

Habilitation à diriger des recherches

Discipline : **Mathématiques**

Université Claude Bernard Lyon 1

Institut Camille Jordan (UMR 5208)

Présentée et soutenue publiquement le 2 novembre 2026

par **Léo Girardin**

Analyses de systèmes d'équations de réaction-diffusion pour la biologie des populations

---

Devant le Jury composé de :

Mme	Sandrine Charles	*Univ. Claude Bernard Lyon 1*	Examinatrice
M.	Arnaud Ducrot	*Univ. Le Havre Normandie*	Rapporteur
M.	Louis Dupaigne	*Univ. Claude Bernard Lyon 1*	Examinateur
Mme	Elisabeth Logak	*CY Cergy Paris Univ.*	Rapporteure
M.	Youcef Mammeri	*Univ. Jean Monnet*	Examinateur
Mme	Sepideh Mirrahimi	*CNRS, Univ. Paul Sabatier*	Examinatrice
M.	Jean-Michel Roquejoffre	*Univ. Paul Sabatier*	Rapporteur
M.	Hatem Zaag	*CNRS, Univ. Sorbonne Paris Nord*	Examinateur

Remerciements

Je remercie chaleureusement Arnaud Ducrot, Elisabeth Logak et Jean-Michel Roquejoffre, qui ont accepté de rapporter ce manuscrit d'habilitaton à diriger des recherches (HDR). Ce sont tous trois des modèles et des sources d'inspiration pour mes travaux. Leurs rapports m'honorent et m'obligent.

Je remercie également Sandrine Charles, Louis Dupaigne, Youcef Mammeri, Sepideh Mirrahimi et Hatem Zaag d'avoir accepté de participer au jury de ma soutenance d'HDR. Chacune et chacun à leur manière, ils apportent à cette soutenance une ouverture thématique qui me tient à cœur.

Je souhaite ensuite adresser des remerciements particuliers à Grégoire Nadin, Vincent Calvez et Danielle Hilhorst, qui ont tous trois participé à ma formation de chercheur, en stage de M1, en stage de M2, en thèse et en postdoctorat. Leur empreinte scientifique et humaine sur le candidat à l'HDR que je suis est évidemment considérable.

Je remercie toutes et tous les collègues avec qui j'ai eu le plaisir de signer des articles de recherche : Adrian, Alessandro, Florence, Quentin, Hiroshi-senseï, Thomas, François, Matthieu, Lionel, Jérôme, Idriss. J'espère que ce manuscrit rend justice à leurs apports qui ont tous été déterminants pour mon évolution professionnelle. Je n'oublie évidemment pas Léna et Baptiste qui se sont emparé dans leurs thèses respectives de questions scientifiques qui me taraudaient et qui les ont examinées avec une profondeur et un enthousiasme remarquables. Loïc prend la suite et si sa thèse de doctorat est à la hauteur de son rapport de stage de M2 alors je serai comblé d'avoir passé l'HDR pour diriger sa thèse. Je n'oublie pas non plus les collaborateurs et collaboratrices avec qui des articles sont en préparation. Parmi ceux qui n'ont pas encore été rencontrés dans ces remerciements, j'ai une pensée particulière pour Grégory et Michèle, l'un mon grand frère de la CID 51, l'autre ma petite sœur de la CID 51 et désormais cobureau.

Je remercie les coordinateurs et membres des projets ANR Nonlocal, Indyana et Reach, du projet ERC ReaDi et de l'IRN ReaDiNet, grâce à qui l'analyse des équations de réaction-diffusion prend la forme merveilleuse d'un travail communautaire, international, coopératif, bienveillant autant qu'exigeant, tourné vers des applications diverses et souvent surprenantes, plongé dans une société qui évolue. Je suis redevable à ces projets de me protéger depuis le début de ma carrière scientifique de l'angoisse d'un travail solitaire dans une tour d'ivoire.

La vie ne se limite pas au travail et mes proches connaissent mon incapacité profonde à mettre tous mes œufs dans le même panier. Je ne souhaite pas m'étendre ici sur des remerciements *ad hominem* hors du champ professionnel mais, à vous toutes et à vous tous sans qui la vie hors des murs de l'université ne vaudrait pas la peine d'être vécue, merci.

Introduction

Le commencement de toutes les sciences, c'est l'étonnement de ce que les choses sont ce qu'elles sont.

Aristote

Ce mémoire pour l'habilitation à diriger des recherches se veut une synthèse de mes travaux scientifiques depuis ma soutenance de thèse en 2018 (Girardin 2018c). Cette synthèse de huit ans de travaux n'a pas vocation à être exhaustive mais tente de présenter une vue d'ensemble. J'ai particulièrement à cœur de mettre en exergue les liens transversaux entre mes diverses thématiques de recherche et de dégager une cohérence globale.

Présentation générale

Mon domaine de recherche est l'analyse mathématique de modèles de type **systèmes d'équations aux dérivées partielles de type réaction-diffusion** pour la **biologie des populations** (écologie, biologie évolutive, épidémiologie, génétique des populations, dynamique de populations cellulaires, etc.) **spatialisée**. Dans une moindre mesure, je contribue à la modélisation elle-même. Je participe tant à des recherches monodisciplinaires en mathématiques qu'à des recherches interdisciplinaires avec des biologistes.

Quand un groupe de populations constituant par exemple un écosystème, une population structurée ou un ensemble de compartiments épidémiques est soumis à une loi d'évolution déterministe (négligeant donc en particulier les fluctuations aléatoires à l'échelle individuelle), celle-ci s'écrit souvent sous la forme

$$\partial_t \mathbf{u} = \mathbf{D}(\mathbf{u}) + \mathbf{R}(\mathbf{u}), \tag{1}$$

où le vecteur $\mathbf{u}$ regroupe l'ensemble fini des densités de population considérées, où ∂_t désigne la dérivée partielle par rapport à la variable temporelle, où l'opérateur de dispersion $\mathbf{D}$ est dans les cas les plus simples une diagonale de laplaciens, et où l'opérateur de réaction $\mathbf{R}$ est un champ de vecteurs non linéaire qui modélise à la fois les autoréactions de chaque population et les interactions entre populations.

Quand $\mathbf{u}$ est en fait un scalaire u et l'opérateur de dispersion est un laplacien à taux $d > 0$, le système (1) devient l'équation de réaction-diffusion usuelle :

$$\partial_t u = d\Delta u + f(u). \tag{2}$$

Quand la fonction f est logistique à taux $r > 0$, on obtient l'équation dite de **Fisher-KPP** :

$$\partial_t u = d\Delta u + ru(1-u). \tag{3}$$

Cette équation, introduite indépendamment la même année par Fisher 1937 et Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov 1937 comme modèle en génétique des populations pour la fixation d'un allèle dominant, a depuis été utilisée dans de très nombreux autres contextes. Sans chercher à dresser une liste exhaustive, il faut au moins pointer la première utilisation en écologie pour l'étude de l'expansion de l'aire de répartition d'une espèce invasive par Skellam 1951. Le succès de l'équation de Fisher-KPP comme modèle transversal en biologie des populations s'explique en particulier par ses solutions de forme **onde progressive**, quand elle est posée dans l'espace euclidien unidimensionnel $\mathbb{R}$. Il s'agit de solutions de (3) de la forme $u(t,x) = p(x - ct)$, avec un profil constant $p \in C^2(\mathbb{R})$ reliant l'état instable 0 à l'état stable 1 et avec une **vitesse d'invasion constante** $c > 0$. Le minimum des vitesses d'invasion admissibles, qui vaut $2\sqrt{rd}$, correspond souvent remarquablement bien aux vitesses relevées sur le terrain.

Un outil clé pour analyser l'équation de Fisher-KPP est le **principe de comparaison**, c'est-à-dire la préservation forte de l'ordre : des solutions initialement ordonnées le restent perpétuellement (principe de comparaison faible), et si ces solutions diffèrent initialement, alors elles ne peuvent pas entrer en contact (principe de comparaison fort). Cette propriété est en fait vérifiée par tout terme de réaction $f(u)$ de régularité au moins lipschitzienne et, à l'aide de cette même propriété, des équations de réaction-diffusion (2) avec des termes de réaction non linéaires $f(u)$ différents (monostables sans sous-homogénéité, bistables, à ignition, multistables, etc.) ont été analysées avec succès au cours du XX$^{\text{e}}$ siècle.

Mon travail consiste essentiellement à **calculer les équilibres et les vitesses d'invasion** dans des systèmes de réaction-diffusion modélisant des processus biologiques complexes, pour lesquels l'état $\mathbf{u}(t,x)$ solution de (1) n'est plus un scalaire mais un vecteur à plusieurs composantes. Un premier exemple de tel système est le système de Lotka-Volterra compétitif à deux espèces avec diffusion :

$$\begin{cases} \partial_t u = \Delta u + u(1 - u - av), \\ \partial_t v = d\Delta v + rv(1 - v - bu). \end{cases} \tag{4}$$

Ici, les taux de diffusion et de croissance intrinsèque de l'espèce u sont ramenés à 1 par adimensionnement de l'espace et du temps, ceux de v sont des constantes $d > 0$ et $r > 0$, et leur compétition est régie par des taux de compétition interspécifique $a > 0$ et $b > 0$.

Pour les systèmes de plusieurs équations, le principe de comparaison faible est vérifié dans le cas bien particulier des systèmes dits **coopératifs**, c'est-à-dire avec un terme de diffusion $\mathbf{D}(\mathbf{u})$ sans couplage (la i-ème composante de $\mathbf{D}(\mathbf{u})$ ne dépend que de la i-ème composante de $\mathbf{u}$) et un terme de réaction $\mathbf{R}(\mathbf{u})$ satisfaisant la condition dite de Kamke (Smith 1995), qui, pour un champ de vecteurs $\mathbf{R}$ de classe au moins C^1, se lit comme l'essentielle positivité de sa matrice jacobienne. La condition de Kamke peut être satisfaite globalement ou seulement dans un sous-ensemble des états $\mathbf{u}$ admissibles, auquel cas le système est localement coopératif.

À partir des systèmes coopératifs préservant l'ordre partiel canoniquement associé à l'orthant positif, on peut obtenir par transformations bien choisies de nouvelles familles de systèmes préservant d'autres ordres et pour lesquelles on peut de nouveau exploiter le principe de comparaison. Par exemple, le système obtenu après application de l'isomorphisme $(u,v) \mapsto (u, 1 - v)$ au système (4) est localement coopératif dans $[0,1] \times [0,1]$, ce qui a permis de nombreux travaux sur les ondes progressives du système (4) des années 1980 (Gardner 1982 ; Hosono 1989) à nos jours, en passant par mes travaux de M2 et de thèse.

Mais de telles transformations sont parfaitement insuffisantes pour couvrir l'ensemble des systèmes intéressants pour la biologie. Au contraire, le principe de comparaison est violé dans bien des modèles standards (modèles proie-prédateur, modèles SIR, modèles compétitifs à 3 espèces ou plus, populations à croissance logistique structurées en âge, en trait phénotypique ou en taille, modèles à diffusion croisée,

modèles pour le chimiotactisme). En l'absence de principe de comparaison, des phénomènes nouveaux et encore incomplètement compris peuvent émerger. Les exemples les plus célèbres sont les motifs spatialement structurés produits par des systèmes activateur-inhibiteur (Turing 1952) et les cycles périodiques produits par des systèmes proie-prédateur (Lotka 1924 ; Volterra 1926).

Ainsi, pour ce qui est de la méthode mathématique, mes articles s'appuient donc d'une part sur des **exploitations nouvelles du principe de comparaison** quand il reste disponible (un exemple récent : Giletti, Girardin et Matano sous presse), et d'autre part sur des **élaborations de nouveaux outils d'analyse** quand il ne l'est pas. Ces nouveaux outils d'analyse peuvent reposer sur des principes de comparaison partiels satisfaits par des systèmes auxiliaires (un exemple récent : Girardin et Nadin sous presse), ou s'émanciper complètement de l'analyse par principe de comparaison (un exemple récent : Coville et Girardin 2025).

Certains de mes travaux portent en outre sur des termes de réaction spatiotemporellement hétérogènes, où $\mathbf{R}(\mathbf{u}(t,x))$ est remplacé par $\mathbf{R}(t,x,\mathbf{u}(t,x))$. Les variations de $(t,x) \mapsto \mathbf{R}(t,x,\mathbf{u})$ à $\mathbf{u}$ fixé modélisent des **variations exogènes de l'environnement** dans lequel évoluent les densités de population $\mathbf{u}$. Il peut s'agir par exemple de fluctuations aléatoires, périodiques, ou en translation dans une certaine direction de l'espace. Cette variabilité est un élément souvent clé en biologie (dérèglement climatique, rythmes biologiques, etc.) et pouvoir en tenir compte dans l'analyse des propriétés de persistance et de propagation est une des forces des modèles de réaction-diffusion.

Plan du mémoire

Depuis mon recrutement en 2020 comme chargé de recherche CNRS à l'Institut Camille Jordan à Lyon, mon activité de recherche s'est organisée autour de trois grandes thématiques biologiques : les **populations structurées**, le **forçage génétique** et l'**agroécologie**. En complément, une thématique mathématique plus fondamentale a émergé pendant ma thèse et a été confirmée comme un pivot de l'ensemble de mes recherches : le phénomène dit de **tirage non local** dans les vagues successives d'invasion. Ces quatre thématiques constituent les quatre principaux chapitres de ce mémoire.

Dans le Chapitre 1, je présenterai les résultats sur le tirage non local issus de Giletti, Girardin et Matano sous presse. Cette première place dans l'exposé, bien que contraire à la chronologie de mes travaux, facilitera didactiquement la présentation des chapitres suivants. Dans ce chapitre, j'expliquerai ce qu'est ce phénomène de tirage non local, comment il s'articule avec les notions plus classiques de front tiré et de front poussé, comment il survient de manière inattendue dans des modèles de réaction-diffusion relativement simples, et en quoi il constitue une certaine frontière de la modélisation biomathématique par équations de réaction-diffusion.

Le Chapitre 2 sera dédié à mes résultats sur les modèles de population structurée, c'est-à-dire de population subdivisée en classes. Il comprendra trois sections, correspondant chacune à une non-linéarité particulière : les termes de réaction logistiques à compétition non locale en classe (Girardin et Griette 2020 ; Girardin 2019c ; Girardin et Mazari sous presse ; Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse), les termes de réaction logistiques à compétition non locale en classe et en espace et de premier rang (Coville et Girardin 2025), les termes de réaction à effet Allee (Alfaro, Girardin, Hamel et Roques 2021). Ce chapitre permettra en outre de souligner un lien structurel profond entre systèmes discrets et équations non locales continues.

Le Chapitre 3 portera sur des modèles de forçage génétique. Il commencera par une présentation de cette biotechnologie méconnue mais aux applications potentiellement historiques et dont les dangers sont encore mal estimés. Seront ensuite présentés des résultats obtenus d'abord pendant mon postdoctorat

(Girardin et Débarre 2021) puis dans le cadre d'un co-encadrement de thèse interdisciplinaire (Kläy 2023 ; Kläy, Girardin, Calvez et Débarre 2023 ; Kläy, Girardin, Calvez et Débarre 2025 ; Kläy, Girardin, Calvez et Débarre sous presse) sur des modèles couplant génétique des populations, biologie évolutive et écologie spatiale.

Le sujet du Chapitre 4 sera l'analyse d'un modèle pour l'agroécologie, elle aussi réalisée dans le cadre d'un co-encadrement de thèse interdisciplinaire (Maucourt 2024 ; Girardin et Maucourt 2023). À travers le cas concret de la betterave sucrière, dont la culture est menacée chaque année par les virus de la jaunisse et leurs vecteurs pucerons, et pour laquelle l'agroécologie propose en alternative aux néonicotinoïdes des combinaisons de contremesures parmi lesquelles le biocontrôle par des ennemis naturels comme la coccinelle, je présenterai des résultats pour une nouvelle famille de modèles, profondément non coopératifs car entremêlant dynamiques prédatives et infectieuses, et qui peuvent pourtant être analysés en détail grâce à une structure hiérarchique particulière à l'agroécologie.

Certains de mes travaux postdoctoraux (Girardin, Calvez et Débarre 2019 ; Girardin et Hilhorst 2022 ; Girardin 2019b) ne sont pas présentés dans ce mémoire. Cette mise à l'écart n'est pas un jugement de valeur mais un choix guidé par la cohérence thématique. D'une part, les articles Girardin et Hilhorst 2022 ; Girardin 2019b se placent dans la continuité de mes travaux de thèse sur les problèmes de frontière libre issus de limites ségrégatives de systèmes de compétition-diffusion à deux espèces, sur lesquelles je n'ai pas eu le temps de travailler davantage depuis mon recrutement au CNRS. D'autre part, l'article Girardin, Calvez et Débarre 2019 est mon premier travail sur le forçage génétique, dans lequel était étudiée une contremesure appelée frein, agissant comme un prédateur. Les travaux sur le forçage génétique qui seront présentés au Chapitre 3 sont tributaires de cette première collaboration interdisciplinaire mais approfondissent une direction différente, dans laquelle le forçage génétique est freiné par l'impact démographique de sa fixation et non pas par une contremesure extérieure.

L'article Kläy, Girardin, Calvez et Débarre sous presse de la thèse Kläy 2023 n'est discuté que très succinctement dans le Chapitre 3. Cet article porte sur une approche semi-déterministe semi-probabiliste pour mieux comprendre certains phénomènes rares liés au forçage génétique. Le reste du mémoire portant sur des modèles exclusivement déterministes, le passage au second plan de cet article très récent simplifie l'exposé et en préserve la cohérence.

Le mémoire sera clos par une brève conclusion et quelques perspectives pour la suite de mon activité de recherche.

Notations

Dans tout le mémoire, j'utiliserai les notations anglaises pour les intervalles ouverts (a, b), les transpositions de matrices $\mathbf{A}^{\mathrm{T}}$, et les ensembles finis d'entiers strictement positifs consécutifs $[N] = \{1, 2, \ldots, N\}$. Les notations plus spécifiques seront détaillées au fur et à mesure.

Chapitre 1

Le tirage non local

Trop tirer rompt la corde.

Proverbe français

Dans ce chapitre, je présente d'abord un état de l'art succinct sur les fronts d'invasion non localement tirés, y compris un bref rappel sur mon article de thèse Girardin et Lam 2019, puis je présente les résultats de l'article récent Giletti, Girardin et Matano sous presse.

1.1 État de l'art

1.1.1 Avant les fronts non localement tirés, les fronts tirés : l'exemple de l'équation de Fisher-KPP

Soit la solution u du problème de Cauchy associé à l'**équation de Fisher-KPP unidimensionnelle** :

$$\begin{cases} \partial_t u = d\partial_{xx} u + ru(1-u) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ u(0,\cdot) = u_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}. \end{cases} \tag{1.1}$$

L'hypothèse de support compact sur la condition initiale u_{ini} modélise une population introduite dans une région confinée d'un environnement initialement inoccupé. Le caractère bien posé de ce problème est une propriété standard, conséquence du fait que $\underline{u} = 0$ et $\overline{u} = \max\left(\max_{x\in\mathbb{R}} u_{\text{ini}}(x), 1\right)$ sont respectivement une sous-solution et une sur-solution, sur laquelle je ne reviendrai pas (voir, par exemple, Pao 1992, Chapitre 7).

Dans le travail fondateur de Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov 1937, il est démontré que quand u_{ini} est l'indicatrice de $\mathbb{R}^-$, la solution u se propage à **vitesse asymptotique** $2\sqrt{rd}$, dans le sens précis suivant :

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{x\in\mathbb{R}} \left| u(t,x) - p\left(x - 2\sqrt{rd}t + m(t)\right)\right| = 0, \tag{1.2}$$

où $p \in C^2(\mathbb{R}, [0,1])$ est le profil de la solution **onde progressive** de vitesse $2\sqrt{rd}$ et où $m(t) = o(t)$ est un retard sous-linéaire. Sur ce retard, beaucoup de travail a été accompli depuis Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov 1937 et en particulier à la suite de M. Bramson 1983, de sorte qu'il est désormais bien établi que $0 < \liminf_{t\to+\infty} \frac{m(t)}{\ln t} \leq \limsup_{t\to+\infty} \frac{m(t)}{\ln t} < +\infty$, ou encore $m(t) = O(\ln t)$ et $\ln t = O(m(t))$,

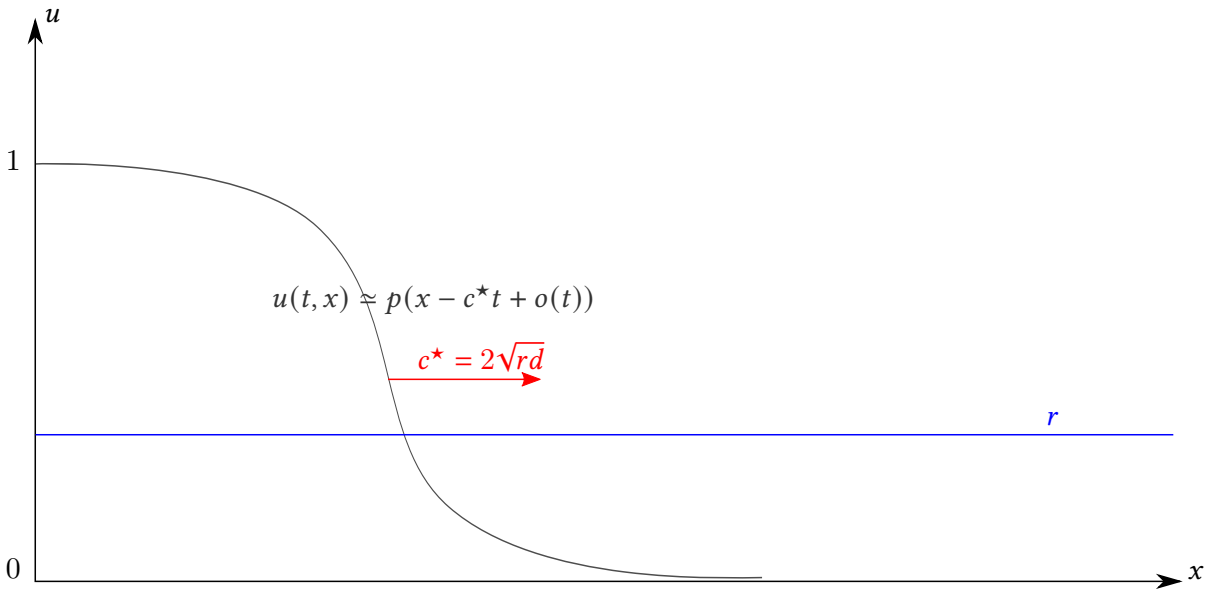


FIGURE 1.1 – Représentation schématique du comportement asymptotique de la solution de $\partial_t u = d\partial_{xx} u + ru(1-u)$ avec condition initiale $u_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}$. Elle converge spatialement uniformément en temps long vers une onde progressive de profil p et vitesse $c^\star = 2\sqrt{rd}$ retardée d'un $o(t)$ qui est en fait $\Theta(\ln t)$. La constante r est représentée pour préparer la suite du chapitre sur des r hétérogènes mobiles.

double comparaison asymptotique que je noterai dans la suite $\Theta(\ln t)$. Des résultats bien plus précis existent mais ce mémoire ne les abordera pas par souci de concision.

Quand la condition initiale u_{ini} est à support compact, ARONSON et WEINBERGER 1975 ont montré que la solution se propage de la même manière mais dans les deux directions :

$$\begin{cases} \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{x\geq 0} \left| u(t,x) - p\left(x - 2\sqrt{rd}t + \Theta(\ln t)\right)\right| = 0, \\ \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{x\leq 0} \left| u(t,x) - p\left(-x - 2\sqrt{rd}t + \Theta(\ln t)\right)\right| = 0. \end{cases} \tag{1.3}$$

Ce résultat classique est illustré par la Figure 1.1.

Dans un espace euclidien de dimension arbitraire, ARONSON et WEINBERGER 1978 ont montré que cette propriété se généralise ainsi :

$$\begin{cases} \forall c > 2\sqrt{rd} \quad \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{|x|\geq ct} |u(t,x)| = 0, \\ \forall c \in \left(0, 2\sqrt{rd}\right) \quad \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{|x|\leq ct} |u(t,x) - 1| = 0. \end{cases} \tag{1.4}$$

Ces limites ne font pas intervenir de profil d'onde progressive et sont donc moins précises dans le cas unidimensionnel. Elles peuvent se réécrire ainsi :

$$\begin{aligned} 2\sqrt{rd} &= \inf\left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty} \sup_{|x|\geq ct} |u(t,x)| = 0 \right\} \\ &= \sup\left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty} \sup_{|x|\leq ct} |u(t,x) - 1| = 0 \right\}. \end{aligned} \tag{1.5}$$

Dans la suite du mémoire, on retiendra plutôt cette définition de la **vitesse asymptotique de propa-**

gation, quelle que soit la dimension spatiale, pour des raisons d'indétermination du profil asymptotique qui deviendront claires ultérieurement.

Pour préparer la discussion suivante sur les fronts tirés, mais aussi pour appréhender les techniques de preuve qui vont être mobilisées au fil du mémoire et les enjeux mathématiques sous-jacents, il est utile et intéressant de présenter une preuve élémentaire des égalités de (1.5).

Démonstration de (1.5). On commence par établir, par résolution élémentaire de l'équation différentielle ordinaire $dp'' + cp' + rp = 0$, le lemme suivant.

Lemme 1.1.1. *Les solutions de l'équation linéaire $\partial_t u = d\partial_{xx} u + ru$ de la forme particulière $u : (t,x) \mapsto p(x-ct)$ avec $p \in C^2(\mathbb{R})$ et $c \geq 0$ sont :*

1. *si $c > 2\sqrt{rd}$, les combinaisons linéaires de la forme*

$$(t,x) \mapsto A\mathrm{e}^{\frac{-c+\sqrt{c^2-4rd}}{2d}(x-ct)} + B\mathrm{e}^{\frac{-c-\sqrt{c^2-4rd}}{2d}(x-ct)}, \quad A, B \in \mathbb{R}; \tag{1.6}$$

2. *si $c = 2\sqrt{rd}$, les combinaisons linéaires de la forme*

$$(t,x) \mapsto (A(x-ct)+B)\mathrm{e}^{-\sqrt{\frac{r}{d}}(x-ct)}, \quad A, B \in \mathbb{R}; \tag{1.7}$$

3. *si $c < 2\sqrt{rd}$, les combinaisons linéaires de la forme*

$$(t,x) \mapsto \left(A\cos\left(\frac{\sqrt{4rd-c^2}}{2d}(x-ct)\right) + B\sin\left(\frac{\sqrt{4rd-c^2}}{2d}(x-ct)\right)\right)\mathrm{e}^{\frac{-c}{2d}(x-ct)}, \quad A, B \in \mathbb{R}. \tag{1.8}$$

On remarque ensuite que, pour prouver (1.5), il suffit de prouver :

$$\begin{cases} \left(2\sqrt{rd}, +\infty\right) \subset \left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{|x|\geq ct} |u(t,x)| = 0 \right\}, \\ \left(0, 2\sqrt{rd}\right) \subset \left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim\limits_{t\to+\infty} \sup\limits_{|x|\leq ct} |u(t,x) - 1| = 0 \right\}. \end{cases} \tag{1.9}$$

La preuve consiste ensuite une construction, à partir du Lemme 1.1.1, d'une sur-solution en translation à vitesse $2\sqrt{rd}$ permettant de prouver la première ligne de (1.9) et, pour tout $c \in \left(0, 2\sqrt{rd}\right)$, d'une sous-solution en translation à vitesse c permettant de prouver la seconde ligne de (1.9).

On commence par la sur-solution. On définit les fonctions auxiliaires suivantes :

$$u^\star : (t,x) \mapsto \mathrm{e}^{-\sqrt{\frac{r}{d}}(x-2\sqrt{rd}t)}, \tag{1.10}$$

$$u_{\geq 1} : (t,x) \mapsto 1 + \max_{y\in\mathbb{R}} u_{\mathrm{ini}}(y)\mathrm{e}^{-rt}, \tag{1.11}$$

puis on définit pour un paramètre $A \in \mathbb{R}$ qui va être précisé juste après :

$$\overline{u} : (t,x) \mapsto \min\left(Au^\star(t,x), Au^\star(t,-x), u_{\geq 1}(t,x)\right), \tag{1.12}$$

Il existe un $A > 0$ si grand que $\overline{u}(0,x) \geq u_{\mathrm{ini}}(x)$ pour tout $x \in \mathbb{R}$. En outre, dans $\mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}$, on a

$$\partial_t u_{\geq 1} - d\partial_{xx} u_{\geq 1} = -r \max_{\mathbb{R}} u_{\mathrm{ini}}\mathrm{e}^{-rt} \geq ru_{\geq 1}(t,x)(1-u_{\geq 1}(t,x)) = r\left(1 + \max_{\mathbb{R}} u_{\mathrm{ini}}\mathrm{e}^{-rt}\right)\left(-\max_{\mathbb{R}} u_{\mathrm{ini}}\mathrm{e}^{-rt}\right) \tag{1.13}$$

et, d'après le Lemme 1.1.1 et par positivité de $u^\star$ dans $\mathbb{R}\times\mathbb{R}$,

$$\partial_t u^\star - d\partial_{xx}u^\star = ru^\star \geq ru^\star(1-u^\star). \tag{1.14}$$

On déduit après application du principe de comparaison entre la solution u, la sur-solution $\overline{u}$ et la sous-solution 0 que, dans $\mathbb{R}^+\times\mathbb{R}$, $0\leq u\leq\overline{u}$. Cela prouve la première ligne de (1.9).

On poursuit avec la sous-solution à $c\in(0,2\sqrt{rd})$ fixé. Soit $\delta\in(0,1)$ tel que $c\leq 2\sqrt{r(1-\delta)d}\leq 2\sqrt{rd}$. On définit la fonction auxiliaire suivante :

$$u_c : (t,x)\mapsto \mathrm{e}^{\frac{-c}{2d}(x-ct)}\cos\left(\frac{\sqrt{4r(1-\delta)d-c^2}}{2d}(x-ct)\right)\chi_{\left[-\frac{\pi}{2},+\frac{\pi}{2}\right]}\left(\frac{\sqrt{4r(1-\delta)d-c^2}}{2d}(x-ct)\right), \tag{1.15}$$

où $\chi_{\left[-\frac{\pi}{2},+\frac{\pi}{2}\right]}$ est l'indicatrice sur $\mathbb{R}$ de l'intervalle $\left[-\frac{\pi}{2},+\frac{\pi}{2}\right]$. Puis, pour un paramètre $B\in\mathbb{R}$ qui va être précisé juste après, on définit :

$$\underline{u}_c : (t,x)\mapsto B\max\left(u_c(t,x),u_c(t,-x),\frac{1}{2}\max_{y\in\mathbb{R}}u_c(0,y)\chi_{[-ct,+ct]}(x)\right). \tag{1.16}$$

Pour tout $t\geq 0$, la fonction $x\mapsto\underline{u}_c(t,x)$ est à support compact dans $\mathbb{R}$. Par continuité, il existe un $B>0$ si petit que $\underline{u}_c(1,x)\leq u(1,x)$ pour tout $x\in\mathbb{R}$ (en effet, par application immédiate du principe du maximum, $u_{\mathrm{ini}}\geq 0$ et $u_{\mathrm{ini}}\not\equiv 0$ impliquent $u(t,x)>0$ pour tout $t>0$ et $x\in\mathbb{R}$). En outre, quitte à réduire encore B, on peut supposer $\max_{x\in\mathbb{R}}Bu_c(0,x)\leq\delta$. Par construction, il s'ensuit que $\sup_{(t,x)\in\mathbb{R}^+\times\mathbb{R}}Bu_c(t,x)\leq\delta$. Ainsi, on a d'après le Lemme 1.1.1 appliqué avec r remplacé par $r(1-\delta)$:

$$\partial_t(Bu_c)-d\partial_{xx}(Bu_c)=r(1-\delta)Bu_c\leq r(1-Bu_c)Bu_c \quad \text{dans } \{(t,x)\mid u_c(t,x)>0\}. \tag{1.17}$$

Par ailleurs, la constante $C=\frac{1}{2}B\max_{y\in\mathbb{R}}u_c(0,y)$ satisfait $C\leq B\max_{y\in\mathbb{R}}u_c(0,y)\leq\delta<1$, de sorte que

$$\partial_t C-d\partial_{xx}C=0\leq rC(1-C). \tag{1.18}$$

De même, la constante 0 est une sous-solution. On déduit après application du principe de comparaison entre la solution u et la sous-solution $\underline{u}_c$ que, dans $[1,+\infty)\times\mathbb{R}$, $u\geq\underline{u}_c$. En remarquant que, par construction, la fonction $t\mapsto\min_{|x|\leq ct}\underline{u}_c(t,x)$ est constante en dehors d'un compact et à valeurs strictement positives, on peut alors définir $C'=\lim_{t\to+\infty}\min_{|x|\leq ct}\underline{u}_c(t,x)>0$ et déduire l'asymptotique suivante :

$$\liminf_{t\to+\infty}\inf_{|x|\leq ct}u(t,x)\geq C'. \tag{1.19}$$

Pour conclure la preuve de (1.5), c'est-à-dire pour prouver la seconde ligne de (1.9), il reste à montrer que $u(t,x)\to 1$ uniformément dans l'intervalle $[-ct,+ct]$, c étant toujours donnée arbitrairement dans $\left(0,2\sqrt{rd}\right)$. En vertu de l'inégalité $u\leq\overline{u}$, on a déjà $\limsup_{t\to+\infty}\sup_{x\in\mathbb{R}}u(t,x)\leq 1$. Il reste donc à montrer que $\liminf_{t\to+\infty}\inf_{|x|\leq ct}u(t,x)\geq 1$.

Soit $(t_k)_{k\in\mathbb{N}}$ et $(x_k)_{k\in\mathbb{N}}$ deux suites telles que, pour tout $k\in\mathbb{N}$, $|x_k|\leq ct_k$, et telles que

$$u(t_k,x_k)\to\liminf_{t\to+\infty}\inf_{|x|\leq ct}u(t,x) \quad \text{quand } k\to+\infty. \tag{1.20}$$

La suite t_k diverge vers $+\infty$. Soit $(u_k)_{k\in\mathbb{N}}$ la suite de fonctions définies par $u_k:(t,x)\mapsto u(t+t_k,x+x_k)$. En appliquant (1.19) avec c remplacée par $\frac{1}{2}\left(c+2\sqrt{rd}\right)$, on obtient l'existence d'une nouvelle constante

$C'' \in (0,1)$ telle que, pour tout compact $K \subset \mathbb{R}\times\mathbb{R}$,

$$\liminf_{k\to+\infty} \inf_{(t,x)\in K} u_k(t,x) \geq C''. \tag{1.21}$$

En vertu des estimations de régularité parabolique classiques présentées par exemple dans Lieberman 1996 et d'un procédé d'extraction diagonale, la suite (u_k) converge, à extraction près, localement uniformément, vers une limite $u_\infty \in C^1(\mathbb{R}, C^2(\mathbb{R}))$ qui satisfait :

$$C'' \leq u_\infty \leq 1 \quad \text{et} \quad \partial_t u_\infty - d\partial_{xx} u_\infty = r u_\infty(1-u_\infty) \quad \text{dans } \mathbb{R}\times\mathbb{R}. \tag{1.22}$$

La fonction $v = 1 - u_\infty$ satisfait alors, toujours dans $\mathbb{R}\times\mathbb{R}$:

$$0 \leq v \leq 1 - C'' < 1, \quad \partial_t v - d\partial_{xx} v = -r u_\infty(1-u_\infty) = r v(v-1). \tag{1.23}$$

En particulier, pour tout $t_0 \in \mathbb{R}$, la solution de l'équation différentielle ordinaire $w' = rw(1-w)$ avec condition initiale $w(t_0) = 1 - \frac{C''}{2} \in (1-C'', 1)$ satisfait, par principe de comparaison, $w \geq v$ dans $[t_0, +\infty)\times\mathbb{R}$. Mais alors la convergence $w(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$ implique que, pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $t_\varepsilon > 0$, indépendant de t_0, tel que $w(t_0 + t_\varepsilon) \leq \varepsilon$. L'inégalité $0 \leq \sup_{x\in\mathbb{R}} v(t,x) \leq \varepsilon$ devient alors une conséquence immédiate du choix $t_0 = t - t_\varepsilon$. Puisque cette inégalité est vraie pour tout $\varepsilon > 0$ et tout $t \in \mathbb{R}$, il s'ensuit que v est identiquement nulle. Autrement dit, $u_\infty = 1$.

Par unicité, la suite (u_k) converge localement uniformément vers 1, sans besoin d'extraction de sous-suite. Par unicité de la limite, on a donc bien démontré que $\liminf_{t\to+\infty} \inf_{|x|\leq ct} u(t,x) = 1$. □

Quelques remarques importantes sont de mise après cette preuve.

D'abord, le calcul de la vitesse critique $2\sqrt{rd}$ découle entièrement de la **linéarisation** de l'équation de Fisher-KPP en $u = 0$. Si l'on omet la fonction auxiliaire $u_{\geq 1}$, qui ne sert qu'à contrôler la solution par au-dessus mais n'a pas d'influence réelle sur la vitesse de propagation, la construction des sur- et sous-solutions dépend elle aussi seulement de l'équation linéarisée. Plus précisément, elle dépend de solutions positives de l'équation linéarisée stationnaire dans le repère mobile centré en $x = ct$, posée soit sur le domaine spatial $\mathbb{R}$ tout entier, soit sur un intervalle borné avec valeurs nulles au bord. Ces solutions peuvent être vues comme des **fonctions propres positives**, la première d'un problème spectral elliptique posé sur $\mathbb{R}$, la seconde d'un problème spectral elliptique posé sur un intervalle borné avec conditions de Dirichlet. La construction des sur- et sous-solutions repose donc sur la recherche de fonctions propres positives d'opérateurs elliptiques. Dans le cas du problème de Dirichlet, un lien évident avec le **théorème de Krein-Rutman** apparait. Dans le cas du problème posé sur $\mathbb{R}$, cependant, le lien est a priori rompu par le manque de compacité.

Ensuite, la preuve de la convergence vers 1 dans le sillage du front d'invasion repose d'une part sur une propriété de positivité faible du sillage et d'autre part sur un résultat d'**unicité de type Liouville** pour les solutions entières (c'est-à-dire éternelles en temps et globales en espace, ou encore définies pour tout $t \in \mathbb{R}$ et $x \in \mathbb{R}$) bornées et uniformément strictement positives de l'équation de Fisher-KPP.

Enfin, le principe du maximum qui est implicitement appliqué dans le principe de comparaison n'est pas la forme la plus classique, pour des fonctions lisses dans un domaine borné avec conditions de bord de Dirichlet, de Neumann ou de Robin. Ce n'est pas non plus le principe de Phragmèn-Lindelöf classique, présenté par exemple dans Protter et Weinberger 1984, Chapter 3, Theorem 10 ; Friedman 2013, Chapter 2, Theorem 9 ; ou encore Pao 1992, Chapter 7, Theorem 1.3, car celui-ci est énoncé pour des fonctions lisses. Ce n'est pas non plus l'extension, relativement standard, du principe de Phragmèn-

Lindelöf à des maximums de sous-solutions lisses. En effet, dans la preuve ci-dessus, la fonction

$$(t,x) \mapsto \mathrm{e}^{\frac{-c}{2d}(x-ct)} \cos\left(\frac{\sqrt{4r(1-\delta)d-c^2}}{2d}(x-ct)\right) \tag{1.24}$$

n'a aucune chance d'être une sous-solution lisse globale. Ce n'est une sous-solution que localement, là où elle est positive. Cet usage de sous-solutions locales pour construire par recollement une sous-solution globale est fréquent dans les travaux que je vais présenter dans la suite du mémoire, en particulier chaque fois qu'une fonction propre d'un problème elliptique de Dirichlet posé dans un domaine borné $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ est prolongée par 0 dans $\mathbb{R}^n \setminus \Omega$. En tout état de cause, le principe du maximum que j'utilise ci-dessus peut être vu comme une extension à l'espace euclidien tout entier du principe du maximum pour des sous-solutions faibles prises dans $L^2(H^1) \cap L^\infty(L^2)$ en domaine borné, tel que démontré dans Lieberman 1996, Chapter VI, Theorem 6.25. Il peut encore être compris comme une extension à l'espace euclidien tout entier du principe du maximum pour une certaine notion de sous-solution généralisée en domaine borné, liée à la théorie des solutions de viscosité, présentée dans Lam et Lou 2022, Chapter 1, Theorem 1.1.9. Un principe de comparaison suffisant pour l'ensemble du mémoire est donné dans l'Annexe A, Théorème A.0.1.

1.1.2 Fronts tirés & fronts poussés

Comme souligné plus haut, la vitesse $2\sqrt{rd}$ associée à l'équation de Fisher-KPP (3) est **linéairement déterminée**. Pour la prédire, il suffit d'étudier l'avant du front d'invasion, où le terme quadratique de l'équation devient négligeable. Microscopiquement et du point de vue de la modélisation, les individus situés en amont du front d'invasion sont suffisamment espacés spatialement pour ne ressentir aucune compétition inter-individuelle. En étant seulement soumis à un mouvement brownien et à une reproduction malthusienne, ils sont ceux pour qui la prolifération est la plus facile. Ils gouvernent donc la dynamique du front d'invasion. Ces individus explorent l'espace inhabité, fondent de nouvelles colonies, et « tirent » le front qui les suit. On parle donc de **front tiré** (Stokes 1976).

Au contraire, si le terme de réaction $f(u)$ de l'équation de réaction-diffusion (2) est tel que la vitesse asymptotique de propagation, notée $c^\star$, n'est pas la vitesse minimale des solutions positives de l'équation linéarisée $dp'' + cp' + f'(0)p = 0$, notée c_{lin} et valant $2\sqrt{f'(0)d}$ si $f'(0) \geq 0$ et 0 si $f'(0) < 0$, alors on parle de **front poussé** (Stokes 1976). Microscopiquement et du point de vue de la modélisation, les individus situés dans le sillage du front d'invasion sont impactés par la densité de population environnante de manière ambivalente, à la fois négativement par la compétition inter-individuelle et positivement par des effets de coopération inter-individuelle (en écologie, on parle d'**effet Allee** ; j'y reviendrai dans le Chapitre 2). Quand les effets positifs l'emportent suffisamment nettement, ces individus rattrapent le front d'invasion et le « poussent ». La vitesse $c^\star$ est alors **non linéairement déterminée**. Cette détermination non linéaire la rend en général difficile à calculer exactement mais le principe de comparaison permet de l'encadrer.

Un exemple simple d'équation qui produit un front poussé est l'équation suivante :

$$\partial_t u - d\partial_{xx} u = ru^2(1-u). \tag{1.25}$$

Pour cette équation, il est connu depuis la fin des années 1970 (Hadeler et Rothe 1975 ; Stokes 1976 ; Uchiyama 1978) que la vitesse asymptotique de propagation des solutions du problème de Cauchy issues de conditions initiales à support compact $c^\star$ n'est pas la vitesse minimale de l'équation linéarisée $c_{\mathrm{lin}} = 0$

mais est $c^\star = \sqrt{rd/2}$. Cette formule exacte est remarquable pour un front poussé.

