étaient ordonnées dans le cas scalaire étudié dans la Section 1.2 ; l'hypothèse (10) joue ici un rôle équivalent.

Nous supposons que pour chaque donnée initiale (u_i^0, v_i^0) ($i = 1, 2, 3$) la solution (u_i, v_i) de $(\mathcal{S}_{(r_2, a_{21}, a_{22}, a_{12})}^{u_i^0, v_i^0})$, ainsi que certaines dérivées spatiales de u_i et v_i sont mesurées en un point x_0 et sur un intervalle de temps $[0, \varepsilon[$. Ainsi, nous considérons des observations de l'un des trois types suivants :

$$\begin{aligned}\mathcal{U}_1[(u_i, v_i)_{i=1,2,3}] &= \{(u_i, v_i)(t, x_0), \frac{\partial u_i}{\partial x}(t, x_0), t \in [0, \varepsilon[, i = 1, 2, 3\}, \\ \mathcal{U}_2[(u_i, v_i)_{i=1,2,3}] &= \{(u_i, v_i)(t, x_0), \frac{\partial v_i}{\partial x}(t, x_0), t \in [0, \varepsilon[, i = 1, 2, 3\}, \\ \mathcal{U}_3[(u_i)_{i=1,2,3}] &= \{u_i(t, x_0), \frac{\partial u_i}{\partial x}(t, x_0), \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2}(t, x_0), t \in [0, \varepsilon[, i = 1, 2, 3\},\end{aligned}\tag{11}$$

pour un certain $x_0 \in]a, b[$ et un certain $\varepsilon > 0$. Il semble intéressant de souligner que l'observation $\mathcal{U}_3$ ne fait pas intervenir la composante v du système $(\mathcal{S}_{(r_2, a_{21}, a_{22}, a_{12})}^{u^0, v^0})$.

Résultats

Nous montrons que chacune des observations $\mathcal{U}_1$, $\mathcal{U}_2$ ou $\mathcal{U}_3$ permet de déterminer de façon unique les coefficients r_2 , a_{22} , a_{21} et a_{12} . Nous avons en effet démontré le résultat suivant :

Théorème 69 (#18). *Soient $\tilde{a}_{21}, \tilde{a}_{22} > 0$ et $\tilde{r}_2$ des coefficients dans $\mathcal{M}$ et $\tilde{a}_{12} \in]0, \infty[$. Soit $(\tilde{u}_i, \tilde{v}_i)$ la solution du système $(\mathcal{S}_{(\tilde{r}_2, \tilde{a}_{21}, \tilde{a}_{22}, \tilde{a}_{12})}^{u_i^0, v_i^0})$, pour $i = 1, \dots, 3$. Supposons que l'une des conditions suivantes est vérifiée :*

$$\begin{aligned}\mathcal{U}_1[(u_i, v_i)_{i=1,2,3}] &= \mathcal{U}_1[(\tilde{u}_i, \tilde{v}_i)_{i=1,2,3}] & \text{ou} & & \mathcal{U}_2[(u_i, v_i)_{i=1,2,3}] &= \mathcal{U}_2[(\tilde{u}_i, \tilde{v}_i)_{i=1,2,3}] \\ & & \text{ou} & & \mathcal{U}_3[(u_i)_{i=1,2,3}] &= \mathcal{U}_3[(\tilde{u}_i)_{i=1,2,3}].\end{aligned}$$

Alors, $\tilde{r}_2 \equiv r_2$, $\tilde{a}_{21} \equiv a_{21}$, $\tilde{a}_{22} \equiv a_{22}$ sur $[a, b]$ et $\tilde{a}_{12} = a_{12}$.

La preuve de ce résultat se base sur l'analyse du système vérifié par $U = u - \tilde{u}$ et $V = \tilde{v} - v$. Ce système n'est plus compétitif mais "coopératif". Nous pouvons ainsi utiliser les principes de comparaison disponibles pour les systèmes coopératifs (Friedman, 1964). L'hypothèse (10) de non-alignement des données initiales joue un rôle important dans notre preuve. Si cette hypothèse n'est pas vérifiée, la conclusion du Théorème 69 n'est plus vraie en général (un contre-exemple est fourni dans (#18)).

La minimisation d'une fonctionnelle $G_{\mathcal{U}_1}[(\tilde{r}_2, \tilde{a}_{21}, \tilde{a}_{22}, \tilde{a}_{12})]$ mesurant la distance entre l'observation (du type $\mathcal{U}_1[(u_i, v_i)_{i=1,2,3}]$ dans nos simulations numériques) et la prédiction $(\mathcal{U}_1[(\tilde{u}_i, \tilde{v}_i)_{i=1,2,3}])$ permet à nouveau une bonne reconstruction numérique des coefficients inconnus (cf. Figure 4).

1.4 Discussion

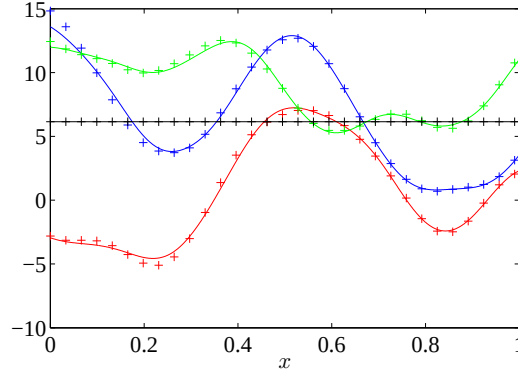


FIGURE 4 – Lignes continues : les coefficients inconnus r_2 (en rouge), a_{21} (en bleu), a_{22} (en vert) et a_{12} (en noir). Croix : les coefficients reconstruits par minimisation d'une fonctionnelle $G_{\mathcal{U}_1}[(\tilde{r}_2, \tilde{a}_{21}, \tilde{a}_{22}, \tilde{a}_{12})]$.

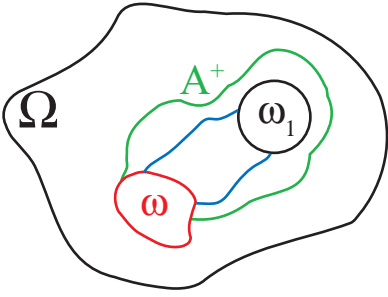


FIGURE 5 – Pour adapter nos preuves 1D à des dimensions $N \geq 2$, il faudrait montrer l'existence d'un domaine connexe dont l'intersection avec ω et ω_1 est non-vide, et sur les bords duquel $U(t, x) \geq 0$ pour t assez petit. Ici, le signe de U n'est pas connu sur les bords de l'ensemble bleu.

L'adaptation à la dimension $N \geq 2$ de nos résultats décrits dans les Sections 1.2 et 1.3 est une question naturelle. Les méthodes utilisées pour les démontrer utilisent assez fortement la nature 1D du problème. Décrivons schématiquement la preuve du Théorème 67. On commence par montrer que la quantité $U := u - \tilde{u}$ vérifie une équation de la forme

$$\partial_t U - \mathcal{L}U = m(x)u,$$

où $\mathcal{L}$ est un opérateur elliptique et $m(x) = r_1 - \tilde{r}_1$ est la différence entre le coefficient à déterminer r_1 et un coefficient $\tilde{r}_1 \in \mathcal{M}$. Considérons le plus grand intervalle $[x_0, b_1]$ sur lequel m a un signe constant, disons $m \geq 0$; le cas $m \leq 0$ se traite de façon similaire.

Supposons que $m \not\equiv 0$ sur $[x_0, b_1]$. Il existe donc un point $x_1 \in]x_0, b_1[$ tel que $m(x_1) > 0$, donc $\partial_t U(0, x_1) = m(x_1)u(0, x_1) > 0$, ce qui implique que $U(t, x_1) > 0$ pour

t assez petit, disons $t < \tilde{\varepsilon}$. Par hypothèse on a également $U(0, \cdot) \equiv 0$, $U(t, x_0) = 0$ et $\partial_x U(t, x_0) = 0$ pour tout $t \in [0, \varepsilon]$.

On a donc réussi à construire un domaine parabolique $]0, \tilde{\varepsilon}[\times]x_0, x_1[$ dans lequel le principe du maximum fort parabolique implique que $U > 0$. Le Lemme de Hopf permet d'aboutir à une contradiction : on ne peut avoir simultanément $U(t, x_0) = 0$ et $\partial_x U(t, x_0) = 0$. On en déduit que $m \equiv 0$ sur $[x_0, b_1]$, ce qui implique que $b_1 = b$ (on utilise ici la définition de b_1 et l'hypothèse $m \in \mathcal{M}$). Un raisonnement similaire permet de montrer que $m \equiv 0$ sur $[a, x_0]$, ce qui implique la conclusion du Théorème 67.

Plaçons-nous maintenant en dimension $N \geq 2$. Si le domaine Ω est une boule et que tous les coefficients dans $\mathcal{M}$ sont supposés à symétrie radiale, la méthode exposée ci-dessus peut facilement être adaptée. Dans les autres situations, l'adaptation de nos preuves est un problème difficile. En effet, supposons que $U \equiv 0$ sur un ensemble de la forme $[0, \varepsilon] \times \omega$, avec $\omega \subset \Omega$. On vérifie facilement que $m \equiv 0$ dans ω . En supposant que $m \not\equiv 0$ dans Ω , on peut à nouveau construire un domaine maximal $\mathcal{A}_+$ contenant ω et sur lequel $m \geq 0$

et $m \neq 0$; on en déduit l'existence d'une boule $\omega_1 \in \mathcal{A}_+$ sur laquelle $U(t, x) > 0$ pour t assez petit. Contrairement au cas 1D, on ne peut pas conclure que $U(t, x) \geq 0$ sur les bords d'un ensemble connexe intersectant ω et ω_1 (cf. Figure 5). Les arguments utilisés dans le cas 1D ne peuvent donc pas être utilisés tels quels.

2 Estimation de paramètres à partir de données incertaines (§19, 20)

Les résultats de détermination de coefficients de la section précédente sont obtenus dans un cadre où les observations sont exactes. Bien que ces observations soient censurées en espace (i.e., effectuées sur un sous-domaine du domaine d'étude), ce cadre peut être qualifié d'idéal. En pratique, comme nous le verrons dans les deux exemples traités dans cette section, les données collectées sont incertaines et le processus observé peut être différent de la solution du modèle dont on cherche à estimer les coefficients. Dans la Section 2.1, par exemple, les données dont nous disposons sont simplement des données binaires de type présence/absence de nids de chenilles processionnaires, alors que notre but est d'estimer un coefficient de diffusion ainsi qu'un terme de réaction correspondant à la fitness locale des processionnaires adultes (papillons). Dans le second exemple que nous traitons (Section 2.2), nous verrons que l'incertitude sur les données peut provenir non seulement d'un bruit additif, mais également d'une inexactitude sur le temps t où est effectuée l'observation. L'approche mécanico-statistique permet de répondre à ces difficultés.

Les modèles mécanico-statistiques que nous construisons combinent un sous-modèle mécaniste décrivant la dynamique spatio-temporelle du processus étudié avec un sous-modèle statistique décrivant le processus d'observation. Ces modèles sont comparables aux modèles physico-statistiques et aux modèles espace-état, c.f. (Berliner, 2003; Wikle, 2003). Ainsi, l'idée de combiner un modèle mécaniste avec un modèle statistique n'est pas nouvelle (voir par exemple le livre de Tong, 1990). L'originalité de notre approche tient dans l'utilisation de modèles mécanistes basés sur des EDP (et sur une EDP incluant un terme de retard dans la Section 2.2) et dans le type de données considérées, qui sont fortement censurées en temps et en espace.

L'idée générale des modèles mécanico-statistiques que nous construisons est la suivante. Considérons un processus u_θ gouverné par une EDP dépendant d'un paramètre θ . Nous disposons d'observations $\mathcal{O}$ (bruitées) d'un processus $j(u_\theta)$ dépendant du processus initial. Afin de définir une vraisemblance $\mathcal{L}$ qui nous permettra d'estimer le paramètre θ , nous construisons un modèle statistique décrivant comment l'observation est obtenue. Ce modèle fait le lien entre le processus non-observé u_θ et l'observation $\mathcal{O}$ et permet de calculer, pour chaque paramètre $\tilde{\theta}$, la densité de probabilité de l'observation $P(\mathcal{O}|u_{\tilde{\theta}})$. Les processus $u_{\tilde{\theta}}$ considérés dans ce chapitre étant déterministes, cette densité de probabilité est égale à la densité $P(\mathcal{O}|\tilde{\theta})$, c'est-à-dire à la vraisemblance $\mathcal{L}(\tilde{\theta})$.

2.1 Un modèle mécanico-statistique de réaction-diffusion pour l'analyse d'un processus d'expansion

Des études expérimentales (Battisti et al., 2005; Robinet et al., 2007) ont fait état d'une expansion récente de l'aire de répartition de la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera : Notodontidae, en abrégé PP ci-dessous) vers le nord de la France. Dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire (URTICLIM), nous nous intéressons à ce phénomène d'expansion.

En raison de son impact sur les forêts, cette expansion est susceptible d'avoir d'importantes conséquences écologiques. Des problèmes sanitaires sont également à prévoir : les chenilles peuvent libérer des soies urticantes causant des réactions allergiques chez l'homme et certains animaux domestiques. Ces réactions peuvent aller de l'allergie cutanée au choc anaphylactique (Doutre, 2005).

Dans cette étude, nous nous concentrons sur la région du Bassin Parisien. Notre objectif est de construire une carte de cette région qui décrive l'environnement en termes de son effet local (favorable ou défavorable) sur l'expansion de la PP. Pour cela, nous construisons un modèle d'expansion de la PP dont les principaux paramètres inconnus sont (i) un coefficient de diffusion des adultes PP (ii) la fitness locale de la PP. Comme souvent en écologie, ce dernier paramètre résulte d'effets concomitants de plusieurs facteurs et ne peut être observé directement. Cependant, comme cela a pu être fait dans d'autres études (Klein et al., 2008; Soubeyrand et al., 2009a,b), on peut espérer l'estimer à partir d'observations indirectes (ici la position des nids de PP).

La construction d'un modèle qui permet l'estimation des paramètres de diffusion et de fitness soulève deux difficultés non-classiques :

- la première difficulté est liée au type de données que nous traitons ; ce sont des observations binaires (présence/absence de nids de PP) et incomplètes (cf. Figure 6), qui peuvent difficilement être utilisées directement dans un modèle d'expansion (qui nécessite plutôt des données continues et sur tout le domaine d'étude...) ;
- la deuxième difficulté est liée au cycle de vie de la PP. La position et la densité des nids de PP évolue de façon discrète, mais cette évolution résulte de la dispersion des PP adultes (papillons), qui est un processus continu en temps.

Nous proposons une approche mécanico-statistique qui combine un modèle statistique pour le processus d'observation avec un modèle de réaction-diffusion pour l'expansion des nids de PP.

2.1.1 Des densités de nids aux données : un modèle statistique pour le processus d'observation

La construction d'un modèle d'observation permet de passer de données continues (la densité de nids, qui n'est pas observée) à des données binaires (présence/absence). Inversement, ce modèle permettra dans la Section 2.1.3 d'estimer les paramètres du modèle d'expansion sur la base des données observées.

Le domaine d'étude (Ω sur la Figure 6) est divisé en sous-cellules ω_i correspondant aux cellules d'observation. Nous désignons par $\mathcal{O}_n(i)$ la variable binaire d'observation, qui prend la valeur 1 si des nids de PP ont été détectés dans ω_i l'année n , et 0 sinon. Nous

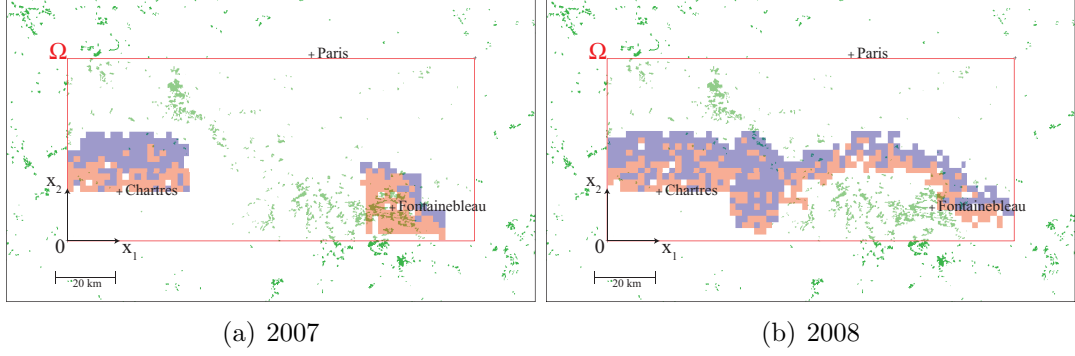


FIGURE 6 – Site d’étude et exemple d’observations. Les carrés bleus correspondent aux cellules ω_i observées, mais où aucun nid de PP n’a été détecté. Les carrés rouges correspondent aux cellules observées où des nids de PP ont été détectés. On dispose au total de trois années d’observation (2007, 2008, 2009).

faisons l’hypothèse simplificatrice que la probabilité de l’événement $\mathcal{O}_n(i) = 1$ dépend uniquement de la densité de nids moyenne $U_n(i)$ sur la cellule ω_i :

$$\mathcal{O}_n(i)|U_n(i) \sim \text{Bernoulli}\{d(U_n(i))\}, \quad (12)$$

où d est une fonction nonlinéaire croissante.

2.1.2 La densité de nids : une fonction de la densité cumulée d’adultes et de la fitness environnementale

Nous proposons une méthode permettant de calculer la densité de nids comme une fonction de la densité *cumulée* d’adultes et d’un facteur environnemental $F(x)$ correspondant à la fitness à estimer.