Pour résumer, à la suite de Stokes 1976, si $c^\star = c_{\mathrm{lin}}$, alors le front est dit tiré et la vitesse linéairement déterminée, et si $c^\star \neq c_{\mathrm{lin}}$ (auquel cas on peut vérifier que $c^\star > c_{\mathrm{lin}}$ par exemple par des arguments de comparaison), alors le front est dit poussé et la vitesse non linéairement déterminée. Cette dichotomie est robuste et a été étendue aux systèmes d'équations de réaction-diffusion et en particulier aux systèmes de compétition-diffusion (4).

Des travaux plus récents, initiés par Garnier, Giletti, Hamel et Roques 2012, proposent une autre caractérisation des fronts tirés et des fronts poussés, fondée sur l'étude des dynamiques internes de fractions neutres au sein des fronts d'invasion. Il s'agit de rendre rigoureuse l'intuition microscopique suggérée ci-dessus : quelle est la généalogie des individus que l'on trouve, en temps grand, au niveau du front d'invasion ? Au temps initial, où étaient situés leurs ancêtres ? Cette approche a eu un retentissement important mais ne sera pas mobilisée dans la suite de ce mémoire.

1.1.3 Ondes progressives

Une question fortement liée à celle de la détermination linéaire de la vitesse asymptotique de propagation est celle de la vitesse minimale des solutions ayant une forme d'onde progressive, $u(t,x) = p(x-ct)$. Comme mentionné précédemment, l'équation de Fisher-KPP produit des ondes progressives dont les profils p relient l'état instable 0 à l'état stable 1, et l'onde progressive de vitesse $2\sqrt{rd}$ est, au sens de (1.2), le comportement asymptotique du problème de Cauchy (1.1).

Plus précisément, il est connu depuis Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov 1937 que l'équation de Fisher-KPP admet une onde progressive de vitesse $c \in \mathbb{R}$ et de profil $p \in C^2(\mathbb{R})$ solution de :

$$\begin{cases} dp'' + cp' + rp(1-p) & \text{dans } \mathbb{R}, \\ \lim\limits_{z\to-\infty} p(z) = 1, & \\ \lim\limits_{z\to+\infty} p(z) = 0, & \\ p'(z) < 0 & \text{pour tout } z \in \mathbb{R}, \end{cases} \tag{1.26}$$

si et seulement si $c \geq 2\sqrt{rd}$. Un tel profil est alors unique à translation près. La vitesse $2\sqrt{rd}$, en plus d'être la vitesse asymptotique de propagation pour les solutions du problème de Cauchy (1.1), est donc également la vitesse minimale des ondes progressives évoluant vers la droite (les ondes progressives évoluant vers la gauche étant obtenues par une simple réflexion).

Pour une équation de réaction-diffusion monostable plus générale de la forme (2) avec $f(0) = f(1) = 0$ et $f(u) > 0$ pour tout $u \in (0,1)$, il est connu depuis Aronson et Weinberger 1975 ; Hadeler et Rothe 1975 que des ondes progressives de vitesse c et satisfaisant les mêmes conditions aux limites existent si et seulement si $c \geq c^\star$, où la vitesse minimale $c^\star$ coïncide de nouveau avec la vitesse asymptotique de propagation des solutions du problème de Cauchy issues de conditions initiales à support compact.

Plus précisément, la Figure 1.1 reste vraie pour des termes de réactions monostables $f(u)$ satisfaisant seulement $f(0) = f(1) = 0$ et $f(u) > 0$ pour tout $u \in (0,1)$. Le retard $o(t)$ dans la convergence vers le profil est par contre très différent quand $c^\star > c_{\mathrm{lin}}$ (front poussé), puisqu'il cesse d'être $\Theta(\ln t)$ pour devenir une translation constante (Uchiyama 1978 ; Giletti 2022). L'étude de ces retards et de la convergence vers l'onde progressive retardée est un problème classique de la littérature de réaction-diffusion scalaire.

1.1.4 Vitesses asymptotiques de propagation de la solution d'un système de compétition-diffusion monostable avec condition initiale à support compact

Pendant ma thèse, j'ai étudié avec A. Lam dans Girardin et Lam 2019 (article qui a encore aujourd'hui un fort impact) la propagation dans l'espace unidimensionnel de deux populations soumises à un **système de compétition-diffusion** quand leurs densités initiales sont toutes les deux à support compact, positives et non nulles :

$$\begin{cases} \partial_t u = \partial_{xx} u + u(1-u-av) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ \partial_t v = d\partial_{xx} v + rv(1-v-bu) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ u(0,\cdot) = u_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R}, [0,1]) \setminus \{0\}, \\ v(0,\cdot) = v_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R}, [0,1]) \setminus \{0\}, \\ 0 < a < 1 < b. \end{cases} \tag{1.27}$$

Les inégalités $0 < a < 1 < b$ indiquent une compétition dite forte-faible : à densité de compétiteurs égale, l'espèce v ressent plus de compétition interspécifique que de compétition intraspécifique, tandis que l'espèce u en ressent moins. L'espèce u dispose d'un avantage compétitif net. Pour le système d'équations différentielles ordinaires sous-jacent, l'état $(u,v) = (1,0)$ est stable tandis que les états $(u,v) = (0,0)$ et $(u,v) = (0,1)$ sont tous deux instables ; une convergence vers $(1,0)$ est donc attendue dès que $u_{\text{ini}} \neq 0$.

Un cas voisin, et plus facile à étudier pour des raisons de compatibilité avec le principe de comparaison permettant d'analyser (1.27), est celui où v_{ini} est remplacée par $1 - v_{\text{ini}}$. Dans ce cas, la dynamique résulte d'une perturbation initiale de l'équilibre $(u,v) = (0,1)$ au lieu d'une perturbation initiale de l'équilibre $(u,v) = (0,0)$ et la vitesse asymptotique de propagation de u, également vitesse asymptotique de reflux de v, a été caractérisée dans les années 2000 par Lewis, B. Li et Weinberger 2002 ; B. Li, Weinberger et Lewis 2005 ; Weinberger, Lewis et B. Li 2002. En l'honneur de ces travaux, je la note c_{LLW}. Il a depuis été vérifié que cette vitesse, encadrée par $2\sqrt{1-a}$ et 2, est parfois linéairement déterminée ($c_{\text{LLW}} = 2\sqrt{1-a}$) (cf. Lewis, B. Li et Weinberger 2002 ; Huang 2010 ; Alhasanat et Ou 2019), parfois non linéairement déterminée ($c_{\text{LLW}} > 2\sqrt{1-a}$) (cf. Huang et Han 2011 ; Alhasanat et Ou 2019), et qu'elle est dans tous les cas la vitesse minimale des ondes progressives $(u,v)(t,x) = (p,q)(x-ct)$ de profil monotone $p' < 0 < q'$ connectant l'équilibre $(u,v) = (1,0)$ à l'équilibre $(u,v) = (0,1)$ (cf. B. Li, Weinberger et Lewis 2005). Le front d'invasion décrivant le remplacement progressif de v par u peut donc être tiré ou poussé, et à ce jour on ne connait toujours pas de caractérisation explicite des deux régimes.

Pour notre cas plus complexe où la dynamique résulte d'une perturbation initiale de l'équilibre $(u,v) = (0,0)$, il a été relativement aisé de montrer que, si $rd < 1$, du fait de l'asymétrie de la compétition, u l'emporte sur v, v s'éteint uniformément en espace et u se propage à vitesse asymptotique 2. Le cas critique $rd = 1$ a été laissé de côté. Pour le cas $rd > 1$, nous avons démontré que v se propage dans les deux directions à vitesse asymptotique $2\sqrt{rd}$ et que u se propage ensuite dans les deux directions, en remplaçant v à une vitesse asymptotique inférieure strictement à 2. Le calcul de cette seconde vitesse conduit de manière inattendue à deux régimes : si l'écart entre $2\sqrt{rd}$ et 2 dépasse un certain seuil, alors la vitesse asymptotique de u est c_{LLW} ; si, au contraire, l'écart entre $2\sqrt{rd}$ et 2 est sous le seuil, alors la vitesse asymptotique de u est donnée par une valeur explicite, dépendante des paramètres et intermédiaire entre c_{LLW} et 2.

Autrement dit, quand v envahit trop lentement, la vitesse de u s'en trouve augmentée et se rapproche

de celle d'une invasion en l'absence de v. Toute la question est en fait de savoir si u peut tirer profit de la zone inoccupée devant v, dans laquelle aucune compétition ne s'exerce. La question a bien du sens car, du fait du principe de comparaison fort, $u(t,x) > 0$ quel que soit $t > 0$ et $x \in \mathbb{R}$: à l'avant de son propre front d'invasion, u est exponentiellement petite mais pas exactement nulle. Quand v progresse trop vite, u ne peut pas profiter de la zone lointaine plus favorable. Mais quand v progresse suffisamment lentement, u profite bel et bien de cette zone malgré la distance linéairement croissante en temps. Sa densité de population exponentiellement petite à l'avant du front s'en trouve augmentée, et cela augmente ensuite la vitesse du front d'invasion.

Dans la continuité de la terminologie tiré ou poussé présentée ci-dessus, le premier régime peut être appelé **tirage local** : le front d'invasion est tiré par l'environnement immédiatement devant lui, localement. Connaitre les caractéristiques de cet environnement suffit pour déterminer la vitesse d'invasion, qui est localement linéairement déterminée. Au contraire, le deuxième régime est appelé **tirage non local** pour refléter la contribution strictement positive d'une zone pourtant à distance linéairement croissante en temps. La vitesse d'invasion est alors non localement linéairement déterminée.

Plus précisément, on définit la fonction auxiliaire suivante :

$$\begin{array}{rccc} F: & \left(2\sqrt{a}, 2\left(\sqrt{1-a}+\sqrt{a}\right)\right] & \to & \left[2\sqrt{1-a}, +\infty\right) \\ & c & \mapsto & \frac{c}{2} - \sqrt{a} + \frac{2(1-a)}{c-2\sqrt{a}}. \end{array} \tag{1.28}$$

Cette fonction est bijective, strictement décroissante, admet un unique point fixe $F(2) = 2$, et son inverse est explicite :

$$F^{-1} : c \mapsto c - \sqrt{c^2 - 4(1-a)} + 2\sqrt{a}. \tag{1.29}$$

Théorème 1.1.2 (Girardin et Lam 2019)**.** *Soit (u,v) la solution de (1.27).*

1. *Supposons $2\sqrt{rd} < 2$. Alors se produisent une extinction de v et un front d'invasion tiré de u :*

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{x\geq 0} |v(t,x)| = 0, \tag{1.30}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{0\leq x<(2-\varepsilon)t} |u(t,x) - 1| = 0 \quad \text{pour tout } \varepsilon \in (0,2), \tag{1.31}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{(2+\varepsilon)t<x} |u(t,x)| = 0 \quad \text{pour tout } \varepsilon > 0. \tag{1.32}$$

2. *Supposons $2\sqrt{rd} \in \left(2, F^{-1}(c_{\mathrm{LLW}})\right)$. Alors se produisent un front d'invasion tiré de v et un front d'invasion non localement tiré de u :*

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{0\leq x<\left(F\left(2\sqrt{rd}\right)-\varepsilon\right)t} (|u(t,x) - 1| + |v(t,x)|) = 0 \quad \text{pour tout } \varepsilon \in \left(0, F\left(2\sqrt{rd}\right)\right), \tag{1.33}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{\left(F\left(2\sqrt{rd}\right)+\varepsilon\right)t<x<\left(2\sqrt{rd}-\varepsilon\right)t} (|u(t,x)| + |v(t,x) - 1|) = 0 \quad \text{pour tout } \varepsilon \in \left(0, \frac{2\sqrt{rd} - F\left(2\sqrt{rd}\right)}{2}\right), \tag{1.34}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{\left(2\sqrt{rd}+\varepsilon\right)t<x} (|u(t,x)| + |v(t,x)|) = 0 \quad \text{pour tout } \varepsilon > 0. \tag{1.35}$$

3. *Supposons $2\sqrt{rd} \geq F^{-1}(c_{\mathrm{LLW}})$ et $2\sqrt{rd} > 2$. Alors se produisent un front d'invasion tiré de v et un*

front d'invasion localement tiré de v :

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{0\le x<(c_{\mathrm{LLW}}-\varepsilon)t} (|u(t,x)-1|+|v(t,x)|)=0 \quad \textit{pour tout } \varepsilon\in(0,c_{\mathrm{LLW}}), \tag{1.36}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{(c_{\mathrm{LLW}}+\varepsilon)t<x<\left(2\sqrt{rd}-\varepsilon\right)t} (|u(t,x)|+|v(t,x)-1|)=0 \quad \textit{pour tout } \varepsilon\in\left(0,\frac{2\sqrt{rd}-c_{\mathrm{LLW}}}{2}\right), \tag{1.37}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{\left(2\sqrt{rd}+\varepsilon\right)t<x} (|u(t,x)|+|v(t,x)|)=0 \quad \textit{pour tout } \varepsilon>0. \tag{1.38}$$

Il est notable que ce résultat ne dépende absolument pas de la détermination linéaire ou non linéaire de la vitesse c_{LLW}.

Le théorème ci-dessus décrit les vitesses asymptotiques de propagation vers la droite. Par une simple réflexion de $(u_{\mathrm{ini}}, v_{\mathrm{ini}})$ par rapport à $x=0$, on obtient les vitesses asymptotiques de propagation vers la gauche. En particulier, quand $2\sqrt{rd}>2$, la vitesse asymptotique de propagation de u est donnée par :

$$\begin{aligned}\max\left(c_{\mathrm{LLW}}, \sqrt{rd}-\sqrt{a}+\frac{(1-a)}{\sqrt{rd}-\sqrt{a}}\right) &= \inf\left\{c>0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty}\sup_{|x|\ge ct}|u(t,x)|=0\right\}\\ &= \sup\left\{c>0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty}\sup_{|x|\le ct}|u(t,x)-1|=0\right\}.\end{aligned} \tag{1.39}$$

La preuve de ce théorème repose sur des constructions de sur- et sous-solutions dans la lignée de ce que j'ai présenté plus haut pour l'équation de Fisher-KPP. Mais la nécessité d'encadrer simultanément les deux espèces et de relier la zone où $(u,v)\simeq(1,0)$, la zone où $(u,v)\simeq(0,1)$ et la zone où $(u,v)\simeq(0,0)$, sans négliger les interactions à longue distance qui engendrent le phénomène de tirage non local, rendent cette construction très technique.

1.1.5 Dans d'autres équations ou systèmes de réaction-diffusion

Il s'est avéré que nous n'étions pas les premiers à identifier ce phénomène de tirage non local (Holzer et Scheel 2014), mais nous étions les premiers à le mettre en exergue dans un système standard de la littérature. Depuis, il a pu être identifié par des collègues dans de nombreux autres systèmes issus de la biologie des populations, par exemple et sans exhaustivité, quand une population de proies rapide est pourchassée par deux populations de prédateurs (Ducrot, Giletti, Guo et Shimojo 2021), quand plusieurs souches de virus envahissent successivement une population d'individus susceptibles (Ducasse et Nordmann 2023), ou encore quand une population évolue dans un environnement soumis à un changement climatique qui dégrade progressivement les ressources disponibles (Lam et Yu 2022). Il est aussi apparu dans la thèse que j'ai co-encadrée sur l'analyse de modèles pour l'agroécologie et constitue une suite potentielle des travaux sur les modèles de forçage génétique (j'y reviendrai dans les Chapitres 3 et 4).

1.1.6 Vitesse asymptotique de propagation de la solution de l'équation de Fisher-KPP avec taux de croissance monotone mobile et condition initiale à support compact

Un modèle « jouet » pour mieux comprendre ce nouveau régime de propagation non localement tirée est le problème de Cauchy scalaire suivant :

$$\begin{cases} \partial_t u(t,x) = d\partial_{xx} u(t,x) + r(x - c_{\text{env}} t) u(t,x)(1 - u(t,x)) \quad \text{pour } t > 0,\ x \in \mathbb{R}, \\ u(0,\cdot) = u_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}. \end{cases} \tag{1.40}$$

Ici $c_{\text{env}} > 0$ est une vitesse environnementale imposée et r est un taux de croissance intrinsèque constant par morceaux :

$$\forall y \in \mathbb{R} \quad r(y) = \begin{cases} r_1 & \text{si } y < 0, \\ r_2 & \text{si } y \geq 0, \end{cases} \tag{1.41}$$

avec r_1 et r_2 deux taux de croissance strictement positifs distincts. La question devient alors de caractériser, en fonction de c_{env}, r_1 et r_2, la vitesse asymptotique de propagation vers la droite $c^\star$ de la densité de population u.

Il était connu depuis au moins Berestycki, Hamel et Nadin 2008 que si l'environnement est statique, c'est-à-dire $c_{\text{env}} = 0$, alors la vitesse asymptotique de propagation vers la droite est $2\sqrt{r_2 d}$ tandis que celle vers la gauche est $2\sqrt{r_1 d}$. Mais la preuve ne pouvait être généralisée que pour des environnements en translation lente, $|c_{\text{env}}| < 2\sqrt{\min(r_1, r_2) d}$.

Le problème a été complètement résolu par Lam et Yu 2022 : les fronts d'invasion sont localement tirés, au sens d'une détermination linéaire de la vitesse obtenue par linéarisation locale au voisinage du front, sauf si l'une des deux conditions suivantes est satisfaite :

$$r_1 < r_2 \quad \text{et} \quad c_{\text{env}} \in \left(2\sqrt{r_2 d}, 2\sqrt{r_1 d} + 2\sqrt{(r_2 - r_1) d}\right), \tag{1.42}$$

$$r_1 > r_2 \quad \text{et} \quad c_{\text{env}} \in \left(2\sqrt{r_2 d}, 2\sqrt{r_1 d}\right). \tag{1.43}$$

Dans le cas (1.42) se produit le tirage non local que nous avions étudié avec A. Lam (avec $c_{\text{env}} = 2\sqrt{rd}$, $r_1 = 1$ et $r_2 = 1 - a$). La vitesse asymptotique de propagation est alors

$$c^\star = F(c_{\text{env}}) = \frac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2 - r_1) d}}{2} + \frac{2 r_1 d}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2 - r_1) d}} \in \left(2\sqrt{r_1 d}, 2\sqrt{r_2 d}\right). \tag{1.44}$$

Dans le cas (1.43) se produit un autre régime spécial de propagation appelé dans la littérature **verrouillage**. Un front d'invasion verrouillé se situe précisément au niveau de l'interface environnementale, ne pouvant progresser ni plus vite ni plus lentement : $c^\star = c_{\text{env}}$.

Plus précisément, soit

$$\underline{c} = \sup \left\{ c \geq 0 \;\middle|\; \lim_{t \to +\infty} \sup_{0 \leq x \leq ct} |u(t,x) - 1| = 0 \right\}, \tag{1.45}$$

$$\overline{c} = \inf \left\{ c \geq 0 \;\middle|\; \lim_{t \to +\infty} \sup_{ct \leq x} u(t,x) = 0 \right\}. \tag{1.46}$$

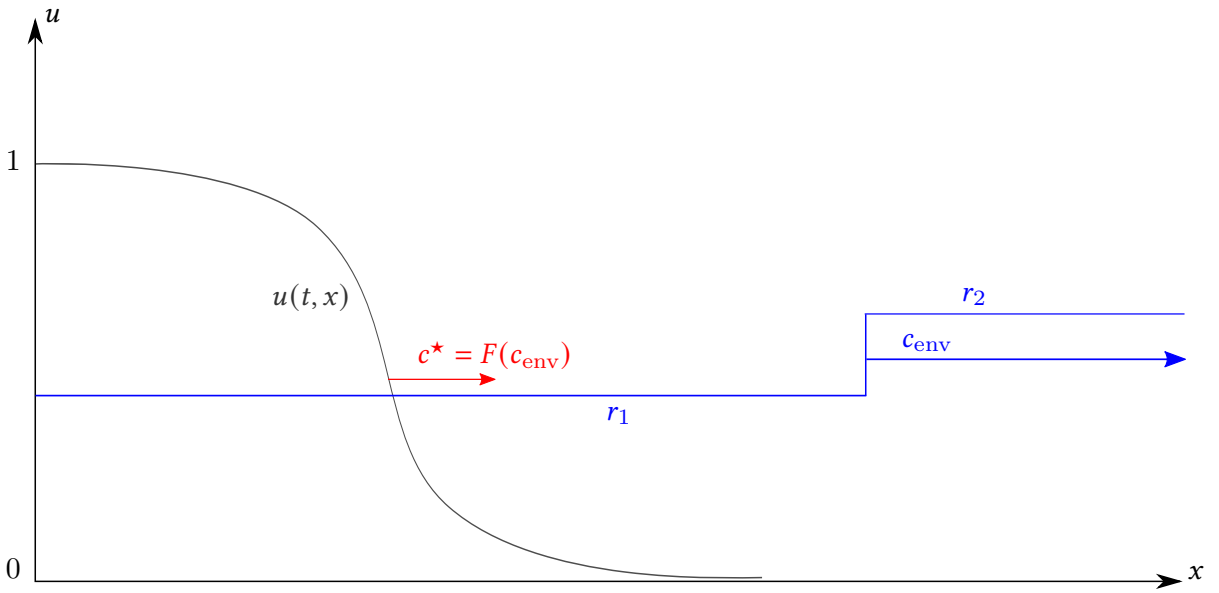


FIGURE 1.2 – Quand $r = r(x - c_{\text{env}}t)$ est donné par (1.41) et (1.42), le front d'invasion de la solution de $\partial_t u = d\partial_{xx}u + ru(1-u)$ est non localement tiré à vitesse $c^\star = F(c_{\text{env}}) = \frac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2-r_1)d}}{2} + \frac{2r_1 d}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2-r_1)d}} \in \left(2\sqrt{r_1 d}, 2\sqrt{r_2 d}\right)$

Alors, si $r_1 < r_2$,

$$\underline{c} = \overline{c} = \begin{cases} 2\sqrt{r_2 d} & \text{si } c_{\text{env}} < 2\sqrt{r_2 d}, \\ \dfrac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2 - r_1)d}}{2} + \dfrac{2r_1 d}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{(r_2 - r_1)d}} & \text{si } 2\sqrt{r_2 d} \le c_{\text{env}} < 2\sqrt{(r_2 - r_1)d} + 2\sqrt{r_1 d}, \\ 2\sqrt{r_1 d} & \text{si } 2\sqrt{(r_2 - r_1)d} + 2\sqrt{r_1 d} \le c_{\text{env}}, \end{cases} \tag{1.47}$$

et, si $r_2 < r_1$,

$$\underline{c} = \overline{c} = \begin{cases} 2\sqrt{r_2 d} & \text{si } c_{\text{env}} < 2\sqrt{r_2 d}, \\ c_{\text{env}} & \text{si } 2\sqrt{r_2 d} \le c_{\text{env}} < 2\sqrt{r_1 d}, \\ 2\sqrt{r_1 d} & \text{si } 2\sqrt{r_1 d} \le c_{\text{env}}. \end{cases} \tag{1.48}$$

Ces deux formules définissent des applications $c_{\text{env}} \mapsto c^\star$ continues, lipschitziennes mais différentiables seulement presque partout.

Les régimes de propagation non localement tiré et verrouillé sont illustrés sur les Figures 1.2 et 1.3.

1.1.7 Les fronts non localement tirés, ni (localement) tirés ni poussés

Si l'on s'en tient à la définition de STOKES 1976 selon laquelle un front d'invasion est tiré si sa vitesse asymptotique est linéairement déterminée, $c^\star = c_{\text{lin}}$, et poussé si elle est strictement supérieure à la vitesse linéairement déterminée, $c^\star > c_{\text{lin}}$, alors le front d'invasion produit par (1.40)-(1.41) est tiré si (1.43) et poussé si (1.42). Plus précisément, considérons le cas (1.43). Si l'on suppose qu'il existe une solution positive de l'équation localement linéarisée à vitesse $c < c_{\text{env}}$, alors il s'agit d'une solution positive de $dp'' + cp' + r_1 p = 0$ avec $c < 2\sqrt{r_1 d}$, une contradiction. De même, si l'on suppose que $c_{\text{lin}} > c_{\text{env}}$, alors pour tout $c \in (2\sqrt{r_2 d}, c_{\text{lin}})$ il n'existe pas de solution positive de $dp'' + cp' + r_2 p = 0$, une autre contradiction. Par

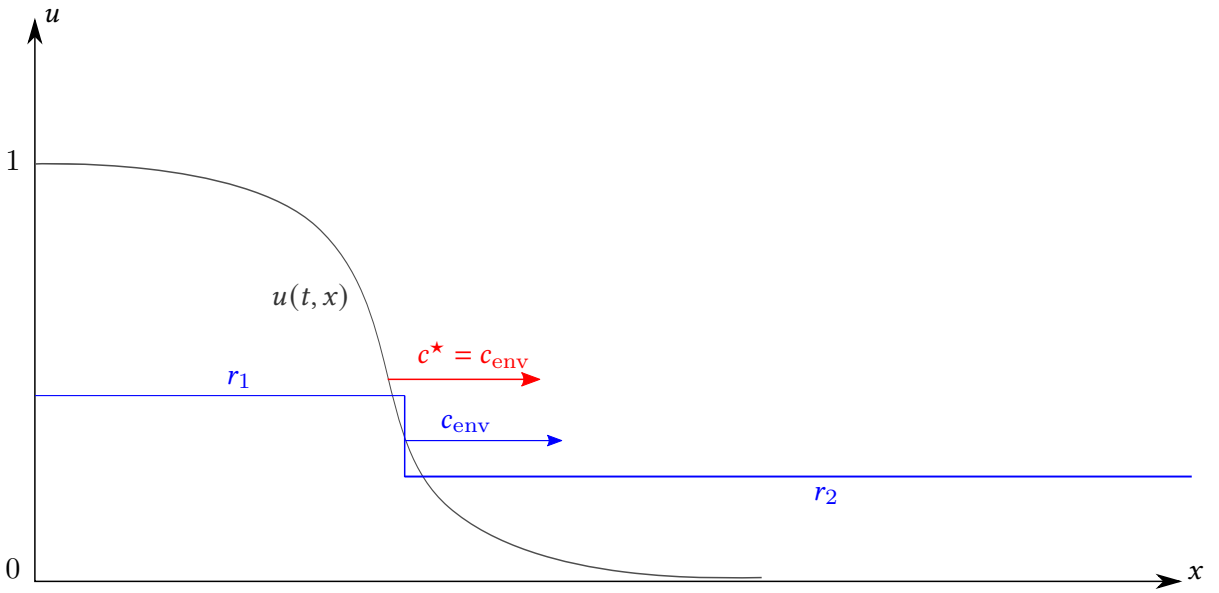


FIGURE 1.3 – Quand $r = r(x - c_{\text{env}}t)$ est donné par (1.41) et (1.43), le front d'invasion de la solution de $\partial_t u = d\partial_{xx}u + ru(1-u)$ est verrouillé à vitesse $c^\star = c_{\text{env}}$

conséquent nécessairement $c_{\text{lin}} = c_{\text{env}}$. De la même manière (1.42) donne $2\sqrt{r_1 d}$ comme vitesse minimale de l'équation localement linéarisée.

Cependant, cette observation n'a de sens que tant que les linéarisations réalisées sont locales, c'est-à-dire réalisées au voisinage du front d'invasion lui-même, dans un espace fonctionnel local. Si la linéarisation est globale en espace-temps, le front d'invasion non localement tiré progresse bien à une vitesse linéairement déterminée et est donc bien tiré. Ce fait est un corollaire de la démonstration de $c^\star = F(c_{\text{env}})$, comme pour l'équation de Fisher-KPP à coefficients constants considérée plus tôt dans le chapitre. Je ne détaille pas mais donnerai plus loin un argument heuristique qui montrera comment le terme d'ordre 2 dans l'équation n'intervient pas dans le calcul de $c^\star$ dans le régime non localement tiré.

Si l'on admet que le comportement en temps long de (1.40)-(1.41) avec (1.43) est une onde progressive de vitesse minimale $c^\star$ dont le profil p est solution positive strictement monotone de l'équation avec forçage

$$dp''(z) + cp'(z) + r(z)p(z)(1-p(z)) \quad \text{dans } \mathbb{R} \tag{1.49}$$

(ces ondes progressives forcées ont été étudiées par HAMEL 1997 ou plus récemment par BERESTYCKI et FANG 2018), alors par bijectivité on peut écrire $r(z) = (r \circ p^{-1})(p(z))$ (où $\circ$ désigne la composition de fonctions), définir le terme de réaction auxiliaire $f : u \mapsto (r \circ p^{-1})(u)u(1-u)$, considérer l'équation $\partial_t u = d\partial_{xx}u + f(u)$, calculer la vitesse linéarisée de cette nouvelle équation $c_{\text{lin}} = 2\sqrt{f'(0)d} = 2\sqrt{r_2 d}$, et en déduire que le front de vitesse $c_{\text{env}} > 2\sqrt{r_2 d}$ est un front poussé.

De plus, si l'on se penche sur le retard $o(t)$ dans la convergence de la solution du problème de Cauchy (1.40)-(1.41) vers une onde progressive (cf. Figure 1.1), alors une adaptation de la preuve exposée plus haut pour l'équation de Fisher-KPP à coefficients constants montre que, quand (1.43), le retard est $O(1)$. Un tel retard rapproche de nouveau le régime verrouillé d'un régime poussé. Au contraire, avec (1.42), le retard a été récemment déterminé par LAM et WU 2025 et est de nouveau $\Theta(\ln t)$, ce qui assimile le régime non localement tiré à un régime tiré.

On pourrait adopter plutôt une définition alternative en terme de dynamique de la composition interne du front d'invasion, suggérée par GARNIER, GILETTI, HAMEL et ROQUES 2012. À ma connaissance, la

dynamique interne des fronts verrouillés et non localement tirés n'a pas encore été étudiée. Je conjecture qu'en ce sens les fronts non localement tirés et verrouillés sont tous tirés (sauf dans le cas limite $c_{\text{env}} = 0$ où le front verrouillé statique sera poussé).

Ces difficultés à positionner ces nouveaux régimes de propagation dans la dichotomie classique entre front tiré et front poussé constituent une justification possible de la démarche qui est la mienne dans ce mémoire et qui consiste à préférer les voir comme d'**authentiques nouveaux régimes**, démarche partagée avec Holzer et Scheel 2014.

1.1.8 Les fronts non localement tirés, comme fronts tirés pour des équations non locales

Dans Holzer et Scheel 2014, le régime que j'appelle non localement tiré était appelé accéléré. Avec A. Lam, nous avons choisi de ne pas reprendre à notre compte cet adjectif accéléré, car il nous semblait pouvoir porter à confusion avec les fronts d'invasion à propagation surlinéaire qu'on obtient dans certains modèles non locaux (par exemple Bénichou, Calvez, Meunier et Voituriez 2012 ; Bouin, Calvez et al. 2012 ; Alfaro et Coville 2017), souvent qualifiés de fronts accélérés. Nous avons choisi d'appeler ce régime non localement tiré pour insister sur le fait que des linéarisations dans un espace fonctionnel local passeront à côté du phénomène.

A posteriori, il est également possible d'apporter une justification différente du nom, ayant trait aux équations non locales, en reprenant l'idée exposée ci-dessus qui relie le régime verrouillé aux ondes progressives forcées par changement de variable.

Comme montré dans Lam et Wu 2025, la solution du problème de Cauchy (1.40)-(1.41)-(1.42) converge spatialement uniformément, avec un retard $m(t) = \Theta(\ln t)$, vers une onde progressive de vitesse $c^\star$ et de profil p. Comme ci-dessus, $p : \mathbb{R} \to (0,1)$ est une bijection. Le taux de croissance en translation peut alors se réécrire, pour tout t si grand que $c^\star t > m(t)$:

$$\begin{aligned} r\left(x - c_{\text{env}} t\right) &= r\left(x - \frac{c_{\text{env}} t}{c^\star t - m(t)} \left(c^\star t - m(t)\right)\right) \\ &= r\left(\frac{1}{\chi(t)} \left(\chi(t) x - \left(c^\star t - m(t)\right)\right)\right) \quad \text{où } \chi(t) = \frac{c^\star}{c_{\text{env}}} - \frac{m(t)}{c_{\text{env}} t} \\ &= r\left(\frac{1}{\chi(t)} (p^{-1} \circ p) \left(\chi(t) x - \left(c^\star t - m(t)\right)\right)\right) \\ &= \hat{r}\left(t, p\left(\chi(t) x - \left(c^\star t - m(t)\right)\right)\right) \quad \text{où } \hat{r}(t,u) = r\left(\frac{p^{-1}(u)}{\chi(t)}\right). \end{aligned} \tag{1.50}$$

Ainsi, en assimilant la solution $u(t,x)$ et sa limite spatialement uniforme $p(x - c^\star t + m(t))$, on est ramené au moins formellement à l'équation suivante :

$$\partial_t u - d\partial_{xx} u = \hat{r}(t, u(t, \chi(t)x)) u(t,x)(1 - u(t,x)) \quad \text{pour tout } (t,x) \in \{t > 0 \mid c^\star t > m(t)\} \times \mathbb{R}. \tag{1.51}$$

Cette équation est non locale en x puisque $\chi(t) \leq \frac{c^\star}{c_{\text{env}}} < 1$.

Je ne donne pas de détails ici sur la vérification rigoureuse que le front d'invasion solution d'une telle équation non locale avec condition initiale à support compact est bien tiré à la même vitesse que le front d'invasion du problème d'origine. Je me contente de souligner que la convergence spatialement uniforme de $u(t,x)$ vers sa limite $p(x - c^\star t + m(t))$ devrait permettre de conclure.

1.2 Vitesse asymptotique de propagation de la solution de l'équation de Fisher-KPP avec taux de croissance mobile non monotone et condition initiale à support compact

Début 2020, six mois avant mon recrutement au CNRS, j'étais en visite scientifique à Tokyo avec T. Giletti auprès d'H. Matano. Nous souhaitions ajouter à mon travail avec A. Lam une troisième espèce en compétition w, afin d'aller si possible vers une formule de récurrence pour les vitesses successives d'espèces en compétition. Mais nous nous sommes heurtés immédiatement à une difficulté nouvelle : comment prendre en compte le **tirage non local possiblement induit par l'interface** entre u et v ? Dans cette interface, bien que celle-ci soit de taille bornée, la somme $u+v$ peut prendre des valeurs très petites (par exemple si le taux de compétition b est très grand), auquel cas cette interface est une zone favorable pour la croissance de w et moins lointaine que la demi-droite inoccupée à l'avant.

Pour aborder cette question difficile, nous avons simplifié le problème en considérant le problème de Cauchy (1.40) avec $c_{\text{env}} > 0$ une vitesse environnementale imposée et avec r un taux de croissance intrinsèque constant par morceaux avec un morceau supplémentaire :

$$\forall y \in \mathbb{R} \quad r(y) = \begin{cases} r_1 & \text{si } y < 0, \\ r_2 & \text{si } y \in [0, L], \\ r_3 & \text{si } y > L. \end{cases} \tag{1.52}$$

Ici, $L > 0$ est une longueur de patch et r_1, r_2, r_3 sont trois taux de croissance strictement positifs tels que $\max(r_1, r_3) < r_2$, c'est-à-dire tels que le patch central ait un effet strictement positif sur la croissance. La question est de caractériser, en fonction de c_{env}, L, r_1, r_2 et r_3, la vitesse asymptotique de propagation vers la droite $c^\star$ de la densité de population u.

Nous sommes parvenus à l'issue d'une collaboration de plusieurs années à démontrer dans Giletti, Girardin et Matano sous presse que, sous la condition $\max(r_1, r_3) < r_2$ et après un adimensionnement de l'espace conduisant à la normalisation $d = 1$, la solution de (1.40) admet une vitesse asymptotique de propagation vers la droite $c^\star$ donnée par une formule explicite, détaillée ci-dessous dans (1.59). Cette formule fait intervenir une quantité auxiliaire, λ_1, qui est la **valeur propre principale généralisée** d'un certain problème linéaire sous-jacent.

1.2.1 La valeur propre principale généralisée

Ici et dans la suite du mémoire, l'adjectif « généralisé » signifie que la théorie spectrale principale usuelle (théorème de Krein-Rutman en particulier) ne s'applique pas par manque de compacité et qu'il faut donc reconstruire une théorie plus faible. En effet le problème spectral elliptique sous-jacent à (1.40) avec $d = 1$ est :

$$\begin{cases} -\varphi''(y) - r(y)\varphi(y) = \lambda\varphi(y) & \text{pour tout } y \in \mathbb{R}, \\ \varphi(y) > 0 & \text{pour tout } y \in \mathbb{R}. \end{cases} \tag{1.53}$$

L'étude des valeurs propres λ pour des problèmes elliptiques généraux de la forme

$$\begin{cases} -\nabla \cdot (A\nabla\varphi) - q \cdot \nabla\varphi - r\varphi = \lambda\varphi & \text{dans } \Omega, \\ \varphi(y) > 0 & \text{pour tout } y \in \Omega, \\ \varphi(y) = 0 & \text{pour tout } y \in \partial\Omega, \end{cases} \tag{1.54}$$

quand le domaine Ω ne permet pas d'appliquer le théorème de Krein-Rutman (par singularité du bord, par non bornitude, etc.), fait l'objet d'une littérature dédiée (Berestycki, Nirenberg et Varadhan 1994 ; Berestycki et Rossi 2006 ; Berestycki et Rossi 2015). Il est en particulier connu (Berestycki et Rossi 2015, Theorem 1.4) que dans le cas d'un domaine Ω non borné et lisse (par exemple l'espace euclidien tout entier), l'ensemble de ces valeurs propres λ est une demi-droite $(-\infty, \lambda_1]$ où λ_1 est précisément la valeur propre principale généralisée qui nous intéresse ici. Je souligne que cette multiplicité des valeurs propres associées à des fonctions propres positives contraste fortement avec l'unicité fournie par le théorème de Krein-Rutman dans le contexte des domaines bornés réguliers ; cette remarque aura de nouveau de l'importance dans le Chapitre 2.

Dans le contexte de la biologie des populations, l'opposé $-\lambda_1$ de la valeur propre principale généralisée peut être interprété comme un taux de croissance effectif. Dans le cas présent, λ_1 peut être calculée explicitement en construisant la fonction propre associée. Cette construction explicite donne ainsi une mesure explicite de l'impact du patch. La valeur propre principale généralisée λ_1 dépend d'une **longueur critique**, $\underline{L}$, donnée par :

$$\underline{L} = \begin{cases} 0 & \text{si } r_1 = r_3, \\ \dfrac{1}{\sqrt{r_2 - \max(r_1, r_3)}} \operatorname{arccot}\left(\sqrt{\dfrac{r_2 - \max(r_1, r_3)}{|r_1 - r_3|}}\right) & \text{si } r_1 \neq r_3. \end{cases} \tag{1.55}$$

Quand $L \leq \underline{L}$, le patch est trop petit pour avoir un impact sur la croissance de la population et $\lambda_1 = -\max(r_1, r_3)$. Au contraire, quand $L > \underline{L}$, le patch a un impact, et λ_1 est l'unique solution dans $\left(-r_2, \min\left(-\max(r_1, r_3), \frac{\pi^2}{L^2} - r_2\right)\right)$ de l'équation suivante :

$$\cot(L\sqrt{r_2 + \lambda_1}) = \frac{r_2 + \lambda_1 - \sqrt{(r_1 + \lambda_1)(r_3 + \lambda_1)}}{\sqrt{r_2 + \lambda_1}(\sqrt{-r_1 - \lambda_1} + \sqrt{-r_3 - \lambda_1})}. \tag{1.56}$$

En particulier, si $r_1 = r_3$, le patch a toujours un impact sur λ_1, quelle que soit sa longueur $L > 0$ ou sa hauteur $r_2 > r_1 = r_3$.

1.2.2 Les différents régimes de propagation

Notre résultat s'énonce ainsi.

Théorème 1.2.1 (Giletti, Girardin et Matano sous presse). *Soit u la solution de (1.40) avec $d = 1$ et r défini par (1.52). Soit*

$$\underline{c} = \sup\left\{c \geq 0 \;\middle|\; \lim_{t \to +\infty} \sup_{0 \leq x \leq ct} |u(t,x) - 1| = 0\right\}, \tag{1.57}$$

$$\overline{c} = \inf\left\{c \geq 0 \;\middle|\; \lim_{t \to +\infty} \sup_{ct \leq x} u(t,x) = 0\right\}. \tag{1.58}$$

Soit $\underline{L}$ définie par (1.55). Si $L \leq \underline{L}$, soit $\lambda_1 = -\max(r_1, r_3)$. Si $L > \underline{L}$, soit $\lambda_1 \in \left(-r_2, \min\left(-\max(r_1, r_3), \frac{\pi^2}{L^2} - r_2\right)\right)$ uniquement définie par (1.56).

Alors :

$$\underline{c} = \overline{c} = \begin{cases} 2\sqrt{r_3} & si\ c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{r_3}, \\ c_{\mathrm{env}} & si\ 2\sqrt{r_3} \le c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1}, \\ \dfrac{c_{\mathrm{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}{2} + \dfrac{2r_1}{c_{\mathrm{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}} & si\ 2\sqrt{-\lambda_1} \le c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}, \\ 2\sqrt{r_1} & si\ 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1} \le c_{\mathrm{env}}. \end{cases} \tag{1.59}$$

À condition de corriger comme il se doit la convergence vers 1 dans le sillage, le même résultat tient pour (1.40) avec $r(x - c_{\mathrm{env}}t)u(1-u)$ remplacé par $u(r(x - c_{\mathrm{env}}t) - u)$.

Dans la formule (1.59), la condition $2\sqrt{r_3} \le c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1}$ donne un régime de verrouillage similaire à celui illustré Figure 1.3, la condition $2\sqrt{-\lambda_1} \le c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}$ donne un régime de tirage non local similaire à celui illustré Figure 1.2 et les deux autres régimes sont des régimes de tirage local. En fonction de la valeur de λ_1, une des conditions peut être irréalisable, mais pas plus d'une. Il y a cinq cas différents, illustrés sur la Figure 1.4.