Nous avons déjà utilisé la notion de densité cumulée pour évaluer l’impact d’une autre invasion biologique, dans un article que nous ne détaillons pas dans ce document (§25). On commence par supposer que les adultes suivent une équation de diffusion avec un terme de mortalité $\frac{\partial v}{\partial t} = D\Delta v - \frac{v}{\nu}$, avec des conditions mixtes Dirichlet/Neumann sur les bords du domaine, où ν correspond à l’espérance de vie et D au coefficient de diffusion que l’on souhaite estimer. En intégrant cette équation, on obtient l’équation vérifiée par la densité cumulée $w(t, x) = \int_0^t v(s, x) ds$:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = D\Delta w - \frac{w}{\nu} + v_0(x) \text{ pour } t > 0 \text{ et } w(0, x) = 0, x \in \Omega. \quad (13)$$

Cela nous permet de définir la densité *cumulée* d’adultes $w^*(x, v_{0,n})$ ($= w(t^*, x)$ pour un temps t^* assez grand) à la fin du stade adulte. Si $f(x)$ mesure la fréquence de création de nid par individu adulte (supposée indépendante de t), la quantité $w^*(x, v_{0,n}) \times f(x)$ correspond à la densité de nids qui serait obtenue à la fin d’un cycle, en l’absence de contraintes démographiques.

Finalement, la densité de nids peut être calculée récursivement, en reliant le nombre d’adultes au début du stade adulte de l’année $n + 1$ à la densité de nids à la fin de l’année n : $v_{0,n+1}(x) = r(u_n(x))u_n(x)$, où $r(u_n) = R \frac{u_n}{1+u_n}$ correspond à un nombre d’adulte par

unité de nids (notons que $r(u_n)$ prend en compte l'existence d'un effet Allee chez la processionnaire, cf. Pérez-Contreras et al., 2003). On obtient ainsi :

$$u_{n+1}(x) = \min \left\{ w^* \left(x, \frac{u_n^2}{1 + u_n} \right) F(x), \chi(x) \right\}, \quad (14)$$

où $\chi(x)$ correspond à la densité d'arbres-hôtes et $F(x) = R f(x)$ mesure le nombre maximum d'adultes pouvant émerger l'année $n + 1$ en l'absence de contrainte démographique, pour une unité d'adulte ayant passé une unité de temps à la position x durant l'année n . Ce paramètre $F(x)$ correspond exactement à la *fitness locale* que nous voulons estimer.

2.1.3 Estimation des paramètres

Désignons par $\mathcal{O}$ l'ensemble des observations et par $\mathbf{U}$ l'ensemble des valeurs prises par la solution de notre modèle présenté en Section 2.1.2, pour des valeurs fixées des paramètres $F(x)$ et D . Le modèle présenté en Section 2.1.2 étant déterministe, la vraisemblance $\mathcal{L}(F, D) = P(\mathcal{O}|F, D)$ est égale à $P(\mathcal{O}|\mathbf{U})$. En supposant que les observations $\mathcal{O}_n(i)$, conditionnellement à la valeur de la densité moyenne $U_n(i)$, sont indépendantes entre elles, nous pouvons calculer cette vraisemblance grâce au modèle statistique présenté dans la Section 2.1.1 :

$$\mathcal{L}(F, D) = \prod_{k=1}^m \prod_{i \in J^k} P(\mathcal{O}_k(i)|U_k(i)),$$

où m correspond au nombre d'années d'observation et J^k à l'ensemble des sites observés l'année k .

Nous utilisons une méthode bayésienne pour l'estimation des paramètres. Le théorème de Bayes permet de décomposer la distribution $P(F, D|\mathcal{O})$ sous la forme :

$$P(F, D|\mathcal{O}) = \frac{P(\mathcal{O}|F, D) \pi(F, D)}{P(\mathcal{O})},$$

soit

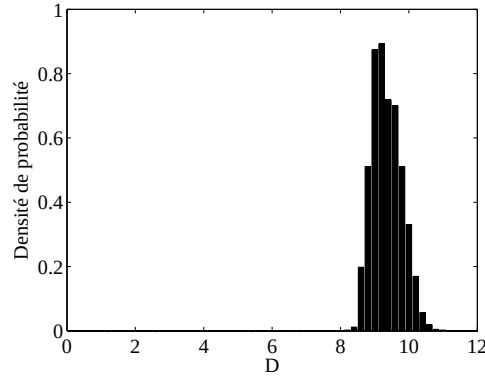
$$P(F, D|\mathcal{O}) \propto \mathcal{L}(F, D) \pi(F, D),$$

où $\propto$ signifie “est proportionnel à”. Ici, $P(F, D|\mathcal{O})$ est appelée distribution *a posteriori* des paramètres, ou posterior, tandis que $\pi(F, D)$ est leur distribution *a priori*, ou prior. Cette distribution traduit l'état des connaissances que nous avons sur les paramètres avant la prise en compte des données. En l'absence de connaissance précise, nous choisissons ici des priors uniformes pour les différents paramètres :

$$F(X) \sim U(0, F^{\max}), \text{ et } D \sim U(0, D^{\max}),$$

où X appartient à un maillage régulier discret recouvrant le site d'étude Ω .

Le calcul de la posterior est effectué en utilisant un algorithme de Metropolis-Hastings (Metropolis et al., 1953; Hastings, 1970), c'est-à-dire une méthode d'acceptation/rejet qui permet de construire une chaîne de Markov dont la distribution stationnaire correspond à la posterior. Le détail de l'algorithme est donné dans (§19).

FIGURE 7 – Distribution marginale *a posteriori* du coefficient de diffusion D .

La distribution *a posteriori* du coefficient de diffusion D (Figure 7) est clairement différente de la prior uniforme. Cela indique que les données d’observation contiennent effectivement de l’information sur D . La médiane *a posteriori* de D vaut $9.3 \text{ km}^2/\text{jour}$ (l’espérance de vie des individus est de 1 jour), ce qui est plus élevé que les valeurs généralement enregistrées pour d’autres lépidoptères, mais proche de la valeur de $5.1 \text{ km}^2/\text{an}$ calculée dans un autre travail consacré à la modélisation de la dispersion de la processionnaire (Robinet, 2006). Rappelons que le modèle de diffusion est la limite d’un modèle discret dans lequel les individus suivent une marche aléatoire et changent donc potentiellement de direction à chaque pas de temps. Le coefficient D vaut $\lim_{\lambda \rightarrow 0, \tau \rightarrow 0} \lambda^2/(4\tau)$, où τ est le pas de temps et λ la distance parcourue (en ligne droite) pendant le pas de temps, (cf. Turchin, 1998, chapitre 4). Ainsi, si l’on suppose que les changements de direction ont lieu toutes les minutes, par exemple, on a $\lambda = 2\sqrt{\tau D} = 161$ mètres. La distance totale parcourue pendant une journée sera de $2\sqrt{D/\tau} = 231$ km ce qui est très important par rapport aux résultats enregistrés lors d’expériences en manège de vol, où des distances autour de 5 km sont observées pour les vols les plus longs. De telles distances correspondraient à moins d’un changement de direction de vol par jour. Cela laisse penser qu’il y a plutôt de grands déplacements “en ligne droite”, correspondant à des phénomènes de dispersion à longue distance (cf. Section 1.3), plutôt qu’un comportement purement diffusif. La distribution *a posteriori* du paramètre de fitness F (Figure 8) révèle de fortes hétérogénéités spatiales, avec des agrégats de zones favorables et des agrégats de zones défavorables. En considérant que la fitness F résulte la superposition des effets de différentes covariables (qualité du sol, climat, présence de zones urbaines...), les résultats présentés sur la Figure 8 ouvrent la possibilité de déterminer l’effet de ces différentes covariables. La connaissance de la distribution des paramètres D et F nous permet également de reconstruire la densité de nids de PP, qui n’est pas directement observée, cf. Figure 9.

2.1.4 Perspectives

Notre estimation du coefficient de diffusion semble indiquer l’existence d’événements de dispersion à longue distance. L’utilisation d’un modèle mécaniste du type intégrodifférentiel (cf. Section 1.3) pourrait être envisagée à la place du modèle de diffusion.

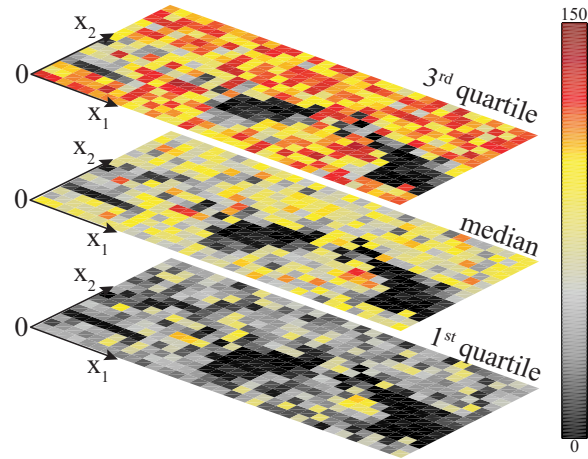


FIGURE 8 – Premier, second et troisième quartiles de la distribution marginale *a posteriori* du coefficient de fitness F , dans le domaine Ω .

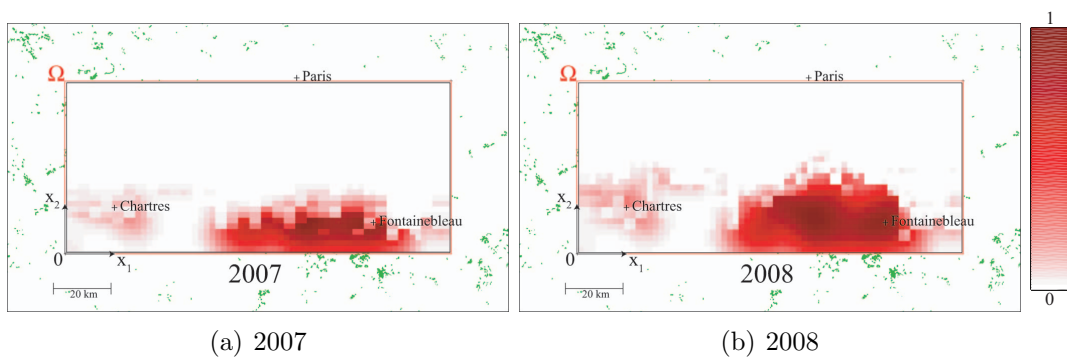


FIGURE 9 – Densités de nids de PP obtenues à partir du modèle présenté en Section 2.1.2 et des valeurs modales des paramètres D et F .

Cela permettrait de prendre en compte ce type de dispersion. Il faut toutefois souligner la méthode d'estimation des paramètres que nous avons présentée nécessite un grand nombre d'évaluations du modèle, et requiert donc un modèle mécaniste dont l'évaluation peut être effectuée rapidement, ce qui n'est pas nécessairement le cas pour un modèle faisant intervenir une convolution. Il faudra donc prendre garde à utiliser des algorithmes de résolution rapides, utilisant par exemple des transformées de Fourier et transformées de Fourier inverses pour le calcul des convolutions.

Une autre piste ouverte par cette étude est l'utilisation d'un modèle mécaniste décrivant le mouvement des différentes fractions génétiques à l'intérieur de la population, comme les modèles présentés en Section 3 du Chapitre III. Ce type de modèle permettrait l'estimation de paramètres à partir de données génétiques, telles que celles obtenues pour la PP dans le cadre du projet URTICLIM (Rousset et al., 2010).

2.2 Estimation de paramètres dans un modèle climatique avec effet-mémoire

Les modèles de bilan énergétique (EBMs pour “energy balance models”), introduits par Budyko (1969) et Sellers (1969), sont parmi les modèles climatiques les plus simples. Ce sont des modèles scalaires dans lesquels l'inconnue T est la température de l'air près de la surface terrestre. Dans ces modèles, les variations de température résultent d'un bilan entre le rayonnement solaire incident et le rayonnement terrestre vers l'espace. En jouant sur les paramètres, il est possible de reproduire la distribution géographique actuelle de la température à la surface de la terre comme un équilibre stable d'un EBM (North et al., 1983). Une fois leurs paramètres ajustés aux observations ou aux sorties de modèles climatiques plus complexes (modèles de circulation générale ou GCMs), les EBM peuvent être utilisés afin de reconstruire le climat passé ou en vue d'étudier des problèmes de détection et d'attribution de changements climatiques (Stone et al., 2007).

Nous nous intéressons ici à des EBM dans lesquels T dépend d'une variable d'espace $x = 2\phi/\pi \in [0, 1]$ correspondant à une latitude rescalée (Ghil, 1976). Les EBM 1D présentés par Ghil (1976, 1984) sont des modèles de réaction-diffusion de la même forme que ceux considérés dans les Chapitres I et II :

$$\frac{\partial T}{\partial t} = D \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + Q(x)[1 - a(x, T)] - g(x, T), \quad t > 0, \quad x \in]0, 1[. \quad (15)$$

Ici, $T(t, x)$ correspond à la température à une latitude donnée x (la température est supposée indépendante de la longitude), la fonction $Q \geq 0$ correspond au flux solaire incident et $a \in [0, 1]$ est l'albedo, qui mesure la proportion d'énergie solaire réfléchie, d'autant plus grande que le sol est clair (la neige a un albedo de 0.9, la lave un albedo de 0.04). Le terme $g \geq 0$ décrit le rayonnement terrestre sortant.

Ces modèles de réaction-diffusion, en l'absence de termes de forçage ou de retard, ne permettent pas de décrire la variabilité naturelle du climat, en particulier, ils ne permettent pas d'observer les oscillations temporelles et *a fortiori* le comportement chaotique typiques des dynamiques climatiques (Ghil et Childress, 1987; Ghil, 1994; Bermejo et al., 2008; Ghil et al., 2008). L'introduction d'un terme de retard, proposée par Bhattacharya et al. (1982),

permet d'obtenir un modèle plus réaliste, pouvant présenter ce type de comportement. L'existence d'un terme de retard se justifie facilement. L'albedo, par exemple, dépend fortement de la présence de nappes de glace. Or, l'existence de ces nappes de glace dépend non seulement de la température présente, mais également des températures passées.

Dans les EBMs avec effet mémoire (EBMMs), les termes a et g de l'équation (15) dépendent d'une moyenne pondérée des températures passées, au travers d'un terme de la forme (Imkeller, 2001) :

$$H(t, x)[T] = \int_{-\infty}^0 \beta(s) T(t + s, x) ds.$$

Notre objectif est de décrire une méthode d'estimation de paramètres pour des EBMMs, à partir d'observations pouvant correspondre à des carottes de glace, des données poliniques ou des sédiments déposés sur les fonds océaniques. Ces données correspondent généralement à des mesures bruitées et locales des températures passées.

Nous considérons un exemple particulier d'EBMM, et comme dans la Section 2.1, nous utilisons un modèle mécanico-statistique pour en estimer les paramètres. Le modèle statistique d'observation doit tenir compte du type particulier de données utilisé. Ces données contiennent en effet deux sources d'incertitude : (i) dans la valeur de la température mesurée ; (ii) dans la précision de la datation, qui tend à décroître à mesure que l'on s'intéresse à des échantillons anciens (Salamatin et al., 1998; Parrenin et al., 2004).

2.2.1 Modèle mécaniste : un EBMM

Nous considérons l'EBMM suivant :

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + Q(x) (1 - a(T)) - q_0 - q_1 T - \left(\frac{1}{\tau} \int_{-\tau}^0 T(t + s) ds \right)^3, \quad (16)$$

pour $t > 0$ et $x \in]0, 1[$. La fonction a correspondant à l'albedo est une fonction "rampe", comme dans l'article de Sellers (1969). Nous souhaitons estimer le paramètre $Q(x)$. Le paramètre τ décrit la longueur de l'effet-mémoire. Nous considérons deux cas, $\tau = 0.2$ ka et $\tau = 0.7$ ka, où 1 ka = 1000 ans. Nous verrons que le comportement du modèle (16) dépend de la valeur de τ .

Pour que le problème soit bien posé, nous supposons comme dans (Bhattacharya et al., 1982) des conditions au bord de Neumann, et nous considérons une donnée initiale constante $T(t, x) = T_0$ pour $t \in [-\tau, 0]$. Les constantes q_0 , q_1 et T_0 sont supposées connues.

2.2.2 Modèle statistique pour l'observation

Afin de simplifier les notations, nous supposons ici que l'observation est basée sur une unique carotte glaciaire située à la position x_0 (dans (#20) et dans les sections suivantes, nous en utilisons trois, situées en des positions différentes). Considérons une suite de dates $t_1 > t_2 > \dots > t_I$, auxquelles la température $T(t_i, x_0)$ est mesurée en utilisant cette carotte glaciaire. Nous notons $\mathcal{O}_i$ nos observations.

Comme nous l'avons déjà mentionné, ce type de données contient (au moins) deux sources d'incertitude. L'incertitude induite par la méthode de datation implique que $\mathcal{O}_i$ est en fait une mesure de la température $T(s(t_i))$, où s est une fonction déformant l'échelle de temps. L'incertitude sur la valeur de la température implique que la mesure de la température $T(s(t_i))$ est également bruitée. Ainsi, dans notre modèle, les observations $\mathcal{O}_i$, conditionnellement à $s(t_i)$, sont supposées indépendantes et tirées dans une loi normale :

$$\mathcal{O}_i \mid s(t_i) \sim \text{indép. } \mathcal{N} \{T(s(t_i)), \sigma^2\}. \quad (17)$$

Les dates $s(t_i)$ sont quant à elles modélisées par :

$$s(t_i) = t_0 - \sum_{j=1}^i \eta_j \text{ avec } \eta_j \sim \text{indép. } \Gamma \left(\frac{t_{j-1} - t_j}{\kappa^2}, \kappa^2 \right), \quad (18)$$

où Γ désigne la loi Gamma, κ^2 est un paramètre qui contrôle la forme de la distribution et t_0 correspond à la date actuelle. Avec ce modèle, l'espérance de chaque $s(t_i)$ est égale à la date exacte t_i . En revanche, la variance, et donc l'incertitude, est d'autant plus

grande que la date t_i est ancienne. En effet, on a $\text{Var}(s(t_i)) = \frac{1}{\kappa^2} \sum_{j=1}^i (t_{j-1} - t_j)^2$. Une

autre caractéristique importante de ce modèle est qu'il préserve la chronologie : si $t_i > t_j$, alors $s(t_i) > s(t_j)$, ce qui semble raisonnable, en l'absence de déformation importante de la carotte glaciaire.