Une heuristique pour comprendre la formule (1.59) dans le régime $2\sqrt{-\lambda_1} < c_{\mathrm{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}$ est la suivante. Puisque la vitesse environnementale est trop forte pour que le front d'invasion soit de la même vitesse, un écart linéaire en temps devrait se former et la solution u devrait converger, dans le repère mobile de vitesse $c^\star$, vers une onde progressive d'une certaine vitesse $c^\star \ge 2\sqrt{r_1}$. On cherche le régime dans lequel cette onde progressive est sur-critique, c'est-à-dire $c^\star > 2\sqrt{r_1}$. Le profil décroissant p d'une telle onde progressive admet, à translation spatiale près, l'équivalent suivant :

$$p(z) \sim \mathrm{e}^{-\mu z} \quad \text{quand } z \to +\infty, \tag{1.60}$$

avec μ la plus petite racine strictement positive de l'équation $\mu^2 - c^\star\mu + r_1 = 0$. Cet équivalent est, au mieux, valide jusqu'au saut de r, en $z = (c_{\mathrm{env}} - c^\star)t + O(1)$, où l'on a, toujours à translation spatiale près, $p(z) \sim \mathrm{e}^{-\mu(c_{\mathrm{env}} - c^\star)t}$. Dans le repère mobile de vitesse c_{env}, la solution u devrait ressembler à la queue gaussienne de la solution de l'équation linéarisée $\partial_t v - \partial_{zz} v - c_{\mathrm{env}}\partial_z v = -\lambda_1 v$ (où l'on a substitué le taux de croissance hétérogène r par le taux de croissance effectif $-\lambda_1$), d'équivalent :

$$v(t,z) = \mathrm{e}^{\left(-\lambda_1 - \frac{c_{\mathrm{env}}^2}{4}\right)t} \mathrm{e}^{-\frac{c_{\mathrm{env}}}{2}z} \mathrm{e}^{-\left(\frac{z^2}{2t} + o(t)\right)} \tag{1.61}$$

qui devient en $z = 0$:

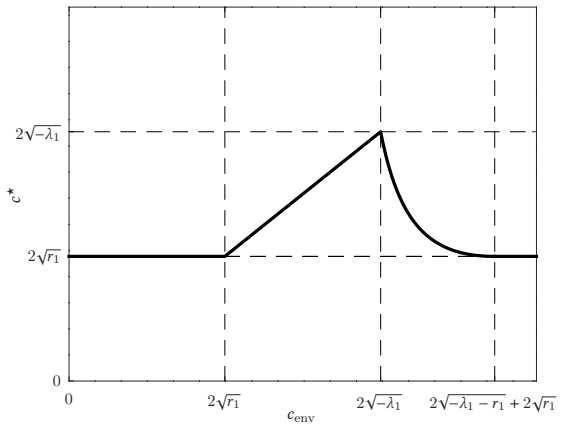
$$v(t,0) = \mathrm{e}^{\left(-\lambda_1 - \frac{c_{\mathrm{env}}^2}{4}\right)t + o(t)}. \tag{1.62}$$

Chercher la continuité des deux équivalents conduit à l'égalité suivante :

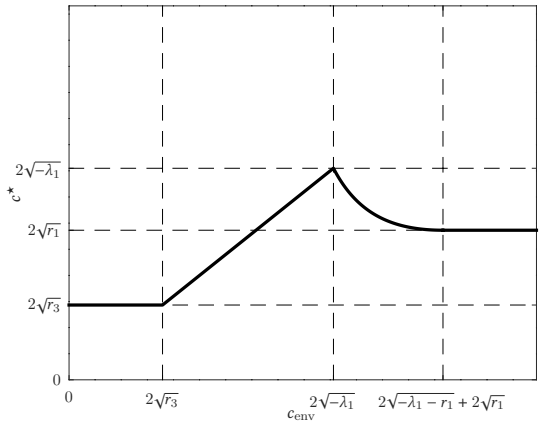
$$\mu(c_{\mathrm{env}} - c^\star) = \lambda_1 + \frac{c_{\mathrm{env}}^2}{4}. \tag{1.63}$$

Cette égalité donne la condition $2\sqrt{-\lambda_1} < c_{\mathrm{env}}$ ainsi que la limite $c^\star \to 2\sqrt{-\lambda_1}$ quand $c_{\mathrm{env}} \to 2\sqrt{-\lambda_1}$ (cette limite décrit l'entrée dans le régime de verrouillage). Puisque $c^\star = \mu + \frac{r_1}{\mu}$ par définition de μ, il suffit de trouver μ pour trouver $c^\star$. Ainsi, on substitue l'expression de $c^\star$ dans (1.63) et on obtient :

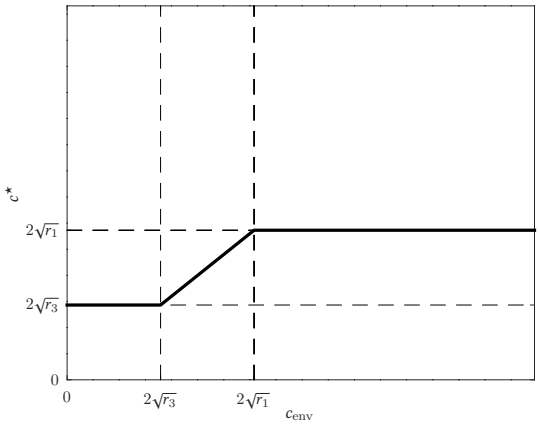
$$\mu^2 + r_1 - c_{\mathrm{env}}\mu + \lambda_1 + \frac{c_{\mathrm{env}}^2}{4} = 0, \tag{1.64}$$



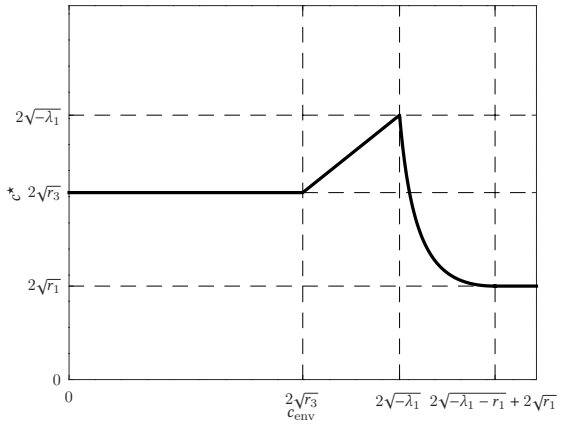
(a) Cas $r_1 = r_3$, $L > \underline{L} = 0$ (valeurs des paramètres : $r_1 = 1$, $r_2 = 9$, $r_3 = 1$, $\lambda_1 = -4$)



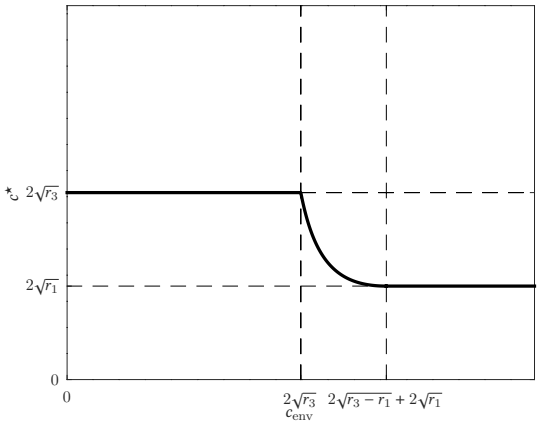
(b) Cas $r_1 > r_3$, $L > \underline{L}$ (valeurs des paramètres : $r_1 = 4$, $r_2 = 9$, $r_3 = 1$, $\lambda_1 = -8$)



(c) Cas $r_1 > r_3$, $L \leq \underline{L}$ (valeurs des paramètres : $r_1 = 4$, $r_2 = 9$, $r_3 = 1$, $\lambda_1 = -4$)



(d) Cas $r_1 < r_3$, $L > \underline{L}$ (valeurs des paramètres : $r_1 = 1$, $r_2 = 9$, $r_3 = 4$, $\lambda_1 = -8$)



(e) Cas $r_1 < r_3$, $L \leq \underline{L}$ (valeurs des paramètres : $r_1 = 1$, $r_2 = 9$, $r_3 = 4$, $\lambda_1 = -4$)

FIGURE 1.4 – La vitesse asymptotique de propagation donnée par le Théorème 1.2.1 comme fonction de la vitesse environnementale c_{env}. À chaque valeur fixée de λ_1 correspond une valeur implicitement fixée de L. Dans les cas (c) et (e), $L \leq \underline{L}$ et le patch n'a pas d'impact. Ces figures coïncident donc avec celles qu'on obtiendrait en imposant $r_2 = r_3$ et en revenant à r satisfaisant (1.41).

qui mène à :

$$\mu = \frac{1}{2}\left(c_{\text{env}} \pm \sqrt{-4(\lambda_1 + r_1)}\right), \tag{1.65}$$

et finalement, grâce à la limite $c^\star \to 2\sqrt{-\lambda_1}$ quand $c_{\text{env}} \to 2\sqrt{-\lambda_1}$:

$$c^\star = \frac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}{2} + \frac{2r_1}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}. \tag{1.66}$$

Enfin, cette dernière égalité combinée avec $c^\star > 2\sqrt{r_1}$ implique la condition $c_{\text{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}$.

Ainsi, pour avoir $2\sqrt{r_1} < c^\star < c_{\text{env}}$, il est nécessaire, formellement au moins, d'avoir $c^\star = \frac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}{2} + \frac{2r_1}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}$ et $2\sqrt{-\lambda_1} < c_{\text{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}$.

Les mêmes conclusions sont obtenues si on approche la solution dans le repère mobile de vitesse c_{env} non pas par une gaussienne mais par une exponentielle décroissante de la variable z correctement réechelonnée en temps, $e^{\mu(c_{\text{env}} - c^\star)t} e^{-\widetilde{\mu} z}$ avec $\widetilde{\mu}$ donnée par l'équation caractéristique $\widetilde{\mu}^2 - c_{\text{env}}\widetilde{\mu} + \left(-\lambda_1 + \mu\left(c_{\text{env}} - c^\star\right)\right) = 0$ dont le discriminant doit s'annuler pour correspondre à une vitesse minimale, c'est-à-dire $c_{\text{env}}^2 - 4\left(-\lambda_1 + \mu\left(c_{\text{env}} - c^\star\right)\right) = 0$, ce qui donne bien (1.63). L'argument heuristique était présenté sous cette forme dans Girardin et Lam 2019.

La démonstration consiste à rendre rigoureuses ces heuristiques et à montrer que les conditions $c^\star = \frac{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}{2} + \frac{2r_1}{c_{\text{env}} - 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1}}$ et $2\sqrt{-\lambda_1} < c_{\text{env}} < 2\sqrt{-\lambda_1 - r_1} + 2\sqrt{r_1}$ sont des conditions à la fois nécessaires et suffisantes pour $2\sqrt{r_1} < c^\star < c_{\text{env}}$. Pour cela, la démonstration utilise le principe de comparaison et une construction morceau par morceau de sur- et sous-solutions permettant d'encadrer la vitesse asymptotique de propagation. Cette construction s'appuie sur le calcul explicite des fonctions propres principales généralisées associées à la valeur propre principale généralisée λ_1. Elle est généralisable sans difficulté à des cas où r_2 dépend de y, au prix de la perte des formules explicites donnant λ_1 et $\underline{L}$. Comme expliqué dans la conclusion de notre article, le cas constant par morceaux fournit un cas optimal en un certain sens ; il est en outre utile pour étudier par principe de comparaison des cas où la fonction r est encadrée par deux fonctions constantes par morceaux.

Notre résultat est fortement lié à celui, plus ancien, de Holzer et Scheel 2014. Dans cet article, $r(t,x)$ prend la forme d'une fonction $r(v(t,x))$, où v est elle-même solution d'une autre équation de Fisher-KPP avec condition initiale à support compact et à coefficients homogènes. Le taux de croissance de l'espèce u est donc asymptotiquement de la forme $r(p(x - c_{\text{env}}t + \Theta(\ln t)))$. Les auteurs travaillent seulement sur les régimes verrouillé et non localement tiré. Dans le régime verrouillé, ils démontrent l'existence d'une onde progressive forcée, évocatrice de Hamel 1997 ; Berestycki et Fang 2018. Dans le régime non localement tiré, après avoir montré que le $\Theta(\ln t)$ peut être négligé, les auteurs aboutissent à une formule pour la vitesse asymptotique de propagation qui coïncide avec notre formule (1.59). Dans leur article, la valeur propre λ_1 reste implicite et les preuves utilisent des arguments de théorie spectrale différents. Notre article apporte donc non seulement une nouvelle méthode de preuve mais aussi la valeur de la vitesse asymptotique de propagation en dehors du régime non localement tiré. Nous confirmons notamment que l'onde progressive forcée du régime verrouillé est bien, en un sens, le comportement asymptotique de la solution du problème de Cauchy.

Outre le théorème ci-dessus, nous avons également démontré que **des oscillations lentes de la vitesse environnementale peuvent imprimer des oscillations de la vitesse asymptotique de propagation**, et ce faisant, briser l'égalité entre $\underline{c}$ et $\overline{c}$. Ce résultat, dont l'énoncé détaillé est omis ici, est inspiré de Garnier, Giletti et Nadin 2012, article portant sur une brisure d'égalité entre $\underline{c}$ et $\overline{c}$ pour un autre problème de réaction-diffusion scalaire. Je souligne que des oscillations de r_2 ou L peuvent être gérées avec les mêmes arguments, et conduire sous certaines hypothèses à la même brisure d'égalité entre

$\underline{c}$ et $\overline{c}$. Cela apporte une contrepartie intéressante au résultat de Holzer et Scheel 2014 selon lequel un $\Theta(\ln t)$ dans la position du patch peut être négligé.

L'article Lam, Nadin et Yu 2025, produit parallèlement au nôtre, s'inscrit dans la continuité de Lam et Yu 2022 et apporte une preuve alternative de la formule (1.59) à l'aide d'une transformée de Hopf-Cole conduisant à une équation de Hamilton-Jacobi qui peut être résolue grâce à une notion nouvelle de solution de viscosité flux-limitée. Dans le cadre de l'étude des vitesses asymptotiques de propagation, le dialogue entre, d'une part, la construction de sur- et sous-solutions à l'aide de théorie spectrale principale généralisée et, d'autre part, la transformée de Hopf-Cole menant à des solutions de viscosité d'équations de Hamilton-Jacobi remonte à la fin des années 80 (Evans et Souganidis 1989 ; Barles, Evans et Souganidis 1990). Bien que ce dialogue soit toujours vivace et fécond près de quarante ans plus tard, les méthodes basées sur la transformée de Hopf-Cole ne seront pas abordées dans ce mémoire.

1.2.3 Conséquences

L'article Giletti, Girardin et Matano sous presse a des conséquences importantes. Pour ce qui est des vagues d'invasion successives dans des modèles multi-espèces, nos résultats montrent qu'**un contrôle très fin de chaque interface est nécessaire pour pouvoir calculer les vitesses de toutes les vagues.** Dès qu'une interface sera trop peu maitrisée, et cela arrive souvent dès la première interface dans les modèles ne satisfaisant pas le principe de comparaison, les vitesses exactes des vagues suivantes resteront indéterminées. Cela est en particulier vrai pour le système de compétition-diffusion à trois espèces qui motivait la collaboration avec T. Giletti et H. Matano.

Du point de vue de la modélisation mathématique pour la biologie, ce phénomène contre-intuitif de tirage non local permet de toucher aux **limites des modèles de réaction-diffusion**. Un front d'invasion biologique réel, composé d'individus discrets et en nombre fini, est évidemment à support compact et ne devrait donc pas pouvoir bénéficier d'un tel phénomène de tirage non local. L'approximation diffusive est donc à manier avec précaution dans de telles situations.

Mathématiquement, il est intéressant d'essayer de préciser le profil asymptotique de la solution du problème de Cauchy (1.40), afin d'obtenir la convergence vers une onde progressive retardée à la manière de la Figure 1.1. Pour un taux de croissance r satisfaisant (1.41) avec $r_1 < r_2$, la convergence avec un retard $\Theta(\ln t)$ a été récemment démontrée par Lam et Wu 2025 comme indiqué plus haut. Cependant leur méthode s'appuie fortement sur la forme spécifique de r et, pour un taux de croissance plus général, non constant par morceaux ou contenant un patch plus favorable, le problème reste ouvert. De même, il reste ouvert pour le système (1.27), en particulier quand le front d'invasion de vitesse c_{LLW} est en fait poussé : le tirage non local d'un front qui aurait dû être poussé a-t-il lui aussi un retard logarithmique ?

Enfin, le phénomène de tirage non local a pour l'instant été étudié seulement en dimension 1. Passer aux dimensions supérieures est un problème naturel. Les estimations (1.5) de Aronson et Weinberger 1978 pour le tirage local multidimensionnel ont elles été récemment renforcées au-delà du retard logarithmique, cf. Roquejoffre, Rossi et Roussier-Michon 2019.

Chapitre 2

Les populations structurées

Ce qu'est une classe sociale, ce qu'elle fait ou est amenée à faire dépend d'abord et essentiellement de ses rapports à toutes les autres classes sociales.

Alain Bihr, sociologue
Les rapports sociaux de classe

Mes travaux sur le tirage non local décrits dans la section précédente sont motivés par des systèmes multi-espèces qu'on peut envisager comme des modèles d'écosystèmes de petite taille, dans lesquelles des espèces dont les caractéristiques écologiques diffèrent, et qui peuvent a priori exister indépendamment les unes des autres, sont amenées à coexister dans une même région de l'espace.

Une autre classe importante de systèmes de réaction-diffusion pour la biologie des populations porte sur les modèles de **population structurée**. Dans ces modèles, une espèce donnée est subdivisée en classes (de position géographique, d'âge, de taille, de sexe, de groupe sanguin, et ainsi de suite [1]) pour être décrite plus finement. À la différence des modèles d'écosystème dans lesquels la coexistence est contingente, ces modèles de population structurée sont généralement soumis à une loi d'évolution qui rend la coexistence des classes nécessaire, au moins jusqu'à un certain degré.

Un exemple intuitif est celui des classes d'âge : les nouveaux-nés vieillissent jusqu'à devenir capables de procréer ; à partir de cet âge les individus donnent naissance à des nouveaux-nés ; en parallèle ils continuent de vieillir jusqu'à atteindre l'âge de la fin de la fertilité puis l'âge de la mort. À travers ce cycle simplifié, tous les âges sont traversés et (re)produits. Cela donne à l'échelle de la population une pyramide des âges, qui elle-même est susceptible d'évoluer en temps et en espace.

La nécessité de la coexistence peut être conditionnelle (par exemple, en l'absence de mutations génétiques, un groupe sanguin initialement absent d'une population humaine restera absent par la suite ; la nécessité de la coexistence des groupes sanguins en l'absence de mutations est donc dépendante des conditions initiales). Ce faisant, un modèle de population structurée peut ainsi se réduire à un modèle de population homogène, sans structuration, à une seule classe (par exemple, une population diploïde initialement constituée seulement de femelles). La terminologie de population structurée sous-tend cependant implicitement la présence d'au moins deux classes distinctes dans la population.

1. En sciences sociales ou en économie on pourrait considérer des classes sociales. Ce mémoire ne considère que des problèmes de biologie non humaine.

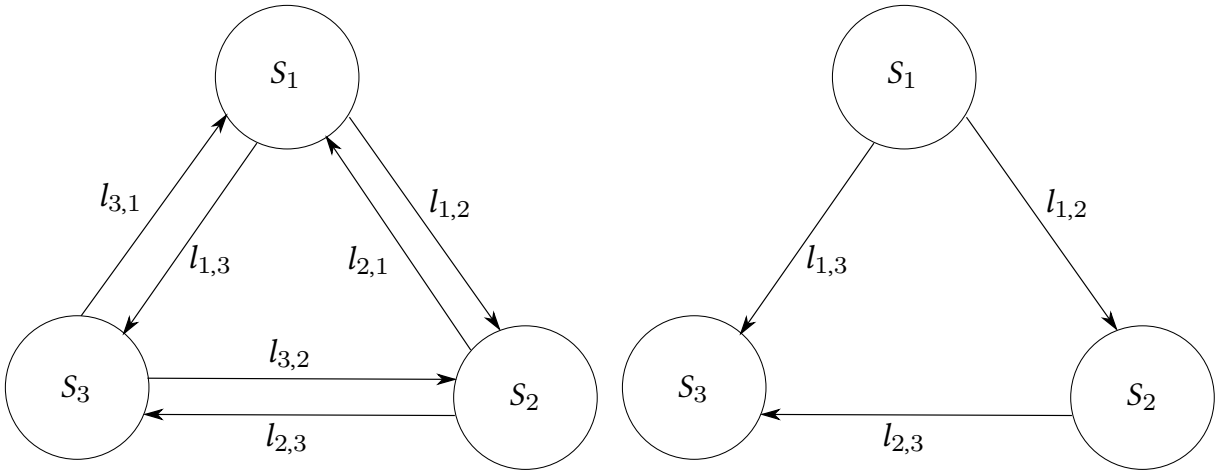
Dans ce chapitre, je présente mes travaux sur trois familles de modèles de population structurée. Les deux premières sont des familles suffisamment abstraites et générales pour inclure des types de structurations biologiquement variés, ayant pour caractéristiques communes une croissance globale logistique et l'inconditionnalité de la coexistence entre classes, et pouvant être analysés de manière unifiée. Un tel degré de généralité n'est cependant pas toujours atteignable. La troisième famille se restreint ainsi à des modèles plus spécifiques de population structurée phénotypiquement avec effet Allee évolutif.

Ce chapitre sera l'occasion de souligner les liens forts qui existent entre l'analyse de certains **systèmes finis d'équations de réaction-diffusion** et l'analyse de certaines **équations de réaction-diffusion non locales posées dans un cylindre**. Dans la première section, la structuration de la population en classes sera discrète, bien que l'article Girardin et Griette 2020 ait aussi considéré des modèles analogues avec structuration continue. Dans la seconde section, la structuration sera indifféremment discrète ou continue grâce à un cadre fonctionnel abstrait. Dans la troisième section, la structuration sera continue. J'espère qu'à l'issue de ce chapitre les barrières intellectuelles entre ces deux familles de modèles de population structurée seront levées.

2.1 Les systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale en classe

Depuis ma thèse, je travaille sur une famille particulière de modèles de population structurée, dans lesquels une première variable de structuration est continue et à valeurs non bornées dans un espace euclidien, et une seconde variable de structuration est discrète et bornée. La loi d'évolution en temps de la densité de population est la somme d'une **loi linéaire de transitions, déplacements et croissance**, et d'une **loi surlinéaire de compétition pour les ressources** (nutriments, espace vital, lumière, etc.), non locale en la variable discrète mais locale en la variable continue. Par rapport à la variable continue, la loi d'évolution linéaire est une loi de type **diffusion-advection**, et on assimilera donc la variable continue à une variable d'espace x (cet espace peut être par exemple l'espace géographique ou l'espace phénotypique, et peut donc être de dimension n bien supérieure à 3 pour certains modèles de paysage adaptatif en biologie évolutive). Par rapport à la variable discrète, qui numérote les classes à l'instant t et à la position d'espace x, la loi d'évolution linéaire est une loi matricielle **complètement couplée**, c'est-à-dire dont le couplage est irréductible et assure une (re)production de toutes les classes, à l'image du modèle de classes d'âge esquissé informellement ci-dessus.

Ce formalisme inclut plusieurs types de structuration de population, classiques en biomathématiques : variable spatiale continue, classe phénotypique discrète ; variable phénotypique continue, classe spatiale discrète ; variable spatiale continue, classe d'âge discrète ; variable spatiale continue, classe de taille discrète. Une bibliographie non exhaustive peut être trouvée dans les articles Girardin et Mazari sous presse ; Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse que je vais présenter ci-dessous. Je mentionne ici seulement quelques exemples d'articles publiés dans des revues de biologie qui font intervenir de tels systèmes : Elliott et Cornell 2012 ; Griette, Raoul et Gandon 2015 ; Keenan et Cornell 2021 ; Ress, Traulsen et Pichugin 2022 ; Jorge, Staps, Pichugin et Tarnita 2026. Dans les modèles de population structurée en classes d'âge ou de taille, la partie non diagonale de la matrice de transition entre les classes décrit le cycle de vie des individus et porte en biologie le nom de **matrice de Leslie** ou **matrice de projection de population**.



(a) Un graphe de transition fortement connexe associé à une matrice $\mathbf{L}$ irréductible. Entre deux sommets distincts il existe toujours un chemin aller et un chemin retour.

(b) Un graphe de transition associé à une matrice $\mathbf{L}$ ne respectant pas l'hypothèse d'irréductibilité. La matrice est réductible, triangulaire supérieure. Il n'existe aucun chemin menant du sommet S_3 au sommet S_1.

FIGURE 2.1 – Exemples de graphes orientés associés à des matrices $\mathbf{L}$ de taille 3×3. Est attribué à l'arête orientée reliant le sommet S_i au sommet S_j le poids $l_{i,j} \geq 0$. Si le poids est strictement positif, l'arête peut être empruntée comme un chemin. Si le poids est nul, il n'y a pas de chemin empruntable et on efface l'arête. Les entrées diagonales $l_{i,i}$ n'ont pas d'impact sur l'irréductibilité et ne sont pas représentées.

Mathématiquement, ces modèles s'écrivent ainsi :

$$\begin{cases} \partial_t u_i = \nabla \cdot (A_i \nabla u_i) - q_i \cdot \nabla u_i + \displaystyle\sum_{j=1}^{N} l_{i,j} u_j - \left(\sum_{j=1}^{N} b_{i,j} u_j \right) u_i & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}^n \text{ et pour tout } i \in [N], \\ u_i(0,\cdot) = u_{\mathrm{ini},i} \in C_b(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^+), & \text{pour tout } i \in [N], \\ \exists (i,x) \in [N] \times \mathbb{R}^n \quad u_{\mathrm{ini},i}(x) > 0, \end{cases} \tag{2.1}$$

ou, sous forme vectorielle plus compacte,

$$\begin{cases} \partial_t \mathbf{u} = \mathrm{diag}\left(\nabla \cdot (A_i \nabla) - q_i \cdot \nabla\right)_{i \in [N]} \mathbf{u} + \mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u} & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}^n, \\ \mathbf{u}(0,\cdot) = \mathbf{u}_{\mathrm{ini}} \in C_b(\mathbb{R}^n, (\mathbb{R}^+)^N) \setminus \{\mathbf{0}\}, \end{cases} \tag{2.2}$$

avec $\mathbf{u} = (u_1, \ldots, u_N)^{\mathrm{T}}$ un vecteur colonne de densités de population u_i fonctions du temps t et de l'espace x, $(A_i)_{1\leq i\leq N}$ une famille de matrices de diffusivité elliptiques, $(q_i)_{1\leq i\leq N}$ une famille de vecteurs vitesses, $\mathbf{L} = \left(l_{i,j}\right)_{(i,j)\in[N]^2}$ une matrice de croissance-transition dont les entrées hors diagonale sont positives et dont le graphe de transition associé est fortement connexe (cf. Figure 2.1), $\mathbf{B} = \left(b_{i,j}\right)_{(i,j)\in[N]^2}$ une matrice de compétition intra- et inter-classes dont toutes les entrées sont strictement positives, et $\circ$ le produit de vecteurs composante par composante (ou produit de Hadamard). Dans les démonstrations, il n'y a pas de difficulté à remplacer le terme linéaire $\mathbf{Bu}$ par un champ de vecteurs plus général $\mathbf{b}(\mathbf{u})$ qui, par exemple, envoie $(\mathbb{R}^+)^N \setminus \{0\}$ dans $(\mathbb{R}^{+\star})^N$ et est à des constantes strictement positives près sur-homogène de degré 1 et sous-homogène d'un degré $p \geq 1$. Les résultats sont donc par exemple généralisables aux champs de vecteurs compétitifs proposés par GILPIN et AYALA 1973 pour mieux approcher les données écologiques réelles.

2.1.1 État de l'art

Coefficients constants

On trouve des systèmes de cette forme dans de nombreux articles de biologie théorique ou de modélisation mathématique en biologie et cela justifie un formalisme abstrait et une étude systématique. Le cas à deux classes, $N = 2$, a été particulièrement scruté par la communauté des biomathématiques depuis le début des années 2010. Dans mon article de thèse à fort impact Girardin 2018b, j'avais proposé une bibliographie extensive pour les systèmes à coefficients constants, remontant jusqu'à Barles, Evans et Souganidis 1990, article le plus ancien à ma connaissance. Par souci de concision, je n'expose pas de nouveau cette bibliographie dans ce mémoire.

La leçon informelle à retenir des travaux sur les systèmes (2.2) à coefficients constants est que ceux-ci se comportent à bien des égards comme des **généralisations multidimensionnelles** du problème de Cauchy (1.1) pour l'équation de Fisher-KPP, qui peut d'ailleurs être vue comme le cas particulier $N = 1$. Cette double proximité justifie d'ailleurs le nom de **systèmes de Fisher-KPP**.

Pour présenter un peu plus précisément cette proximité, je me limite ci-dessous par souci de clarté à la sous-famille à diffusion-advection isotrope où, pour tout $i \in [N]$, $\nabla \cdot (A_i \nabla) - q_i \cdot \nabla = d_i \Delta$ avec $d_i \in \mathbb{R}^{+\star}$ et, ci-dessous, $\mathbf{D} = \mathrm{diag}(d_i)_{i\in[N]}$. Pour cette sous-famille, la littérature établie depuis Barles, Evans et Souganidis 1990 et en particulier par mon travail de thèse Girardin 2018b montre en premier lieu que toutes les classes u_i sont globalement positives et bornées. L'hypothèse $r > 0$ pour (1.1), nécessaire pour la croissance de la densité de population u, devient l'hypothèse $\lambda_{\mathrm{PF}}(\mathbf{L}) > 0$, où λ_{PF} est une notation pour la valeur propre donnée par le théorème de Perron-Frobenius, analogue en dimension finie du théorème de Krein-Rutman. Sous cette hypothèse de croissance de population et sous l'hypothèse que la condition initiale $\mathbf{u}_{\mathrm{ini}}$ est à support compact, toutes les classes u_i produisent des fronts d'invasion tirés dans chaque direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ de l'espace à une vitesse asymptotique $c^\star = c_{\mathrm{lin}}$ indépendante de i et de e, donnée par la formule suivante :

$$\begin{aligned} c^\star = c_{\mathrm{lin}} = \min_{\mu>0} \left(\frac{\lambda_{\mathrm{PF}}\left(\mu^2 \mathbf{D} + \mathbf{L}\right)}{\mu} \right) &= \inf \left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty} \sup_{|x|\geq ct} \max_{i\in[N]} u_i(t,x) = 0 \right\} \\ &= \sup \left\{ c > 0 \;\middle|\; \liminf_{t\to+\infty} \inf_{|x|\leq ct} \min_{i\in[N]} u_i(t,x) > 0 \right\}. \end{aligned} \tag{2.3}$$

Cette vitesse est linéairement déterminée au sens exposé dans le Chapitre 1. En effet, à la recherche des solutions positives du système linéarisé dans le repère mobile de vitesse $c > 0$,

$$\mathbf{D}\mathbf{p}'' + c\mathbf{p}' + \mathbf{L}\mathbf{p} = \mathbf{0}, \tag{2.4}$$

il est naturel de considérer un ansatz exponentiel. Substituer $\mathbf{p} : z \mapsto \mathrm{e}^{-\mu z}\mathbf{n}$ mène à :

$$\mu^2 \mathbf{D}\mathbf{n} - c\mu\mathbf{n} + \mathbf{L}\mathbf{n} = \mathbf{0}, \tag{2.5}$$

c'est-à-dire $\lambda_{\mathrm{PF}}(\mu^2\mathbf{D}+\mathbf{L}) = c\mu$ et $\mathbf{n} \in \ker(\mu^2\mathbf{D} - c\mu\mathbf{I} + \mathbf{L})$. Sous hypothèse d'existence du couple (c, μ) tel que $\lambda_{\mathrm{PF}}(\mu^2\mathbf{D} + \mathbf{L}) = c\mu$, l'existence de $\mathbf{n} \geq \mathbf{0}$, $\mathbf{n} \neq \mathbf{0}$, est une conséquence immédiate du théorème de Perron-Frobenius. L'inexistence de solutions positives $\mathbf{p}$ de (2.4) quand il n'existe pas de couple (c, μ) tel que $\lambda_{\mathrm{PF}}(\mu^2\mathbf{D} + \mathbf{L}) = c\mu$ est une conséquence à peine moins directe du théorème de Perron-Frobenius, détaillée dans Girardin 2018b, Lemma 6.1. Ainsi il existe une solution positive de (2.4) si et seulement si un couple (μ, c) tel que $\lambda_{\mathrm{PF}}(\mu^2\mathbf{D} + \mathbf{L}) = c\mu$ existe. L'image de la fonction $\mu \mapsto (\lambda_{\mathrm{PF}}(\mu^2\mathbf{D} + \mathbf{L}))/\mu$ est ensuite calculée

à l'aide de propriétés de convexité dues à Nussbaum 1986. En outre, la vitesse linéairement déterminée c_{lin} est également la vitesse minimale des solutions ayant une forme d'onde progressive planaire, $\mathbf{u}(t,x) = \mathbf{p}(x \cdot e - ct)$ avec les conditions aux limites $\mathbf{p}(+\infty) = \mathbf{0}$ et $\liminf_{z\to-\infty} \min_{i\in[N]} p_i(z) > 0$. De telles ondes progressives existent si et seulement si $c \geq c^\star$.

Dans le cas particulier $\mathbf{D} = d\mathbf{I}$, la valeur propre de Perron-Frobenius peut être simplifiée : $\lambda_{\text{PF}}(\mu^2\mathbf{D} + \mathbf{L}) = \mu^2 d + \lambda_{\text{PF}}(\mathbf{L})$. Le calcul du minimum de $\mu \mapsto \mu d + \lambda_{\text{PF}}(\mathbf{L})/\mu$ est dès lors explicite et aboutit à $c^\star = 2\sqrt{\lambda_{\text{PF}}(\mathbf{L})d}$, où l'on reconnait l'analogue de $c^\star = 2\sqrt{rd}$ pour l'équation de Fisher-KPP scalaire. Cela confirme que la valeur propre $\lambda_{\text{PF}}(\mathbf{L})$ joue le rôle d'un taux de croissance intrinsèque effectif.

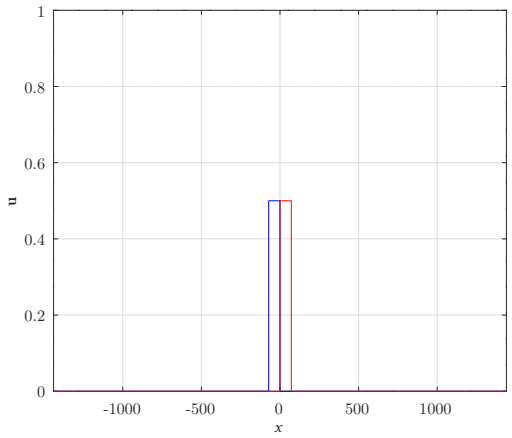
Différentes méthodes de preuve de ces généralisations des propriétés de l'équation de Fisher-KPP existent dans la littérature. Celles que j'ai proposées dans Girardin 2018b ; Girardin 2019a utilisent la monotonie de l'opérateur linéarisé en $\mathbf{u} = \mathbf{0}$, c'est-à-dire l'opérateur $\partial_t \mathbf{u} - \mathbf{D}\Delta\mathbf{u} - \mathbf{L}\mathbf{u}$ obtenu en négligeant le terme quadratique $-(\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u}$. Sans entrer dans les détails, les deux propriétés fondamentales permettant de se ramener à l'opérateur linéarisé sont $\mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u} \leq \mathbf{L}\mathbf{u}$ et $\mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u} = (\mathbf{L} - \text{diag}(\mathbf{B}\mathbf{u}))\mathbf{u}$.

Une différence importante doit être notée entre les deux notions de vitesse asymptotique de propagation (1.5) et (2.3). Dans la première, pour l'équation de Fisher-KPP scalaire, la solution converge vers l'état stationnaire 1 dans le sillage du front d'invasion. Dans la seconde, pour les systèmes de Fisher-KPP, n'est requise que la stricte positivité uniforme du sillage. Dans le Chapitre 1, j'ai rappelé que la convergence vers 1 est une conséquence d'un **résultat d'unicité de type Liouville pour l'équation de Fisher-KPP**, lui-même conséquence du principe de comparaison. Mais les systèmes de Fisher-KPP avec $N \geq 2$, contrairement à l'équation du même nom, ne sont en général pas monotones sur l'ensemble des états atteignables et ne satisfont pas de principe de comparaison.

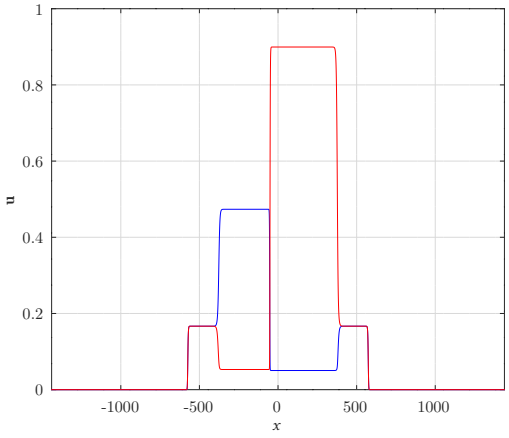
Dans le paragraphe précédent et dans toute la suite de cette section, j'appelle informellement sillage une asymptotique dans une topologie locale à l'arrière d'un front d'invasion. Les ondes progressives planaires sont des solutions particulières pour lesquelles une notion de sillage peut être rigoureusement définie, les solutions du problème de Cauchy avec conditions initiales à support compact en sont d'autres. Le sillage est une notion à rapprocher de l'ensemble ω-limite. Pour un système de Fisher-KPP, il est en général un sous-ensemble de l'ensemble des solutions entières bornées et uniformément strictement positives. Je rappelle que, comme dans le Chapitre 1, une solution entière de (2.2) est une solution définie sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$, c'est-à-dire une solution de

$$\partial_t \mathbf{u} = \text{diag}\left(\nabla \cdot (A_i \nabla) - q_i \cdot \nabla\right)_{i\in[N]} \mathbf{u} + \mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u} \quad \text{dans } \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n. \tag{2.6}$$

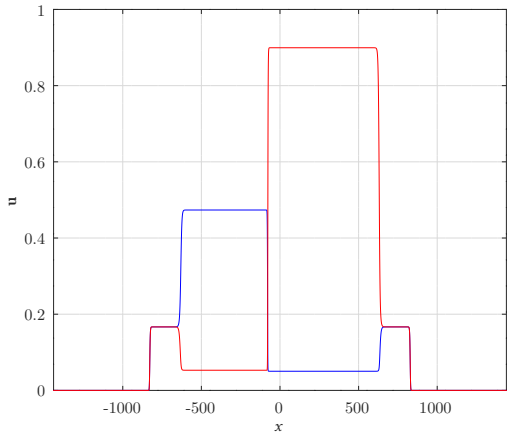
La simulation numérique est une méthodologie particulièrement appropriée pour mieux anticiper comment la perte du principe de comparaison génère une diversité de sillages possibles. Dans les pages qui suivent je présente quelques simulations numériques inédites, non publiées. La Figure 2.2 suggère que, pour la relation d'équivalence qui identifie deux profils qui ne diffèrent que d'une translation ou d'un changement de direction, il peut y avoir plusieurs classes d'équivalence d'onde progressive de vitesse minimale $c^\star$. La Figure 2.3 suggère que des comportements turbulents (spatiotemporellement chaotiques) pour le problème de Cauchy sont possibles au voisinage du support des conditions initiales. La Figure 2.4 montre ce que deviennent ces turbulences dans un espace euclidien à deux dimensions $n = 2$. La Figure 2.5 suggère qu'un profil d'onde progressive de vitesse minimale peut connecter l'équilibre $\mathbf{0}$ à une solution stationnaire périodique. Ensemble, ces simulations suggèrent que les ensembles de sillages ne sont en général pas des singletons (pas de résultat d'unicité à la Liouville) et que **les ensembles de sillages peuvent contenir non seulement des équilibres homogènes mais aussi des solutions périodiques ou turbulentes**.



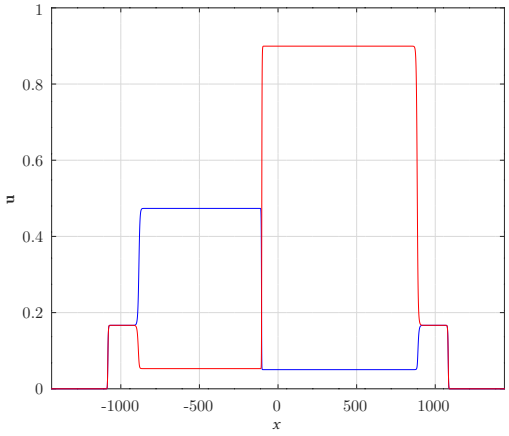
(a) Condition initiale à support compact $\mathbf{u}_{\text{ini}}$, $t = 0$



(b) À la moitié de la simulation, $t = 360$

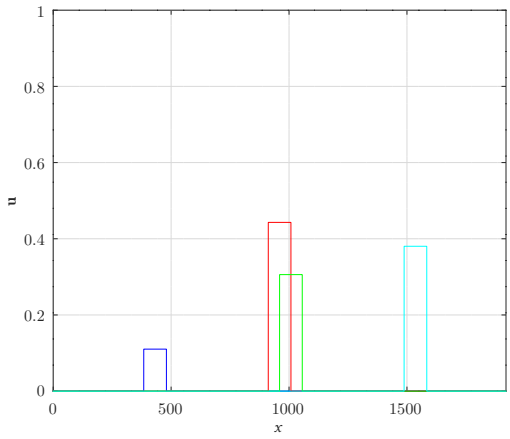


(c) Aux trois quarts de la simulation, $t = 540$

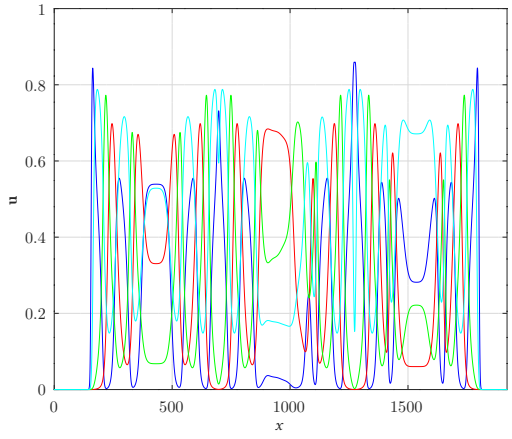


(d) À la fin de la simulation, $t = 720$

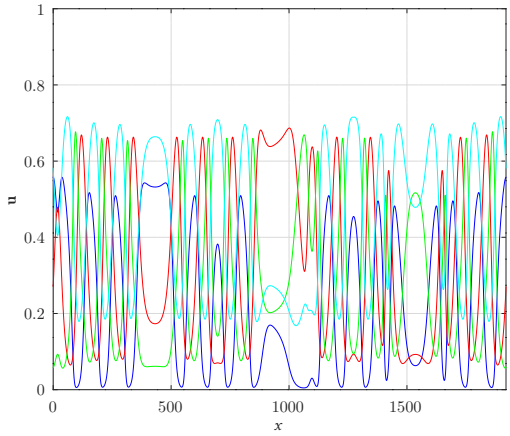
FIGURE 2.2 – Simulation numérique à différents instants d'un schéma aux différences finies unidimensionnel semi-implicite exécuté avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) pour approcher la solution de $\partial_t \mathbf{u} - \frac{1}{2}\partial_{xx}\mathbf{u} = \mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u}$ avec $N = 2$ et $\mathbf{L}$, $\mathbf{B}$ à coefficients constants bien choisis. Les conditions de bord sont de Neumann. À gauche, un front d'invasion de vitesse minimale $c^\star$ se forme. L'équilibre $\mathbf{0}$ est d'abord envahi par un équilibre où $u_1 = u_2 < 0.2$, mais cet équilibre est instable et celui-ci est lui-même envahi, à vitesse minimale $c^\star$ également, par un autre équilibre dans lequel $u_1 > 0.4$ (en bleu) et $u_2 < 0.1$ (en rouge). À droite, $\mathbf{0}$ est également envahi par l'équilibre où $u_1 = u_2$, mais celui-ci est ensuite envahi par un équilibre supplémentaire dans lequel $u_1 < 0.1$ et $u_2 > 0.8$. On semble avoir convergence à gauche vers une solution de la forme $\mathbf{u}(t,x) = \mathbf{p}(x + c^\star t)$ et à droite vers une autre solution de la forme $\mathbf{u}(t,x) = \widetilde{\mathbf{p}}(x - c^\star t)$. Les deux profils $\mathbf{p}$ et $\widetilde{\mathbf{p}}$ ne peuvent pas être identifiés par des translations et réflexions. En outre, l'asymétrie des coefficients du système produit un déplacement de l'interface entre u_1 et u_2 qui est initialement en $x = 0$ et qui ensuite connecte $\mathbf{p}(+\infty)$ et $\widetilde{\mathbf{p}}(-\infty)$. Cette interface se déplace vers la gauche, en faveur de l'équilibre $\widetilde{\mathbf{p}}(-\infty)$, à une vitesse qui est petite comparée à $c^\star$.