2.2.3 Estimation des paramètres

Soit $\mathcal{O}$ l'ensemble des observations. Notre EBMM (16) étant un modèle déterministe, la vraisemblance $\mathcal{L}(Q) = P(\mathcal{O}|Q)$ est égale à $P(\mathcal{O}|T)$, où T désigne la solution du modèle (16) paramétré par Q . Or, la distribution jointe $P(\mathcal{O}|T)$ peut être calculée explicitement grâce au modèle d'observation (17)-(18). On obtient ainsi :

$$\mathcal{L}(Q) = \int_{\mathbb{R}_+^I} \prod_{i=1}^I \phi\{Y(t_i) \mid s(t_i)\} h(s_1, \dots, s_I) ds_1 \dots ds_I,$$

où $\phi(\cdot \mid s(t_i))$ est la densité de probabilité de la normale $\mathcal{N}\{T(s(t_i), x_0), \sigma^2\}$ et h est la densité jointe de $s(t_1), \dots, s(t_I)$.

Comme dans la Section 2.1.3, nous utilisons une méthode bayésienne pour l'estimation du paramètre Q . Cette fois, nos observations correspondent à des données simulées en utilisant notre modèle mécaniste (16) et notre modèle statistique (17)-(18). Ce jeu de données correspond à trois carottes glaciaires situées en des positions $x_0 = 0.5$, $x_1 = 0.7$ et $x_2 = 0.9$ (Figure 10).

En utilisant une prior uniforme entre 0 et 1000 pour $Q(x)$ en chaque point x d'un espace discretisé, et en utilisant la formule ci-dessus pour $\mathcal{L}(Q)$ nous avons calculé la posterior de Q (Figure 11). Dans les deux cas $\tau = 0.2$ et $\tau = 0.7$, la médiane *a posteriori* est proche des valeurs réelles de $Q(x)$. En revanche, la variance, et donc l'incertitude sur l'estimation du coefficient $Q(x)$, est plus importante dans le cas $\tau = 0.2$. Pourtant, les plus

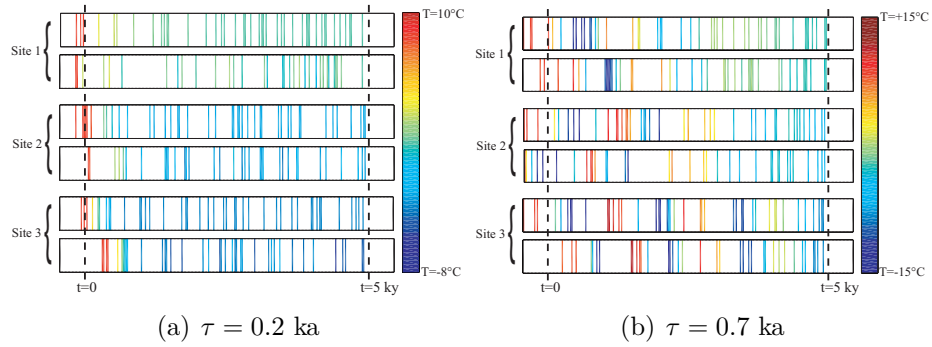


FIGURE 10 – Températures réelles vs températures observée. En chaque site, la ligne supérieure correspond à la température réelle au temps exact t_i , et la ligne inférieure correspond à la température observée $Y(t_i)$ au temps $s(t_i)$.

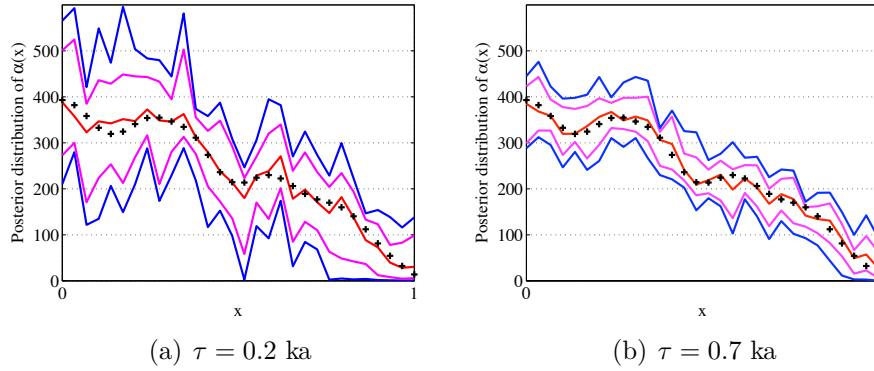


FIGURE 11 – La courbe rouge correspond à la médiane de la distribution *a posteriori* de $Q(x)$. Les courbes magenta et bleues correspondent aux premiers et derniers déciles de cette distribution. Les valeurs “réelles” de $Q(x)$ sont indiquées par le symbole +.

fortes oscillations de la solution du modèle (16) conduisent à des erreurs plus importantes dans le cas $\tau = 0.7$ (Figure 10). Une analyse de la sensibilité du modèle aux variations des paramètres montre une réponse (i.e. une amplitude de variation de la solution du modèle) plus importante dans le cas $\tau = 0.7$, ce qui pourrait expliquer la meilleure précision de l'estimation dans ce cas.

Liste des travaux

- (#1) Berestycki, H., F. Hamel, et L. Roques (2005a). Analysis of the periodically fragmented environment model : I - Species persistence. *Journal of Mathematical Biology* 51(1), 75–113.
- (#2) Roques, L. et F. Hamel (2007). Mathematical analysis of the optimal habitat configurations for species persistence. *Math Biosci* 210(1), 34–59.
- (#3) Roques, L. et R. S. Stoica (2007). Species persistence decreases with habitat fragmentation : an analysis in periodic stochastic environments. *Journal of Mathematical Biology* 55(2), 189–205.
- (#4) Roques, L. et M. D. Chekroun (2007). On population resilience to external perturbations. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 68(1), 133–153.
- (#5) Garnier, J., L. Roques, et F. Hamel (2012). Success rate of a biological invasion in terms of the spatial distribution of the founding population. *Bulletin of Mathematical Biology* 74, 453–473.
- (#6) Berestycki, H., F. Hamel, et L. Roques (2005b). Analysis of the periodically fragmented environment model : II - Biological invasions and pulsating travelling fronts. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées* 84(8), 1101–1146.
- (#7) Hamel, F. et L. Roques (2011). Uniqueness and stability properties of monostable pulsating fronts. *Journal of the European Mathematical Society* 13, 345–390.
- (#8) El Smaily, M., F. Hamel, et L. Roques (2009). Homogenization and influence of fragmentation in a biological invasion model. *Discrete and Continuous Dynamical Systems, Series A*.
- (#9) Hamel, F., J. Fayard, et L. Roques (2010). Spreading speeds in slowly oscillating environments. *Bull Math Biol* 72(5), 1166–1191.
- (#10) Hamel, F., G. Nadin, et L. Roques (2011). A viscosity solution method for the spreading speed formula in slowly varying media. *Indiana Univ Math J* 60, 1229–1247.
- (#11) Hamel, F. et L. Roques (2010). Fast propagation for KPP equations with slowly

- decaying initial conditions. *Journal of Differential Equations* 249, 1726–1745.
- (#12) Roques, L., F. Hamel, J. Fayard, B. Fady, et E. K. Klein (2010). Recolonisation by diffusion can generate increasing rates of spread. *Theor Popul Biol* 77, 205–212.
- (#13) Garnier, J., T. Giletti, F. Hamel, et L. Roques (2012). Inside dynamics of pulled and pushed fronts. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées, In Press*.
- (#14) Roques, L., J. Garnier, F. Hamel, et E. K. Klein (2012). Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(23), 8828–8833.
- (#15) Cristofol, M. et L. Roques (2008). Biological invasions : Deriving the regions at risk from partial measurements. *Math Biosci* 215(2), 158–166.
- (#16) Roques, L. et M. Cristofol (2010). On the determination of the nonlinearity from localized measurements in a reaction-diffusion equation. *Nonlinearity* 23, 675–686.
- (#17) Cristofol, M., J. Garnier, F. Hamel, et L. Roques (2011). Uniqueness from pointwise observations in a multi-parameter inverse problem. *Communications on Pure and Applied Analysis* 11, 1–15.
- (#18) Roques, L. et M. Cristofol (2012). The inverse problem of determining several coefficients in a nonlinear Lotka-Volterra system. *Inverse Problems* 28, 075007.
- (#19) Roques, L., S. Soubeyrand, et J. Rousselet (2011). A statistical-reaction-diffusion approach for analyzing expansion processes. *Journal of Theoretical Biology* 274, 43–51.
- (#20) Roques, L., M. D. Chekroun, M. Cristofol, S. Soubeyrand, et M. Ghil (2012). Parameter estimation for energy balance models with memory. *Submitted*.
- (#21) Roques, L. et M. D. Chekroun (2010). Does reaction-diffusion support the duality of fragmentation effect ? *Ecological Complexity* 7, 100–106.
- (#22) Roques, L. (2005). Study of the premixed flame model with heat losses the existence of two solutions. *European Journal of Applied Mathematics* 16(Part 6), 741–765.
- (#23) Roques, L., A. Roques, H. Berestycki, et A. Kretzschmar (2008). A population facing climate change : joint influences of Allee effects and environmental boundary geometry. *Population Ecology* 50(2), 215–225.
- (#24) Roques, L. et M. D. Chekroun (2011). Probing chaos and biodiversity in a simple competition model. *Ecological Complexity* 8, 98–104.
- (#25) Roques, L., M.-A. Auger-Rozenberg, and A. Roques (2008). Modelling the impact of an invasive insect via reaction-diffusion. *Math Biosci* 216(1), 47–55.