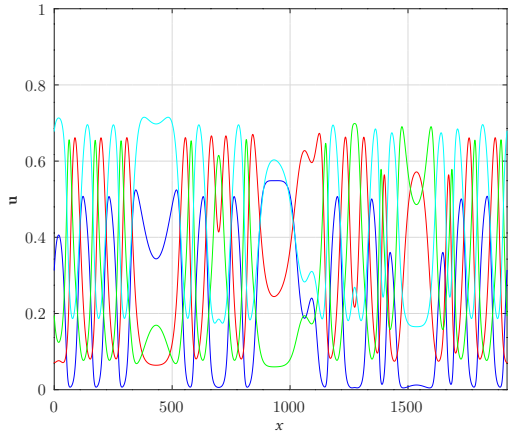
(a) Condition initiale à support compact $\mathbf{u}_{\text{ini}}$, $t = 0$



(b) À un quart de la simulation, $t = 120$



(c) À la moitié de la simulation, $t = 240$



(d) À la fin de la simulation, $t = 480$

FIGURE 2.3 – Simulation numérique à différents instants d'un schéma aux différences finies unidimensionnel semi-implicite exécuté avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) pour approcher la solution de $\partial_t \mathbf{u} - \partial_{xx}\mathbf{u} = \mathbf{Lu} - (\mathbf{Bu}) \circ \mathbf{u}$ avec $N = 4$ et $\mathbf{L}$, $\mathbf{B}$ à coefficients constants bien choisis. Les conditions de bord sont périodiques : ce qui sort d'un côté rentre de l'autre. Sur les deux dernières figures on n'observe donc plus un front d'invasion mais un sillage possible. Le comportement en temps long semble être turbulent (spatiotemporellement chaotique), il ne se stabilise pas malgré le temps qui s'écoule et conserve la mémoire du support des conditions initiales.

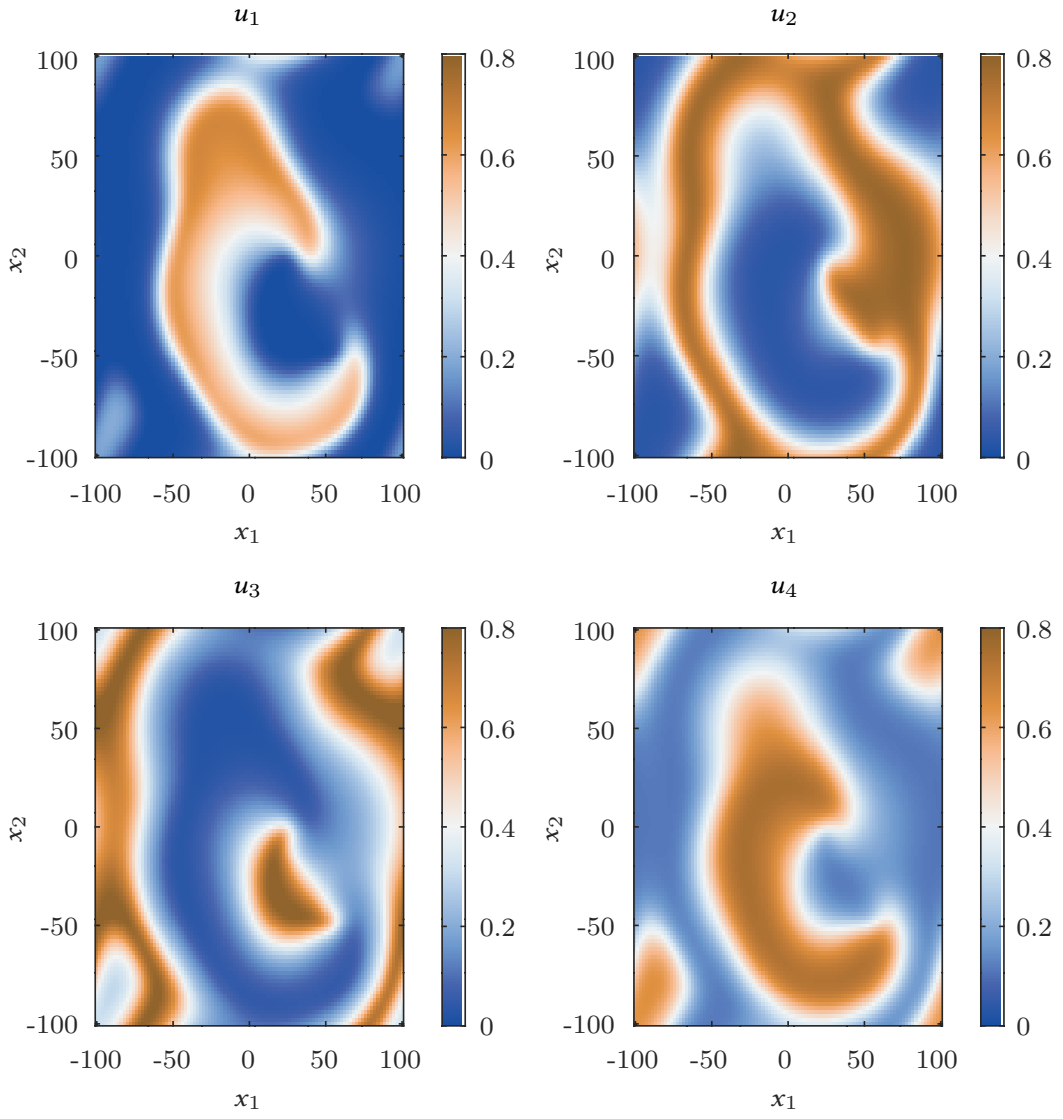


FIGURE 2.4 – Fin d'une simulation numérique d'un schéma aux différences finies bidimensionnel semi-implicite exécuté avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) pour approcher la solution de $\partial_t \mathbf{u} - \Delta \mathbf{u} = \mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{B}\mathbf{u}) \circ \mathbf{u}$ avec les mêmes paramètres que pour la simulation unidimensionnelle représentée Figure 2.3 et des conditions initiales à support compact positionnées aléatoirement dans le carré $(x_1, x_2) \in [-100, 100]^2$. Les conditions au bord du carré sont périodiques. On observe des turbulences bidimensionnelles.

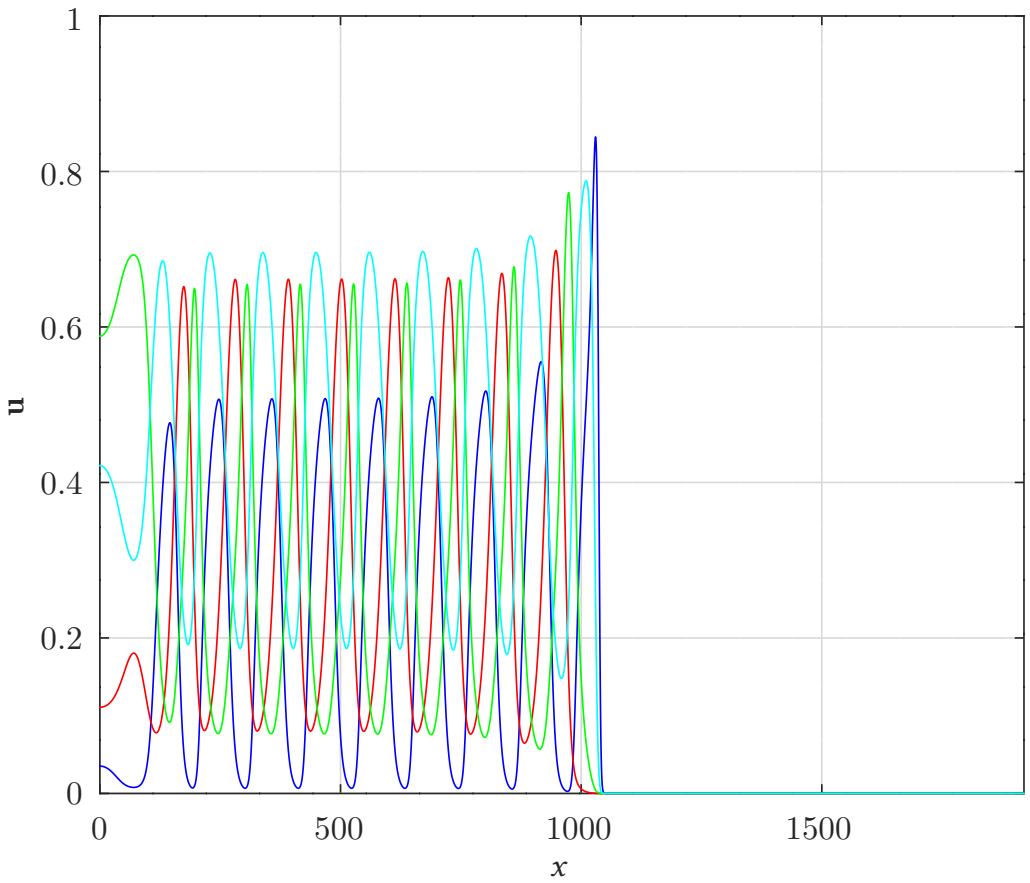


FIGURE 2.5 – Fin d'une simulation numérique d'un schéma aux différences finies unidimensionnel semi-implicite exécuté avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) pour approcher la solution de $\partial_t \mathbf{u} - \partial_{xx}\mathbf{u} = \mathbf{Lu} - (\mathbf{Bu}) \circ \mathbf{u}$ avec les mêmes paramètres que pour la simulation représentée Figure 2.3. Les conditions de bord sont cette fois-ci de Neumann. La condition initiale $\mathbf{u}_{\text{ini}}$ est cette fois-ci supportée dans $[0, 100]$ afin qu'on puisse plus facilement observer le comportement asymptotique non pas dans la zone de turbulence mais dans le repère mobile qui suit le front d'invasion de vitesse minimale qui envahit l'état $\mathbf{0}$. Ce front d'invasion semble converger vers une solution de la forme $\mathbf{u}(t, x) = \mathbf{p}(x - c^\star t)$, avec $\mathbf{p}$ un profil dit « point-périodique », qui connecte le point $\mathbf{0}$ à la solution périodique visible autour de $x = 500$.

Les conjectures suggérées par ces simulations numériques demandent encore à être prouvées. Mais deux stratégies différentes s'en dégagent : soit spécifier des hypothèses sur le système de Fisher-KPP permettant de caractériser l'ensemble des sillages et le bassin d'attraction de chaque sillage ; soit ne pas chercher à caractériser l'ensemble des sillages et le gérer justement comme un ensemble. La deuxième stratégie est de loin la plus aisée. Mais elle demande de remplacer la condition de convergence vers 1 pour l'équation de Fisher-KPP scalaire par une condition plus souple, satisfaite a priori par l'ensemble des sillages possibles. L'uniforme stricte positivité de (2.3) est une telle condition.

Cependant j'ai également contribué à travers quelques articles de thèse et de postdoctorat à la question de la caractérisation rigoureuse de l'ensemble des sillages. Il existe toujours au moins un état stationnaire spatialement homogène strictement positif (Girardin 2018b). Dès $N = 2$, il peut en exister plusieurs, y compris plusieurs localement asymptotiquement stables au sens du système d'équations différentielles ordinaires (Girardin 2018a ; Morris, Börger et Crooks 2019). À partir de $N = 3$, des solutions périodiques (spatialement, temporellement, ou spatiotemporellement) peuvent émerger quand des bifurcations de valeurs propres se produisent et ces solutions peuvent être stables pendant que l'unique solution stationnaire homogène uniformément strictement positive est instable (Girardin 2019c). Des systèmes avec N arbitrairement grand pour lesquels des résultats de type Liouville sont vrais peuvent être identifiés au prix d'hypothèses supplémentaires sur la structure des matrices $\mathbf{L}$ et $\mathbf{B}$ (Girardin et Griette 2020).

Coefficients périodiques

Quand les coefficients du système (2.2) ne sont plus constants mais dépendent de (t, x), les notions d'uniforme ellipticité, forte connexité et stricte positivité mentionnées ci-dessus sont à comprendre en un certain sens à préciser. Par exemple, et ce sera le cadre de la suite de cette section, quand les coefficients sont **spatiotemporellement périodiques**, l'ellipticité des A_i est à comprendre uniformément, la forte connexité du graphe associé à $\mathbf{L}$ est à comprendre en moyenne et la stricte positivité de $\mathbf{B}$ est à comprendre uniformément. Sauf mention explicite qu'il en est autrement, ci-dessous les coefficients sont supposés suffisamment réguliers pour que les estimations de Schauder (Lieberman 1996, Chapter IV) puissent être appliquées aux solutions de (2.2).

La périodicité en temps et en espace des coefficients, c'est-à-dire de l'environnement dans lequel évolue la population structurée $\mathbf{u}$, est naturelle en biologie. Par exemple, une population de cellules cancéreuses dans la moelle épinière d'un organisme humain, structurée phénotypiquement par le niveau de résistance à la chimiothérapie et soumise à des mutations permettant à cette résistance d'évoluer, peut être soumise à une chimiothérapie périodique en temps et évoluer à une échelle qui permet d'approcher l'empilement des vertèbres par un cylindre de section périodique.

Ces dernières années, j'ai étudié seul ou en collaboration ce cas des coefficients spatiotemporellement périodiques, dans les articles Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse. En écartant le cas particulier des coefficients périodiques qui sont en fait constants ainsi que le cas particulier $N = 1$ de l'équation scalaire, les seuls travaux antérieurs sont Alfaro et Griette 2018 ; Roques, Boutillon, Zamberletti et Papaïx 2024 ; Griette et Matano 2025, travaux limités cependant au cas à deux classes $N = 2$, une dimension d'espace $n = 1$, et des coefficients spatialement périodiques mais temporellement homogènes. Les articles Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse, qui traitent de (2.2) dans toute sa généralité, constituent donc une avancée notable.

2.1.2 Les valeurs propres principales généralisées pour des coefficients périodiques

J'ai expliqué ci-dessus que les méthodes de preuve que je favorise pour l'étude des systèmes de Fisher-KPP exploitent la monotonie de l'opérateur linéarisé $\boldsymbol{Q} = \partial_t - \operatorname{diag}(\nabla \cdot (A_i \nabla) - q_i \cdot \nabla) - \mathbf{L}$. Comme vu au Chapitre 1, cette monotonie permet en particulier de construire des sur-solutions et sous-solutions à partir de fonctions propres principales. Ainsi, une étude détaillée de la **théorie spectrale principale généralisée** de l'opérateur ci-dessus semblait justifiée préalablement aux travaux ayant conduit à Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse.

Cette étude a donné lieu à la volumineuse collaboration Girardin et Mazari sous presse. Celle-ci s'est spécialement concentrée sur les valeurs propres principales associées à des fonctions propres de la forme produit d'une exponentielle spatiale par une perturbation spatiotemporellement périodique positive, c'est-à-dire aux valeurs propres $\lambda \in \mathbb{C}$ telles qu'il existe un taux $\mu > 0$, une direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ et une fonction spatiotemporellement périodique positive non nulle $\mathbf{u}$ tels que

$$\boldsymbol{Q}(\mathrm{e}_{\mu e}\mathbf{u}) = \lambda \mathrm{e}_{\mu e}\mathbf{u} \quad \text{où } \mathrm{e}_{\mu e} : x \mapsto \mathrm{e}^{\mu e \cdot x}. \tag{2.7}$$

En appliquant le théorème de Krein-Rutman à l'opérateur

$$\mathrm{e}_{-\mu e}\boldsymbol{Q}\mathrm{e}_{\mu e} = \boldsymbol{Q} - \operatorname{diag}\left(2\mu A_i e \cdot \nabla + \mu^2 e \cdot A_i e + \nabla \cdot (\mu A_i e) - \mu q_i \cdot e\right), \tag{2.8}$$

il apparait aisément que λ est réelle et unique, notée ci-dessous $\lambda_{1,\mu e}$, et que $\mathbf{u}$ est unique à multiplication par une constante strictement positive près.

Les résultats de cette collaboration, qui par bien des aspects est une extension de la théorie spectrale principale généralisée scalaire de Nadin 2009a au cas $N > 1$, sont trop nombreux pour être exhaustivement présentés ici. Les principaux sont les suivants : une inégalité de Harnack, une étude des variations de $(\mu, e) \mapsto \lambda_{1,\mu e}$, des caractérisations alternatives de $\max_{(\mu,e)} \lambda_{1,\mu e}$ et de $\lambda_{1,0}$, des calculs de limites quand certains paramètres de l'opérateur (fréquences spatiale ou temporelle, taux de diffusion, termes de couplage coopératif) tendent vers 0 ou vers $+\infty$, des formules réduites sous certaines hypothèses d'homogénéité spatiale ou temporelle, des comparaisons entre l'opérateur périodique et l'opérateur moyenné en temps ou en espace, et enfin des résultats d'optimisation spectrale par rapport à la distribution de la masse dans la matrice de couplage $\mathbf{L}$ ou par rapport à la distribution spatiale de chaque composante du couplage.

Ci-dessous j'énonce trois théorèmes utiles dans la suite du mémoire ou qui ont nécessité des efforts spécialement conséquents : d'abord l'**inégalité de Harnack**, qui améliore celle préalablement démontrée par Földes et Poláčik 2009 en ne requérant que l'irréductibilité en moyenne de $\mathbf{L}$ à l'aide d'arguments utilisés pour une inégalité de Harnack elliptique voisine due à Arapostathis, Ghosh et Marcus 1999, et qui a été réutilisée à de multiples reprises dans Girardin 2025 et Girardin et Nadin sous presse ; ensuite un théorème de **caractérisation et localisation du spectre principal généralisé**, qui regroupe un certain nombre de résultats de Girardin et Mazari sous presse sur l'application $(\mu, e) \mapsto \lambda_{1,\mu e}$ et qui étend à $N > 1$ des résultats de Nadin 2009a ; et enfin le théorème sur l'**optimisation spectrale non convexe de la distribution de masse**, qui étend un résultat d'analyse matricielle surprenant dû à Neumann et Sze 2007.

Théorème 2.1.1 (Girardin et Mazari sous presse)**.** *Soit*

$$\sigma = \min\left\{ \max_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} l_{i,j}(t,x) \;\middle|\; (i,j) \in [N]^2 \right\} \setminus \{0\} > 0. \tag{2.9}$$

Soit $K \geq 1$ le plus petit réel tel que :

$$K^{-1} \leq \min_{i\in[N]} \min_{y\in\mathbb{S}^{n-1}} \min_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} (y \cdot A_i(t,x)y), \tag{2.10}$$

$$\max_{i\in[N]} \max_{y\in\mathbb{S}^{n-1}} \max_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} (y \cdot A_i(t,x)y) \leq K, \tag{2.11}$$

$$\max_{i\in[N]} \max_{\alpha\in[n]} \max_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} |q_{i,\alpha}(t,x)| \leq K, \tag{2.12}$$

$$\max_{i,j\in[N]} \max_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} |l_{i,j}(t,x)| \leq K. \tag{2.13}$$

Soit $T > 0$ la période temporelle des coefficients de $\boldsymbol{Q}$ et, pour tout $\alpha \in [n]$, L_α leur période par rapport à la variable spatiale x_α.

Soit $\theta \geq \max(T, L_1, \dots, L_n)$ et $\mathbf{f} \in L^\infty(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^N) \cap C^{\delta/2,\delta}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^N)$ avec $\delta \in (0,1)$. Soit $F > 0$ tel que :

$$\max_{i\in[N]} \sup_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} |f_i(t,x)| \leq F. \tag{2.14}$$

Alors il existe une constante $\overline{\kappa}_{\theta,F} > 0$, déterminée seulement par n, N, σ, K et les paramètres θ et F, telle que, si $\mathbf{u} \in C\left([-2\theta, 6\theta] \times \left[-\frac{3\theta}{2}, \frac{3\theta}{2}\right]^n, (\mathbb{R}^+)^N\right)$ est une solution de $\boldsymbol{Q}\mathbf{u} = \operatorname{diag}(\mathbf{f})\mathbf{u}$, alors

$$\min_{i\in[N]} \min_{(t,x)\in[5\theta,6\theta]\times\left[-\frac{\theta}{2},\frac{\theta}{2}\right]^n} u_i(t,x) \geq \overline{\kappa}_{\theta,F} \max_{i\in[N]} \max_{(t,x)\in[0,2\theta]\times\left[-\frac{\theta}{2},\frac{\theta}{2}\right]^n} u_i(t,x). \tag{2.15}$$

L'opérateur $\mathrm{e}_{-\mu e}\boldsymbol{Q}\mathrm{e}_{\mu e}$ étant de la même forme que $\boldsymbol{Q}$, il satisfait mutatis mutandi la même inégalité de Harnack. Grâce à cette inégalité, nous avons pu démontrer le théorème suivant.

Théorème 2.1.2 (Girardin et Mazari sous presse)**.** *Soit $z \in \mathbb{R}^n$. Alors on a les caractérisations suivantes :*

$$\lambda_{1,z} = \max_{\mathbf{u}\in C^{1,2}_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n,(\mathbb{R}^{+\star})^N)} \min_{i\in[N]} \min_{\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} \left(\frac{(\boldsymbol{Q}_z\mathbf{u})_i}{u_i}\right) = \min_{\mathbf{u}\in C^{1,2}_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n,(\mathbb{R}^{+\star})^N)} \max_{i\in[N]} \max_{\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} \left(\frac{(\boldsymbol{Q}_z\mathbf{u})_i}{u_i}\right). \tag{2.16}$$

En outre, en notant $\lambda_{1,\mathrm{per}}$ la valeur propre principale de $\boldsymbol{Q}$ pour le problème périodique-périodique, $\lambda_{1,\mathrm{Dir}}(B(0,R))$ la valeur propre principale de $\boldsymbol{Q}$ pour le problème périodique-Dirichlet dans la boule de centre 0 et de rayon R et $C^{1,2}_{t-\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n)$ les fonctions de classe $C^{1,2}$ périodiques par rapport à la variable t de même période que les coefficients de $\boldsymbol{Q}$, on a :

$$\lambda_{1,0} = \lambda_{1,\mathrm{per}} = \inf\left\{\lambda \in \mathbb{R} \;\middle|\; \exists \mathbf{u} \in W^{1,\infty} \cap C^{1,2}_{t-\mathrm{per}}\left(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, (\mathbb{R}^{+\star})^N\right) \;\; \boldsymbol{Q}\mathbf{u} \leq \lambda\mathbf{u}\right\}, \tag{2.17}$$

$$\max_{z\in\mathbb{R}^n} \lambda_{1,z} = \sup\left\{\lambda \in \mathbb{R} \;\middle|\; \exists \mathbf{u} \in C^{1,2}_{t-\mathrm{per}}\left(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, (\mathbb{R}^{+\star})^N\right) \;\; \boldsymbol{Q}\mathbf{u} \geq \lambda\mathbf{u}\right\} = \lim_{R\to+\infty} \lambda_{1,\mathrm{Dir}}(B(0,R)). \tag{2.18}$$

De plus, il existe des constantes $A \geq 1$ et $B \geq 0$, dépendantes seulement de bornes sur les matrices de diffusivité $(A_i)_{i\in[N]}$ et les vecteurs vitesses $(q_i)_{i\in[N]}$, telles que, pour tout $z \in \mathbb{R}^n$,

$$-\lambda_{\mathrm{PF}}\left(\left(\max_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} l_{i,j}(t,x)\right)_{(i,j)\in[N]^2}\right) - A|z|^2 - B|z| \leq \lambda_{1,z} \leq -\lambda_{\mathrm{PF}}\left(\left(\min_{(t,x)\in\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n} l_{i,j}(t,x)\right)_{(i,j)\in[N]^2}\right) - \frac{1}{A}|z|^2 + B|z|. \tag{2.19}$$

Dans la suite de cette section et conformément à Girardin et Mazari sous presse, je note

$$\lambda_1 = \max_{z\in\mathbb{R}^n} \lambda_{1,z} \quad \text{et} \quad \lambda_1' = \lambda_{1,0}. \tag{2.20}$$

L'énoncé précédent montre en particulier que l'égalité $\lambda_1 = \lambda_1'$ est en général fausse mais qu'il y a au moins inégalité $\lambda_1 \geq \lambda_1'$. Il montre également que l'ensemble des valeurs propres principales généralisées, associées à des fonctions propres principales généralisées T-périodiques en temps et strictement positives partout, est la demi-droite $(-\infty, \lambda_1]$, ce qui rejoint le résultat issu de Berestycki et Rossi 2015 cité dans le Chapitre 1.

Pour ce qui est du théorème d'optimisation spectrale, on ne présuppose pas la continuité hölderienne des coefficients de $\boldsymbol{Q}$ mais seulement qu'ils sont dans L^∞, afin de travailler dans un cadre plus naturel pour l'optimisation. Je rappelle qu'une matrice bistochastique est une matrice $\mathbf{S}$ dont les entrées sont positives et telle que les lignes et les colonnes somment à 1, c'est-à-dire $\mathbf{S1} = \mathbf{S}^{\mathrm{T}}\mathbf{1} = \mathbf{1}$.

Théorème 2.1.3 (Girardin et Mazari sous presse)**.** *Notons $L^\infty_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n)$ les fonctions de L^∞ spatio-temporellement périodiques de mêmes périodes que les coefficients de $\boldsymbol{Q}$.*

Soit $\boldsymbol{\mathcal{S}}$ la restriction de $L^\infty_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^{N\times N})$ aux fonctions dont les valeurs sont des matrices bistochastiques presque partout et $\boldsymbol{\mathcal{S}}_{\{0,1\}}$ la restriction de $\boldsymbol{\mathcal{S}}$ aux fonctions dont les valeurs sont des matrices de permutation presque partout.

Supposons que $\mathbf{L}$ a la forme :

$$\mathbf{L} = \operatorname{diag}(\mathbf{r}) + (\mathbf{S} - \mathbf{I})\operatorname{diag}(\boldsymbol{\mu}) \tag{2.21}$$

avec $\mathbf{S} \in \boldsymbol{\mathcal{S}}$, $\mathbf{r} \in L^\infty_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^N)$ et $\boldsymbol{\mu} \in L^\infty_{\mathrm{per}}(\mathbb{R}\times\mathbb{R}^n, (\mathbb{R}^+)^N)$. Pour tout $z \in \mathbb{R}^n$, $\lambda_{1,z}(\mathbf{S})$ désigne ci-dessous la valeur propre principale donnée par le théorème de Krein-Rutman appliqué à $\mathrm{e}_{-z}\boldsymbol{Q}\mathrm{e}_z$.

Alors, pour tout $z \in \mathbb{R}^n$,

$$\min_{\mathbf{S}\in\boldsymbol{\mathcal{S}}_{\{0,1\}}} \lambda_{1,z}(\mathbf{S}) = \min_{\mathbf{S}\in\boldsymbol{\mathcal{S}}} \lambda_{1,z}(\mathbf{S}) \leq \max_{\mathbf{S}\in\boldsymbol{\mathcal{S}}} \lambda_{1,z}(\mathbf{S}) = \max_{\mathbf{S}\in\boldsymbol{\mathcal{S}}_{\{0,1\}}} \lambda_{1,z}(\mathbf{S}). \tag{2.22}$$

Bien que le problème d'optimisation ne soit pas convexe, ce théorème garantit tout de même une forme de principe « bang-bang » : il existe des maximiseurs et des minimiseurs qui saturent les contraintes. Le théorème permet ainsi de restreindre (considérablement) l'ensemble dans lequel chercher des optimiseurs, ce qui est attrayant pour les applications. Évidemment, si toutes les données sont temporellement homogènes, alors on peut rechercher un optimiseur temporellement homogène, et de même pour l'homogénéité spatiale. Le théorème ne dit cependant rien de plus ; il est en particulier facile de construire des exemples pour lesquels des optimiseurs non saturés existent.

Une décomposition $\mathbf{L} = \operatorname{diag}(\mathbf{r}) + (\mathbf{S}-\mathbf{I})\operatorname{diag}(\boldsymbol{\mu})$ d'une matrice $\mathbf{L}$ à entrées positives avec $\mathbf{S}$ bistochastique et $\boldsymbol{\mu}$ positif existe dans bien des cas. La matrice $\mathbf{L}$ apparait en tout cas sous cette forme dans plusieurs articles sur des modèles de réaction-diffusion pour des populations structurées phénotypiquement soumises à des processus de mutation-sélection, par exemple Griette et Raoul 2016 ; Cantrell, Cosner et Yu 2018 ; Morris, Börger et Crooks 2019 ; Keenan et Cornell 2021. Le vecteur $\mathbf{r}$ est alors appelé un vecteur de taux de croissance intrinsèques et la matrice $(\mathbf{S}-\mathbf{I})\operatorname{diag}(\boldsymbol{\mu})$ une matrice de taux de mutation. Dans ce contexte, le théorème d'optimisation spectrale ci-dessus fournit des indications sur les **stratégies de mutation optimales**.

L'ingrédient indispensable de la démonstration du Théorème 2.1.3 est une **correction de premier rang** due à Neumann et Sze 2007. Plus précisément, supposons par exemple qu'on dispose d'un minimiseur $\mathbf{S}^\wedge$ qui est, au voisinage d'un point (t,x), de la forme :

$$\mathbf{S}^\wedge(t',x') = \begin{pmatrix} s_{1,1}(t',x') & s_{1,2}(t',x') & \mathbf{0} \\ s_{2,1}(t',x') & s_{2,2}(t',x') & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{S}^\wedge_{N-2}(t',x') \end{pmatrix} \tag{2.23}$$

avec $\mathbf{S}^\wedge_{N-2}(t',x')$ une matrice de permutation de taille $N-2$ mais où la matrice bistochastique de taille 2 qui constitue le premier bloc n'est pas de permutation. Alors $0 < s_{1,1}(t,x) < 1$. La correction de rang 1 de Neumann et Sze 2007 est :

$$\mathbf{T}^\wedge(t,x) = \frac{1}{1-s_{1,1}(t,x)} \begin{pmatrix} (1-s_{1,1}(t,x))^2 & -(1-s_{1,1}(t,x))s_{1,2}(t,x) & \mathbf{0} \\ -(1-s_{1,1}(t,x))s_{2,1}(t,x) & s_{1,2}(t,x)s_{2,1}(t,x) & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \end{pmatrix}. \tag{2.24}$$

Pour tout $\alpha \in [0,1]$, le minimiseur corrigé est alors :

$$\mathbf{S}^\wedge(t,x) + \alpha\mathbf{T}^\wedge(t,x) = \begin{pmatrix} \alpha + (1-\alpha)s_{1,1}(t,x) & (1-\alpha)s_{1,2}(t,x) & \mathbf{0} \\ (1-\alpha)s_{2,1}(t,x) & s_{2,2}(t,x) + \alpha\frac{s_{1,2}(t,x)s_{2,1}(t,x)}{1-s_{1,1}(t,x)} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{S}^\wedge_{N-2}(t,x) \end{pmatrix}. \tag{2.25}$$

Cette matrice est encore bistochastique et, quand $\alpha = 1$, est une permutation. La matrice $\mathbf{S}^\wedge$ étant un minimiseur, la valeur propre principale ne peut qu'augmenter quand α augmente. Mais, après avoir réalisé cette même correction dans un voisinage mesurable ω de (t,x), le taux d'accroissement peut être calculé :

$$0 \le \lim_{\alpha\to 0} \frac{\lambda_{1,z}(\mathbf{S}^\wedge + \alpha\mathbf{T}^\wedge) - \lambda_{1,z}(\mathbf{S}^\wedge)}{\alpha} = -\iint_\omega \frac{\mathbf{v}^{\mathrm{T}}\mathbf{T}^\wedge\mathbf{u}}{1-s_{1,1}} \tag{2.26}$$

où $\mathbf{v}$ et $\mathbf{u}$ sont des fonctions propres principales bien choisies. Pour poursuivre, on utilise le fait que $\mathbf{T}^\wedge$ est de rang 1. On peut en effet supposer, à permutation près, que $u_1 \ge u_2$ et $v_1 \ge v_2$ dans ω, de sorte que

$$\mathbf{v}^{\mathrm{T}}\mathbf{T}^\wedge\mathbf{u} = (v_1 - s_{1,1}v_1 - s_{2,1}v_2)(u_1 - s_{1,1}u_1 - s_{1,2}u_2) \ge 0 \quad \text{dans } \omega. \tag{2.27}$$

Donc le taux d'accroissement est en fait nul. Il s'ensuit que $\mathbf{v}^{\mathrm{T}}\mathbf{T}^\wedge\mathbf{u} = 0$ presque partout dans ω. Donc $\omega = \omega_1 \cup \omega_2$ avec $v_1 - s_{1,1}v_1 - s_{2,1}v_2 = 0$ presque partout dans ω_1 et $u_1 - s_{1,1}u_1 - s_{1,2}u_2 = 0$ presque partout dans ω_2. Le plus grand des deux sous-ensembles mesurables ω_1 et ω_2 satisfait $|\omega_i| \ge \frac{1}{2}|\omega|$, et sur ce sous-ensemble, l'une des deux fonctions propres $\mathbf{u}$ et $\mathbf{v}$ reste fonction propre indépendamment de α et donc la valeur propre principale $\lambda_{1,z}(\mathbf{S}^\wedge + \alpha\mathbf{T}^\wedge)$ est également indépendante de α. La valeur propre principale est donc minimale indépendamment de α et ce jusqu'en $\alpha = 1$, valeur pour laquelle le minimiseur est devenu une permutation sur un sous-ensemble du voisinage ω de (t,x).

La démonstration du théorème consiste essentiellement en des permutations pour se ramener à la situation décrite ci-dessus puis en une itération de l'argument un nombre suffisant de fois, potentiellement infini, pour obtenir un minimiseur globalement corrigé.

2.1.3 Propriétés de persistance et de vitesse asymptotique de propagation pour des coefficients périodiques

Cette théorie spectrale principale généralisée étant établie, j'ai ensuite pu démontrer dans Girardin 2025 des propriétés d'extinction, de persistance et de vitesse asymptotique de propagation pour les solutions de (2.2), qui rappellent fortement celles préalablement connues pour l'équation de Fisher-KPP à coefficients périodiques établies dans Berestycki, Hamel et Nadin 2008 ; Nadin 2010.

Je les synthétise sous la forme du théorème ci-dessous en rappelant préalablement que, dans tous les cas, la condition initiale $\mathbf{u}_{\mathrm{ini}}$ est supposée globalement bornée.

Théorème 2.1.4 (Girardin 2025). *Supposons $\lambda_1' \ge 0$. Alors toutes les solutions $\mathbf{u}$ du problème de*

Cauchy (2.2) *satisfont :*

$$\lim_{t\to+\infty} \max_{i\in[N]} \sup_{x\in\mathbb{R}^n} u_i(t,x) = 0. \tag{2.28}$$

Supposons désormais au contraire $\lambda_1' < 0$. *Alors, pour tout* $z \in \mathbb{R}^n$ *tel que* $\lambda_{1,z} \geq 0$ *et pour toutes les solutions* $\mathbf{u}$ *de* (2.2) *dont les conditions initiales satisfont*

$$\sup_{x\in\mathbb{R}^n} \max_{i\in[N]} u_{\mathrm{ini},i}(x)\mathrm{e}^{-z\cdot x} < +\infty, \tag{2.29}$$

on a :

$$\lim_{t\to+\infty} \max_{i\in[N]} \sup_{|x|\leq R} u_i(t,x) = 0 \quad \textit{pour tout } R > 0. \tag{2.30}$$

Cependant, il existe une solution spatiotemporellement périodique uniformément strictement positive du système. De plus, s'il existe $z \in \mathbb{R}^n$ *tel que* $\lambda_{1,z} < 0$ *et* $\zeta \in (0,2) \mapsto \lambda_{1,\zeta z}$ *est strictement croissante dans un voisinage de* 1, *alors pour toutes les solutions* $\mathbf{u}$ *de* (2.2) *dont les conditions initiales satisfont*

$$\liminf_{B\to-\infty} \inf_{z\cdot x\leq B} \min_{i\in[N]} u_{\mathrm{ini},i}(x)\mathrm{e}^{-z\cdot x} > 0, \tag{2.31}$$

on a :

$$\liminf_{t\to+\infty} \min_{i\in[N]} \inf_{|x|\leq R} u_i(t,x) > 0 \quad \textit{pour tout } R > 0. \tag{2.32}$$

Supposons enfin $\lambda_1 < 0$. *Alors* (2.32) *est vraie pour toutes les solutions de* (2.2), *sans condition supplémentaire sur* $\mathbf{u}_{\mathrm{ini}}$. *De plus, pour tout* $e \in \mathbb{S}^{n-1}$, *soit :*

$$c_e^\star = \min_{\mu>0}\left(\frac{-\lambda_{1,-\mu e}}{\mu}\right), \quad c_e^{\mathrm{FG}} = \min_{\substack{e'\in\mathbb{S}^{n-1}\\ e\cdot e'>0}} \frac{c_{e'}^\star}{e\cdot e'}. \tag{2.33}$$

Alors

$$\min_{e\in\mathbb{S}^{n-1}} c_e^{\mathrm{FG}} > 0 \tag{2.34}$$

et, pour toutes les solutions $\mathbf{u}$ *à condition initiale à support compact et toutes les directions* $e \in \mathbb{S}^{n-1}$, *on a :*

$$\liminf_{t\to+\infty} \min_{i\in[N]} \inf_{|x|\leq R} u_i(t,x+cte) > 0 \quad \textit{pour tout } R > 0 \textit{ et } c \in \left[0, c_e^{\mathrm{FG}}\right), \tag{2.35}$$

$$\lim_{t\to+\infty} \max_{i\in[N]} \sup_{|x|\leq R} u_i(t,x+cte) = 0 \quad \textit{pour tout } R > 0 \textit{ et } c > c_e^{\mathrm{FG}}. \tag{2.36}$$

La propriété (2.28) est une propriété d'extinction asymptotique en temps et globale en espace. La propriété (2.30), moins forte, est une propriété d'extinction asymptotique en temps localement en espace, permettant une extinction par échappement de densité de population à l'infini dans la direction $z/|z|$. La propriété (2.32) est une propriété de persistance asymptotique en temps localement en espace, que j'appelle, quand $\lambda_1 < 0$ la rend vraie inconditionnellement, **détente ultrasensible** (hair-trigger effect en anglais, autrement dit toute condition initiale non nulle, si petite soit-elle, déclenche une invasion). Enfin, les propriétés (2.35) et (2.36) décrivent la vitesse asymptotique de propagation, avec une **formule de type Freidlin-Gärtner** pour la vitesse c_e^{FG}. Ces formules, d'abord étudiées dans Gärtner et Freidlin 1979 ; Freidlin 1985 pour l'équation de Fisher-KPP scalaire à coefficients spatialement périodiques, relient géométriquement en milieu anisotrope la vitesse asymptotique de propagation planaire $c_e^\star$ et la vitesse asymptotique de propagation radiale c_e^{FG}. Je souligne qu'ici, comme dans le cas des systèmes à coefficients constants, la vitesse asymptotique de propagation planaire $c_e^\star$ est linéairement déterminée, et qu'il est donc possible de parler de **fronts d'invasion tirés**.

Toutes ces propriétés sont de nouveau des propriétés de coexistence inconditionnelle de toutes les classes u_i : toutes les classes s'éteignent, persistent ou se propagent ensemble.

La preuve s'appuie sur des résultats analogues pour des systèmes satisfaisant le principe de comparaison établis par Du, W.-T. Li et Shen 2022. Elle a nécessité l'adaptation d'une méthode issue de la littérature sur les équations non locales et due à Bouin, Henderson et Ryzhik 2017. Cette méthode exploite des estimations gaussiennes satisfaites par la solution fondamentale du système linéarisé ainsi que l'inégalité de Harnack afin de **contourner l'absence de principe de comparaison en comparant deux à deux les classes à des puissances près**. Dans Girardin 2025, je démontre le lemme suivant :

Lemme 2.1.5 (Girardin 2025)**.** *Soit $M > 0$ tel que*

$$\max_{i\in[N]} \sup_{x\in\mathbb{R}^n} u_{\mathrm{ini},i}(x) \leq M. \tag{2.37}$$

Alors il existe $p \in (0,1)$ et $\kappa_M > 0$ tels que la solution $\mathbf{u}$ de (2.2) satisfait :

$$\forall (i,j) \in [N]^2 \quad \forall (t,x) \in [1,+\infty)\times\mathbb{R}^n \quad u_j(t,x) \leq \kappa_M u_i(t,x)^p. \tag{2.38}$$

Ce lemme me permet de ramener le terme de compétition non local en classe $(\mathbf{Bu})\circ\mathbf{u}$ à des termes locaux de la forme $C\mathbf{u}^{\circ(1+p)} = C\left(u_i^{1+p}\right)_{i\in[N]}$ avec $C \in \mathbb{R}^{+\star}$, et donc de ramener le terme de réaction non monotone $\mathbf{Lu} - (\mathbf{Bu})\circ\mathbf{u}$ à des termes de réaction monotones sous-homogènes $\left(\mathbf{L} - C\,\mathrm{diag}\left((\mathbf{u})^{\circ(1+p)}\right)\right)\mathbf{u}$ pour lesquels les résultats de Du, W.-T. Li et Shen 2022 s'appliquent.

L'autre ingrédient majeur de la preuve est, comme indiqué plus haut, la théorie spectrale principale généralisée. La fonction propre principale spatiotemporellement périodique $\mathbf{u}_z$ de l'opérateur $\mathrm{e}_{-z}\boldsymbol{Q}\mathrm{e}_z$ fournit une solution particulière du linéarisé $\boldsymbol{Q}\mathbf{v} = \mathbf{0}$, de la forme $\mathbf{v}_z : (t,x) \mapsto \mathrm{e}^{-\lambda_{1,z}t}\mathrm{e}^{z\cdot x}\mathbf{u}_z(t,x)$, qui satisfait en $t = 0$ comme en tout autre temps une certaine décroissance exponentielle qui apparait dans les hypothèses du Théorème 2.1.4. En réécrivant l'argument de l'exponentielle

$$z\cdot x - \lambda_{1,z}t = -|z|\left(\frac{-z}{|z|}\cdot x - \frac{-\lambda_{1,z}}{|z|}t\right), \tag{2.39}$$

un profil en translation dans la direction $-z/|z|$ à vitesse constante $-\lambda_{1,z}/|z|$ apparait. Si $\lambda_{1,z} > 0$, $\mathbf{v}_z$ régresse et donc s'éteint localement uniformément. Si $\lambda_{1,z} < 0$, $\mathbf{v}_z$ progresse et donc persiste localement uniformément. Dans le cas critique $\lambda_{1,z} = 0$, $\mathbf{v}_z$ est stationnaire. Ce raisonnement sur le linéarisé mobilise naturellement la quantité $c_e^\star$, appelée ci-dessus vitesse asymptotique de propagation planaire et utilisée pour caractériser la vitesse asymptotique de propagation radiale c_e^{FG}. La formule de Freidlin-Gärtner peut d'ailleurs s'expliquer ainsi : une solution de (2.2) à condition initiale à support compact reste coincée entre $\mathbf{0}$ et, dans chaque direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$, une translation spatiale d'un profil $\mathbf{v}_{-\mu_e^\star e}$ avec $\mu_e^\star > 0$ choisi pour que $-\lambda_{1,-\mu_e^\star e}/|\mu_e^\star| = c_e^\star$. Or, pour toute direction $e' \in \mathbb{S}^{n-1}$ tel que $e'\cdot e > 0$ et toute vitesse $c > c_{e'}^\star/(e\cdot e')$,

$$\mathbf{v}_{-\mu_{e'}^\star e'}(t, x + cte) = \mathrm{e}^{-\mu_{e'}^\star\left(e'\cdot x + c(e'\cdot e)t - c_{e'}^\star t\right)}\mathbf{u}_{-\mu_{e'}^\star e'}(t, x + cte) \to \mathbf{0} \tag{2.40}$$

asymptotiquement en temps, localement uniformément en espace. Cette limite implique par conséquent (2.36).