-
- (#26) Soubeyrand, S., L. Roques, J. Fayard, et J. Coville (2011). Patchy patterns due to group dispersal. *Journal of Theoretical Biology* 271, 87–99.

Bibliographie

- Aronson, D. G. (1977). The asymptotic speed of propagation of a simple epidemic. In W. E. Fitzgibbon et H. F. Walker (Eds.), *Nonlinear Diffusion*, pp. 1–23. Pitman, London.
- Aronson, D. G. et H. G. Weinberger (1975). Nonlinear diffusion in population genetics, combustion and nerve propagation. In *Partial Differential Equations and Related Topics*, Volume 446 of *Lectures Notes Math*, pp. 5–49. Springer, New York.
- Aronson, D. G. et H. G. Weinberger (1978). Multidimensional Non-Linear Diffusion Arising in Population-Genetics. *Advances in Mathematics* 30(1), 33–76.
- Austerlitz, F. et P. H. Garnier-Géré (2003). Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees : interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity* 90(4), 282–290.
- Barton, N. H. et M. Turelli (2011). Spatial waves of advance with bistable dynamics : cytoplasmic and genetic analogues of Allee effects. *Am Nat* 178(3), E48–E75.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, et S. Larsson (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15(6), 2084–2096.
- Beddington, J. R. et R. M. May (1977). Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. *Science* 197, 463–465.
- Bellassoued, M. et M. Yamamoto (2006). Inverse source problem for a transmission problem for a parabolic equation. *Journal of Inverse and Ill-Posed Problems* 14(1), 47–56.
- Benabdallah, A., M. Cristofol, P. Gaitan, et L. De Teresa (2010). A new Carleman inequality for parabolic systems with a single observation and applications. *Comptes Rendus Mathématique* 348, 25–29.
- Benabdallah, A., M. Cristofol, P. Gaitan, et M. Yamamoto (2009). Inverse problem for a parabolic system with two components by measurements of one component. *Applicable Analysis* 88(5), 683–710.
- Berec, L., E. Angulo, et F. Courchamp (2007). Multiple Allee effects and population management. *Trends Ecol Evol* 22, 185–191.

- Berestycki, H. (1981). Le nombre de solutions de certains problèmes semi-linéaires elliptiques. *Journal of Functional Analysis* 40, 1–29.
- Berestycki, H. et F. Hamel (2002). Front propagation in periodic excitable media. *Communications on Pure and Applied Mathematics* 55(8), 949–1032.
- Berestycki, H. et F. Hamel (2007). Generalized Travelling Waves For Reaction-Diffusion Equations. In Berestycki, H, Bertsch, M, Browder, F, Nirenberg, L, Peletier, L et Veron, L (Ed.), *Perspectives in Nonlinear Partial Differential Equations : in Honor of Haim Brezis*, Volume 446 of *Contemporary Mathematics Series*, pp. 101–123. Conference On Perspectives in Nonlinear Partial Differential Equations Held in Honor of Haim Brezis, Paris, France, Jun 21-25, 2004.
- Berestycki, H. et F. Hamel (2012). Generalized transition waves and their properties. *Communications on Pure and Applied Mathematics* 65, 592–648.
- Berestycki, H., F. Hamel, et G. Nadin (2008). Asymptotic spreading in heterogeneous diffusive excitable media. *Journal of Functional Analysis* 255(9), 2146–2189.
- Berestycki, H., B. Nicolaenko, et B. Scheurer (1985). Traveling wave solutions to combustion models and their singular limits. *SIAM J. Math. Anal.* 16, 1207–1242.
- Berestycki, H. et L. Rossi (2008). Reaction-diffusion equations for population dynamics with forced speed, I - The case of the whole space. *Discrete and Continuous Dynamical Systems* 21, 41–67.
- Berliner, L. M. (2003). Physical-statistical modeling in geophysics. *Journal of Geophysical Research* 108, 8776.
- Bermejo, R., J. Carpio, J. I. Diaz, et L. Tello (2008). Mathematical and numerical analysis of a nonlinear diffusive climate energy balance model. *Math Comput Modelling* 49, 1180–1210.
- Bhattacharya, K., M. Ghil, et I.L. Vulis (1982). Internal variability of an energy-balance model with delayed albedo effects. *Journal of the Atmospheric Sciences* 39, 1747–1773.
- Bramson, M. (1983). Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves. *Memoirs of the American Mathematical Society* 44.
- Budyko, M. I. (1969). The effect of solar radiation variations on the climate of the earth. *Tellus* 21, 611–619.
- Bukhgeim, A. L. et M. V. Klibanov (1981). Uniqueness in the large of a class of multidimensional inverse problems. *Soviet Mathematics - Doklady* 24, 244–247.
- Cabré, X. et J.-M. Roquejoffre (2009). Front propagation in Fisher-KPP equations with fractional diffusion. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Serie I-Mathématique* 347, 1361–1366.

-
- Cabré, X. et J.-M. Roquejoffre (2012). The influence of fractional diffusion in Fisher-KPP equations. *Preprint*.
- Cantrell, R. S. et C. Cosner (1989). Diffusive logistic equations with indefinite weights : population models in disrupted environments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 112, 293–318.
- Cantrell, R. S. et C. Cosner (1991a). Diffusive logistic equations with indefinite weights : population models in disrupted environments II. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 22, 1043–1064.
- Cantrell, R. S. et C. Cosner (1991). The effects of spatial heterogeneity in population dynamics. *Journal of Mathematical Biology* 29, 315–338.
- Cantrell, R. S. et C. Cosner (1998). On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species. *Journal of Mathematical Biology* 37(2), 103–145.
- Cantrell, R. S. et C. Cosner (2003). *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK .
- Caswell, H. (1989). *Matrix population models : construction, analysis, interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Chanillo, S., D. Grieser, M. Imai, K. Kurata, et I. Ohnishi (2000). Symmetry Breaking and Other Phenomena in the Optimization of Eigenvalues for Composite Membranes. *Communications in Mathematical Physics* 214, 315–337.
- Choulli, M. (2009). *Une introduction aux problèmes inverses elliptiques et paraboliques*. Springer.
- Choulli, M., E. M. Ouhabaz, et M. Yamamoto (2006). Stable determination of a semilinear term in a parabolic equation. *Communications on Pure and Applied Analysis* 5, 447–462.
- Clark, J. S. (1998). Why trees migrate so fast : Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am Nat* 152, 204–224.
- Coville, J. et L. Dupaigne (2007). On a nonlocal reaction diffusion equation arising in population dynamics. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh - A* 137, 1–29.
- Cristofol, M., P. Gaitan, et H. Ramoul (2006). Inverse problems for a two by two reaction-diffusion system using a carleman estimate with one observation. *Inverse Problems* 22, 1561–1573.
- Cristofol, M., P. Gaitan, H. Ramoul, et M. Yamamoto (2012). Identification of two independent coefficients with one observation for a nonlinear parabolic system. *Applicable Analysis* 91, 2073–2081.
- DAISIE (2009). *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht.

- Davis, M. B. et R. G. Shaw (2001). Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292(5517), 673–9.
- Diekmann, O. (1979). Run for your life. A note on the asymptotic speed of propagation of an epidemic. *Journal of Differential Equations* 33, 58–73.
- Dobson, A. P. et R. M. May (1986). Patterns of invasions by pathogens and parasites. In H. A. Mooney et J. A. Drake (Eds.), *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*, pp. 58–76. Springer Verlag, New York.
- Doutre, M.-S. (2005). Occupational contact urticaria and protein contact dermatitis. *European journal of dermatology* 15, 419–424.
- Drake, J. M. (2004). Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk Analysis* 24, 795–802.
- Du, Y. et H. Matano (2010). Convergence and sharp thresholds for propagation in nonlinear diffusion problems. *Journal of the European Mathematical Society, to appear*.
- DuChateau, P. et W. Rundell (1985). Unicity in an inverse problem for an unknown reaction term in a reaction-diffusion equation. *Journal of Differential Equations* 59, 155–164.
- Durrett, R. et S. Levin (1994). The importance of being discrete (and spatial). *Theor Popul Biol* 46(3), 363–394.
- Edmonds, C. A., A. S. Lillie, et L. L. Cavalli-Sforza (2004). Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(4), 975–979.
- Egger, H., H. W. Engl, et M. Klibanov (2005). Global uniqueness and Hölder stability for recovering a nonlinear source term in a parabolic equation. *Inverse Problems* 21, 271–290.
- El Smailly, M. (2008). Pulsating travelling fronts : asymptotics and homogenization regimes. *European Journal of Applied Mathematics* 19(4), 393–434.
- Engländer, J. et A. E. Kyprianou (2004). Local extinction versus local exponential growth for spatial branching processes. *Ann Probab* 32, 78–99.
- Engländer, J. et R. G. Pinsky (1999). On the construction and support properties of measure-valued diffusions on $d \subseteq r^d$ with spatially dependent branching. *Ann Probab* 27, 684–730.
- Engländer, J. et R. G. Pinsky (2003). Uniqueness/nonuniqueness for nonnegative solutions of second-order parabolic equations of the form $u_t = lu + vu - \gamma u^p$ in r^n . *Journal of Differential Equations* 192, 396–428.
- Evans, L. C. et P. E. Souganidis (1989). A PDE approach to geometric optics for certain semilinear parabolic equations. *Indiana Univ. Math. J.* 38, 141–172.