Quand les coefficients sont constants et $\nabla\cdot(A_i\nabla) - q_i\cdot\nabla = d_i\Delta$, l'égalité $\lambda_1 = \lambda_1'$ est satisfaite (et ces deux valeurs propres valent $-\lambda_{\mathrm{PF}}(\mathbf{L})$). Ainsi le cas $\lambda_1' < 0 \leq \lambda_1$, pour lequel certaines solutions persistent et d'autres s'éteignent, est une nouveauté permise par les hétérogénéités spatiotemporelles et les anisotropies. Cette nouveauté était cependant déjà connue de longue date pour l'équation scalaire,

c'est-à-dire pour le cas $N = 1$, comme rapporté dans Nadin 2010, et de ce point de vue je n'ai fait que l'étendre à $N > 1$.

Pour la clarté de l'exposé, le corollaire suivant spécifie le théorème précédent pour des **conditions initiales à support compact**. On y retrouve en particulier une dichotomie entre persistance et extinction et, dans le cas de persistance, la détente ultrasensible.

Corollaire 2.1.6 (Girardin et Nadin sous presse)**.** *Soit* $\mathbf{u}_{\text{ini}}$ *à support compact et* $\mathbf{u}$ *la solution de* (2.2) *associée.*

Si $\lambda_1' \geq 0$*, alors* $\mathbf{u}$ *s'éteint uniformément en espace comme indiqué par* (2.28)*.*

Si $\lambda_1' < 0 \leq \lambda_1$*, alors* $\mathbf{u}$ *s'éteint localement uniformément en espace comme indiqué par* (2.30)*.*

Si $\lambda_1 < 0$*, alors* $\mathbf{u}$ *persiste localement uniformément comme indiqué par* (2.32) *et se propage dans la direction* $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ *à vitesse* c_e^{FG} *comme indiqué par* (2.35) *et* (2.36)*.*

De même, le corollaire suivant spécifie le théorème pour des **conditions initiales proches de fronts** (front-like initial data dans la littérature), c'est-à-dire encadrées par deux perturbations multiplicatives de $x \mapsto \min(1, e^{z\cdot x})$.

Corollaire 2.1.7 (Girardin et Nadin sous presse)**.** *Soit* $z \in \mathbb{R}^n$*,* $\mathbf{u}_{\text{ini}}$ *telle que*

$$0 < \inf_{z\cdot x \leq 0} \min_{i\in[N]} u_{\text{ini},i}(x)e^{-z\cdot x} \leq \sup_{z\cdot x\leq 0} \max_{i\in[N)} u_{\text{ini},i}(x)e^{-z\cdot x} < +\infty, \tag{2.41}$$

$$0 < \inf_{z\cdot x \geq 0} \min_{i\in[N]} u_{\text{ini},i}(x) \leq \sup_{z\cdot x\geq 0} \max_{i\in[N)} u_{\text{ini},i}(x) < +\infty. \tag{2.42}$$

Soit $\mathbf{u}$ *la solution de* (2.2) *associée.*

Si $\lambda_1' \geq 0$*, alors* $\mathbf{u}$ *s'éteint uniformément en espace comme indiqué par* (2.28)*.*

Si $\lambda_1' < 0 \leq \lambda_{1,z}$*, alors* $\mathbf{u}$ *s'éteint localement uniformément en espace comme indiqué par* (2.30)*.*

Si $\lambda_{1,z} < 0$*, alors* $\mathbf{u}$ *persiste localement uniformément comme indiqué par* (2.32)*.*

Ainsi une telle solution voit sa persistance localement uniforme ou son extinction localement uniforme entièrement décidée par le signe de $\lambda_{1,z}$. Comme suggéré informellement ci-dessus, il est possible de renforcer ce résultat en démontrant que la solution $\mathbf{u}$ forme un front d'invasion planaire dans la direction $-z/|z|$ de vitesse $-\lambda_{1,z}/|z|$. Bien que ce résultat n'ait pas été démontré dans Girardin 2025, il conduit naturellement à la section suivante : de quels fronts planaires s'agit-il ?

2.1.4 Les ondes progressives pulsatoires planaires pour des coefficients périodiques

Comme expliqué précédemment, la solution entière qui émerge asymptotiquement dans le sillage d'un front d'invasion solution d'un système de Fisher-KPP est en général inconnue, même dans le cas particulier des systèmes à coefficients constants. La condition de sillage strictement positif dans (2.35) permet de définir la vitesse asymptotique de propagation tout en travaillant indifféremment avec tous les fronts possibles.

Il est tout de même naturel de vouloir étudier les profils asymptotiques possibles des solutions du problème de Cauchy donnant lieu à une propagation spatiale à partir d'une condition initiale à support compact. Pour cela, et en lien avec la formule de Freidlin-Gärtner présentée ci-dessus, la méthodologie classique héritée de la littérature sur les équations scalaires consiste à d'abord étudier les **solutions entières à propagation spatiale planaire**. Idéalement, il s'agirait de montrer que ces solutions entières

à propagation planaire existent à vitesse c si et seulement si

$$c \geq c_e^\star = \min_{\mu>0}\left(\frac{-\lambda_{1,-\mu e}}{\mu}\right), \tag{2.43}$$

et qu'elles peuvent alors avoir la forme d'**ondes progressives pulsatoires planaires à périodicité spatiotemporelle**, notion définie ci-dessous qui vise à étendre aux systèmes à coefficients périodiques la notion d'onde progressive planaire élaborée pour les systèmes à coefficients constants. Un tel résultat étendrait alors ce qui est connu pour l'équation de Fisher-KPP scalaire à coefficients spatiotemporellement périodiques depuis Nadin 2009b.

Pour définir les ondes progressives pulsatoires planaires, je définis d'abord un ensemble plus large de solutions entières. Cette notion est inspirée de Berestycki et Hamel 2012 et sera utile par la suite.

Définition 2.1.1. Une solution $\mathbf{u}$ de (2.6) est une onde de transition généralisée presque planaire dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ avec vitesse moyenne globale $c \in \mathbb{R}$ si elle est positive, bornée et si $\mathbf{u}^\triangleright : (t,x) \mapsto \mathbf{u}(t, x + cte)$ satisfait les deux limites suivantes :

$$\lim_{z\to+\infty} \sup_{(t,x)\in\mathbb{R}\times e^\perp} \max_{i\in[N]} u_i^\triangleright(t, x + ze) = 0, \tag{2.44}$$

$$\liminf_{z\to-\infty} \inf_{(t,x)\in\mathbb{R}\times e^\perp} \min_{i\in[N]} u_i^\triangleright(t, x + ze) > 0. \tag{2.45}$$

Définition 2.1.2. Une solution $\mathbf{u}$ de (2.6) est une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ à vitesse $c \in \mathbb{R}$ à périodicité spatiotemporelle si :

1. c'est une onde de transition généralisée presque planaire dans la direction e avec vitesse moyenne globale c ;
2. elle a la forme $\mathbf{u}(t,x) = \mathbf{p}(t, x, x \cdot e - ct)$;
3. par rapport à sa première et à sa deuxième variable, le profil d'onde $\mathbf{p}$ est périodique (avec les mêmes périodes que les coefficients de (2.6)).

L'inexistence d'ondes de transition généralisées presque planaires dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ avec vitesse moyenne globale $c < c_e^\star$ est une conséquence relativement directe du Lemme 2.1.5 et des résultats de Du, W.-T. Li et Shen 2022. Elle règle donc la question de l'inexistence des ondes progressives pulsatoires planaires pour les mêmes vitesses.

L'article Du, W.-T. Li et Shen 2022 démontre également l'existence d'ondes progressives pulsatoires planaires à périodicité spatiotemporelle pour les systèmes monotones obtenus en remplaçant $-(\mathbf{Bu}) \circ \mathbf{u}$ par $-C\mathbf{u}^{\circ(1+p)}$. Cependant, une solution entière perpétuellement coincée entre deux ondes progressives pulsatoires planaires à périodicité spatiotemporelle n'a pas a priori de raison d'être elle-même une onde progressive pulsatoire planaire à périodicité spatiotemporelle. Pour l'équation scalaire, des arguments forts basés sur le principe de comparaison peuvent permettre de conclure, comme dans Berestycki et Hamel 2012. Mais sans principe de comparaison, la solution n'est pas a priori autre chose qu'une onde de transition généralisée presque planaire. Mon article Girardin 2019c propose un exemple de système de Fisher-KPP à coefficients constants produisant dans l'espace euclidien unidimensionnel $n = 1$ une onde de transition généralisée qui n'est pas une onde progressive mais une solution dite terrasse de propagation. Par conséquent, il semble impossible de réutiliser ces arguments de comparaison avec des systèmes monotones pour établir l'existence d'une onde progressive pulsatoire planaire pour chaque vitesse $c \geq c_e^\star$.

Une autre méthode de construction de solution, utilisée avec succès pour l'équation scalaire dans Nadin 2009b, consiste à considérer le système que satisfait la fonction $\mathbf{p}$ non plus sur l'ensemble $\{(t, x, x \cdot e - ct) \mid (t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n\}$ mais sur l'espace étendu $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$. Mais ce système n'est pas uniformément parabolique. Dans Nadin 2009b, l'ajout d'un terme $\varepsilon \partial_{zz} \mathbf{p}$ permet de retrouver l'uniforme parabolicité puis de construire par sur-solution et sous-solution un profil régularisé et d'en considérer la trace sur $\{(t, x, x \cdot e - ct) \mid (t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n\}$. Dans une telle construction, le remplacement du principe de comparaison par un **théorème de point fixe de Leray-Schauder** est désormais bien éprouvé et a notamment fonctionné dans mon étude Girardin 2018b des systèmes à coefficients constants. Mais le passage à la limite $\varepsilon \to 0$ nécessite ensuite une régularité uniforme en ε suffisamment forte pour que la trace du profil $\mathbf{p}$ conserve les propriétés désirées. Dans Nadin 2009b, cette régularité uniforme est une conséquence de la monotonie de p. Cependant, comme illustré par les Figures 2.2 et 2.5, la monotonie est fausse en général pour les systèmes de Fisher-KPP non monotones, même pour des coefficients constants et des ondes progressives planaires classiques $\mathbf{u}(t, x) = \mathbf{p}(x \cdot e - ct)$. Le manque de contrôle du sillage constitue donc de nouveau un obstacle considérable pour la construction des ondes progressives pulsatoires planaires.

Dans la collaboration Girardin et Nadin sous presse, nous sommes finalement parvenus à démontrer un résultat d'existence plus faible. Nous démontrons l'existence de solutions entières que nous appelons **ondes progressives pulsatoires planaires à périodicité temporelle et spatialement transverse**.

Définition 2.1.3. Une solution $\mathbf{u}$ de (2.6) est une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ à vitesse $c \in \mathbb{R}$ à périodicité temporelle et spatialement transverse si :

1. c'est une onde de transition généralisée presque planaire dans la direction e avec vitesse moyenne globale c ;
2. il existe une famille $(T, L_1, \dots, L_{n-1}) \in (\mathbb{R}^{+\star})^n$ telle que $\mathbf{u}^{\triangleright} : (t, x) \mapsto \mathbf{u}(t, x + cte)$ est T-périodique par rapport à t et, pour chaque $\alpha \in [n-1]$, L_α-périodique par rapport à la coordonnée x'_α d'un système $(x'_\alpha)_{\alpha \in [n-1]}$ de coordonnées orthonormées de $e^{\perp}$.

Cet affaiblissement de la périodicité permet de travailler avec un système uniformément parabolique et donc de conclure la preuve d'existence des solutions entières. Néanmoins, la nécessité d'**intersecter la grille de périodicité des coefficients du système et celle de la solution** restreint le résultat d'existence à des grandeurs commensurables.

Théorème 2.1.8 (Girardin et Nadin sous presse)**.** *Supposons $\lambda'_1 < 0$ et, sans perte de généralité supplémentaire, supposons que les périodes spatiotemporelles des coefficients de (2.6) valent toutes 1.*

Alors, pour toutes $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ et $c \in (-\infty, c^\star_e)$, il n'existe pas d'onde de transition généralisée presque planaire dans la direction e avec vitesse moyenne globale c.

En outre, pour toutes $e \in \mathbb{S}^{n-1} \cap \mathbb{Q}^n$ et $c \in (c^\star_e, +\infty) \cap \mathbb{Q}$, il existe une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction e à vitesse c à périodicité temporelle et spatialement transverse.

Enfin, pour toute $e \in \mathbb{S}^{n-1} \cap \mathbb{Q}^n$ telle que $c^\star_e \in \mathbb{Q}$, il existe une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction e à vitesse $c^\star_e$ à périodicité temporelle et spatialement transverse.

La conjecture de type Fisher-KPP ci-dessous reste donc essentiellement ouverte.

Conjecture 2.1.9. *Supposons $\lambda'_1 < 0$.*

Alors, pour toutes $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ et $c \geq c^\star_e$, il existe une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ à vitesse $c \in \mathbb{R}$ à périodicité spatiotemporelle.

Le cas particulier des coefficients périodiques en temps, homogènes en espace

Usuellement et depuis Alikakos, Bates et Chen 1999 ; Fréjacques 2005, quand les coefficients sont indépendants de la variable spatiale et périodiques en temps, on recherche plutôt des solutions de la forme suivante.

Définition 2.1.4. Une solution $\mathbf{u}$ de (2.6) est une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ à vitesse $c \in \mathbb{R}$ à périodicité temporelle si :

1. c'est une onde de transition généralisée presque planaire dans la direction e avec vitesse moyenne globale c ;
2. elle a la forme $\mathbf{u}(t,x) = \mathbf{p}(t, x \cdot e - ct)$;
3. par rapport à sa première variable, le profil d'onde $\mathbf{p}$ est périodique (avec la même période que les coefficients de (2.6)).

Mutatis mutandi, la preuve du Théorème 2.1.8 permet d'obtenir le résultat suivant, cette fois-ci sans condition de rationalité.

Corollaire 2.1.10 (Girardin et Nadin sous presse)**.** *Supposons $\lambda_1' < 0$ et supposons de plus que les coefficients de (2.6) sont homogènes par rapport à la variable spatiale.*

Alors, pour toutes $e \in \mathbb{S}^{n-1}$ et $c \in \mathbb{R}$, il existe une onde progressive pulsatoire planaire dans la direction e à vitesse c à périodicité temporelle si et seulement si $c \geq c_e^\star$.

Ce résultat répond donc complètement à la Conjecture 2.1.9, dans le cas particulier des coefficients spatialement homogènes.

2.1.5 Conséquences

Biologiquement, cette collection de résultats confirme que les modèles de population structurée s'écrivant sous la forme (2.2) peuvent être pensés comme des généralisations de l'équation classique de Fisher-KPP, même en présence d'hétérogénéités environnementales périodiques. Autrement dit, **la prise en compte de la dynamique de la composition interne d'une population impacte peu la dynamique totale quand celle-ci est logistique**. En particulier, un signe de valeur propre fournit toujours un critère d'extinction, la détente est toujours ultrasensible et les fronts d'invasion sont toujours tirés : trois conclusions importantes pour la conservation de la biodiversité et la gestion des espèces invasives. Cependant il ne faut pas en déduire que la dynamique interne est simple (cf. Figures 2.3 et 2.4).

Les difficultés profondes présentées ci-dessus pour contrôler le comportement du profil $\mathbf{p}$ de l'onde progressive pulsatoire planaire à périodicité spatiotemporelle $\mathbf{u}(t,x) = \mathbf{p}(t,x,x \cdot e - ct)$ dans le sillage du front sont des difficultés qui ne se limitent pas aux systèmes de Fisher-KPP mais qui concernent tout système non monotone à coefficients spatiotemporellement périodiques posé dans un espace euclidien de dimension arbitraire. À notre connaissance, Girardin et Nadin sous presse fournit le tout premier résultat d'existence d'ondes progressives pulsatoires planaires pour un tel système de réaction-diffusion. Cela ouvre donc des **perspectives nouvelles pour d'autres systèmes non monotones issus de la modélisation biomathématique, par exemple proie-prédateur ou SIR**.

2.2 L'équilibre des systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale de premier rang

2.2.1 Motivation : les solutions spatialement uniformes des systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale en classe et de premier rang

Une direction de recherche originale est apparue au fil de la section précédente : **mieux comprendre les sillages de fronts d'invasion pour des systèmes de Fisher-KPP non monotones**. Pour poursuivre dans cette direction, je me suis penché à partir de 2023 avec J. Coville sur le cas des matrices de compétition $\mathbf{B}$ de rang 1, c'est-à-dire de la forme $\mathbf{B} = \mathbf{h} \otimes \mathbf{k} = (h_i k_j)_{1 \leq i,j \leq N}$. Cette forme particulière est récurrente dans la littérature biomathématique. Du point de vue de la modélisation, elle signifie que l'on peut séparer dans les taux de compétition la sensibilité à la compétition de la classe i, h_i, indépendante de j, et la pression de compétition exercée par la classe j, k_j, indépendante de i. En cohérence avec cette interprétation, dans l'article de biologie éco-évolutive théorique Ress, Traulsen et Pichugin 2022, le noyau de compétition $\mathbf{B} = \mathbf{1} \otimes \mathbf{k}$ est appelé noyau tueur (killer kernel) tandis que le noyau de compétition $\mathbf{B} = \mathbf{h} \otimes \mathbf{1}$ est appelé noyau victime (victim kernel). Elliott et Cornell 2012 considèrent le cas particulier $\mathbf{B} = \frac{1}{K}\mathbf{1} \otimes \mathbf{1}$ et Griette, Raoul et Gandon 2015 considèrent $\mathbf{B} = \left(\frac{1}{K_w}, \frac{1}{K_m}\right)^{\mathrm{T}} \otimes \mathbf{1}$.

En repartant de (2.2) et en commençant par considérer seulement les solutions spatialement homogènes pour isoler les difficultés, il s'agit donc d'étudier les solutions entières bornées et uniformément strictement positives du système d'équations différentielles ordinaires suivant :

$$\dot{\mathbf{u}} = \mathbf{L}\mathbf{u} - (\mathbf{k}^{\mathrm{T}}\mathbf{u})\,\mathrm{diag}(\mathbf{h})\mathbf{u} \quad \text{dans } \mathbb{R}. \tag{2.46}$$

2.2.2 D'autres modèles de population structurée algébriquement équivalents

Notre observation de départ était que des questions très similaires sur les solutions entières bornées uniformément strictement positives se posent pour des modèles de population structurée avec structuration continue bornée, par exemple une équation de mutation-sélection avec mutations locales et compétition non locale dans un domaine phénotypique Ω borné avec conditions de bord de Neumann :

$$\begin{cases} \partial_t u(t,x) = \Delta u(t,x) + r(x)u(t,x) - h(x)u(t,x)\displaystyle\int_\Omega k(x')u(t,x')\mathrm{d}x' & \text{pour } (t,x) \in \mathbb{R} \times \Omega, \\ \partial_\nu u(t,x) = 0 & \text{pour } (t,x) \in \mathbb{R} \times \partial\Omega, \end{cases} \tag{2.47}$$

une équation de mutation-sélection avec mutations et compétition non locales :

$$\partial_t u(t,x) = \int_\Omega J(x-y)u(t,y)\mathrm{d}y - u(t,x) + r(x)u(t,x) - h(x)u(t,x)\int_\Omega k(x')u(t,x')\mathrm{d}x' \quad \text{pour } (t,x) \in \mathbb{R} \times \Omega, \tag{2.48}$$

ou encore une équation de renouvèlement dite de Gurtin-MacCamy pour une population structurée en âge :

$$\begin{cases} \partial_t u(t,a) = -\partial_a u(t,a) - h(a)u(t,a)\displaystyle\int_0^{a^\dagger} k(a')u(t,a')\mathrm{d}a' & \text{pour } (t,a) \in \mathbb{R} \times (0,a^\dagger), \\ u(t,0) = \displaystyle\int_0^{a^\dagger} \beta(a')u(t,a')\mathrm{d}a' & \text{pour } t \in \mathbb{R}. \end{cases} \tag{2.49}$$

Des systèmes de Fisher-KPP non locaux à la fois en classe et en une variable spatiale parcourant un domaine borné, c'est-à-dire des systèmes de la forme (2.2) mais où l'espace euclidien $\mathbb{R}^n$ est remplacé

par un domaine borné $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ et le terme de compétition $\mathbf{Bu}$ remplacé par un terme $\mathbf{h}\int_\Omega(\mathbf{k}^{\mathrm{T}}\mathbf{u})$, posent également les mêmes questions. Bien que de tels modèles à compétition doublement non locale soient à bien des égards naturels, ils n'ont à ma connaissance pas été étudiés jusque là.

2.2.3 État de l'art

Pour tous ces problèmes, **l'existence, l'unicité, la stabilité locale puis la stabilité globale de la solution stationnaire uniformément strictement positive** sont des questions naturelles. La remarque essentielle est qu'un état stationnaire positif non nul, par exemple de (2.47), satisfait, pourvu que $\min_{\overline{\Omega}} h > 0$,

$$\begin{cases} -\dfrac{1}{h(x)}\Delta u(x) - \dfrac{r(x)}{h(x)}u(x) = \left(-\displaystyle\int_\Omega k(x')u(x')\mathrm{d}x'\right)u(x) & \text{pour } x \in \Omega, \\ \partial_\nu u(x) = 0 & \text{pour } x \in \partial\Omega, \end{cases} \tag{2.50}$$

où peut se lire un problème de théorie spectrale principale : $-\int_\Omega k(x')u(x')\mathrm{d}x'$, nombre réel, est une valeur propre principale de l'opérateur $-\frac{1}{h}\Delta - \frac{r}{h}$ avec conditions de Neumann et u est une fonction propre positive associée. Quand l'opérateur ainsi obtenu satisfait les hypothèses du théorème de Krein-Rutman (ce qui est le cas dans l'exemple (2.47) si $\partial\Omega$ est par exemple C^1, mais ne l'est pas pour l'exemple (2.48), du moins pas sans hypothèse supplémentaire sur le noyau de mutation J), il s'ensuit que l'état stationnaire existe, est unique et est strictement positif en tout $x \in \Omega$. Mais sa stabilité reste à ce stade inconnue.

À partir de cette remarque de nature algébrique, plusieurs articles dans la littérature ont cherché à étudier la stabilité de ces états stationnaires. Une bibliographie extensive mais non exhaustive est proposée dans Coville et Girardin 2025. Très peu d'articles traitent du cas $h \neq 1$ qui pose des difficultés algébriques supplémentaires (la division par h opérée ci-dessus pour se ramener à $h = 1$ dans le problème stationnaire n'est pas fructueuse pour l'étude du problème d'évolution et donc pour l'étude de stabilité).

2.2.4 Un formalisme abstrait et des résultats généraux

Devant ce constat, nous avons choisi avec J. Coville de **concevoir un formalisme abstrait** suffisamment général pour permettre un traitement unifié de ces différents problèmes. Nous nous donnons d'abord un opérateur linéaire de la forme suivante :

$$\mathcal{M}_{\mathcal{B}} : u \in \mathrm{dom}_E(\mathcal{M}_{\mathcal{B}}) \mapsto \begin{pmatrix} \mathcal{M}u \\ \mathcal{B}u \end{pmatrix} \quad \text{où} \quad \begin{cases} \mathcal{M}u = Pu + Su & \text{dans } \Omega_c \times [N], \\ \mathcal{B}u = q_\nu \dfrac{\partial u}{\partial \nu} + P_\partial u + S_\partial^{\partial\Omega_c} u + S_\partial^{\Omega_c} u & \text{sur } \partial\Omega_c \times [N], \end{cases} \tag{2.51}$$

où Ω_c est un domaine borné de $\mathbb{R}^n$, $E \subset C_b(\overline{\Omega_c} \times [N])$ est une algèbre de Banach (espace de Banach stable par multiplication) telle que $\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$ génère un semigroupe de Feller sur E, P est un opérateur de la forme $\mathrm{diag}(\nabla \cdot (A_i\nabla) - q_i \cdot \nabla)_{i\in[N]}$ avec chaque A_i elliptique possiblement dégénérée sur Ω_c, S est un opérateur non local à noyau positif de degré 0 sur $\Omega_c \times [N]$, le coefficient q_ν est positif, P_∂ est un opérateur de la même forme que P mais sur $\partial\Omega_c \times [N]$, $S_\partial^{\partial\Omega_c}$ est un opérateur de la même forme que S mais non local sur $\partial\Omega_c \times [N]$, et $S_\partial^{\Omega_c}$ est un opérateur de la même forme que S mais qui projette $\Omega_c \times [N]$ sur $\partial\Omega_c \times [N]$. Tous ces opérateurs admettent la fonction constante 1 dans leur noyau, de sorte que $\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$ lui-même admet 1 dans son noyau : les conditions au bord triviales ($\mathcal{B} = 0$), de Neumann ou périodiques sont acceptées mais pas les conditions au bord de Dirichlet ou de Robin. Le semigroupe généré par $\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$ est en outre supposé irréductible, en un sens fonctionnel abstrait (Schaefer 1974, Proposition 8.3 p. 186).

L'opérateur est ainsi un **opérateur à résolvante fortement positive** : il existe une valeur $C \in \mathbb{R}^{+\star}$ telle que la résolvante $(-\mathcal{M} + C, \mathcal{B})^{-1}$ est continue et envoie le cône positif privé de l'origine $E^+ \setminus \{0\}$ dans l'intérieur de ce cône $\mathrm{int}(E^+)$. En un certain sens, la forme particulière de $\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$ est générique parmi les opérateurs linéaires qui satisfont le principe du maximum (cf. par exemple Bony, Courrège et Priouret 1966 ; Bony, Courrège et Priouret 1968). Bien qu'aucune hypothèse de compacité ne soit faite sur l'opérateur, la valeur propre principale généralisée $\lambda_1(-\mathcal{M}_{\mathcal{B}})$ peut être définie à la manière de Berestycki, Nirenberg et Varadhan 1994, elle vaut 0 et l'élément unité 1_E de l'algèbre de Banach est une fonction propre principale généralisée.

Nous définissons ensuite un taux de croissance de la forme suivante :

$$\mathcal{R} : (u, x, i) \in E \times \Omega_c \times [N] \mapsto r_i(x) - h_i(x) \sum_{j=1}^{N} \int_{\Omega_c} v_j(y)^p k_j(y) \mathrm{d}y, \tag{2.52}$$

puis, avec l'abus de notation $\mathcal{R}(u(t))(x, i) = \mathcal{R}(u(t, x, i), x, i)$, nous nous donnons un problème fonctionnel non local de Cauchy :

$$\begin{cases} \partial_t u = \mathcal{M}u + u\mathcal{R}(u) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \Omega_c \times [N], \\ \mathcal{B}u = 0 & \text{sur } \mathbb{R}^{+\star} \times \partial\Omega_c \times [N], \\ u(0, \cdot) = u_{\mathrm{ini}} & \text{dans } \overline{\Omega_c} \times [N]. \end{cases} \tag{2.53}$$

Ci-dessus, les coefficients r, h et k sont tous pris dans $\mathrm{int}(E^+)$, l'exposant p dans $[1, +\infty)$ et la condition initiale u_{ini} dans $\mathrm{dom}_E(\mathcal{M}_{\mathcal{B}}) \cap E^+$.

Les exemples (2.46), (2.47), (2.48) sont tous des cas particuliers de ce problème. L'exemple (2.49) sort du cadre car $\mathcal{M}_{\mathcal{B}}$ ne génère plus un semigroupe de Feller sur une algèbre de Banach, mais nous conjecturons que cet obstacle est seulement technique et peut être dépassé grâce à la théorie des semigroupes intégrés.

Dans notre article, nous avons pu préciser sous quelle condition l'état stationnaire positif non nul existe, sous quelles conditions il est localement ou globalement stable, et nous avons exhibé différents contre-exemples pour illustrer ce qui peut se produire quand ces conditions ne sont pas satisfaites.

Pour limiter les détails techniques et les notations auxiliaires, je restreins les énoncés des résultats ci-dessous au cas particulier du système d'équations différentielles ordinaires (2.46) avec $N \geq 2$, pour lequel $E = \mathbb{R}^N$, $\mathcal{B} = 0$, $\mathcal{M}$ est une matrice essentiellement positive irréductible et $\mathrm{dom}_E(\mathcal{M}_{\mathcal{B}}) = \mathbb{R}^N$. Cela implique en particulier que l'état stationnaire positif non nul existe toujours, que des hypothèses de résolvante compacte disparaissent des énoncés et que s'il y a convergence vers l'état stationnaire positif non nul alors celle-ci ne dépend pas du choix de topologie de E. Pour les énoncés complets sans restriction à (2.46), je renvoie à l'article.

Soit $u^\star \in \mathrm{int}(E^+)$ l'unique état stationnaire strictement positif. Par souci de cohérence avec la section précédente du chapitre, le produit scalaire canonique de $\mathbb{R}^N$ est toujours noté à l'aide de la transposition et le produit de l'algèbre de Banach $\mathbb{R}^N$, qui n'est autre que le produit de Hadamard, est toujours noté $\circ$. Les théorèmes suivants utiliseront en outre les notations ci-dessous :

$$\widetilde{\mathcal{M}} = \mathrm{diag}\left(u^\star\right)^{-1} \mathcal{M}\, \mathrm{diag}\left(u^\star\right) - \mathrm{diag}\left(\mathrm{diag}\left(u^\star\right)^{-1} \mathcal{M}u^\star\right), \tag{2.54}$$

$$\widetilde{k} = \frac{k \circ \left(u^\star\right)^{\circ p}}{k^{\mathrm{T}} \left(u^\star\right)^{\circ p}}. \tag{2.55}$$

L'intérêt des notations $\widetilde{\mathcal{M}}$ et $\widetilde{k}$, complétées par la notation auxiliaire $\widetilde{h} = \left(k^{\mathrm{T}} \left(u^\star\right)^{\circ p}\right) h$ et l'écriture

$u(t,x) = v(t,x) \circ u^\star(x)$, est de permettre de passer à un système réduit, pour lequel l'équilibre est 1_E :

$$\partial_t v = \widetilde{\mathcal{M}} v + \operatorname{diag}(\widetilde{h}) v (1 - \widetilde{k}^{\mathrm{T}} v^{\circ p}), \tag{2.56}$$

et pour lequel le linéarisé en $v = 1_E$ est :

$$\partial_t v = \left(\widetilde{\mathcal{M}} - p\widetilde{h} \otimes \widetilde{k}\right) v. \tag{2.57}$$

La matrice $\widetilde{\mathcal{M}} - p\widetilde{h} \otimes \widetilde{k}$ est une **perturbation de premier rang** de la matrice $\widetilde{\mathcal{M}}$. Cette dernière satisfait les mêmes hypothèses structurelles que la matrice $\mathcal{M}$ elle-même : elle est essentiellement positive, irréductible et sa valeur propre de Perron-Frobenius est 0 avec pour vecteur propre 1_E. Enfin, certains résultats utiliseront la notation

$$\sigma_2 = \inf \left\{ v^{\mathrm{T}} \left(-\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}} v \right) \;\middle|\; v \in (1_E)^\perp,\ \|v\|_2 = 1 \right\}. \tag{2.58}$$

Quand 1_E est un vecteur propre adjoint de $-\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}}$, alors 1_E est un vecteur propre principal et vecteur propre principal adjoint simultanément, et il est donc vecteur propre principal de la partie symétrique, $\frac{1}{2}\left(-\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}} + \left(-\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}} \right)^{\mathrm{T}} \right)$. Le réel σ_2 mesure alors le trou spectral entre la valeur propre principale 0 et le reste du spectre de cette partie symétrique.

Théorème 2.2.1 (Coville et Girardin 2025). *L'état stationnaire $u^\star$ est localement asymptotiquement stable si au moins une des conditions suivantes est satisfaite :*

1. $\widetilde{k} \in \ker\left(\widetilde{\mathcal{M}}^{\mathrm{T}}\right)$;
2. $1_E \in \ker\left(\left(\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}}\right)^{\mathrm{T}}\right)$ *et* $\sigma_2 > 0$;
3. $-\widetilde{\mathcal{M}}$ *est normale et au moins une des trois conditions supplémentaires suivantes est satisfaite :*
   (a) $h \in \mathbb{R}1_E$;
   (b) $\widetilde{k} \in \mathbb{R}1_E$;
   (c) *les deux conditions suivantes sont satisfaites simultanément :*

$$\operatorname{sp}(-\widetilde{\mathcal{M}}) \subset \{\lambda \in \mathbb{C} \mid \operatorname{Re}(\lambda) \geq |\operatorname{Im}(\lambda)|\}, \tag{2.59}$$

$$h^{\mathrm{T}}\widetilde{k} + \frac{\|h\|_1 \|\widetilde{k}\|_1}{N} > \sqrt{\left(\|h\|_2^2 - \frac{\|h\|_1^2}{N}\right)\left(\|\widetilde{k}\|_2^2 - \frac{\|\widetilde{k}\|_1^2}{N}\right)}. \tag{2.60}$$

Théorème 2.2.2 (Coville et Girardin 2025). *L'état stationnaire $u^\star$ est globalement asymptotiquement stable pour les conditions initiales $u_{\mathrm{ini}} \in \operatorname{dom}_E(\mathcal{M}_{\mathcal{B}}) \cap (E^+ \setminus \{0\})$ si au moins une des conditions suivantes est satisfaite :*

1. $p = 1$, $h \in \mathbb{R}1_E$ *et* $\widetilde{k} \in \ker\left(\widetilde{\mathcal{M}}^{\mathrm{T}}\right)$;
2. $p = 1$, $1_E \in \ker\left(\left(\operatorname{diag}(\widetilde{k}) \operatorname{diag}(h)^{-1} \widetilde{\mathcal{M}}\right)^{\mathrm{T}}\right)$, $\sigma_2 > 0$ *et*

$$\sup_{\substack{v \in E^+ \setminus \mathbb{R}1_E \\ \frac{\sigma_2}{N}\left(N\|v\|_2^2 - \|v\|_1^2\right) < \widetilde{k}^{\mathrm{T}}(v^{\circ 2}) + (\widetilde{k}^{\mathrm{T}} v)^2}} \frac{\sqrt{\widetilde{k}^{\mathrm{T}}(v^{\circ 2})} - \widetilde{k}^{\mathrm{T}} v}{\sqrt{N\|v\|_2^2 - \|v\|_1^2}} < \sqrt{\frac{\sigma_2}{N}}\ ; \tag{2.61}$$

3. $h \in \mathbb{R}1_E$, $-\widetilde{\mathcal{M}}$ *est normale ;*

4. $p = 2$ *et* $-\operatorname{diag}(\widetilde{k})\operatorname{diag}(h)^{-1}\widetilde{\mathcal{M}}$ *est symétrique.*

Les résultats requérant l'hypothèse $\widetilde{k} \in \ker\left(\widetilde{\mathcal{M}}^{\mathrm{T}}\right)$ se prouvent par **projection**, en prenant le produit scalaire de (2.57) ou (2.56) avec $\widetilde{k}$ et en en déduisant une équation fermée sur la population totale pondérée $\widetilde{k}^{\mathrm{T}}v$. Les résultats requérant l'hypothèse $1_E \in \ker\left(\left(\operatorname{diag}(\widetilde{k})\operatorname{diag}(h)^{-1}\widetilde{\mathcal{M}}\right)^{\mathrm{T}}\right)$ se prouvent en prenant le produit scalaire de (2.57) ou (2.56) avec $\widetilde{k} \circ \widetilde{h}^{\circ(-1)} \circ v$ et en déduisant, grâce au trou spectral $\sigma_2 > 0$, une **entropie** décroissante. Les résultats requérant l'hypothèse que $-\widetilde{\mathcal{M}}$ est normale se prouvent par étude du spectre de $-\widetilde{\mathcal{M}} + p\widetilde{h}\otimes\widetilde{k}$ et **décomposition en modes propres** de v. Cette étude spectrale, qui étend à des opérateurs normaux une étude de Dobosevych et Hryniv 2021 pour des opérateurs autoadjoints, s'appuie sur une **formule dite de Sherman-Morrison en dimension finie et dite de Krein en dimension infinie**, qui relie le spectre de $-\widetilde{\mathcal{M}} + p\widetilde{h}\otimes\widetilde{k}$ à celui de $-\widetilde{\mathcal{M}}$. Enfin, le résultat de stabilité globale requérant $p = 2$ utilise une structure de **flot gradient** repérée par Jabin et Liu 2017.

La stabilité globale (et donc locale) pour (2.46) était déjà connue pour $N \in \{1, 2\}$. Le cas $N = 1$ n'est autre que l'équation différentielle ordinaire logistique standard, qui est en fait écartée ci-dessus par l'hypothèse $N \geq 2$. Dans le cas $N = 2$, ce sont des arguments topologiques spécifiques au plan (théorèmes de Poincaré-Bendixson et Bendixson-Dulac) qui permettent de conclure, comme montré dans l'article de Cantrell, Cosner et Yu 2018.

Nous avons construit un contre-exemple numériquement explicite montrant que, dès $N = 3$, **des instabilités linéaires peuvent survenir**, et ce, même si $\mathcal{M}$ est choisie symétrique. Notre contre-exemple est une variation à partir d'un exemple asymétrique fourni par Anehila et A. C. M. Ran 2022, Example 3.4. Plus précisément, nous choisissons :

$$p = 1, \quad \mathcal{M} = 0.01\begin{pmatrix} -1 & 1 & 0 \\ 1 & -2 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix}, \quad h = \begin{pmatrix} .001 \\ .001 \\ 10 \end{pmatrix}, \quad k = \begin{pmatrix} 1 \\ .000001 \\ .00000001 \end{pmatrix}. \tag{2.62}$$

Au lieu de fixer r et d'en déduire $u^\star$, $u^\star$ est fixé et inversé pour retrouver r :

$$u^\star = 1000\begin{pmatrix} 1 \\ 100 \\ 10000 \end{pmatrix}, \quad r = -\operatorname{diag}\left(u^\star\right)^{-1}\mathcal{M}u^\star + h(k^{\mathrm{T}}u^\star) \simeq \begin{pmatrix} .0102 \\ .0201 \\ 10002 \end{pmatrix}. \tag{2.63}$$

Par calcul numérique, nous obtenons ensuite :

$$\widetilde{\mathcal{M}} = \operatorname{diag}\left(u^\star\right)^{-1}\mathcal{M}\operatorname{diag}(u^\star) - \operatorname{diag}\left(u^\star\right)^{-1}\operatorname{diag}\left(\mathcal{M}u^\star\right) \simeq \begin{pmatrix} -1 & 1 & 0 \\ .0001 & -1.0001 & 1 \\ 0 & .0001 & -.0001 \end{pmatrix}, \tag{2.64}$$

$$\widetilde{k} = \frac{1}{k^{\mathrm{T}}u^\star}\operatorname{diag}(u^\star)k = \frac{1000}{1000.2}\begin{pmatrix} 1 \\ 0.0001 \\ 0.0001 \end{pmatrix}, \tag{2.65}$$

$$\operatorname{sp}(-\widetilde{\mathcal{M}} + \widetilde{h}\otimes\widetilde{k}) \simeq \{-9.4331 + 18.6661i, -9.4331 - 18.6661i, 22.8666\}. \tag{2.66}$$

Cette possibilité d'instabilité pour $N \geq 3$ et $\mathcal{M}$ symétrique était inattendue ; la conjecture informelle qui prévalait jusque là était que la symétrie de $\mathcal{M}$ devait suffire à garantir la stabilité globale.

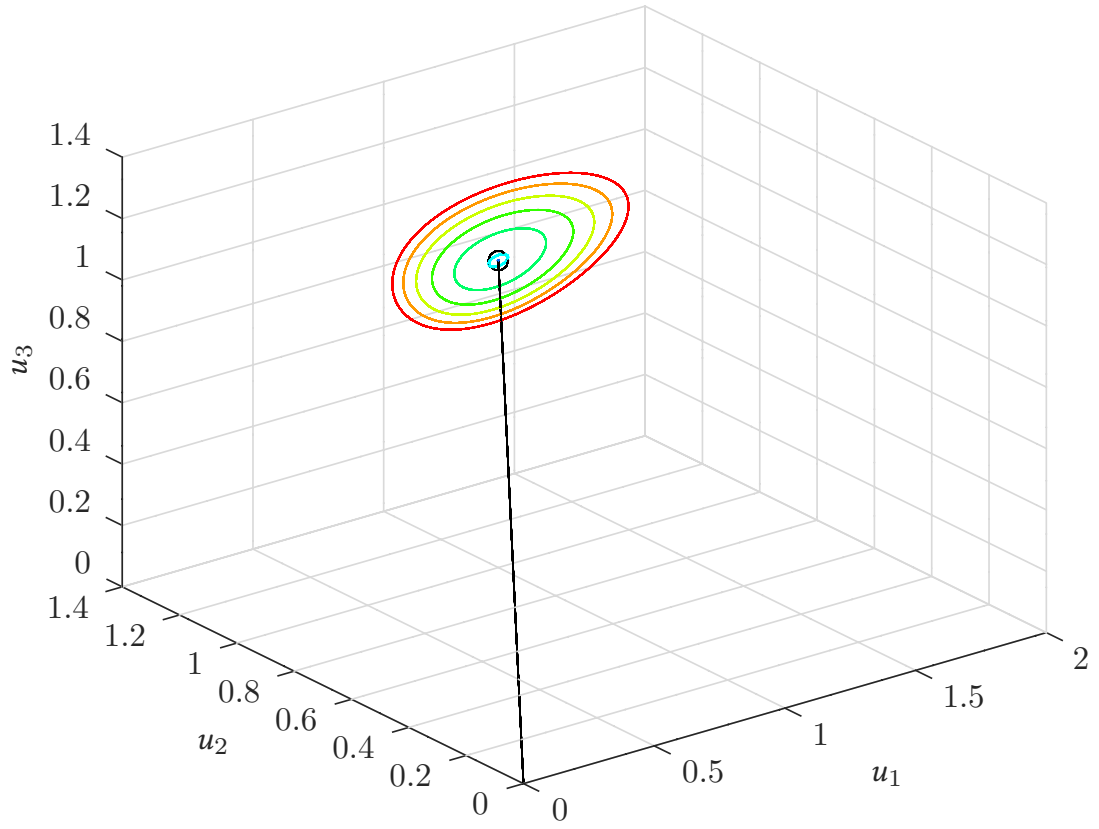


FIGURE 2.6 – Trajectoires asymptotiques calculées avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) de solutions d'une discrétisation des systèmes $\dot{\mathbf{u}} = \left(1 - \mathbf{k}^{\mathrm{T}}\mathbf{u}\right)\mathrm{diag}(\mathbf{h})\mathbf{u} + \mu\mathbf{M}\mathbf{u}$ avec $N = 3$, $\mathbf{h}$, $\mathbf{k}$ et $\mathbf{M}$ bien choisis et 10 valeurs du paramètre μ. La matrice essentiellement positive et irréductible $\mathbf{M}$ est choisie de sorte que $\mathbf{M1} = \mathbf{0}$, le vecteur $\mathbf{k}$ est choisi de sorte que $\mathbf{k}^{\mathrm{T}}\mathbf{1} = 1$, et donc $\mathbf{1}$ est un équilibre du système quelle que soit la valeur de μ. Le point $\mathbf{1}$ est situé à l'extrémité du segment qui le relie à l'origine $\mathbf{0}$. En calculant numériquement les valeurs propres du linéarisé en $\mathbf{1}$, c'est-à-dire les valeurs propres de la matrice $\mathbf{M} - \mathbf{h} \otimes \mathbf{k}$, on observe que l'équilibre $\mathbf{1}$ est linéairement stable pour $\mu \in (0, \mu_1)$ avec μ_1 une valeur critique estimable numériquement. En $\mu = \mu_1$, une bifurcation de Hopf se produit. Pour $\mu \in (\mu_1, \mu_2)$ avec μ_2 une autre valeur critique estimable numériquement, l'équilibre $\mathbf{1}$ est linéairement instable. En $\mu = \mu_2$, une seconde bifurcation de Hopf se produit. Pour $\mu > \mu_2$, l'équilibre $\mathbf{1}$ est de nouveau linéairement stable. Les trajectoires asymptotiques tracées sur la figure sont obtenues en calculant les solutions de problèmes de Cauchy avec des conditions initiales qui sont de petites perturbations aléatoires de l'équilibre $\mathbf{1}$ puis en tronquant pour ne garder que les derniers 10% de chaque trajectoire. La trajectoire de plus grande amplitude, en rouge, est associée à un $\mu \in (\mu_1, \mu_2)$, $\mu \simeq \mu_2$, pour lequel l'équilibre $\mathbf{1}$ est instable. La trajectoire asymptotique semble être un cycle limite localement asymptotiquement stable. Les 9 autres trajectoires sont associées à des valeurs strictement croissantes de $\mu > \mu_2$. Bien que $\mathbf{1}$ soit de nouveau linéairement stable, 5 trajectoires asymptotiques ne sont pas confondues avec $\mathbf{1}$ mais semblent être des perturbations continues du cycle limite localement asymptotiquement stable. On observe donc des régimes bistables pour ces 5 valeurs de $\mu > \mu_2$, $\mu \simeq \mu_2$, dans lesquels à la fois l'équilibre $\mathbf{1}$ et le cycle limite issu de la bifurcation de Hopf en $\mu = \mu_1$ sont localement asymptotiquement stables.