-
- Excoffier, L., M. Foll, et R. J. Petit (2009). Genetic consequences of range expansions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40(1), 481–501.
- Faber, G. (1923). Beweis, dass unter allen homogenen membranen von gleicher fläche und gleicher spannung die kreisförmige den tiefsten grundton gibt. *S.-B. Math. Nat. Kl. Bayer Akad. Wiss.*, 169–172.
- Fayard, J., E. K. Klein, et F. Lefèvre (2009). Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front. *J Evol Biol* 22(11), 2171–2182.
- Felmer, P. et M. Yangari (2012). Preprint.
- Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Ann Eugen* 7, 335–369.
- Freidlin, M. (1985). Limit-theorems for large deviations and reaction-diffusion equations. *Annals of Probability* 13(3), 639–675.
- Freidlin, M. et J. Gärtner (1979). On the propagation of concentration waves in periodic and random media. *Soviet mathematics - Doklady* 20, 1282–1286.
- Friedman, A. (1964). *Partial differential equations of parabolic type*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Garnier, J. (2011). Accelerating solutions in integro-differential equations. *SIAM J Math Anal* 43, 1955–1974.
- Garnier, J., T. Giletti, et G. Nadin (2012). Maximal and minimal spreading speeds for reaction diffusion equations in nonperiodic slowly varying media. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 11, 173–188.
- Ghil, M. (1976). Climate stability for a Sellers-type model. *Journal of the Atmospheric Sciences* 33, 3–20.
- Ghil, M. (1984). Climate Sensitivity, Energy Balance Models, and Oscillatory Climate Models. *Journal Of Geophysical Research* 89, 1280–1284.
- Ghil, M. (1994). Cryothermodynamics : The chaotic dynamics of paleoclimate. *Physica D* 77, 130–159.
- Ghil, M., M. D. Chekroun, et E. Simonnet (2008). Climate dynamics and fluid mechanics : Natural variability and related uncertainties. *Physica D* 237, 2111–2126.
- Ghil, M. et S. Childress (1987). *Topics in Geophysical Fluid Dynamics, Dynamo Theory, and Climate Dynamics*. Springer, New York.
- Gilbarg, D. et N. S. Trudinger (1983). *Elliptic Partial Differential Equations of Second Order*. Springer-Verlag, Berlin.
- Gilpin, M. E. (1975). Limit cycles in competition communities. *Am Nat* 109, 51–60.

- Grindrod, P. (1996). *Theory and Applications of Reaction-Diffusion Equations*. Clarendon Press.
- Hallatschek, O. et D. R. Nelson (2008). Gene surfing in expanding populations. *Theor Popul Biol* 73, 158–170.
- Hamel, F. (1997a). Reaction-diffusion problems in cylinders with no invariance by translation. part I : small perturbations. *Ann. Inst. Henri Poincaré (C)* 14(4), 457–498.
- Hamel, F. (1997b). Reaction-diffusion problems in cylinders with no invariance by translation. part II : monotone perturbations. *Ann. Inst. Henri Poincaré (C)* 14(5), 555–596.
- Hamel, F. (2008). Qualitative properties of monostable pulsating fronts : exponential decay and monotonicity. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées* 89, 355–399.
- Hamel, F., E. Russ, et N. Nadirashvili (2005). An isoperimetric inequality for the principal eigenvalue of the laplacian with drift. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Serie I-Mathématique* 340, 347–352.
- Hanski, I. (1975). Predictive and practical metapopulation models : The incidence function approach. In D. Tilman et P. Kareiva (Eds.), *Spatial Ecology*, pp. 21–45. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hanski, I. A. et M. E. Gilpin (1996). *Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic press, NY.
- Harrell, E. M., P. Kröger, et K. Kurata (2001). On the placement of an obstacle or a well so as to optimize the fundamental eigenvalue. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 33, 240–259.
- Hartl, D. L. et A. G. Clark (2006). *Principles of Population Genetics, Fourth edition*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Hastings, W. K. (1970). Monte Carlo sampling methods using Markov Chains and their applications. *Biometrika* 57, 97–109.
- Henrot, A. et M. Pierre (2005). *Variation et optimisation de formes*. Collection Mathématiques et Applications, Springer.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* 405(22 June 2000), 907–913.
- Huisman, J. et F. J. Weissing (1999). Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407–410.
- Ibrahim, K. M., R. A. Nichols, et G. M. Hewitt (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity* 77(3), 282–291.

-
- Imkeller, P. (2001). *Stochastic Climate Models*, Chapter : Energy balance models - viewed from stochastic dynamics, pp. 213–240. Birkhäuser.
- Immanuvilov, O. Y. et M. Yamamoto (1998). Lipschitz stability in inverse parabolic problems by the Carleman estimate. *Inverse Problems* 14, 1229–1245.
- IUCN (2000). *Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species prepared by the Species Survival Commission (SSC) invasive species specialist group*. Approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland.
- IUCN (2002). *Policy recommendations papers for sixth meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity (COP6)*. The Hague, Netherlands.
- Kanel, J. I. (1961). Certain problems of burning-theory equations. *Soviet Mathematics - Doklady* 2, 48–51.
- Kinezaki, N., K. Kawasaki, et N. Shigesada (2006). Spatial dynamics of invasion in sinusoidally varying environments. *Population Ecology* 48(4), 263–270.
- Kinezaki, N., K. Kawasaki, F. Takasu, et N. Shigesada (2003). Modeling biological invasions into periodically fragmented environments. *Theor Popul Biol* 64(3), 291–302.
- Klein, E. K., N. Desassis, et S. Oddou-Muratorio (2008). Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. Whole inter-individual variance of male fecundity estimated jointly with dispersal kernel. *Mol Ecol* 17, 3323–3336.
- Klibanov, M. V. et A. Timonov (2004). *Carleman estimates for coefficient inverse problems and numerical applications*. Inverse And Ill-Posed Series, VSP, Utrecht.
- Klopfstein, S., M. Currat, et L. Excoffier (2006). The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *Mol Biol Evol* 23(3), 482–490.
- Kolmogorov, A. N., I. G. Petrovsky, et N. S. Piskunov (1937). Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bulletin de l'Université d'État de Moscou, Série Internationale A* 1, 1–26.
- Kot, M., M. Lewis, et P. van den Driessche (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77, 2027–2042.
- Krahn, E. (1925). Über eine von Rayleigh formulierte Minimaleigenschaft des Kreises. *Mathematische Annalen* 94, 97–100.
- Krahn, E. (1926). Über Minimaleigenschaft der Kugel in drei und mehr Dimensionen. *Acta Comm. Univ. Tartu (Dorpat)* A9, 1–44.
- Kurata, K. et J. Shi (2008). Optimal spatial harvesting strategy and symmetry-breaking. *Applied Mathematics and Optimization* 58, 89–110.
- Lande, R. (1998). Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotrophic noise. *Oikos* 83, 353–358.

- Lau, K.-S. (1985). On the nonlinear diffusion equation of Kolmogorov, Petrovsky and Piscounov. *Journal of Differential Equations* 59(1), 44–70.
- Leung, B., J. M. Drake, et D. M. Lodge (2004). Predicting invasions : propagule pressure and the gravity of Allee effects. *Ecology* 85, 1651–1660.
- Levin, S. A. (1970). Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Am Nat* 104, 413–423.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am* 15, 237–240.
- Lewis, M. A. et P. Kareiva (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theor Popul Biol* 43, 141–158.
- Lewis, M. A. et P. Van Den Driessche (1993). Waves of extinction from sterile insect release. *Math Biosci* 116(2), 221–247.
- Lorenzi, A. (1982). An inverse problem for a semilinear parabolic equation. *Annali di Matematica Pura ed Applicata* 131, 145–166.
- Ludwig, D., D. G. Aronson, et H. F. Weinberger (1979). Spatial patterning of the spruce budworm. *Journal of Mathematical Biology* 8, 217–258.
- Lumiste, J. P. (1994). *Edgar Krahn, 1894-1961, A Centenary Volume*. IOS Press, Amsterdam.
- Lutscher, F. (2007). A short note on short dispersal events. *Bulletin of Mathematical Biology* 69, 1615–1630. 10.1007/s11538-006-9182-9.
- Lutscher, F. (2008). Density-dependent dispersal in integrodifference equations. *Journal of Mathematical Biology* 56(4), 499–524.
- MacArthur, R. et R. Levins (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101(921), 377–385.
- May, R. M. (1974). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Cambridge University Press.
- May, R. M. et W. J. Leonard (1975). Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 29(2), 243.
- Mccarthy, M. A. (1997). The Allee effect, finding mates and theoretical models. *Ecological Modelling* 103(1), 99–102.
- Mellet, A., J. Nolen, J.-M. Roquejoffre, et L. Ryzhik (2009). Stability of generalized transition fronts. *Comm Partial Diff Eq* 34, 521–552.
- Mellet, A., J.-M. Roquejoffre, et Y. Sire (2010). Existence of generalized transition fronts in reaction-diffusion equations. *Discrete and Continuous Dynamical Systems, Series A* 26, 303–312.