En outre, sur la base de simulations numériques présentées Figure 2.6, nous avons avancé la **conjecture de bistabilité** suivante.

Conjecture 2.2.3 (Coville et Girardin 2025)**.** *Il existe un choix de paramètres de* (2.46) *avec* $N = 3$ *tel que* $u^\star$ *est localement asymptotiquement stable mais pas globalement asymptotiquement stable. L'ensemble* ω*-limite contient également un cycle limite localement asymptotiquement stable.*

De plus, $\mathcal{M}$ *peut être choisie symétrique.*

Je mentionne en complément une conjecture antérieure à notre collaboration et toujours ouverte. Bien que l'article dont elle est issue soit un article d'algèbre linéaire aux motivations différentes, elle peut être reformulée dans notre contexte comme suit.

Conjecture 2.2.4 (Bierkens et A. Ran 2014, Conjecture 2.16)**.** *Supposons que* $\widetilde{\mathcal{M}}$ *est symétrique.*

Alors $u^\star$ *est localement asymptotiquement stable.*

La symétrie déterminante serait donc celle de $\widetilde{\mathcal{M}}$ et non pas celle de $\mathcal{M}$.

2.2.5 Conséquences

Biologiquement, ces résultats indiquent que **même quand la sensibilité à la compétition et la pression de compétition exercée peuvent être séparées, les fluctuations dans les pyramides des âges, dans les distributions phénotypiques, etc., peuvent ne pas être seulement transitoires**. Ils indiquent également que le noyau tueur et le noyau victime de Ress, Traulsen et Pichugin 2022, qui correspondent à $h = 1$ ou $k = 1$, jouent des rôles très particuliers pour lesquels il est plus facile de garantir la stabilité de l'équilibre.

Pour comprendre comment les bifurcations de Hopf du système d'équations différentielles ordinaires non local en classe (2.46) impactent le système d'équations de réaction-diffusion non local en classe et local en espace (2.2), la méthodologie que j'ai exposée pendant mon postdoctorat dans Girardin 2019c peut être suivie de nouveau. Cela renouvèle l'intérêt de travailler sur les questions laissées ouvertes en 2019, en particulier la confirmation rigoureuse des prédictions de Sherratt 1998 sur comment un train d'onde périodique envahit l'équilibre **1** qui lui-même envahit l'équilibre **0** à vitesse $c^\star$.

2.3 Une équation de mutation-sélection-dispersion avec effet Allee évolutif

Les modèles de population structurée présentés jusque là supposent une croissance logistique de la population, c'est-à-dire une croissance exponentielle à faible densité mais limitée ensuite par des effets de compétition non linéaire entre individus. Mais il existe bien d'autres modèles de croissance de population, en particulier pour rendre compte d'effets non linéaires positifs pour la croissance de la population (reproduction sexuée, coopération pour l'éducation des nouveaux-nés ou pour la défense du groupe, etc.). En écologie, un phénomène de rétroaction strictement positive entre la densité de population u et le taux de croissance $f(u)/u$ à faible densité (au voisinage de $u = 0$) est appelé **effet Allee** (Courchamp, Berec et Gascoigne 2008). Le dernier travail que je vais présenter dans ce chapitre porte ainsi sur un modèle de population structurée avec effet Allee, dans lequel les différentes classes de la population sont soumises à des effets Allee de plus ou moins forte intensité.

2.3.1 État de l'art : modèles spatialisés de population à effet Allee homogène et classifications des équations scalaires

Je commence par revenir brièvement sur les équations de réaction-diffusion scalaires modélisant des dynamiques de population à effet Allee qui négligent toute hétérogénéité dans la composition interne de la population.

Dans le Chapitre 1, pour présenter la dichotomie entre fronts tirés et fronts poussés, je me suis appuyé sur deux équations particulières, l'équation de Fisher-KPP (3) et l'équation cubique dégénérée (1.25). La première modélise une population à croissance logistique, donc sans effet Allee (le taux de croissance $f(u)/u = r(1-u)$ est strictement décroissant dans $(0,1)$), là où la seconde modélise une population soumise à un **effet Allee faible** : le taux de croissance $f(u)/u = ru(1-u)$ est strictement croissant au voisinage de 0 mais ne prend pas de valeurs strictement négatives dans $(0,1)$.

Considérons maintenant l'équation cubique

$$\partial_t u - d\partial_{xx} u = ru(1-u)(u-\theta) \tag{2.67}$$

avec $\theta \in (0,1)$. Le taux de croissance $r(1-u)(u-\theta)$ prend des valeurs strictement négatives dans $(0,\theta)$. L'écologie parle alors d'**effet Allee fort**. Par simple comparaison avec l'équation différentielle ordinaire $\dot{u} = ru(1-u)(u-\theta)$, toute condition initiale $u_{\text{ini}} \in C(\mathbb{R}, [0,\theta))$ engendrera une solution u de l'équation de réaction-diffusion qui convergera uniformément en espace et exponentiellement en temps vers 0. Au contraire, toute condition initiale à valeurs dans $(\theta, 1]$ donnera lieu à une convergence uniforme et exponentielle vers 1. Plus délicates, les conditions initiales u_{ini} positives à support compact dont le maximum excède θ donnent lieu à un front d'invasion à vitesse $c^\star > 0$ si $\theta < \frac{1}{2}$ et si l'excès $\max(0, u_{\text{ini}} - \theta)$ est suffisamment grand, en un sens que je ne précise pas ici (essentiellement, en norme L^1), et donnent lieu au contraire à une extinction uniforme si $\frac{1}{2} \leq \theta$ ou si l'excès $\max(0, u_{\text{ini}} - \theta)$ est trop petit. Le paramètre θ joue donc un rôle de seuil pour la survie de la population. L'existence d'un tel seuil caractérise les effets Allee forts.

Il est de commune mesure de considérer (2.67) pour des valeurs de θ plus générales. Si $\theta \geq 1$, alors les rôles de θ et 1 sont échangeables ; on peut donc se limiter à $\theta < 1$. Il s'ensuit la classification suivante : si $0 < \theta < 1$, l'équation est à effet Allee fort ; si $-1 < \theta \leq 0$, l'équation est à effet Allee faible ; si $\theta \leq -1$, l'équation n'a plus d'effet Allee (en effet le taux de croissance $r(1-u)(u-\theta)$ devient strictement décroissant et strictement positif dans $(0,1)$).

Cette classification est plus fine que celle par présence ou absence de détente ultrasensible. Celle-ci est présente si $\theta \leq 0$ et absente si $0 < \theta < 1$.

Une autre classification possible s'appuie sur la distinction entre **terme de réaction monostable** et **terme de réaction bistable**. Cette dénomination renvoie à la stabilité locale asymptotique des équilibres 0, 1 et éventuellement $\theta \in (0,1)$ pour l'équation différentielle ordinaire $\dot{u} = ru(1-u)(u-\theta)$. Les termes de réaction sont bistables si $0 < \theta < 1$ et monostables si $\theta \leq 0$.

Cette classification par stabilité des équilibres peut sembler coïncider avec celle en terme de détente ultrasensible mais une subtilité mérite d'être soulignée : l'équation $\partial_t u - d\Delta u = ru^{1+p}(1-u)$ posée sur l'espace euclidien $\mathbb{R}^n$ avec $np > 2$ est monostable mais sans détente ultrasensible. Plus précisément, pour une telle équation, toute condition initiale à support compact trop petite donne lieu à une solution qui s'éteint uniformément en espace. Ce phénomène d'extinction est une conséquence des résultats de Fujita 1966 sur lesquels je ne m'étendrai pas plus dans ce mémoire. Pour l'équation cubique (2.67), il faut retenir que la classification par stabilité et celle par détente ultrasensible coïncident si $\theta \neq 0$ et, en

	$\theta \le -1$	$-1 < \theta \le -1/2$	$-1/2 < \theta \le 0$	$0 < \theta < 1/2$	$1/2 \le \theta < 1$
Effet Allee	absent	faible	faible	fort	fort
Détente ultrasensible	oui	oui	oui	non	non
Stabilités	monostable	monostable	monostable	bistable	bistable
Problème de Cauchy	front tiré	front tiré	front poussé	front poussé s.e.s.	extinction
Ondes progressives	$c \ge c^\star$	$c \ge c^\star$	$c \ge c^\star$	$c = c^\star$	$c = c^\star$

TABLE 2.1 – Classifications possibles des équations de réaction-diffusion cubiques unidimensionnelles de la forme (2.67). Problème de Cauchy : à condition initiale à support compact. Abréviation s.e.s. : si excès $\max(0, u_{\text{ini}} - \theta)$ suffisant. La vitesse $c^\star$ est donnée par la formule (2.69).

$\theta = 0$, elles coïncident si et seulement si la dimension spatiale est $n = 1$. En dimension $n \ge 2$, le cas $\theta = 0$ correspond à une forme d'effet Allee fort non linéaire : le taux de croissance $u(1-u)$ ne prend certes pas de valeurs strictement négatives mais pour autant toute densité de population suffisamment petite est vouée à l'extinction.

Ces classifications ne recoupent pas celle par nature tirée ou poussée des fronts d'invasion issus de conditions initiales à support compact. La vitesse déterminée linéairement pour (2.67) est $c_{\text{lin}} = 2\sqrt{rd\max(-\theta, 0)}$. En suivant HADELER et ROTHE 1975 ; STOKES 1976 ; UCHIYAMA 1978, il apparait que les fronts d'invasion sont tirés si $\theta \le -\frac{1}{2}$, poussés si $-\frac{1}{2} < \theta < \frac{1}{2}$ (dans l'intervalle $0 < \theta < \frac{1}{2}$ il n'y a de front d'invasion que si l'excès initial $\max(0, u_{\text{ini}} - \theta)$ est suffisant), et qu'il n'y a pas de front d'invasion issu d'une condition initiale à support compact si $\frac{1}{2} \le \theta < 1$. Plus précisément, la vitesse asymptotique de propagation $c^\star$ des solutions issues de conditions initiales à support compact satisfait :

$$\begin{aligned} c^\star &= \inf\left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty} \sup_{|x|\ge ct} |u(t,x)| = 0 \right\} \\ &= \sup\left\{ c > 0 \;\middle|\; \lim_{t\to+\infty} \sup_{|x|\le ct} |u(t,x) - 1| = 0 \right\} \\ &= \begin{cases} 2\sqrt{-rd\theta} & \text{si } \theta \le -\dfrac{1}{2}, \\ \sqrt{\dfrac{rd}{2}}(1-2\theta) & \text{si } -\dfrac{1}{2} < \theta < \dfrac{1}{2}. \end{cases} \end{aligned} \tag{2.68}$$

Il est également possible de classifier selon l'existence d'ondes progressives $u(t,x) = p(x-ct)$ avec $p' < 0$ et avec les conditions aux limites $p(-\infty) = 1$ et $p(+\infty) = 0$. Cette classification recoupe la classification selon la stabilité des équilibres : pour les termes de réaction monostables, il existe une onde progressive à vitesse c si et seulement si $c \ge c^\star$, et alors le profil est unique à translation près ; mais pour les termes de réaction bistables, il existe une onde progressive à vitesse c si et seulement si $c = c^\star$, et alors le profil est unique à translation près. Pour les ondes progressives, la formule (2.68) pour la vitesse $c^\star$ se prolonge à l'intervalle $\theta \in \left[\frac{1}{2}, 1\right)$:

$$c^\star = \begin{cases} 2\sqrt{-rd\theta} & \text{si } \theta \le -\dfrac{1}{2}, \\ \sqrt{\dfrac{rd}{2}}(1-2\theta) & \text{si } -\dfrac{1}{2} < \theta < 1. \end{cases} \tag{2.69}$$

Le signe de $c^\star$ est donc celui de $1 - 2\theta$ et, quand $\theta > 1/2$, l'onde progressive modélise un reflux de la population plutôt qu'une invasion.

Ces différentes classifications sont résumées sur la Table 2.1. J'ai insisté délibérément sur ce qui distingue les classifications pour lever toute ambigüité sur mon usage du vocabulaire standard et pour préparer la suite de cette section. Je rappelle également que les systèmes de Fisher-KPP que j'ai présentés ci-dessus ne devraient pas être appelés monostables sans plus de précaution (voir par exemple le cas de bistabilité présenté Figure 2.6). De manière générale, pour des populations structurées dont le comportement en temps long est incertain, j'évite la terminologie monostable ou bistable et je privilégie les caractérisations par effet Allee, détente ultrasensible ou front d'invasion tiré ou poussé.

2.3.2 Un effet Allee évolutif

Pour l'équation cubique étudiée ci-dessus, l'effet Allee, fort, faible ou inexistant, est une donnée fixe. Mais il peut paraitre naturel de s'interroger sur la dynamique évolutive de ce phénomène : sous quelles conditions environnementales son émergence et sa fixation, ou au contraire sa disparition, sont-elles favorisées ? Plus concrètement, qu'est-ce qui a permis l'émergence de la reproduction sexuée ? des comportements altruistes ? des modes de vie sociaux ?

Il s'agit là de questions vastes, complexes et d'importance considérable pour la biologie évolutive, qui ne peuvent être résolues par la seule modélisation mathématique. Mais la modélisation mathématique peut apporter un éclairage intéressant sur les **dynamiques de mutation-sélection-dispersion**. En effet, des modèles voisins dans lesquels le trait évolutif n'est pas l'effet Allee mais le taux de dispersion ont connu ces dernières années un succès certain (je renvoie d'une part à l'article précurseur Dockery, Hutson, Mischaikow et Pernarowski 1998 et d'autre part à la récente monographie de B. Phillips 2025, qui traite notamment de l'équation dite des crapauds-buffles dont l'étude a démarré avec Bénichou, Calvez, Meunier et Voituriez 2012 ; Bouin, Calvez et al. 2012).

Cette observation a motivé la collaboration Alfaro, Girardin, Hamel et Roques 2021 dans laquelle nous avons étudié le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} \partial_t u = d\partial_{xx} u + \alpha \partial_{\theta\theta} u + u(\rho - \theta)(1-\rho) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R} \times (\theta_{\min}, \theta_{\max}), \\ \rho(t,x) = \displaystyle\int_{\theta_{\min}}^{\theta_{\max}} u(t,x,\theta)\mathrm{d}\theta & \text{pour } (t,x) \in \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ \partial_\theta u(t,x,\theta_{\min}) = \partial_\theta u(t,x,\theta_{\max}) = 0 & \text{pour } (t,x) \in \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ u(0,\cdot,\cdot) = u_{\text{ini}} \in C_c(\mathbb{R} \times [\theta_{\min}, \theta_{\max}], \mathbb{R}^+). \end{cases} \tag{2.70}$$

Les paramètres d (taux de diffusion) et α (taux de mutation) sont strictement positifs tandis que $-\infty < \theta_{\min} < \theta_{\max} < 1$. La densité de population $u(t,x,\theta)$ est la densité du phénotype θ, qui est ici un trait continu lié linéairement à l'effet Allee. La densité $\rho(t,x)$ est la densité totale de la population structurée.

L'**équation non locale** de la première ligne de (2.70) n'est pas monotone et ne satisfait pas de principe de comparaison. Pour l'analyser, il s'agit essentiellement, comme pour les systèmes de type Fisher-KPP, de **se ramener à des situations plus favorables où le principe de comparaison est bien satisfait**.

2.3.3 Régimes d'extinction ou de persistance

Nous avons été en mesure de démontrer une **multitude de régimes d'extinction ou de persistance différents**, en fonction de $\theta_{\min}$, $\theta_{\max}$ et du signe de la valeur propre principale λ_1 de l'opérateur $-\alpha \frac{\mathrm{d}^2}{\mathrm{d}\theta^2} + \theta$ avec conditions de Neumann, correspondant à l'opérateur linéarisé en $u = 0$, $\partial_t - d\partial_{xx} - \alpha\partial_{\theta\theta} + \theta$, restreint à des fonctions de la variable phénotypique θ seulement.

La valeur propre principale dépend elle-même des paramètres $\theta_{\min}$, $\theta_{\max}$ et α. En particulier, l'application $\alpha \in \mathbb{R}^{+\star} \mapsto \lambda_1$ est concave, strictement croissante et son image est l'intervalle $(\theta_{\min}, \theta_{\text{moy}})$, où $\theta_{\text{moy}} = \frac{1}{2}(\theta_{\min} + \theta_{\max})$. Le signe de λ_1 est donc indépendant de α dès que $0 \notin (\theta_{\min}, \theta_{\text{moy}})$.

Quand $\lambda_1 < 0$, l'état stationnaire $u = 0$ est instable par rapport aux perturbations dépendantes de θ seulement. On s'attend donc à des résultats proches des résultats classiques pour les équations de réaction-diffusion monostables. Nous sommes parvenus à montrer que les solutions du problème de Cauchy sont toutes asymptotiquement persistantes, au sens de $\limsup_{t\to+\infty} \sup_{(x,\theta)} u(t,x,\theta) > 0$. La démonstration utilise une inégalité de Harnack pour ramener l'équation non locale à une équation locale sur u, à la manière de Bouin, Henderson et Ryzhik 2017 (le présent mémoire privilégie l'ordre croissant de complexité à l'ordre chronologique ; dans les faits, l'utilisation de l'inégalité de Harnack pour traiter (2.70) a précédé et inspiré celle pour (2.2) dans Girardin 2025 ; Girardin et Nadin sous presse), ainsi qu'une construction de sous-solution à partir de λ_1 et de sa fonction propre associée. La propriété de persistance peut ensuite être renforcée progressivement jusqu'à devenir, sous l'hypothèse supplémentaire $\theta_{\max} \leq 0$, une véritable convergence en temps long, localement uniformément, de u vers $1/(\theta_{\max} - \theta_{\min})$ (et, par conséquent, de ρ vers 1).

Quand $\lambda_1 = 0$, l'instabilité et la persistance asymptotique du cas $\lambda_1 < 0$ restent vraies. La démonstration utilise de nouveau l'inégalité de Harnack et une construction de sous-solution, mais cette dernière est différente et mobilise les résultats d'explosion pour l'équation de la chaleur semilinéaire $\partial_t v - d\partial_{xx} v = v^{p+1}$ de Fujita 1966.

Enfin, quand $\lambda_1 > 0$, l'état stationnaire $u = 0$ est stable (toujours par rapport aux perturbations dépendantes de θ seulement), et cela complique considérablement le problème en le rapprochant d'un problème avec effet Allee fort. Dans ce régime, nous sommes parvenus à démontrer que les petites conditions initiales u_{ini} conduisent toujours à une extinction asymptotique. La démonstration utilise une construction de sur-solution, de nouveau à partir du problème spectral associé, et un argument original permettant de contourner l'absence de principe de comparaison. En outre, quand $\theta_{\min} \geq \frac{1}{2}$, cette extinction est en fait systématique indépendamment de la condition initiale. Cette propriété est elle aussi démontrée à l'aide d'une construction de sur-solution et d'un argument ad hoc, cette fois-ci en travaillant sur l'équation obtenue après intégration de l'équation sur u,

$$\partial_t \rho = d\partial_{xx}\rho + \rho\left(\rho - \overline{\theta}\right)(1-\rho), \quad \text{avec } \overline{\theta} : (t,x) \in \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R} \mapsto \int_{\theta_{\min}}^{\theta_{\max}} \frac{\theta u(t,x,\theta)}{\rho(t,x)} \mathrm{d}\theta. \tag{2.71}$$

La quantité $\overline{\theta}(t,x)$ est le phénotype moyen de la population à l'instant t au lieu x. De plus, en étudiant l'énergie H^1_θ, c'est-à-dire la quantité $\frac{1}{2}\|\partial_\theta u\|^2_{L^2((\theta_{\min},\theta_{\max}))}$, nous montrons que cette extinction systématique est aussi vraie si $\theta_{\min} < \frac{1}{2}$, $\theta_{\text{moy}} > \frac{1}{2}$ et α est assez grand. Enfin, en dehors de ces régimes d'extinction systématique, la persistance des solutions dont la condition initiale est suffisamment large est un problème que nous n'avons pu résoudre que sous la condition supplémentaire $\theta_{\text{moy}} < \frac{1}{2}$ et seulement pour certaines conditions initiales, à l'aide de l'inégalité intégrale de Tchebychev. Des simulations numériques permettent cependant de conjecturer avec confiance que la propriété de persistance reste vraie sans ces dernières restrictions.

Ces résultats sont résumés informellement sur la Table 2.2 et plus précisément dans le théorème suivant.

Théorème 2.3.1 (Alfaro, Girardin, Hamel et Roques 2021)**.** *Soit u la solution de (2.70). Soit λ_1 la valeur propre principale de l'opérateur $-\alpha\frac{\mathrm{d}^2}{\mathrm{d}\theta^2} + \theta$ avec conditions de Neumann au bord de $(\theta_{\min}, \theta_{\max})$.*

	$\lambda_1 \leq 0$	$\lambda_1 > 0$ et soit $\theta_{\min} \geq \frac{1}{2}$, soit $\theta_{\min} < \frac{1}{2} < \theta_{\text{moy}}$ et $\alpha > \alpha^\star$	$\lambda_1 > 0$ et soit $\theta_{\text{moy}} \leq \frac{1}{2}$, soit $\theta_{\min} < \frac{1}{2} < \theta_{\text{moy}}$ et $\alpha \leq \alpha^\star$
Persistance	Détente ultrasensible	Jamais	Sous condition si $\theta_{\text{moy}} < \frac{1}{2}$
Extinction	Jamais	Inconditionnelle	Sous condition

TABLE 2.2 – Résumé des résultats de ALFARO, GIRARDIN, HAMEL et ROQUES 2021. La conditionnalité porte sur la condition initiale u_{ini}. La détente ultrasensible est synonyme de persistance inconditionnelle. Il est conjecturé qu'il y a persistance conditionnée si $\theta_{\text{moy}} = \frac{1}{2}$ ou si $\theta_{\min} < \frac{1}{2} < \theta_{\text{moy}}$ et $\alpha \leq \alpha^\star$, deux cas dans lesquels $\lambda_1 > 0$.

Si $\lambda_1 \leq 0$, alors

$$\limsup_{t\to+\infty} \sup_{(x,\theta)\in\mathbb{R}\times(\theta_{\min},\theta_{\max})} u(t,x,\theta) > 0 \tag{2.72}$$

et, si en plus $\theta_{\max} < 0$, alors

$$\lim_{t\to+\infty} \sup_{(x,\theta)\in(-R,R)\times(\theta_{\min},\theta_{\max})} \left| u(t,x,\theta) - \frac{1}{\theta_{\max}-\theta_{\min}} \right| = 0 \quad \textit{pour tout } R > 0. \tag{2.73}$$

Si $\lambda_1 > 0$, alors il existe une constante $C > 0$, dépendante seulement de α, $\theta_{\min}$ et $\theta_{\max}$, telle que si

$$\sup_{(x,\theta)\in\mathbb{R}\times(\theta_{\min},\theta_{\max})} u_{\text{ini}}(x,\theta) < C, \tag{2.74}$$

alors

$$\limsup_{t\to+\infty} \sup_{(x,\theta)\in\mathbb{R}\times(\theta_{\min},\theta_{\max})} u(t,x,\theta) = 0. \tag{2.75}$$

Si $\theta_{\min} \geq \frac{1}{2}$, on peut choisir $C = +\infty$. En outre, si $\theta_{\min} < \frac{1}{2} < \theta_{\text{moy}}$, alors quelle que soit $M > 0$, il existe $\alpha_M^\star > 0$ telle que, si $\alpha > \alpha_M^\star$ et

$$\sup_{(x,\theta)\in\mathbb{R}\times(\theta_{\min},\theta_{\max})} u_{\text{ini}}(x,\theta) < M, \tag{2.76}$$

alors (2.75) est encore vraie.

Enfin, si $\lambda_1 > 0$ et $\theta_{\text{moy}} < \frac{1}{2}$, alors il existe des choix de u_{ini} tel que (2.73) est encore vraie.

Ce modèle produit des situations de **sauvetage évolutif** où une population initialement soumise à un effet Allee trop fort pour sa survie est en fait sauvée par les mutations. Mais le modèle peut aussi produire des situations appelées **mutagénèse létale** ou **mutabilité catastrophique** en virologie : une population s'éteint alors qu'elle survivrait avec un plus faible taux de mutation. Par exemple, si $\theta_{\min} = -\frac{1}{4}$, $\theta_{\max} = \frac{1}{3}$ et u_{ini} est petite en taille et concentrée autour d'un θ_{ini}, alors si $\theta_{\text{ini}} > 0$ et α est si petit que $\lambda_1 < 0$, elle bénéficie d'un sauvetage évolutif, mais si $\theta_{\text{ini}} < 0$, α est si grand que $\lambda_1 > 0$ et $\sup_{x,\theta} u_{\text{ini}}(x,\theta) < C$, alors elle subit une mutagénèse létale.

2.3.4 Conséquences

Notre article avait annoncé l'intention d'une suite, dédiée aux fronts d'invasion pour (2.70). Un enjeu particulièrement intéressant est d'identifier des **transitions entre fronts poussés et fronts tirés** (ERM et B. L. PHILLIPS 2020) ainsi que des phénomènes de **tri spatial** (B. L. PHILLIPS et PERKINS 2019). Près de la capacité de charge $\rho = 1$, le terme de réaction $u(1-\rho)(\rho-\theta)$ laisse place au processus de diffusion qui conduit à une distribution phénotypique uniforme entre $\theta_{\min}$ et $\theta_{\max}$. Mais les petites densités de

population sont par contre poussées à se concentrer autour du trait le plus favorable, $\theta = \theta_{\min}$. Une conjecture naturelle est donc que les fronts d'invasion pour $u(1-\rho)(\rho-\theta)$ seront tirés si $\theta_{\min} < -\frac{1}{2}$, au moins si le taux de mutation α est assez petit. Quand $\theta_{\min} > -\frac{1}{2}$, la situation est bien moins intuitive et rappelle Hamel 1997.

Le terme de réaction $u(1-\rho)(\rho-\theta)$ a été choisi pour sa commodité analytique plus que pour sa vraisemblance biologique. Comme expliqué dans Alfaro, Girardin, Hamel et Roques 2021, un terme de réaction plus réaliste mais encore analytiquement manipulable pourrait prendre la forme $r(y)u(\rho - \theta(y))(1-\rho)$ avec un trait phénotypique y. Un tel modèle permettrait d'étudier des **compromis entre taux de croissance et effet Allee** et en particulier des situations où le trait le plus favorable n'est plus $\theta_{\min}$. Le processus évolutif pourrait alors intensifier l'effet Allee même dans les petites densités de population et produire des fronts poussés malgré $\theta_{\min} < -\frac{1}{2}$. Pour que le sillage du front d'invasion ne soit pas phénotypiquement homogénéisé et soit au contraire le lieu d'une sélection de certaines valeurs de θ, un terme de réaction de la forme $u(\rho - \theta(y))(r(y) - \rho)$ serait toutefois plus approprié.

Dans ce travail, l'effet Allee est une caractéristique intrinsèque de l'espèce, indépendante des autres espèces environnantes. Un point de vue moins classique, mais qui trouve parfaitement sa place dans ce mémoire, consiste à envisager l'**effet Allee comme une conséquence d'interactions écosystémiques** (Courchamp, Berec et Gascoigne 2008). Par exemple, j'ai rappelé dans le Chapitre 1 que les fronts d'invasion du système de compétition-diffusion de Lotka-Volterra à deux espèces (4) qui décrivent l'invasion de l'équilibre $(u, v) = (0, 1)$ par l'équilibre $(1, 0)$ peuvent être poussés. Un changement de variable standard permet de voir le profil monotone de l'espèce v comme une fonction décroissante du profil monotone de l'espèce u, ce qui permet ensuite de voir le terme de réaction $u(1-u-av)$ comme une fonction découplée $u(1-u-af(u))$ qui peut effectivement comporter un effet Allee faible et, dans certains cas, produire des fronts poussés. De la même manière, dans un système proie-prédateur, les réponses fonctionnelles de Holling du deuxième type ou du troisième type produisent chez l'espèce proie un effet Allee. En effet, elles modélisent des situations dans lesquelles la quantité de proies consommées par les prédateurs finit par saturer en présence de trop nombreuses proies. Ces réponses fonctionnelles produisent donc des écosystèmes dans lesquels les proies ont intérêt à vivre en grands groupes pour limiter la pression de prédation sur chaque individu. Écrire et analyser des **systèmes d'équations de mutation-sélection-dispersion capables de sélectionner spontanément ces effets Allee écosystémiques** est une perspective originale.

Chapitre 3

Le forçage génétique

Gone are the days when life was shaped exclusively by the plodding forces of evolution. [1]

Jennifer Doudna, co-récipiendaire du prix Nobel de chimie en 2020 pour la mise au point de l'édition génomique CRISPR-Cas9
A Crack in Creation

Pendant mes années postdoctorales j'ai participé à une collaboration avec la biologiste F. Débarre sur la **modélisation mathématique du forçage génétique**. Ce chapitre revient sur cette collaboration puis présente les approfondissements proposés dans la thèse de L. Klaÿ.

3.1 Contextualisation biologique

Le forçage génétique est, de manière abstraite générale, une **méthode d'ingénierie génétique qui augmente la probabilité qu'un certain allèle soit transmis à la descendance**. La forme concrète qui est étudiée aujourd'hui par les biologistes repose sur CRISPR-Cas9 et augmente chez les espèces diploïdes la probabilité à près de 100% (Esvelt, Smidler, Catteruccia et Church 2014). Un individu hétérozygote, porteur de l'allèle forcé et d'un allèle sauvage, transmettra donc presque toujours l'allèle forcé au lieu de transmettre chacun des deux allèles avec une probabilité proche de 50%. Ce biais peut, sous certaines conditions, conduire après quelques générations à la fixation dans une population d'un allèle pourtant associé à un désavantage sélectif. Ce désavantage sélectif peut même entrainer, dans certains cas extrêmes, l'extinction de la population ciblée. Ce faisant, cette technologie contourne les principes fondamentaux de la génétique mendélienne et pose des questions de génétique des populations et de biologie évolutive porteuses d'une forte composante mathématique.

Cette technologie, utilisée sur des espèces à cycle de vie très court (moustiques, rats, etc.) afin que la fixation soit rapide, pourrait permettre des avancées considérables pour la santé publique, en aidant à lutter contre des épidémies de maladie vectorielle ou contre des espèces invasives. Elle est notamment régulièrement évoquée pour la lutte contre la malaria (Rode et al. 2019). Mais elle pourrait aussi trouver un usage plus inquiétant comme arme de destruction massive (Clapper 2016). En outre, la difficulté

1. *L'époque où la vie était uniquement façonnée par les pesantes forces de l'évolution est désormais révolue.*

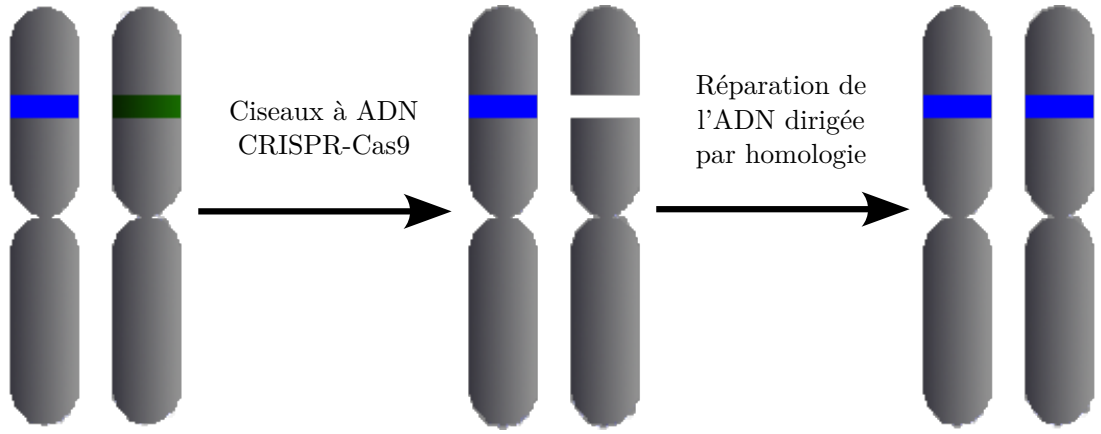


FIGURE 3.1 – Schématisation du forçage génétique par CRISPR-Cas9 à l'échelle des chromosomes. L'allèle sauvage est représenté en vert, la cassette du gène forcé en bleu. La cassette du gène forcé contient un gène qui code un ARNg capable de reconnaitre la séquence d'ADN de l'allèle sauvage, un gène qui code la protéine Cas9 qui coupe l'allèle sauvage reconnu par l'ARNg, l'allèle forcé lui-même, ainsi que des séquences flanquantes. L'ensemble de la cassette est dupliqué par réparation dirigée par homologie, puis transmis à la descendance.

à évaluer les risques (de la génétique du développement jusqu'à l'écologie évolutive : mutations de la séquence ADN ciblée, développement de résistances, transfert horizontal inter-espèces, perturbations d'écosystèmes, etc.) et à écarter toute possibilité de catastrophe explique qu'aucun lâcher réel n'a encore eu lieu. Les simulations numériques « in silico », et plus largement la modélisation mathématique, sont donc actuellement indispensables pour appréhender le forçage génétique à grande échelle spatiotemporelle.

3.2 L'impact de la rétroaction démographique

En 2020 puis 2021, F. Débarre et moi-même avons finalisé et publié l'article GIRARDIN et DÉBARRE 2021 sur un modèle de réaction-diffusion permettant d'**analyser la propagation dans l'espace d'un allèle forcé au sein d'une population** ayant, à l'état sauvage, une dynamique spatiotemporelle déterministe bien comprise de type Fisher-KPP. En particulier, il s'agissait de répondre à la question suivante : quand l'allèle forcé a un désavantage sélectif qui entraine la chute de la taille de la population, **comment le gradient de taille de population impacte-t-il en retour la propagation spatiale ?** Le flux démographique induit, qui contrarie la propagation de l'allèle forcé, peut-il être si fort qu'il empêche cette propagation ?

3.2.1 État de l'art

Ce rôle du flux démographique avait été jusque là mis de côté par la littérature sur la modélisation biomathématique du forçage génétique. En particulier, le premier modèle de réaction-diffusion, proposé dans TANAKA, STONE et NELSON 2017, prenait la forme suivante :

$$\partial_t p - \partial_{xx} p = \frac{sp(1-p)\left(p - \frac{2s-1}{s}\right)}{1 - s + s(1-p)^2}, \tag{3.1}$$

où $p(t,x) \in [0,1]$ est la proportion allélique de l'allèle forcé dans la population au temps t et au lieu x et $s \in [0,1]$ est le désavantage sélectif phénotypique conféré par l'allèle forcé aux individus homozygotes qui le portent. Cette équation ne dépend donc pas de la densité de la population en (t,x) et, en examinant

	$0 < s \leq 1/4$	$1/4 < s \leq s_1$	$s_1 < s \leq 1/2$	$1/2 < s < s_2$	$s_2 \leq s < 1$
« Effet Allee »	absent	faible	faible	fort	fort
Détente ultrasensible	oui	oui	oui	non	non
Stabilités	monostable	monostable	monostable	bistable	bistable
Problème de Cauchy	front tiré	front tiré	front poussé	front poussé s.e.s.	extinction
Ondes progressives	$c \geq c^\star$ $c^\star = 2\sqrt{1-2s}$	$c \geq c^\star$ $c^\star = 2\sqrt{1-2s}$	$c \geq c^\star$ $c^\star > 2\sqrt{1-2s}$	$c = c^\star > 0$	$c = c^\star < 0$

TABLE 3.1 – Classifications des équations de réaction-diffusion de la forme (3.1). Les valeurs s_1 (seuil entre les fronts monostables tirés et poussés) et s_2 (seuil entre les fronts bistables de vitesse strictement positive et de vitesse strictement négative) peuvent être estimées numériquement : $s_1 \simeq 0.35$, $s_2 \simeq 0.70$. « Effet Allee » : j'emploie improprement le nom du phénomène écologique présenté au Chapitre 2 pour désigner de nouveau, dans un contexte purement génétique, la possible croissance du taux d'accroissement $p \mapsto s(1-p)\left(p - \frac{2s-1}{s}\right)/\left(1 - s + s(1-p)^2\right)$. Problème de Cauchy : à condition initiale à support compact. Abréviation s.e.s. : si excès max $\left(0, p_{\text{ini}} - \frac{2s-1}{s}\right)$ suffisant. L'intervalle $s \in (1/2, s_2)$ correspond à l'intervalle des gènes forcés « viables » et « responsables » : ils peuvent se fixer et se propager mais pas après une petite introduction accidentelle.

la dérivation de l'équation, il apparait que la taille de population est effectivement supposée constante. Cette équation suit des classifications familières et proches de celles connues pour l'équation de réaction-diffusion cubique (2.67), résumées sur la Table 3.1.

Le couplage entre composition génétique de la population et taille de la population était par contre pris en compte de longue date dans d'autres contextes, par exemple dans BARTON 1986 pour l'étude des zones hybrides.

De ce point de vue, notre article visait donc à établir un pont entre ces littératures et à proposer pour le forçage génétique des classifications dépendant tant de caractéristiques évolutives que de caractéristiques écologiques.

3.2.2 Modélisation

Nous nous donnons une population diploïde, à reproduction sexuée, évoluant dans un espace unidimensionnel, soumise à une croissance logistique avec des générations chevauchantes et un nombre d'individus tendant vers l'infini de sorte que la population est correctement représentée par une densité fonction de variables continues $n(t,x)$. La distribution sexuée de la population est sans biais et il y a donc autant de mâles que de femelles d'un génotype donné en (t,x). Le forçage génétique est caractérisé par une conversion parfaite à 100% au plus tôt dans le développement de l'embryon (cette hypothèse garantit l'absence d'individus hétérozygotes dans la population) et un désavantage sélectif pour l'allèle forcé. Les deux génotypes existants sont donc DD et WW, où D désigne l'allèle forcé et W l'allèle sauvage. Les densités de population associées sont notées n_{DD} et n_{WW}, de sorte que $n(t,x) = n_{\text{DD}}(t,x) + n_{\text{WW}}(t,x)$.

Le système qui est obtenu en suivant la modélisation standard en biologie évolutive et génétique des populations est à la fois **fréquence-dépendant et densité-dépendant**, ce qui peut paraitre original et inattendu après la lecture des chapitres précédents de ce mémoire où tous les modèles étaient seulement densité-dépendants. De plus le système obtenu diffère – évidemment – des systèmes classiques de la génétique mendélienne. Ci-dessous, je donne donc une ébauche de justification, en supposant les événements indépendants et les probabilités uniformes sauf mention explicite du contraire. Bien évidemment

ces hypothèses peuvent être remises en question, mais ce n'est pas l'objet ici.

Notons $r_{ii\to jj}$ le nombre moyen d'individus adultes du génotype jj descendants d'un parent ii par unité de temps, $(i,j) \in \{\mathrm{D},\mathrm{W}\}$. Par forçage génétique, $r_{\mathrm{DD}\to\mathrm{WW}} = 0$. Calculons $r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{WW}}$. Supposons d'abord que l'allèle forcé n'impacte pas les marches aléatoires des individus, et n'impacte donc pas le nombre moyen τ de rencontres utiles par unité de temps et par individu. Supposons également que le nombre d'individus est suffisamment élevé partout pour que τ soit homogène en temps et en espace : le nombre de rencontres utiles n'est pas déterminé par le nombre de voisins, qui est excessivement suffisant, mais par une capacité sociale de l'individu à rendre utiles des rencontres. Seuls des accouplements $\mathrm{WW}\times\mathrm{WW}$ peuvent donner des descendants WW. Suivons un individu WW adulte. Le nombre moyen de rencontres utiles qu'il vit avec un parent WW du sexe opposé par unité de temps est $\tau/2$ multiplié par la fréquence dans la population du génotype WW, $\frac{n_{\mathrm{WW}}}{n}$. Le nombre moyen de nouveaux-nés qui résultent d'une telle rencontre est le produit des probabilités moyennes de fécondité de chaque individu, c'est-à-dire le carré de la probabilité moyenne de fécondité des individus WW, notée β_{WW}, multiplié par la taille moyenne d'une portée après un accouplement fécond de gamètes W, notée $\gamma_{\mathrm{W+W}}$. Il faut enfin que les nouveaux-nés deviennent adultes : le nombre moyen de tels succès est donné par la probabilité moyenne de survie juvénile, noté ω_{WW}. Ainsi,

$$r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{WW}} = \frac{\tau}{2}\frac{n_{\mathrm{WW}}}{n}\beta_{\mathrm{WW}}^2\gamma_{\mathrm{W+W}}\omega_{\mathrm{WW}}, \tag{3.2}$$

et, de la même manière et en supposant que les gamètes mâles et femelles jouent des rôles symétriques et donc $\gamma_{\mathrm{W+D}} = \gamma_{\mathrm{D+W}}$,

$$r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{DD}} = \frac{\tau}{2}\frac{n_{\mathrm{DD}}}{n}\beta_{\mathrm{WW}}\beta_{\mathrm{DD}}\gamma_{\mathrm{W+D}}\omega_{\mathrm{DD}}, \tag{3.3}$$

$$r_{\mathrm{DD}\to\mathrm{DD}} = \frac{\tau}{2}\frac{n_{\mathrm{DD}}}{n}\beta_{\mathrm{DD}}^2\gamma_{\mathrm{D+D}}\omega_{\mathrm{DD}} + \frac{\tau}{2}\frac{n_{\mathrm{WW}}}{n}\beta_{\mathrm{DD}}\beta_{\mathrm{WW}}\gamma_{\mathrm{W+D}}\omega_{\mathrm{DD}}. \tag{3.4}$$

En supposant désormais que le désavantage sélectif de l'allèle forcé impacte phénotypiquement seulement la probabilité moyenne de survie juvénile, avec un pourcentage de décès juvéniles supplémentaires noté $s \in (0,1)$, on peut écrire $\omega_{\mathrm{DD}} = (1-s)\omega_{\mathrm{WW}}$ et agréger toute la chaine $\frac{1}{2}\tau\beta_{\mathrm{WW}}^2\gamma_{\mathrm{W+W}}\omega_{\mathrm{WW}}$ sous la forme d'un nombre moyen de descendants adultes par individu au cours d'une unité de temps dans une population purement homozygote WW, noté B. Sont ainsi obtenus les nombres moyens d'individus d'un génotype donné, descendants d'une population n donnée :

$$r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{WW}}n_{\mathrm{WW}} + r_{\mathrm{DD}\to\mathrm{WW}}n_{\mathrm{DD}} = r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{WW}}n_{\mathrm{WW}} = \frac{n_{\mathrm{WW}}^2}{n}B, \tag{3.5}$$

$$r_{\mathrm{WW}\to\mathrm{DD}}n_{\mathrm{WW}} + r_{\mathrm{DD}\to\mathrm{DD}}n_{\mathrm{DD}} = \frac{n_{\mathrm{DD}}^2 + 2n_{\mathrm{WW}}n_{\mathrm{DD}}}{n}(1-s)B. \tag{3.6}$$

Quitte à changer l'unité de temps, le taux de mortalité par vieillissement, indépendant du génotype au vu des hypothèses faites précédemment, vaut 1. De même, le taux de diffusion vaut 1. Nous obtenons ainsi le système de réaction-diffusion suivant :

$$\begin{cases} \partial_t n_{\mathrm{WW}} - \partial_{xx} n_{\mathrm{WW}} = \dfrac{n_{\mathrm{WW}}^2}{n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}}}B - n_{\mathrm{WW}}, \\ \partial_t n_{\mathrm{DD}} - \partial_{xx} n_{\mathrm{DD}} = \dfrac{n_{\mathrm{DD}}^2 + 2n_{\mathrm{WW}}n_{\mathrm{DD}}}{n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}}}B(1-s) - n_{\mathrm{DD}}, \\ n_{\mathrm{DD}}(0,\cdot) = n_{\mathrm{DD,ini}} \in C(\mathbb{R},\mathbb{R}^+)\setminus\{0\}, \\ n_{\mathrm{WW}}(0,\cdot) = n_{\mathrm{WW,ini}} \in C(\mathbb{R},\mathbb{R}^+)\setminus\{0\}. \end{cases} \tag{3.7}$$

Jusqu'ici, le modèle est seulement fréquence-dépendant, et la croissance de la densité de population

totale est exponentielle. Pour rendre compte des effets non linéaires de compétition qui limitent la croissance de la densité de population totale et lui donnent une dynamique logistique, on rend ensuite B dépendant de la densité totale de population n et décroissant en fonction de celle-ci.

En prenant $n_{\mathrm{DD}} = 0$, il apparait que pour que n_{WW} ait bien une croissance logistique à taux $r > 0$ avec un équilibre unitaire, il faut choisir $B(n) = r(1-n)+1$, ce qui donne finalement le modèle suivant :

$$\begin{cases} \partial_t n_{\mathrm{WW}} - \partial_{xx} n_{\mathrm{WW}} = \dfrac{n_{\mathrm{WW}}^2}{n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}}} \left(r\left(1 - (n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}})\right) + 1\right) - n_{\mathrm{WW}}, \\ \partial_t n_{\mathrm{DD}} - \partial_{xx} n_{\mathrm{DD}} = \dfrac{n_{\mathrm{DD}}^2 + 2n_{\mathrm{WW}} n_{\mathrm{DD}}}{n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}}} \left(r\left(1 - (n_{\mathrm{WW}} + n_{\mathrm{DD}})\right) + 1\right)(1-s) - n_{\mathrm{DD}}, \\ n_{\mathrm{DD}}(0,\cdot) = n_{\mathrm{DD,ini}} \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}, \\ n_{\mathrm{WW}}(0,\cdot) = n_{\mathrm{WW,ini}} \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}. \end{cases} \tag{3.8}$$

Il est ensuite possible de calculer une équation satisfaite par la fréquence allélique de D dans la population, notée $p = n_{\mathrm{DD}}/n$. Le système suivant, équivalent au précédent, est déduit :

$$\begin{cases} \partial_t p = \partial_{xx} p + 2\partial_x (\ln n)\, \partial_x p + (r(1-n)+1) sp(1-p)\left(p - \dfrac{2s-1}{s}\right) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ \partial_t n = \partial_{xx} n + n\left(\left(1 - s + s(1-p)^2\right)(r(1-n)+1) - 1\right) & \text{dans } \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}, \\ p(0,\cdot) = p_{\mathrm{ini}} \in C(\mathbb{R}, [0,1]) \setminus \{0\}, \\ n(0,\cdot) = n_{\mathrm{ini}} \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \setminus \{0\}. \end{cases} \tag{3.9}$$

La densité de population $n(t,x)$ étant (par application standard du principe de comparaison) strictement positive en tout $(t,x) \in \mathbb{R}^{+\star} \times \mathbb{R}$, les deux systèmes équivalents sont au moins formellement bien posés.

Dans l'équation satisfaite par p, le terme du premier ordre $2\partial_x (\ln n)\, \partial_x p$ est celui qui traduit **l'impact du gradient de population** sur la propagation du gène forcé. Ce terme pose des difficultés analytiques importantes car, d'une part, sa bornitude n'est pas évidente au voisinage de $n = 0$ et, d'autre part, ce couplage du premier ordre rend faux en général le principe de comparaison quelles que soient les monotonies des termes de réaction.

La substitution $p = 0$ conduit à une équation de Fisher-KPP $\partial_t n - \partial_{xx} n = rn(1-n)$ pour la densité de population n. De même, la substitution $p = 1$ conduit à l'équation $\partial_t n - \partial_{xx} n = n\left(r(1-s) - s - r(1-s)\, n\right)$. L'équilibre d'une densité de population homozygote porteuse de l'allèle forcé vaut donc $\max\left(0, 1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)$. Quand $1 - \frac{s}{r(1-s)} \leq 0$, le désavantage sélectif est si fort que la population porteuse de l'allèle forcé n'a pas d'équilibre strictement positif : elle est destinée à s'éteindre.

3.2.3 Un critère pour mesurer l'impact de la rétroaction : le signe de la vitesse d'invasion

Notre approche du problème a consisté à étudier **le signe de la vitesse minimale $c^\star$ des ondes progressives** $(p,n)(t,x) = (P,N)(x - c^\star t)$ connectant de manière monotone l'état stationnaire homozygote sauvage $(P,N)(-\infty) = (0,1)$ à l'état stationnaire homozygote forcé $(P,N)(+\infty) = \left(1, \max\left(0, 1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)\right)$. Il parait probable, en cohérence avec la littérature sur les équations et systèmes de réaction-diffusion (voir les Chapitres 1 et 2), que cette vitesse minimale coïncide avec la **vitesse asymptotique de propagation** pour des conditions initiales de la forme $p_{\mathrm{ini}}(x) = H(x - x_0)$ et $n_{\mathrm{ini}} = H(x_0 - x)$, H étant la fonction de Heaviside (remarquons que ces conditions initiales sont biologiquement étranges puisque le support de p_{ini} devrait en toute rigueur être inclus dans celui de n_{ini} ; cependant cela n'implique pas nécessairement

qu'elles soient inadmissibles mathématiquement, et de plus remplacer n_{ini} par une fonction positive partout, convergente vers 1 en $-\infty$, et convergente vers 0 en $+\infty$ avec une décroissance suffisamment forte, par exemple gaussienne, devrait conduire aux mêmes conclusions). Le signe de cette vitesse, si tant est que celle-ci soit bien définie et soit effectivement à la fois la vitesse asymptotique de propagation et la vitesse minimale des ondes progressives, indique donc si l'allèle forcé parvient à envahir la population sauvage établie ($c^\star < 0$), ou bien si au contraire il est refoulé à cause d'un désavantage sélectif et d'un flux démographique excessifs ($c^\star > 0$).

Le caractère bien posé du problème de Cauchy (3.9) avec de telles conditions initiales et la convergence en temps long des solutions vers des ondes progressives de vitesse minimale sont deux questions manifestement difficiles, du fait notamment du terme de couplage $2\partial_x(\ln n)\partial_x p$. Cependant, nos simulations numériques préliminaires ne faisaient état d'aucune difficulté, explosion ou irrégularité. Nous avons donc fait le choix de laisser de côté ces deux questions, d'intérêt moindre pour les biologistes, pour nous concentrer directement sur la vitesse d'invasion putative.

Une onde progressive est appelée **onde d'éradication** si $(P,N) = (1,0)$ envahit $(0,1)$; **onde de suppression** si $(P,N) = \left(1, 1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)$ envahit $(0,1)$ avec $1 > \frac{s}{r(1-s)}$; et si au contraire l'état invasif est $(0,1)$, alors le forçage génétique n'est pas viable.

Pour étudier le signe de la vitesse, nous avons combiné des simulations numériques pour produire la carte de chaleur représentée Figure 3.2 et diverses méthodes analytiques : linéarisation exponentielle à l'avant du front, sur-solutions utilisant le signe du terme couplé du premier ordre $-2(N'/N)P'$, et relation bijective entre $x - c^\star t$ et $P(x - c^\star t)$ permettant d'écrire $N = (N \circ P^{-1})(P)$ (où $\circ$ désigne la composition de fonctions) puis intégration par parties de l'équation différentielle ordinaire sur P multipliée par $((N \circ P^{-1})(P))^2$ (une idée remarquable due à Nadin, Strugarek et Vauchelet 2018). Quand $P(+\infty) = 1$, cette intégration par parties permet d'aboutir à la formule suivante :

$$\operatorname{sign}(c^\star) = \operatorname{sign}\left(-\int_0^1 (N \circ P^{-1})(\rho)^4 \left(r\left(1 - (N \circ P^{-1})(\rho)\right) + 1\right) \rho s (1-\rho)\left(\rho - \frac{2s-1}{s}\right) \mathrm{d}\rho\right). \tag{3.10}$$

Le signe de droite est en général difficile à identifier mais nous sommes parvenus à le clarifier sous certaines conditions. L'ensemble de ces méthodes analytiques a permis de confirmer rigoureusement les résultats des simulations numériques dans une large gamme de paramètres, confirmations réunies dans le théorème suivant.

Théorème 3.2.1 (Girardin et Débarre 2021)**.** *Supposons que le système* (3.9) *admet une solution ayant la forme d'une onde progressive* $(p,n)(t,x) = (P,N)(x - ct)$ *avec* $c \in \mathbb{R}$, $N \in C^2(\mathbb{R})$ *strictement décroissante,* $P \in C^2(\mathbb{R})$ *strictement croissante et* $\lim_{-\infty}(P,N) = (0,1)$.

Alors :

1. $c < 0$ *si :*

   (a) $s \le \frac{1}{2}$;

   (b) $s \in \left[\frac{1}{2}, \frac{2}{3}\right]$, $r > \frac{s}{1-s}$, (P,N) *converge en* $+\infty$ *vers* $\left(1, \frac{1}{r}\left(r - \frac{s}{1-s}\right)\right)$ *et*

$$4 \ge r \ge \left(\frac{s}{1-s}\right)\left(1 - \left(\frac{(1-s)\left(\frac{2s-1}{s}\right)^3}{2 - 3s + \left(\frac{2s-1}{s}\right)^3}\right)^{1/4}\right)^{-1} > 0 \ ; \tag{3.11}$$

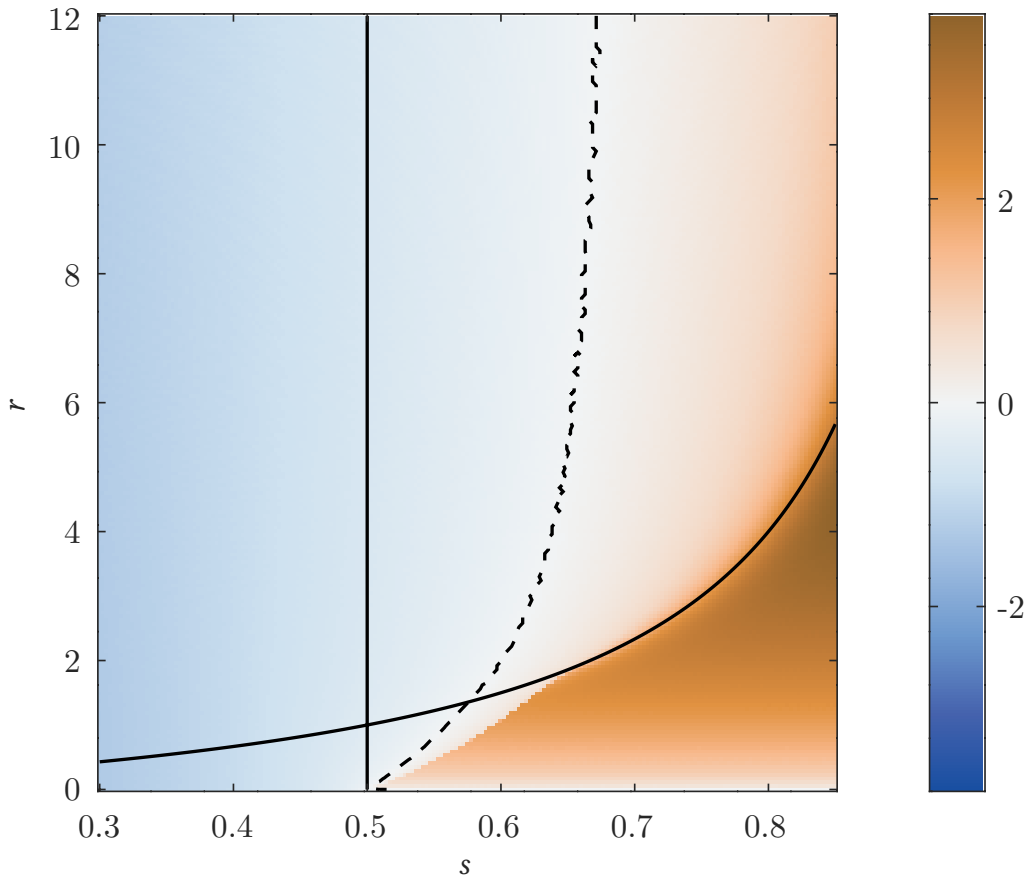


FIGURE 3.2 – Simulation numérique des valeurs de la vitesse de propagation asymptotique $c^\star$ dans le plan (s, r) pour le système (3.9) avec conditions initiales $p_{\text{ini}}(x) = H(x)$ et $n_{\text{ini}} = H(-x)$, H étant la fonction de Heaviside ; la simulation exécute et répète avec Octave (EATON, BATEMAN, HAUBERG et WEHBRING 2019) un schéma aux différences finies semi-implicite pour compléter progressivement la carte de chaleur. Les solutions prennent asymptotiquement la forme d'ondes progressives. La ligne de niveau 0 est en pointillés, $c^\star < 0$ correspond à une invasion de l'allèle forcé, $c^\star > 0$ correspond à une invasion de l'allèle sauvage (forçage génétique non viable). La droite verticale en $s = 0.5$ est la frontière à droite du régime de monostabilité $\left\{s \leq \frac{1}{2}\right\}$. La courbe pleine strictement convexe, d'équation $r = \frac{s}{1-s}$, est la frontière supérieure de la zone où la capacité de charge de la population homozygote portant l'allèle forcé $\max\left(0, 1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)$ est nulle. La courbe en pointillés et la courbe pleine strictement convexe délimitent quatre zones porteuses de sens biologique. Dans la zone en haut à gauche se trouvent les ondes de suppression (cas **a** sur la Figure 3.3a). Dans la zone en bas à gauche se trouvent les ondes d'éradication (cas **b** sur la Figure 3.3a). Dans la zone en haut à droite se trouvent les forçages génétiques qui, si p_{ini} était constant à 1, se fixeraient et agiraient en suppression de population, mais qui sont non viables dans le contexte d'une introduction localisée (cas **c** sur la Figure 3.3a). Dans la zone en bas à droite se trouvent les forçages génétiques qui, si p_{ini} était constant à 1, agiraient en éradication de population, mais qui sont non viables dans le contexte d'une introduction localisée. Ceux-ci sont de deux types : fixation possible si p_{ini} était constant à 1 mais dans le contexte d'une introduction localisée l'éradication est spatialement repoussée (couleurs pâles, invasion de l'état $(P, N) = (1, 0)$, cas **d** sur la Figure 3.3a) ; fixation impossible même si p_{ini} était constant à 1, i.e. éradication seulement transitoire même si $p_{\text{ini}} = 1$ (couleurs foncées, invasion de l'état $(P, N) = (0, 0)$, cas **e** sur la Figure 3.3a). Figure tirée de GIRARDIN et DÉBARRE 2021.

(c) $s \in \left[\frac{1}{2}, \frac{2}{3}\right]$, $r \geq 4$, (P, N) *converge en* $+\infty$ *vers* $\left(1, \frac{1}{r}\left(r - \frac{s}{1-s}\right)\right)$ *et*

$$\left(1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)^4 (2 - 3s) \geq \left(r + 1 - \left(1 - \frac{s}{r(1-s)}\right)^4\right)\left(\frac{2s-1}{s}\right)^3 \quad ; \tag{3.12}$$

2. $c > 0$ *si :*

(a) $s \geq \frac{2}{3}$ *et* $r \leq 4$ *;*

(b) $s > \frac{2}{3}$ *et*

$$r < \frac{s^3(3s-2)}{(2s-1)^3 - s^3(3s-2)}. \tag{3.13}$$

Les résultats obtenus diffèrent significativement de ceux établis antérieurement par Tanaka, Stone et Nelson 2017 pour l'équation (3.1). En particulier, la zone des **gènes forcés « viables » et « responsables »**, capables de se propager mais pas après une petite introduction accidentelle, dépend désormais de r en plus de dépendre de s et est plus restreinte que la région $(r, s) \in \mathbb{R}^{+\star} \times (1/2, s_2)$ avec $s_2 \simeq 0.70$ que prédisait Tanaka, Stone et Nelson 2017. Les gènes forcés « viables », « responsables » et d'éradication n'occupent qu'un petit sous-ensemble de $(r, s) \in (0, 2) \times (0.5, 0.6)$.

Notre article a eu un impact notable sur la communauté travaillant sur les modèles mathématiques pour le forçage génétique (voir par exemple Paril et B. L. Phillips 2022 ; Kim et al. 2023 ; Combs et al. 2023) et a posé les jalons d'un travail de thèse présenté ci-dessous.

3.3 Extensions du modèle

3.3.1 Extensions déterministes

Les résultats de Girardin et Débarre 2021 ont été approfondis et enrichis par la thèse de L. Klaÿ, entre 2020 et 2023. Son manuscrit est accessible en ligne (Kläy 2023). Le premier travail de cette thèse a constitué en une extension du modèle en cas de **conversion allélique imparfaite, pouvant se produire soit dans le zygote soit dans la lignée germinale** (dans le premier cas, l'individu est converti dès le premier stade de son développement et sa vie sera donc phénotypiquement celle d'un homozygote ; dans le second cas, la vie de l'individu est phénotypiquement celle d'un hétérozygote mais tous les gamètes qu'il produit sont porteurs de l'allèle forcé).

Cette extension du modèle donne **deux modèles distincts à quatre paramètres**, le taux de croissance intrinsèque r et le désavantage sélectif s comme précédemment auxquels s'ajoutent le taux de conversion $k \in [0, 1]$ et le taux de dominance chez l'hétérozygote de l'allèle forcé $h \in [0, 1]$. Sans recopier ici les deux longs systèmes de trois équations sur n_{WW}, n_{WD} et n_{DD} ainsi obtenus, je donne en guise d'illustration le système de deux équations obtenu en considérant les demi-densités alléliques $n_{\mathrm{D}} = n_{\mathrm{DD}} + \frac{1}{2} n_{\mathrm{WD}}$ et $n_{\mathrm{W}} = n_{\mathrm{WW}} + \frac{1}{2} n_{\mathrm{WD}}$ quand la conversion se produit dans le zygote :

$$\begin{cases} \partial_t n_{\mathrm{D}} = \partial_{xx} n_{\mathrm{D}} + n_{\mathrm{D}} \left(\dfrac{(r(1 - n_{\mathrm{D}} - n_{\mathrm{W}}) + 1)\left((1-s)(n_{\mathrm{D}} + 2k n_{\mathrm{W}}) + (1 - sh)(1-k) n_{\mathrm{W}}\right)}{n_{\mathrm{D}} + n_{\mathrm{W}}} - 1 \right), \\ \partial_t n_{\mathrm{W}} = \partial_{xx} n_{\mathrm{W}} + n_{\mathrm{W}} \left(\dfrac{(r(1 - n_{\mathrm{D}} - n_{\mathrm{W}}) + 1)\left(n_{\mathrm{W}} + (1 - sh)(1-k) n_{\mathrm{D}}\right)}{n_{\mathrm{D}} + n_{\mathrm{W}}} - 1 \right). \end{cases} \tag{3.14}$$

La richesse des possibilités pour ces nouveaux modèles est illustrée par la Figure 3.3. De nouvelles cartes de chaleur similaires à celle de la Figure 3.2 ont aussi été produites mais ne sont pas montrées ici. Je souligne seulement que dans certains régimes de paramètres, une convergence en temps long vers un

équilibre bi-allélique se produit. Dans le système à deux équations, cela se traduit par l'apparition d'un état de coexistence stable (cas **c** et **d** sur la Figure 3.3b).

Autre nouveauté par rapport à notre travail précédent Girardin et Débarre 2021, les limites $r \to 0$ et $r \to +\infty$ des systèmes d'équations de réaction-diffusion et des vitesses $c^\star$ ont été déterminées formellement puis analysées et comparées l'une avec l'autre. La limite $r \to 0$ permet de prolonger l'étude de certaines ondes d'éradication. La limite $r \to +\infty$ permet de prolonger l'étude de certaines ondes de suppression négligeable (aussi appelées ondes de remplacement, la composition génétique de la population étant modifiée sans que sa taille ne soit impactée).

La méthode pour dériver la **limite singulière** $r \to +\infty$ provient de l'article Strugarek et Vauchelet 2016 et avait été suggérée dans Girardin et Débarre 2021 mais non exploitée. Sont obtenues des équations découplées portant sur la fréquence allélique p qui peuvent être bistables ou monostables. Pour l'exemple (3.14) ci-dessus, on obtient l'équation suivante :

$$\partial_t p - \partial_{xx} p = \frac{((1-2(1-k)(1-h))sp - s(1-(1-k)(1-h)) + k(1-s))(1-p)p}{(1-s)p^2 + 2p(1-p)(k(1-s) + (1-k)(1-sh)) + (1-p)^2} \tag{3.15}$$

Quand $k = 1$ (conversion parfaite), la réduction attendue à l'équation (3.1) est confirmée. Pour l'équation (3.15) et son analogue quand la conversion se produit dans la lignée germinale, l'existence d'une onde progressive connectant l'équilibre 0 et à un équilibre strictement positif est un corollaire immédiat de la littérature standard sur les équations de réaction-diffusion scalaires monostables ou bistables. Le signe de la vitesse minimale $c^\star$ associée est alors obtenue par des considérations classiques (calcul de la borne inférieure c_{lin} dans les cas monostables, intégration du terme de réaction dans les cas bistables, etc.).

La **limite régulière** $r = 0$ a elle été identifiée par substitution dans le système satisfait par les densités alléliques. Pour l'exemple (3.14) ci-dessus, on obtient le système suivant :

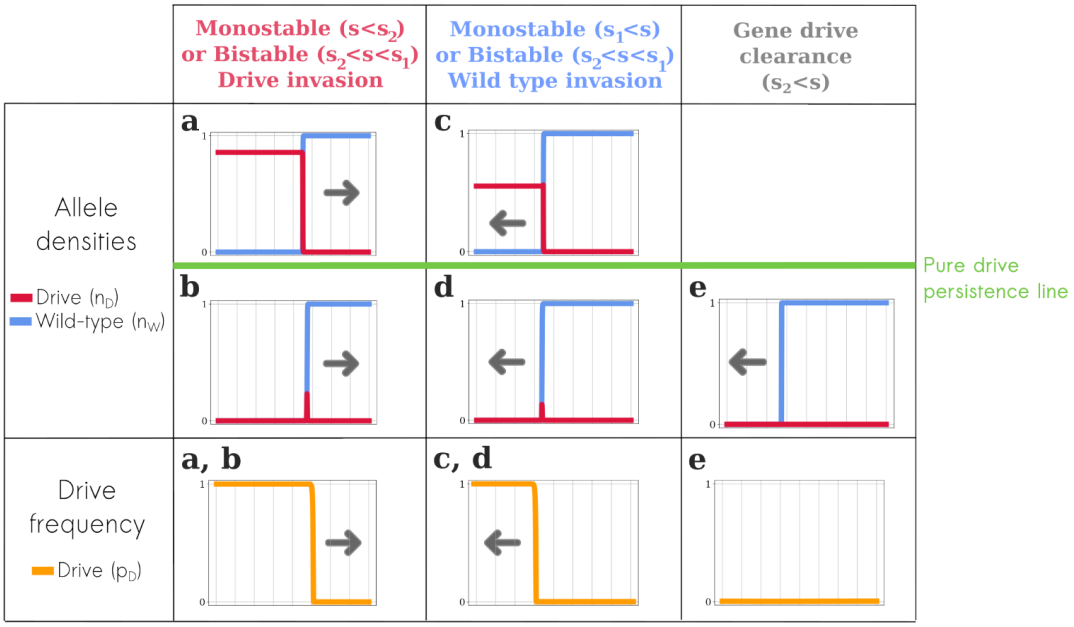
$$\begin{cases} \partial_t n_{\text{D}} - \partial_{xx} n_{\text{D}} = (k(1-s) + s(1-k)(1-h))\dfrac{n_{\text{D}} n_{\text{W}}}{n_{\text{D}} + n_{\text{W}}} - s n_{\text{D}}, \\ \partial_t n_{\text{W}} - \partial_{xx} n_{\text{W}} = -(1-(1-sh)(1-k))\dfrac{n_{\text{D}} n_{\text{W}}}{n_{\text{D}} + n_{\text{W}}}. \end{cases} \tag{3.16}$$

Une onde progressive pour le système (3.16) et pour son analogue quand la conversion se produit dans la lignée germinale connecte l'équilibre sauvage $(0, 1)$ à l'équilibre invasif $(0, 0)$ avec un profil N_D unimodal non identiquement nul : il s'agit bien d'une onde d'éradication (cas **b** sur la Figure 3.3a). L'existence dans un certain régime de paramètres d'une onde progressive de vitesse minimale linéairement déterminée $c^\star = c_{\text{lin}}$ (pour le système (3.16), $c_{\text{lin}} = 2\sqrt{k(1-2s) - sh(1-k)}$ sous l'hypothèse $k(1-2s) - sh(1-k) > 0$) est obtenue en s'inspirant de l'article Zhou, Song, Wei et Xu 2019, qui démontre un résultat similaire pour un système voisin (issu d'un modèle épidémiologique SI à transmission fréquence-dépendante).

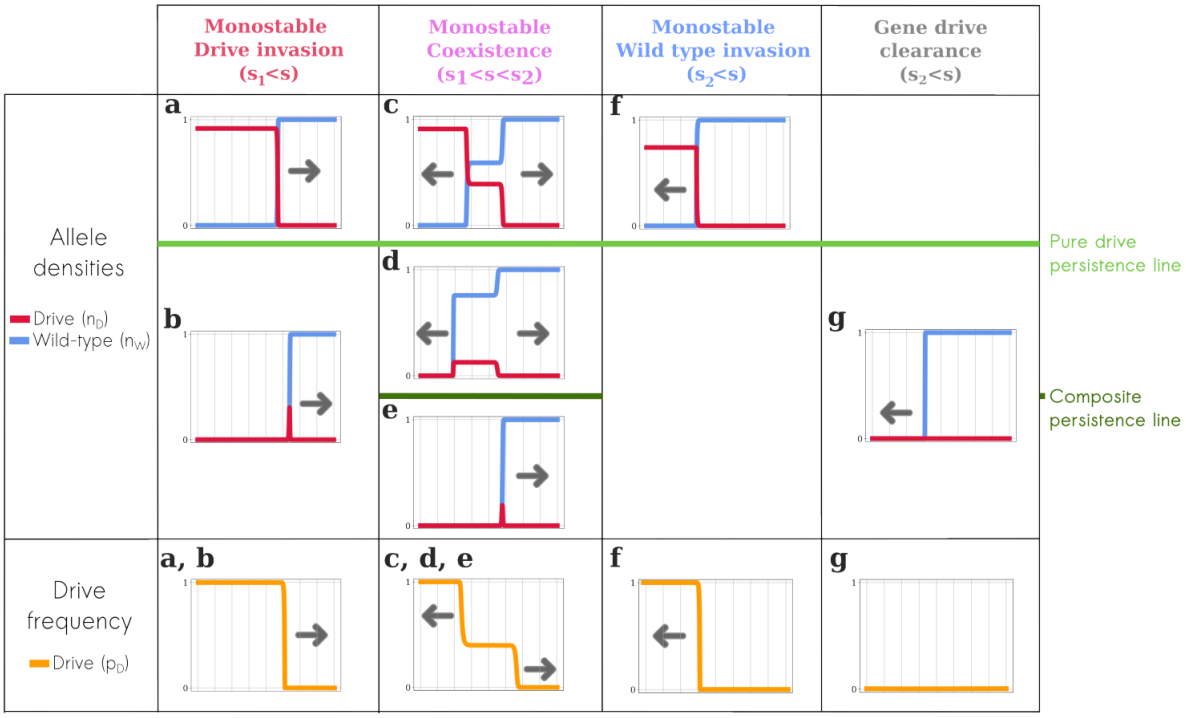
Ce travail conséquent a donné lieu à la publication d'un article de mathématiques appliquées Kläy, Girardin, Calvez et Débarre 2023 puis d'un article de biologie théorique Kläy, Girardin, Calvez et Débarre 2025 dans lequel l'impact d'un effet Allee a aussi été examiné.

3.3.2 Extension semi-aléatoire

La suite de la thèse de L. Klaÿ a entre autres intégré une composante aléatoire au modèle, pour permettre l'émergence puis l'analyse de phénomènes dits de **recolonisation** et de **course-poursuite**. Ces phénomènes, observés antérieurement dans la littérature par exemple dans Champer et al. 2021 et mentionnés mais mis de côté dans Girardin et Débarre 2021, apparaissent dans les sillages d'ondes d'éradication, quand quelques individus homozygotes porteurs de l'allèle sauvage réalisent un déplacement



(a) Pour un choix de (h,k) impliquant l'existence d'individus hétérozygotes, mais la population finale est toujours mono-allélique, $p_D = p \in \{0,1\}$.



(b) Pour un autre choix de (h,k) permettant des équilibres de population bi-alléliques, c'est-à-dire des fixations seulement partielles de l'allèle forcé (cas de coexistence **c** et **d**). Le cas **e** est une onde d'éradication mais dans laquelle la population résiduelle derrière le pic de l'onde est bi-allélique.

FIGURE 3.3 – Représentations schématiques des régimes possibles pour le modèle de forçage génétique de KLÄY, GIRARDIN, CALVEZ et DÉBARRE 2023 avec conversion dans le zygote pour différents choix de paramètres (h,k). Figures tirées de KLÄY, GIRARDIN, CALVEZ et DÉBARRE 2023.

aléatoire exceptionnellement grand en sens contraire de l'onde et ont ainsi l'opportunité de fonder une nouvelle colonie dans le sillage de l'onde, avant que des individus porteurs de l'allèle forcé ne réalisent eux aussi par hasard un déplacement dans cette nouvelle colonie et y initient un nouveau processus de forçage génétique. De nombreuses simulations numériques et des arguments heuristiques ont permis de dresser un parallèle formel entre ces phénomènes et des **processus de Galton-Watson spatialisés**. Ainsi la valeur de la capacité de charge de la population a pu être mise en relation avec la probabilité d'un événement de recolonisation.

3.4 Conséquences

Biologiquement, les résultats de Girardin et Débarre 2021 et de Kläy 2023 encouragent à **ne pas négliger la structuration spatiale** dans les modèles mathématiques pour le forçage génétique. Des phénomènes déterministes (boucles de rétroaction démographique spatialisée produites par des gradients de population) ou aléatoires (événements rares de recolonisation) peuvent avoir un impact significatif sur la propagation du gène forcé et sont susceptibles d'entrainer l'échec de la fixation.

Mathématiquement, vérifier que les limites singulières $r \to +\infty$ écrites formellement dans Kläy, Girardin, Calvez et Débarre 2023 sont bien rigoureuses est un problème intéressant et qui pourrait trouver d'autres applications. L'article Strugarek et Vauchelet 2016 ne démontre ces passages à la limite que pour des intervalles temporels $[0, T]$ bornés, alors que pour étudier les phénomènes de propagation et les ondes progressives il faut précisément pouvoir prendre $T = +\infty$. L'existence des ondes progressives pour les différents modèles étudiés reste d'ailleurs une question en suspens.

Un autre prolongement intéressant se trouve dans le potentiel **phénomène de tirage non local dans les situations de course-poursuite**. Quand un front d'invasion non porteur de l'allèle forcé précède un front d'invasion de fixation de l'allèle forcé, l'allèle forcé peut-il bénéficier de l'espace inoccupé devant le premier front d'invasion pour améliorer sa propre vitesse de fixation ? Des calculs préliminaires pour le modèle (3.9) indiquent que le régime $r > 1$, $s < \frac{1}{2}$ (forçages génétiques de suppression légère de population) est probablement compatible avec un phénomème de tirage non local. Dans un régime non localement tiré, la vitesse du front de fixation de l'allèle forcé serait alors comprise entre $2\sqrt{1-2s}$ (vitesse du front de fixation de l'allèle forcé dans une population sauvage à l'équilibre) et $2\sqrt{r(1-s)-s}$ (vitesse du front d'invasion d'une population homozygote porteuse de l'allèle forcé dans un espace inoccupé).

Chapitre 4

L'agroécologie

Nos ancêtres utilisaient des épices naturelles pour le bouillon, et avec ces épices naturelles, ils étaient en bonne santé et vivaient longtemps. Pourquoi utilisons-nous maintenant des bouillons qui nous rendent malades ?

Mariama Sonko, présidente du mouvement paysan et écoféministe panafricain « Nous sommes la solution »

Peu après ma prise de poste à l'Institut Camille Jordan à Lyon, j'ai été mis en contact par mon collègue T. Lepoutre avec deux membres du Laboratoire de Biologie et Biométrie Évolutive (LBBE), B. Boussau et É. Tannier. Ils souhaitaient collaborer avec un mathématicien pour un projet de thèse autour de **l'agroécologie, au croisement de l'écologie et de l'agronomie**. Enthousiasmé à la fois par l'actualité du sujet et par l'adéquation avec mes compétences d'analyste, j'ai saisi l'opportunité sans hésiter. Ce chapitre présente les résultats issus de cette thèse.

4.1 Contextualisation

4.1.1 Contextualisation agroécologique

Il s'agissait plus précisément de modéliser et analyser l'**agroécosystème de la betterave sucrière**, menacée chaque année par des invasions de pucerons porteurs de la jaunisse, maladie dont les betteraves ne guérissent pas et qui produit une chute de leur rendement en sucre. Tandis que l'agriculture intensive dominante répond habituellement à cette menace par l'emploi de pesticides néonicotinoïdes, B. Boussau et É. Tannier souhaitaient étudier la faisabilité de solutions sans pesticides fondées sur des prédateurs et parasitoïdes naturels des pucerons : coccinelles, chrysopes, trichogrammes. Ces auxiliaires de lutte sont déjà utilisés lors de lâchers ponctuels à effet éphémère, mais B. Boussau et É. Tannier étaient intéressés par la possibilité de favoriser l'installation durable de ces espèces dans le voisinage des champs de betterave en repensant la géométrie et la composition des champs et des paysages agricoles. Est-il raisonnable de sacrifier une petite fraction de la superficie totale du champ pour y installer des bandes fleuries et des haies, agissant comme des refuges à biodiversité, pour que les ennemis naturels des pucerons puissent

y prospérer et avoir ensuite un rayon d'action protégeant l'ensemble du champ ? Si oui, quelle est la **stratégie optimale** ?

La contradiction entre, d'une part, emploi des néonicotinoïdes pour préserver la filière betterave et, d'autre part, protection de l'environnement et de la santé humaine, dégradés par ces mêmes néonicotinoïdes, a été examinée de près ces dernières années, y compris par le grand public et le monde politique. En France, l'Institut Technique de la Betterave se propose de coordonner les différentes tentatives théoriques comme expérimentales d'apporter des solutions.

4.1.2 État de l'art biomathématique

Le problème d'optimisation exposé informellement ci-dessus comporte évidemment une forte composante mathématique. Plus généralement, la littérature en agroécologie a exprimé de fortes attentes vis-à-vis de la modélisation mathématique (Alexandridis et al. 2021 ; Benítez, Rosell et Perfecto 2022 ; Vandermeer et Perfecto 2017). Les théories de l'écologie et de l'agronomie sont toutes deux fortement mathématisées et les croiser pour obtenir une théorie agroécologique générale et robuste est donc un enjeu interdisciplinaire dans lequel un profil tel que le mien trouve toute sa place.

Le problème de la mathématisation de systèmes agricoles n'est pas nouveau. Les travaux pionniers de Lotka 1924 et Volterra 1926 étaient eux-mêmes motivés par de telles applications, notamment pour la pêche.

Sur l'agroécosystème de la betterave sucrière, je n'ai pas connaissance de modèles de réaction-diffusion antérieurs à ceux que je vais présenter ci-dessous. Mais il s'agit d'un problème qui possède une forme de généralité théorique qui se retrouve dans de nombreux articles modélisant d'autres filières végétales victimes de ravageurs. Je peux citer des travaux sur, par exemple et sans prétention à l'exhaustivité, les oliviers infectés par une bactérie *Xyllela fastidiosa* que leur transmettent les cercopes des prés, étudiés dans Anita, Capasso, Montagna et Scacchi 2022, les vignes infectées par le mildiou que leur transmettent les oomycètes aéroportés, étudiées dans Mammeri, Burie, Langlais et Calonnec 2014, les feuilles de cafés infectées par la rouille orangée transmise par un champignon aéroporté, étudiées dans Djuikem et al. 2021, les cannes à sucre dévorées par des insectes foreurs, étudiées dans Potgieter, van Vuuren et Conlong 2013, les cacaoyers infectés eux aussi par des oomycètes qui leur transmettent la pourriture brune, étudiés dans Nembot Fomba et al. 2021, les marronniers agressés par des insectes mineurs, étudiés dans Magal, Cosner, Ruan et Casas 2008.

Les articles suscités proposent des analyses allant jusqu'à la stabilité des équilibres et la contrôlabilité du système. Notre intention était d'aller significativement plus loin en étudiant des propriétés d'optimisation et de propagation.

4.2 Un modèle de réaction-diffusion pour l'agroécosystème de la betterave sucrière

4.2.1 Modélisation

Inspirés par le modèle non spatialisé de Moore, Borer et Hosseini 2009 croisant **épidémiologie de maladie infectieuse à transmission vectorielle et prédation**, nous avons proposé le système de

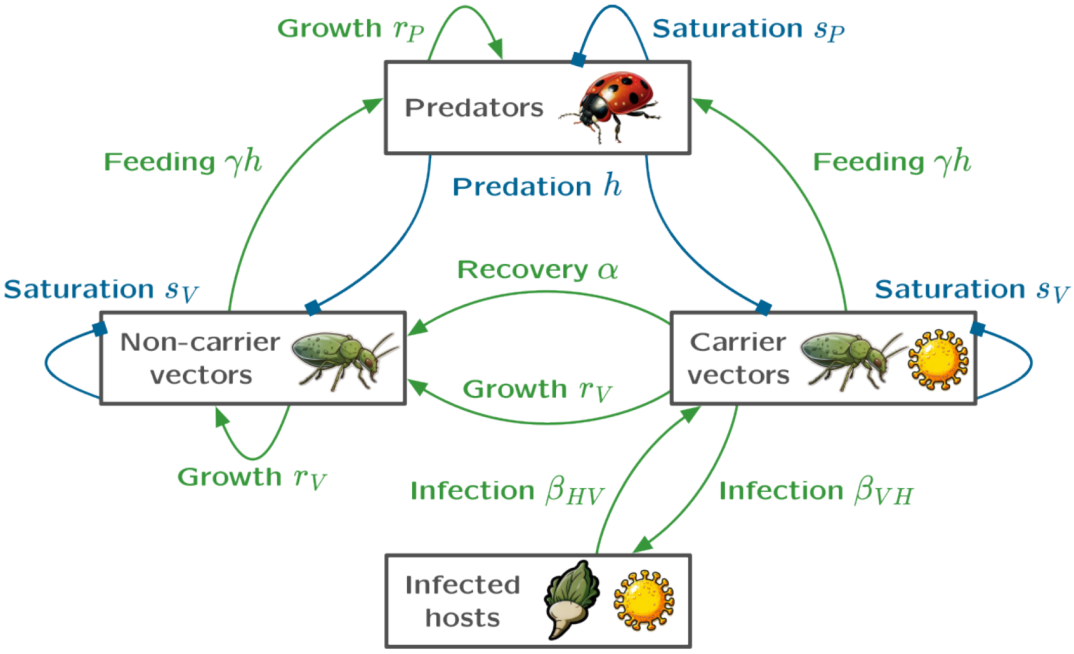


FIGURE 4.1 – Représentation schématique des interactions écologiques et épidémiologiques entre les différentes densités de population du système (4.1). Figure tirée de MAUCOURT 2024.

réaction-diffusion suivant :

$$\begin{cases} \partial_t I = \beta_{VH}(H-I)V_{\mathrm{I}}, \\ \partial_t V_{\mathrm{I}} = \sigma_V \Delta V_{\mathrm{I}} + \beta_{HV} I V_{\mathrm{S}} - \alpha V_{\mathrm{I}} - d_V V_{\mathrm{I}} - s_V(V_{\mathrm{S}}+V_{\mathrm{I}})V_{\mathrm{I}} - hPV_{\mathrm{I}}, \\ \partial_t V_{\mathrm{S}} = \sigma_V \Delta V_{\mathrm{S}} - \beta_{HV} I V_{\mathrm{S}} + \alpha V_{\mathrm{I}} - d_V V_{\mathrm{S}} - s_V(V_{\mathrm{S}}+V_{\mathrm{I}})V_{\mathrm{S}} - hPV_{\mathrm{S}} + b_V(V_{\mathrm{S}}+V_{\mathrm{I}}), \\ \partial_t P = \sigma_P \nabla \cdot \left(\frac{r_P}{s_P} \nabla \left(\frac{s_P P}{r_P} \right) \right) + \gamma h (V_{\mathrm{S}}+V_{\mathrm{I}})P + r_P P - s_P P^2, \end{cases} \tag{4.1}$$

complété par des conditions initiales ou de bord appropriées selon le contexte. Dans ce système, $I(t,x)$ est la densité de population des hôtes (betteraves) infectés, $V_{\mathrm{I}}(t,x)$ et $V_{\mathrm{S}}(t,x)$ sont les densités de population des insectes vecteurs (pucerons) respectivement virulifères (porteurs du virus) et avirulifères (non porteurs du virus) et $P(t,x)$ est la densité de population de prédateurs (ou parasitoïdes). H est la densité de population de l'ensemble des hôtes, de sorte que $H-I$ est celle des hôtes non infectés ; il est supposé que la densité totale d'hôtes est indépendante du temps, de sorte que $\partial_t(H-I+I)=0$ et donc l'équation superflue $\partial_t(H-I) = -\beta_{VH}(H-I)V_{\mathrm{I}}$ est retirée d'office du système. Les paramètres β_{VH}, σ_V, β_{HV}, α, d_V, s_V, h, b_V, r_P, σ_P, γ, s_P qui mesurent les caractéristiques des espèces ainsi que les interactions épidémiologiques et écologiques entre espèces sont tous strictement positifs et, comme on l'expliquera ci-dessous, seront des fonctions possiblement hétérogènes de la variable spatiale x. Les interactions sont résumées schématiquement sur la Figure 4.1.