-
- Metropolis, N., A. W. Rosenbluth, N. M. Rosenbluth, A. H. Teller, et E. Teller (1953). Equation of state calculations for fast computing machines. *Journal of Chemical Physics* 21, 1087–1092.
- Mollison, D. (1977). Spatial contact models for ecological and epidemic spread. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B* 39, 283–326.
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical Biology*. Third Edition. Interdisciplinary Applied Mathematics 17, Springer-Verlag, New York.
- Murray, J. D. et R. P. Sperb (1983). Minimum domains for spatial patterns in a class of reaction diffusion equations. *Journal of Mathematical Biology* 18, 169–184.
- Nadin, G. (2010). The effect of the Schwarz rearrangement on the periodic principal eigenvalue of a nonsymmetric operator. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 41, 2388–2406.
- Nadin, G. (2012). Critical travelling waves for reaction-diffusion equations. *Preprint*.
- Nadin, G. et L. Rossi (2012). Propagation phenomena for time heterogeneous KPP reaction-diffusion equations. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*.
- Nakamura, S. (2001). A note on uniqueness in an inverse problem for a semilinear parabolic equation. *Nihonkai Mathematical Journal* 12, 71–73.
- Neubert, M. G. (2003). Marine reserves and optimal harvesting. *Ecol Lett* 6, 843–849.
- Nolen, J., J.-M. Roquejoffre, L. Ryzhik, et A. Zlatoš (2012). Existence and Non-Existence of Fisher-KPP Transition Fronts. *Archive for Rational Mechanics and Analysis* 203, 217–246.
- Nolen, J. et L. Ryzhik (2009). Traveling waves in a one-dimensional random medium. *Ann. Inst. Henri Poincaré (C)* 26(3), 1021–1047.
- North, G. R., J. G. Mengel, et D. A. Short (1983). Simple energy balance model resolving the seasons and the continents : Application to the astronomical theory of the ice ages. *Journal Of Geophysical Research* 88, 6576–6586.
- Pao, C. V. (1992). *Nonlinear Parabolic and Elliptic Equations*. Plenum Press, New York.
- Parrenin, F., F. Rémy, C. Ritz, M. J. Siebert, et J. Jouzel (2004). New modeling of the Vostok ice flow line and implication for the glaciological chronology of the Vostok ice core. *Journal Of Geophysical Research* 109.
- Pérez-Contreras, T., J. J. Soler, et M. Soler (2003). Why do pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) live in large groups? An experimental study. *Annales Zoologici Fennici* 40, 505–515.
- Pilant, M. S. et W. Rundell (1986). An inverse problem for a nonlinear parabolic equation. *Communications in Partial Differential Equations* 11, 445–457.

- Pinsky, R. G. (1996). Transience, recurrence and local extinction properties of the support for supercritical finite measure-valued diffusions. *Ann Probab* 24, 237–267.
- Pluess, A. R. (2011). Pursuing glacier retreat : genetic structure of a rapidly expanding *larix decidua* population. *Mol Ecol* 20(3), 473–485.
- Provan, J. et K. D. Bennett (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends Ecol Evol* 23, 564–571.
- Rayleigh, J. W. S. (1945). *The Theory of Sound*. Dover Publications, NY (republication of the 1894-1896 edition).
- Reid, C. (1899). *The origin of the British flora*. London : Dulau & Co.
- Robinet, C. (2006). *Mathematical modelling of invasion processes in ecology : the pine processionary moth as a case study*. PhD Thesis, CAMS, EHESS, Paris.
- Robinet, C., P. Baier, P. Josef, A. Schopf, et A. Roques (2007). Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *thaumetopoea pityocampa* (den. & schiff.) (lep., notodontidae) in france. *Global Ecology and Biogeography* 16, 460–471.
- Rothe, F. (1981). Convergence to pushed fronts. *Rocky Mountain Journal of Mathematics* 11(4), 617–634.
- Rousselet, J., R. Zhao, D. Argal, M. Simonato, A. Battisti, A. Roques, et C. Kerdellhué (2010). The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera : Notodontidae). *J Biogeogr* 37, 1478–1490.
- Salamatin, A., V. Lipenkov, N. Barkov, J. Jouzel, J. Petit, et D. Raynaud (1998). Ice core age dating and paleothermometer calibration based on isotope and temperature profiles from deep boreholes at Vostok Station (East Antarctica). *Journal of Geophysical Research* 103, 8963–8977.
- Schaefer, M. B. (1957). Some considerations of population dynamics and economics in relation to the management of the commercial marine Fisheries. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 14, 669–681.
- Sellers, W. D. (1969). A global climatic model based on the energy balance of the earth atmosphere system. *Journal of Applied Meteorology* 21, 391–400.
- Shigesada, N. et K. Kawasaki (1997). *Biological invasions : theory and practice*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford : Oxford University Press.
- Shigesada, N., K. Kawasaki, et E. Teramoto (1986). Traveling periodic-waves in heterogeneous environments. *Theor Popul Biol* 30(1), 143–160.
- Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196–218.

-
- Smale, S. (1976). On the differential equations of species in competition. *Journal of Mathematical Biology* 3(1), 5–7.
- Soubeyrand, S., A. L. Laine, I. Hanski, et A. Penttinen (2009). Spatio-temporal structure of host-pathogen interactions in a metapopulation. *Am Nat* 174, 308–320.
- Soubeyrand, S., S. Neuvonen, et A. Penttinen (2009b). Mechanical-statistical modeling in ecology : from outbreak detections to pest dynamics. *Bull Math Biol* 71, 318–338.
- Stephens, P. A., F. Frey-Roos, W. Arnold, et W. J. Sutherland (2002). Sustainable exploitation of social species : a test and comparison of models. *Journal of Applied Ecology* 39, 629–642.
- Stokes, A. N. (1976). On two types of moving front in quasilinear diffusion. *Math Biosci* 31, 307–315.
- Stone, D. A., M. R. Allen, F. Selten, M. Kliphuis, et P. A. Stott (2007). The detection and attribution of climate change using an ensemble of opportunity. *J Climate* 20, 504–516.
- Thieme, H. R. (1979). Density-dependent regulation of spatially distributed populations and their asymptotic speed of spread. *Journal of Mathematical Biology* 8, 173–187. 10.1007/BF00279720.
- Thom, R. (1972). *Stabilité structurelle et morphogénèse*. Interéditions, Paris.
- Tong, H. (1990). *Non-linear Time Series : A Dynamical System Approach*. Oxford University Press.
- Turchin, P. (1998). *Quantitative analysis of movement : measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Uchiyama, K. (1978). The behaviour of solutions of some non-linear diffusion equations for large time. *Journal of Mathematics of Kyoto University* 18(3), 453–508.
- van Saarloos, W. (2003). Front propagation into unstable states. *Physics Reports* 386, 29–222.
- Vázquez, J. L. (2007). *The Porous Medium Equation. Mathematical Theory*. Oxford Univ Press.
- Vlad, M. O., L. L. Cavalli-Sforza, et J. Ross (2004). Enhanced (hydrodynamic) transport induced by population growth in reaction-diffusion systems with application to population genetics. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(28), 10249–10253.
- Walther, G.-R., A. Roques, P. E. Hulme, M. T. Sykes, P. Pyšek, I. Kühn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukát, H. Bugmann, B. Czúcz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarošík, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V. E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vilà, K. Vohland, et J. Settele (2009). Alien species in a warmer world : risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 24(12), 686–693.

- Weinberger, H. F. (1982). Long-time behavior of a class of biological models. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 13(3), 353–396.
- Weinberger, H. F. (2002). On spreading speeds and traveling waves for growth and migration in periodic habitat. *Journal of Mathematical Biology* 45, 511–548.
- Wikle, C. K. (2003). Hierarchical models in environmental science. *International Statistical Review* 71, 181–199.
- Xin, J. (1992). Existence of planar flame fronts in convective-diffusive periodic media. *Arch Ration Mech Anal* 121, 205–233.
- Yamamoto, M. et J. Zou (2001). Simultaneous reconstruction of the initial temperature and heat radiative coefficient. *Inverse Problems* 17, 1181–1202.
- Yamanaka, T. et A. M. Liebhold (2009). Mate-location failure, the Allee effect, and the establishment of invading populations. *Population Ecology* 51, 337–340.
- Zlatoš, A. (2006). Sharp transition between extinction and propagation of reaction. *Journal of the American Mathematical Society* 19, 251–263.
- Zlatoš, A. (2012). Transition fronts in inhomogeneous Fisher-KPP reaction-diffusion equations. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*.