Les betteraves sont immobiles et leur cycle de vie et de reproduction est lent devant la temporalité de l'invasion. Elles n'ont donc pas de terme de dispersion dans leur équation. Les vecteurs et leurs prédateurs, eux, explorent activement le champ. Une attention particulière a été apportée à leurs stratégies d'exploration.

Les pucerons sont bien plus petits que les betteraves et découvrent chaque année par hasard le champ sans en avoir une perception d'ensemble. Ils y mènent donc une marche aléatoire uniforme, modélisée par

un laplacien. Porter ou non le virus de la jaunisse n'impacte pas cette marche aléatoire et les taux de diffusion des deux sous-populations de pucerons sont donc identiques.

Le terme de diffusion-advection non conservatif de prime abord plus complexe

$$\nabla \cdot \left(\frac{r_P}{s_P} \nabla \left(\frac{s_P P}{r_P} \right) \right) = \Delta P + \nabla \ln \left(\frac{s_P}{r_P} \right) \cdot \nabla P + \Delta \ln \left(\frac{s_P}{r_P} \right) P \tag{4.2}$$

permet pour le prédateur généraliste P ce que l'écologie théorique appelle une **distribution idéale libre** (Fretwell et Lucas 1969) en l'absence de pucerons quand le taux de croissance intrinsèque r_P ou le taux de saturation s_P dépendent de x. Sans trop entrer dans les détails, en affirmant que les prédateurs sont capables d'une distribution idéale libre en l'absence de pucerons, on affirme que les prédateurs ont une connaissance fine et globale du champ et de sa distribution de ressources et s'y sont adaptés au fil des générations pour minimiser la compétition intraspécifique et maximiser leur valeur sélective (fitness) en adoptant **une distribution de population proportionnelle à celle des ressources**. Cette distribution idéale libre est étudiée mathématiquement de longue date (en particulier depuis Cantrell, Cosner, Deangelis et Padron 2007). Ici, l'équation satisfaite par P en l'absence de V_I et V_S, $\partial_t P = \sigma_P \nabla \cdot \left(\frac{r_P}{s_P} \nabla \left(\frac{s_P P}{r_P} \right) \right) + r_P P - s_P P^2$, admet exactement $\frac{r_P}{s_P}$ comme solution stationnaire. Quand $\frac{r_P}{s_P}$ est spatialement homogène, l'opérateur de dispersion idéale libre se réduit à un laplacien. Outre sa vraisemblance écologique, la distribution idéale libre présente l'avantage mathématique considérable de mettre en relation simple le contrôle exercé par l'agent humain sur le champ et le contrôle ressenti par la population d'insectes vecteurs, qui sont respectivement les hétérogénéités des coefficients du système et la densité de population des prédateurs.

4.2.2 Analyse structurale du système : hiérarchie et sous-système monotone

Le système (4.1) ne satisfait pas de principe de comparaison mais bénéficie par contre d'une **structure hiérarchique** particulière : l'interaction entre I et P se fait au travers des intermédiaires V_I et V_S. Cette structure produit des linéarisations à l'équilibre qui sont triangulaires par bloc et dont l'analyse spectrale est donc facilitée. Cette observation a permis de pousser relativement loin l'analyse des propriétés de persistance, extinction et propagation des solutions du système.

En outre, en définissant la densité de population totale de vecteurs $V = V_\mathrm{I} + V_\mathrm{S}$, une formulation équivalente peut être obtenue :

$$\begin{cases} \partial_t I = \beta_{VH}(H - I)V_\mathrm{I}, \\ \partial_t V_\mathrm{I} = \sigma_V \Delta V_\mathrm{I} + \beta_{HV} I(V - V_\mathrm{I}) - \alpha V_\mathrm{I} - d_V V_\mathrm{I} - s_V V V_\mathrm{I} - hPV_\mathrm{I}, \\ \partial_t V = \sigma_V \Delta V + (b_V - d_V)V - s_V V^2 - hPV, \\ \partial_t P = \sigma_P \nabla \cdot \left(\frac{r_P}{s_P} \nabla \left(\frac{s_P P}{r_P} \right) \right) + \gamma hPV + r_P P - s_P P^2. \end{cases} \tag{4.3}$$

Dans ce système, si $P = 0$, l'équation sur V devient découplée et le couple épidémique (I, V_I) satisfait alors un système où V joue le rôle d'un coefficient spatiotemporellement hétérogène :

$$\begin{cases} \partial_t I = \beta_{VH}(H - I)V_\mathrm{I}, \\ \partial_t V_\mathrm{I} = \sigma_V \Delta V_\mathrm{I} + \beta_{HV} I(V - V_\mathrm{I}) - (\alpha + d_V + s_V V)V_\mathrm{I}. \end{cases} \tag{4.4}$$

Ce système est **localement coopératif**, quand (I, V_I) prend ses valeurs dans $[0, H] \times [0, V]$. Au-delà, dans $(\mathbb{R}^+)^2 \setminus ([0, H] \times [0, V])$, le système a un linéarisé coopératif, complètement couplé au voisinage

de (t,x) si $V(t,x) > 0$, et des termes non linéaires qui sont seulement quadratiques et compétitifs : il s'agit d'une variante parabolique dégénérée des systèmes de Fisher-KPP non monotones présentés au Chapitre 2. Si $P \neq 0$, la même observation reste vraie mutatis mutandi, mais il devient alors difficile de connaitre le sillage du front d'invasion du couple (V,P). Même quand les coefficients du système (4.3) sont spatialement homogènes, la convergence vers un équilibre n'a pas pu être établie dans le travail antérieur Pan et Lin 2021. Dans des modèles similaires avec des réponses fonctionnelles Holling du deuxième type, il est connu que des bifurcations de Turing se produisent, comme le rappellent Madec, Casas, Barles et Suppo 2017 par exemple.

4.2.3 À la recherche de la stratégie de biocontrôle optimale

L'étude de stratégies de biodiversification spatiale revient à rendre certains coefficients dépendants de la variable spatiale x et à étudier l'impact des hétérogénéités. Typiquement, si le champ $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ est partitionné en une zone pleine de plantes hôtes $\Omega_1 \subset \Omega$ et une zone pleine de refuges à biodiversité $\Omega_2 \subset \Omega$, H est alors proportionnel à l'indicatrice de Ω_1 et on peut raisonnablement émettre l'hypothèse que les paramètres du système sont des fonctions affines de H (autrement dit, des fonctions constantes par morceaux constantes dans Ω_1 et constantes dans Ω_2). Il s'agit alors de trouver un ensemble Ω_1 optimal par rapport à un critère, par exemple quand Ω est un domaine borné, la récolte finale de betteraves non infectées :

$$\eta = \int_\Omega H(x) - \lim_{t\to+\infty} I(t,x)\mathrm{d}x = \int_\Omega H(x)\mathrm{e}^{-\beta_{VH}\int_0^{+\infty} V_\mathrm{I}(t,x)\mathrm{d}t}\mathrm{d}x. \tag{4.5}$$

La recherche du compromis entre l'action de biocontrôle exercée sur les insectes vecteurs, qui encourage à augmenter la superficie de Ω_2, et la préservation de la récolte, qui encourage à la diminuer, donne alors lieu à un **problème d'optimisation non linéaire** original.

Comme je l'expliquerai ci-dessous, plusieurs critères quantitatifs distincts peuvent en fait être proposés et il faut alors espérer qu'il existe une unique stratégie qui optimise simultanément tous les critères.

4.3 Résultats et conjectures

Nous avons donc proposé un sujet de thèse autour de ce modèle en 2021. L'étudiant B. Maucourt, issu du M2 de mathématiques appliquées de Lyon, a manifesté son intérêt et a obtenu une bourse de l'école doctorale InfoMaths. Pendant sa thèse, de 2021 à 2024, il a étudié les propriétés des solutions du système (4.1) posé, d'abord dans un domaine borné, puis dans un champ unidimensionnel périodique. Le manuscrit de thèse est en ligne (Maucourt 2024). Les démonstrations utilisent le principe de comparaison des équations scalaires combiné avec la structure hiérarchique du système pour contourner l'absence de principe de comparaison complet, une **inégalité de Harnack parabolique remarquable car sans décalage en temps** et due à Húska 2006, des **inégalités de Pólya-Szegö et de Talenti**, ainsi que des arguments de **théorie spectrale** et de **théorie de l'homogénéisation**. De nombreuses simulations numériques accompagnent ces démonstrations, avec des valeurs de paramètres réalistes tirées de la littérature de biologie et d'échanges avec le personnel scientifique de l'Institut Technique de la Betterave. Ces simulations permettent de prendre un recul intéressant sur les théorèmes démontrés et de formuler plusieurs conjectures encourageant à des prolongements du travail.

4.3.1 En domaine borné

Persistance et extinction

Dans le domaine borné Ω, B. Maucourt a d'abord montré avec mon aide comment le signe d'une certaine **valeur propre principale** λ_1 indique si le couple $(V_\mathrm{I}, V_\mathrm{S})$ converge asymptotiquement vers $(0,0)$ ou bien si au contraire $\liminf_{t\to+\infty} \inf_{x\in\Omega} V_\mathrm{I}(t,x) > 0$, auquel cas $I(t,x) \to H(x)$ uniformément. Dans le premier cas, la contamination du champ n'est que transitoire, tandis que dans le second, elle est asymptotiquement totale. Ce critère spectral permet donc de **prévoir le succès ou l'échec de la stratégie de biocontrôle**. Ce travail a donné lieu à la publication de l'article Girardin et Maucourt 2023, dont le principal résultat est restitué ci-dessous.

Théorème 4.3.1 (Girardin et Maucourt 2023)**.** *Soit $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ un domaine borné régulier.*

Supposons que $(H, d_V, b_V, r_P) \in \left(C^{2+\alpha}(\overline{\Omega}, \mathbb{R}^{+\star})\right)^4$ et $(\beta_{VH}, \sigma_V, \sigma_P, \beta_{HV}, \alpha, s_V, h, s_P, \gamma) \in \left(\mathbb{R}^{+\star}\right)^9$.

Soit (I, V_I, V, P) la solution du système (4.3) auquel on adjoint des conditions initiales $(I_\mathrm{ini}, V_\mathrm{I,ini}, V_\mathrm{ini}, P_\mathrm{ini}) \in \{0\} \times C_b(\overline{\Omega}, \mathbb{R}^+)^3$ et des conditions de bord $\partial_\nu V_\mathrm{I} = \partial_\nu V = \partial_\nu \frac{s_P P}{r_P} = 0$ sur $\partial\Omega$ avec ν la normale sortante unitaire.

Soit λ_1 la valeur propre principale de l'opérateur $-\sigma_V \Delta - b_V + d_V + \frac{h}{s_P} r_P$ avec conditions de Neumann au bord de Ω. Soit φ_1 l'unique fonction propre principale associée qui satisfait $\min_\Omega \varphi_1 = 1$.

Alors, si $\lambda_1 > 0$ et $P_\mathrm{ini} \neq 0$, on a :

1. $\lim_{t\to+\infty} \sup_{x\in\Omega} \left|(V,P)(t,x) - \left(0, \frac{r_P(x)}{s_P}\right)\right| = 0$;
2. *si de plus $V_\mathrm{I,ini} \neq 0$, alors $\liminf_{t\to+\infty} \inf_{x\in\Omega} I(t,x) > 0$;*
3. *plus précisément, s'il existe $\varepsilon > 0$ tel que $\lambda_1 > h\varepsilon$, $|P_\mathrm{ini} - r_P/s_P| \leq \varepsilon$ et $V_\mathrm{ini} \leq \varepsilon$, alors, pour tout $t > 0$ et $x \in \Omega$,*

$$\begin{cases} V(t,x) \leq \max_\Omega(V_\mathrm{ini}) \max_\Omega(\varphi_1) \mathrm{e}^{-(\lambda_1 - h\varepsilon)t}, \\ \sup_{(t,x)\in\mathbb{R}^+\times\Omega} \dfrac{I(t,x)}{H(x)} \leq 1 - \mathrm{e}^{-\beta_{VH} \frac{\max_\Omega(V_\mathrm{ini}) \max_\Omega(\varphi_1)}{\lambda_1 - h\varepsilon}}. \end{cases} \tag{4.6}$$

En outre, si $\lambda_1 < 0$ et $V_\mathrm{I,ini} \neq 0$, on a :

1. $\liminf_{t\to+\infty} \inf_{x\in\Omega} V_\mathrm{I}(t,x) > 0$;
2. $\lim_{t\to+\infty} \sup_{x\in\Omega} |I(t,x) - H(x)| = 0$.

Le théorème s'étend sans grande difficulté aux cas où tous les paramètres sont spatialement hétérogènes. De même, la régularité $C^{2+\alpha}$ des coefficients n'est pas minimale mais permet de garantir que l'équilibre $(I, V_\mathrm{I}, V_\mathrm{S}, P) = (0,0,0, r_P/s_P)$ est une solution classique. L'hypothèse $\min_\Omega H > 0$ pourrait être relâchée en $\min_\Omega H = 0 < \max_\Omega H$, mais au prix d'un travail supplémentaire et en notamment en remplaçant l'asymptotique $\liminf_{t\to+\infty} \inf_{x\in\Omega} I(t,x) > 0$ par $\liminf_{t\to+\infty} \sup_{x\in\Omega} I(t,x) > 0$.

Quand $\lambda_1 > 0$, la stratégie de biocontrôle est un succès : la densité de population de vecteurs est amenée à l'extinction et la perte de récolte est finie. Quand $\lambda_1 < 0$, la stratégie de biocontrôle échoue : tout le champ finit contaminé. Quand les coefficients hétérogènes H, d_V, b_V, r_P sont des fonctions affines d'une même distribution de ressources $R \geq 0$ dont la norme L^1 est fixée (l'aire dédiée aux refuges de biodiversité est fixée), ce critère spectral est amélioré en augmentant la fréquence des hétérogénéités spatiales du champ, jusqu'à atteindre la borne supérieure dans la limite d'homogénéisation de R. En interprétant écologiquement la valeur propre principale comme dans les Chapitres 1 et 2, **l'homogénéisation maximise le taux de décroissance intrinsèque des pucerons**.

Ci-dessous, j'explique brièvement pourquoi le cas critique $\lambda_1 = 0$ a été laissé de côté dans notre article. Cette explication donnera également des indications sur la démonstration dans les cas $\lambda_1 > 0$ et $\lambda_1 < 0$.

Quel que soit le signe de λ_1, P est au-dessus d'une sous-solution $\underline{P}$ qui converge uniformément en espace et exponentiellement en temps vers r_P/s_P. En réinjectant, on trouve que V est en dessous d'une sur-solution $\overline{V}$, qui satisfait une équation de la forme

$$\partial_t \overline{V} - \sigma_V \Delta \overline{V} = \left(b_V - d_V - \frac{h}{s_P} r_P\right) \overline{V} - s_V \overline{V}^2 + h\kappa \mathrm{e}^{-\rho t} \overline{V} \tag{4.7}$$

avec $\kappa \in \mathbb{R}^{+\star}$ et ρ strictement positif et strictement inférieur à la valeur propre principale de l'opérateur $-\sigma_P \nabla \cdot \left(\frac{r_P}{s_P} \nabla \left(\frac{s_P P}{r_P}\right)\right) + r_P$. Quand $\lambda_1 = 0$, on peut alors construire classiquement une sur-solution supplémentaire de la forme $\overline{\overline{V}} : (t,x) \mapsto \frac{C\varphi_1(x)}{1+t}$, pour laquelle on a en effet (en omettant des arguments t et x par concision) :

$$\begin{aligned} \partial_t \overline{\overline{V}} - \sigma_V \Delta \overline{\overline{V}} - \left(b_V - d_V - \frac{h}{s_P} r_P\right) \overline{\overline{V}} + s_V \overline{\overline{V}}^2 - h\kappa \mathrm{e}^{-\rho t} \overline{\overline{V}} &\geq \frac{C\varphi_1}{(1+t)^2} \left(-1 + C s_V \varphi_1 - h\kappa \mathrm{e}^{-\rho t}(1+t)\right) \\ &\geq 0 \quad \text{si } C \text{ est choisi suffisamment grand.} \end{aligned} \tag{4.8}$$

La fonction V est donc $O(1/t)$. Mais une convergence si lente n'est pas a priori suffisante pour borner $\int_\Omega \int_0^{+\infty} V_{\mathrm{I}}(t,x)\mathrm{d}t\mathrm{d}x$ et donc pour assurer la finitude de la perte de récolte. Nos tentatives d'améliorations successives des sur- et sous-solutions pour parvenir à une intégrabilité de V_{I} en dépit de la non intégrabilité de cette première sur-solution sont restées infructueuses. Les simulations numériques de B. Maucourt n'ont pas permis d'estimer le taux de convergence. La question reste donc pleinement ouverte et, faute d'intuition claire, je ne me risquerai pas à graver dans le marbre une conjecture ici.

Optimisation de la récolte asymptotique

B. Maucourt a ensuite collecté un certain nombre de résultats sur la récolte quand $\lambda_1 > 0$, plus précisément sur **l'optimisation d'une approximation linéaire de la récolte** par rapport à la dépendance spatiale des coefficients et par rapport aux conditions initiales, ainsi que sur la limite d'homogénéisation de la récolte et de son approximation. Mis ensemble, ses résultats analytiques et ses observations numériques montrent en premier lieu que **la stratégie optimale pour l'approximation de la récolte dépend fortement de la distribution initiale de pucerons** et confirment que la linéarisation de la récolte peut être proche de la récolte non linéarisée.

Numériquement, il parait nettement préférable de placer les refuges de sorte qu'il y ait ségrégation entre les betteraves et le support de $V_{\mathrm{I,ini}}$, c'est-à-dire de sorte que $H(x)V_{\mathrm{I,ini}}(x) \simeq 0$ pour tout $x \in \Omega$. Estimer la récolte en remplaçant dans la formule (4.5) $V_{\mathrm{I}}(t,x)$ par un multiple de $\mathrm{e}^{-\lambda_1 t}\varphi_1(x)$, où φ_1 est la fonction propre principale associée λ_1, comme nous l'avons fait pour l'estimation du Théorème 4.3.1, devient donc peu intéressant puisque l'information capitale sur l'impact de la distribution initiale est perdue. Pour autant, l'impact de la condition initiale sur le système non linéaire est un problème trop difficile et passer par une linéarisation préalable semble nécessaire à l'analyse rigoureuse. Un premier développement limité conduit à :

$$\eta = \int_\Omega H(x) \left(1 - \beta_{VH} \int_0^{+\infty} V_{\mathrm{I}}(t,x)\mathrm{d}t\right) \mathrm{d}x + o(\|V_{\mathrm{I}}\|_{L^1(\mathbb{R}^{+\star}\times\Omega)}). \tag{4.9}$$

Une intégration par parties de l'équation satisfaite par V_{I} multipliée par une fonction test $\varphi \in \mathcal{C}^2(\Omega) \cap$

$C_b(\overline{\Omega})$ satisfaisant des conditions de Neumann au bord de Ω conduit de même à :

$$-\int_\Omega V_{\mathrm{I,ini}}\varphi = \int_\Omega \left(\sigma_V \Delta\varphi - \left(\alpha + d_V + h\frac{r_P}{s_P}\right)\varphi\right) \|V_\mathrm{I}\|_{L^1(\mathbb{R}^{+\star})} + o(\|V_\mathrm{I}\|_{L^1(\mathbb{R}^{+\star}\times\Omega)}). \tag{4.10}$$

En choisissant comme fonction test φ l'unique solution u du problème elliptique avec terme source suivant :

$$\begin{cases} -\sigma_V \Delta u = -\left(\alpha + d_V + h\frac{r_P}{s_P}\right) u + \beta_{VH} H & \text{dans } \Omega, \\ \partial_n u = 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \tag{4.11}$$

problème bien posé par inversibilité de l'opérateur linéaire associé, on obtient :

$$\int_\Omega V_{\mathrm{I,ini}} u = \|\beta_{VH} H V_\mathrm{I}\|_{L^1(\mathbb{R}^{+\star}\times\Omega)} + o(\|V_\mathrm{I}\|_{L^1(\mathbb{R}^{+\star}\times\Omega)}), \tag{4.12}$$

qui permet finalement d'écrire la **récolte linéarisée** d'une manière compacte qui ne dépend plus que des données du modèle et qui préserve l'impact de la condition initiale :

$$\eta_L = \|H\|_{L^1(\Omega)} - \|V_{\mathrm{I,ini}} u\|_{L^1(\Omega)}. \tag{4.13}$$

Quand $V_{\mathrm{I,ini}}$ est connue, le problème d'optimisation se ramène donc à trouver une distribution des refuges qui donne une fonction u qui minimise le produit scalaire de u avec $V_{\mathrm{I,ini}}$.

B. Maucourt a travaillé en ce sens avec par exemple des réarrangements décroissants qui permettent de montrer que, quand la condition initiale $V_{\mathrm{I,ini}}$ est radialement strictement décroissante dans $\Omega = [-L, L]$, la stratégie d'homogénéisation du champ, qui homogénéise les coefficients et la fonction $u = \frac{\beta_{VH} H}{\alpha + d_V + \frac{h}{s_P} r_P}$ et qui donne la récolte linéaire

$$\eta_L = |\Omega| H - \frac{\beta_{VH} H}{\alpha + d_V + \frac{h}{s_P} r_P} \|V_{\mathrm{I,ini}}\|_{L^1(\Omega)}, \tag{4.14}$$

est strictement sous-optimale.

Mais **la distribution initiale des pucerons est aléatoire** en général. Après des échanges avec l'Institut Technique de la Betterave et la startup Greenshield, B. Maucourt a émis l'hypothèse que la distribution initiale suit une loi aléatoire spatialement uniforme : les premiers pucerons, déposés par le vent, ont une position qui suit une loi aléatoire uniforme et le nombre de pucerons ainsi déposés suit une loi aléatoire qui ne dépend pas de cette position. En notant, avec un léger abus de notation, $\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}]$ l'espérance en n'importe quel point $x \in \Omega$ de la loi aléatoire donnant le nombre de pucerons déposés en x, il s'ensuit par positivité de $V_{\mathrm{I,ini}} u$ que

$$\mathbb{E}[\eta_L] = \|H\|_{L^1(\Omega)} - \mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}] \|u\|_{L^1(\Omega)}. \tag{4.15}$$

Ce faisant, la distribution initiale aléatoire est en fait ramenée à une distribution initiale déterministe homogène valant la constante $\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}]$ en tout point $x \in \Omega$. Je laisse les symboles $\mathbb{E}$ ci-dessous pour conserver la mémoire de cet aléas dans la modélisation mais il s'agit donc bien de calculs purement déterministes.

Ci-dessous, je restitue les grandes lignes de la démonstration de B. Maucourt sur l'optimisation de $\mathbb{E}[\eta_L]$.

Il a supposé, en cohérence avec notre article Girardin et Maucourt 2023, que α, s_P, h et β_{VH} ne dépendent pas de x tandis que r_P, d_V et H sont des fonctions affines d'une même distribution de refuges

$R \geq 0$. En dérivant deux fois par rapport à R l'équation elliptique qui définit $u = u_R$ et en appliquant le principe du maximum, il a trouvé que $R \mapsto u_R$ est concave, puis que $R \mapsto \mathbb{E}[\eta_L]$ l'est également. Il y a au plus un point critique $R^\star$ dans l'ensemble des admissibles, donné par $\left(\frac{\partial \mathbb{E}[\eta_L]}{\partial R}\right)_{|R=R^\star} = 0$, c'est-à-dire par l'égalité fonctionnelle :

$$\left(\frac{\partial u}{\partial R}\right)_{|R=R^\star} = \frac{1}{\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}]} \frac{\partial H}{\partial R}. \tag{4.16}$$

En substituant cette égalité dans l'équation elliptique satisfaite par $\frac{\partial u}{\partial R}$ et en posant $\xi = \alpha + d_V + \frac{h}{s_P} r_P$ (fonctionnelle linéaire de R), on trouve une relation affine entre $u_{R^\star}$ et $R^\star$,

$$\beta_{VH} \frac{\partial H}{\partial R} = \frac{\xi_{R^\star}}{\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}]} \frac{\partial H}{\partial R} + \frac{\partial \xi}{\partial R} u_{R^\star}. \tag{4.17}$$

Il est naturel de se placer dans un régime de paramètres où $\frac{\partial \xi}{\partial R} > 0$, c'est-à-dire où le taux de mortalité des vecteurs quand les prédateurs sont à l'équilibre augmente dans le refuge. De même, $\frac{\partial H}{\partial R} < 0$. Il s'ensuit que

$$u_{R^\star} = \frac{-\frac{\partial H}{\partial R}}{\frac{\partial \xi}{\partial R}} \left(-\beta_{VH} + \frac{\xi_{R^\star}}{\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}]}\right) \tag{4.18}$$

puis, en réinjectant dans l'équation elliptique satisfaite par $u_{R^\star}$, il apparait que $R^\star$ satisfait un certain problème elliptique semilinéaire avec terme source constant, coefficients constants et conditions de Neumann au bord. Par unicité, $R^\star$ est une constante. Celle-ci satisfait :

$$\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}] = \left(-\frac{\partial H}{\partial R}\right) \frac{\xi_{R^\star}^2}{\beta_{VH}\left(H_{R^\star} \frac{\partial \xi}{\partial R} + \xi_{R^\star}\left(-\frac{\partial H}{\partial R}\right)\right)}, \tag{4.19}$$

relation qu'on peut aisément vérifier bijective entre $R^\star \geq 0$ et $\mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}] > 0$ pourvu que

$$\beta_{VH} \mathbb{E}[V_{\mathrm{I,ini}}] \left(\frac{\partial \xi}{\partial R} H_0 - \frac{\partial H}{\partial R} \xi_0\right) \geq \left(-\frac{\partial H}{\partial R}\right) \xi_0^2. \tag{4.20}$$

Ainsi, si la condition initiale est en moyenne suffisamment grande au sens ci-dessus, il existe un unique $R^\star$, spatialement homogène et strictement positif, qui maximise la moyenne de la récolte linéarisée. Au contraire, si la condition initiale est en moyenne sous le seuil critique, alors des calculs similaires montrent que $\left(\frac{\partial \eta_L}{\partial R}\right)_{R=0} < 0$ et donc, par concavité, le refuge optimal est donné par $R^\star = 0$. Cette situation où il vaut mieux ne mettre aucun refuge, de prime abord surprenante, pouvait cependant être remarquée dès (4.14) : dans cette formule, il est manifeste que si $\|V_{\mathrm{I,ini}}\|_{L^1(\Omega)}$ est trop petite, alors η_L aura des variations en fonction de R proches de celles de $|\Omega|H$, qui sont celles de H et qui sont donc strictement décroissantes. Dans une telle situation, ajouter du refuge diminue donc la récolte linéarisée.

La formule (4.14) revêt en outre un intérêt supplémentaire, puisqu'elle fournit également la récolte linéarisée moyenne $\mathbb{E}[\eta_L]$ obtenue après homogénéisation du refuge (que celui-ci soit nul ou non). Des précautions sont cependant de mise : comme montré dans Maucourt 2024, les coefficients du système (4.1) homogénéisé ne sont pas les coefficients homogénéisés, du moins pas tous. En effet, et sans que cela ne soit surprenant au vu de la littérature en théorie de l'homogénéisation, le terme de dispersion idéale libre dans l'équation sur P s'homogénéise à l'aide d'une diffusivité effective. La formule (4.14) donne donc la récolte linéarisée homogénéisée optimale à condition de corriger comme il se doit les différents coefficients par les coefficients du système homogénéisé.

En conclusion de ces calculs, **l'homogénéisation est encore la meilleure stratégie pour la**

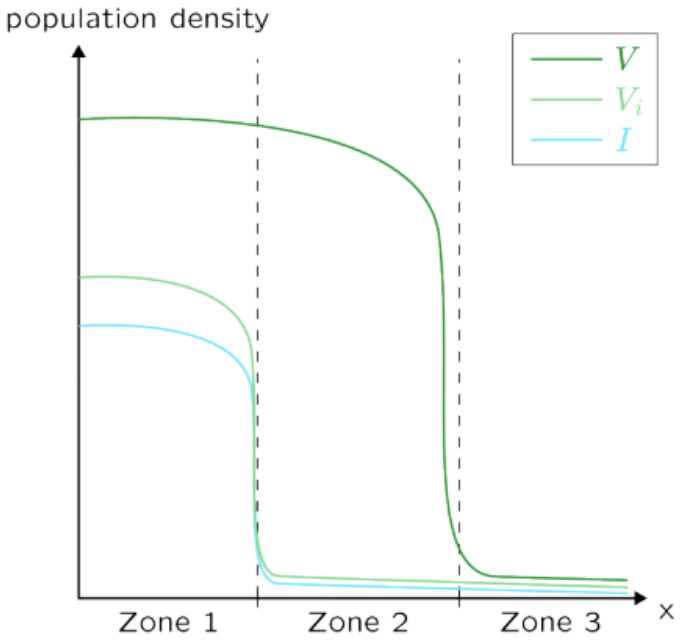


FIGURE 4.2 – Représentation schématique de la propagation asymptotique des solutions du système (4.1). Dans le régime verrouillé, la zone 2 est de longueur $O(1)$, tandis que dans les régimes localement tiré et non localement tiré, elle est de longueur $\Theta(t)$. Figure tirée de MAUCOURT 2024.

récolte linéarisée, sous condition écologiquement réaliste de loi aléatoire spatialement uniforme sur l'inoculum moyen.

Ces travaux sur la récolte, plus exploratoires que GIRARDIN et MAUCOURT 2023, constituent un chapitre du manuscrit de thèse et ont donné lieu à une prépublication déposée sur arXiv et HAL.

4.3.2 En domaine unidimensionnel non borné

Quand le domaine spatial est la droite réelle $\mathbb{R}$, le système (4.1) avec des coefficients périodiques peut donner lieu à des solutions de la forme fronts d'invasion pulsatoires. B. Maucourt n'a eu le temps dans sa thèse que d'aborder ce sujet et de formuler quelques conjectures bien argumentées, appuyées sur des articles très récents pour des modèles voisins, en particulier LIN, X. WANG et ZHAO 2024, ainsi que sur des simulations numériques.

À partir de conditions initiales correspondant à une petite introduction de pucerons virulifères et avirulifères dans un champ habité par des prédateurs à l'équilibre, et sous l'hypothèse que la valeur propre principale λ_1, cette fois-ci avec des conditions de bord périodiques plutôt que Neumann, est strictement négative de sorte qu'il y a bien prolifération des pucerons, il semble y avoir trois régimes de propagation, représentés sur la Figure 4.2, et qui rappellent le Chapitre 1 : un premier régime dans lequel l'invasion écologique de V dans le territoire occupé par P se superpose à celle de l'épidémie co-portée par I et V_I, sous la forme d'un **front verrouillé** ; un deuxième dans lequel, au contraire, l'invasion écologique est nettement plus rapide et chaque invasion prend la forme d'un **front localement tiré** ; enfin, un troisième, intermédiaire, encore mal compris, dans lequel l'invasion épidémique pourrait prendre la forme d'un **front non localement tiré** par le changement environnemental induit par l'invasion plus rapide de V.

Dans les régimes verrouillé et localement tiré, des vitesses linéairement déterminées c_lin peuvent être

calculées. Dans le régime verrouillé, il s'agit de linéariser le système satisfait par (V,P) autour de l'équilibre $(I,V_\mathrm{I},V,P)=(0,0,0,r_P/s_P)$. Dans le régime localement tiré, il s'agit de linéariser le système satisfait par (I,V_I) autour de $(I,V_\mathrm{I},V,P)=(0,0,V^\star,P^\star)$, où $(V^\star,P^\star)$ est en général le sillage indéterminé du front d'invasion du couple (V,P). Comme expliqué plus haut, il n'est pas évident que ce sillage soit un équilibre, néanmoins pour pouvoir poursuivre l'analyse il semble indispensable de supposer la convergence vers un équilibre. Les vitesses linéairement déterminées constituent ensuite des conjectures naturelles pour les vitesses asymptotiques de propagation.

L'homogénéisation minimise la vitesse linéairement déterminée pour la population totale de vecteurs, qui est également la vitesse du couple (I,V_I) dans le régime verrouillé, et il est naturel de conjecturer qu'elle minimise également la vitesse localement linéairement déterminée du couple (I,V_I) quand $(V^\star,P^\star)$ est un équilibre. L'homogénéisation semble donc être de nouveau optimale pour préserver la récolte.

Ci-dessous, j'explique ces conjectures de verrouillage ou de tirage non local de B. Maucourt, dans le cas simplifié où on retire le biocontrôle en fixant $P=0$. Au vu du Chapitre 1 sur le tirage non local et le verrouillage, il est naturel pour comprendre la situation de réécrire le système satisfait par $W=(I,V_\mathrm{I})^\mathrm{T}$ sous la forme matricielle suivante :

$$\partial_t W=\begin{pmatrix}0&0\\0&\sigma_V\partial_{xx}\end{pmatrix}W+\begin{pmatrix}0&\beta_{VH}H\\\beta_{HV}V&-\alpha-d_V-s_VV\end{pmatrix}W-\left(\begin{pmatrix}0&\beta_{VH}\\\beta_{HV}&0\end{pmatrix}W\right)\circ W \tag{4.21}$$

en gardant à l'esprit que V est une hétérogénéité mobile, solution de l'équation de Fisher-KPP à coefficients périodiques $\partial_t V=\sigma_V\partial_{xx}V+V\left(b_V-d_V-s_VV\right)$, et qui se propage donc asymptotiquement à une certaine vitesse linéairement déterminée $c_V^\star>0$, comme montré dans Berestycki, Hamel et Nadin 2008 ; Gärtner et Freidlin 1979 ; Weinberger 2002. L'expérience acquise sur les systèmes de Fisher-KPP non monotones, exposée dans le Chapitre 2, pourrait alors encourager à analyser le système satisfait par W par analogie avec une équation de Fisher-KPP de la forme $\partial_t u=\partial_{xx}u+r(V)u-u^2$, une équation du Chapitre 1.

Le linéarisé à l'avant du front d'invasion de V est donné par l'opérateur elliptique périodique suivant :

$$\mathcal{L}_0=\begin{pmatrix}0&\beta_{VH}H\\0&\sigma_V\partial_{xx}-\alpha-d_V\end{pmatrix} \tag{4.22}$$

et le linéarisé dans le sillage du front d'invasion de V est donné par l'opérateur elliptique suivant :

$$\mathcal{L}_{V^\star}=\begin{pmatrix}0&\beta_{VH}H\\\beta_{HV}V^\star&\sigma_V\partial_{xx}-\alpha-d_V-s_VV^\star\end{pmatrix} \tag{4.23}$$

L'opérateur $-\mathcal{L}_0$ étant triangulaire, $\lambda_1\left(-\mathcal{L}_0\right)=0$ et, l'opérateur $-\mathcal{L}_{V^\star}$ étant coopératif,

$$\lambda_1\left(-\mathcal{L}_{V^\star}\right)<\lambda_1\left(-\begin{pmatrix}0&\beta_{VH}H\\0&\sigma_V\partial_{xx}-\alpha-d_V-s_VV^\star\end{pmatrix}\right)=0. \tag{4.24}$$

L'analogie scalaire semblerait donc être avec une équation $\partial_t u=\partial_{xx}u+r(x-c_V^\star t)u-u^2$ dans laquelle r est monotone, constant par morceaux, valant $r_1>0$ loin à gauche de $x=c_V^\star t$ et $r_2=0$ loin à droite. Il est donc naturel de conjecturer des régimes verrouillés et localement tirés, comme dans les cas (b) et (c) de la Figure 1.4 où l'on prendrait la limite $r_3=0$. Mais pour déterminer s'il y a ou non tirage non local, c'est-à-dire choisir entre le cas (b) et le cas (c), il faut contrôler précisément le comportement spectral au

voisinage de $x = c_V^\star t$.

Dans sa thèse, B. Maucourt n'est pas parvenu à aller plus loin sur le tirage non local. Ici, à l'aide du Chapitre 1, je peux prolonger l'analyse et formuler une conjecture plus explicite.

L'article Hamel, Nolen, Roquejoffre et Ryzhik 2016 confirme que la solution $V(t,x)$ converge, à un retard logarithmique près, vers une onde progressive pulsatoire de la forme $p(x - c_V^\star t, x)$ avec un profil p décroissant en sa première variable et périodique en sa seconde. Pour simplifier la suite, supposons la période spatiale des coefficients et de p normalisée à 1. Dans le repère mobile en translation, $V(t, z + c_V^\star t)$ converge donc, au retard près, vers $p(z, z + c_V^\star t)$, une fonction $1/c_V^\star$-périodique par rapport à t mais dont les variations en z ne sont en général ni monotones ni périodiques.

En remplaçant $V(t, z + c_V^\star t)$ par le profil de l'onde progressive pulsatoire $p(z, z + c_V^\star t)$ (le retard $\Theta(\ln t)$ est donc négligé), le problème spectral linéarisé qu'il s'agit d'étudier est :

$$\begin{cases} \partial_t W - \begin{pmatrix} c_V^\star \partial_z & 0 \\ 0 & \sigma_V \partial_{zz} + c_V^\star \partial_z \end{pmatrix} W - \begin{pmatrix} 0 & \beta_{VH} H(z + c_V^\star t) \\ \beta_{HV} p(z, z + c_V^\star t) & -\alpha - d_V(z + c_V^\star t) - s_V p(z, z + c_V^\star t) \end{pmatrix} W = \lambda W \\ W \quad \frac{1}{c_V^\star} - \text{périodique en temps} \\ W \geq 0 \quad \text{sur } \mathbb{R} \times \mathbb{R} \end{cases} \tag{4.25}$$

où je fais apparaitre seulement les arguments des coefficients H, p et d_V par souci de concision. La théorie spectrale principale généralisée d'un tel opérateur périodique-parabolique dégénéré coopératif est bien plus délicate que la théorie spectrale principale généralisée elliptique scalaire exploitée dans Giletti, Girardin et Matano sous presse. En s'appuyant par exemple sur Liang, Zhang et Zhao 2017 ; Girardin et Mazari sous presse, il devrait néanmoins être possible de donner un sens à la valeur propre principale généralisée $\lambda_1\left(\partial_t - \mathcal{L}_p\right)$ de l'opérateur $\partial_t - \mathcal{L}_p$ décrit dans (4.25).

Notons

$$c_{\mathrm{lin},V^\star} = \min_{\widetilde{\mu}>0} \frac{\lambda_1\left(-\mathcal{L}_{V^\star} - \widetilde{\mu}^2 \operatorname{diag}(0, \sigma_V)\right)}{\widetilde{\mu}} \tag{4.26}$$

la vitesse linéairement déterminée associée à l'opérateur $-\mathcal{L}_{V^\star}$ (c'est-à-dire la vitesse localement linéairement déterminée dans le sillage du front d'invasion de V). En suivant les heuristiques du Chapitre 1, l'identification d'un régime de tirage non local reviendrait alors à démontrer que, pour que la vitesse de propagation asymptotique $c_W^\star$ du couple W se trouve dans l'intervalle $(c_{\mathrm{lin},V^\star}, c_{\mathrm{env}})$, il faut et il suffit que

$$\mu_{c_W^\star}\left(c_V^\star - c_W^\star\right) = \lambda_1\left(\partial_t - \mathcal{L}_p\right) \quad \text{où} \quad \mu_{c_W^\star} = \min\left\{\widetilde{\mu} > 0 \;\middle|\; c_W^\star = \frac{-\lambda_1\left(-\mathcal{L}_{V^\star} - \widetilde{\mu}^2 \operatorname{diag}(0, \sigma_V)\right)}{\widetilde{\mu}}\right\}. \tag{4.27}$$

Cette condition devrait alors définir implicitement la vitesse asymptotique de propagation $c_W^\star$ du front d'invasion non localement tiré. Déterminer la solvabilité en $c_W^\star$ de (4.27) n'a rien d'aisé. Il parait en tout cas raisonnable de conjecturer qu'il existe des choix de paramètres assurant la solvabilité.

Cette heuristique encourage à tenter une preuve rigoureuse. Cependant je souligne que l'heuristique assimile un système coopératif asymptotiquement triangulaire à un système coopératif complètement couplé. La perte d'irréductibilité à l'avant du front d'invasion de V pourrait poser des difficultés supplémentaires.

Ces propriétés de propagation des solutions constituent donc des problèmes à la fois naturels, difficiles et passionnants. Dans le cas de coefficients constants, des progrès récents ont été réalisés par Lin 2026 ; Lin et Xie 2026. Dans Lin 2026, l'état envahi est $(I, V_I, V, P) = (0, 0, (b_V - d_V)/s_V, 0)$, avec ou sans biocontrôle ($P_{\mathrm{ini}} = 0$ ou $P_{\mathrm{ini}} \neq 0$). Dans Lin et Xie 2026, le biocontrôle est mis de côté ($P_{\mathrm{ini}} = 0$) mais cette fois-ci l'état

envahi est, comme dans la thèse de B. Maucourt, $(I, V_I, V) = (0, 0, 0)$. Cependant le régime intermédiaire, possiblement non localement tiré, reste essentiellement indéterminé (voir Lin et Xie 2026, Lemma 2.4).

4.4 Conséquences

Mis bout à bout, les différents chapitres de la thèse de B. Maucourt esquissent une **stratégie proche de l'optimalité**, avec une hypothèse probabiliste sur la distribution initiale des pucerons, une aire dédiée aux refuges calculée par linéarisation de la récolte et, une fois cette aire connue, une distribution homogénéisée de ces refuges qui maximise le taux de décroissance intrinsèque effectif des pucerons, maximise la récolte linéarisée de betteraves quand le biocontrôle élimine les pucerons et minimise les différentes vitesses linéairement déterminées pour la propagation asymptotique quand le biocontrôle ne parvient qu'à atténuer la prolifération des pucerons. Écologiquement, l'homogénéisation est à comprendre comme une stratégie de **biodiversification à la plus petite échelle spatiale possible**, pour favoriser le retour partout des ennemis naturels des ravageurs. Le modèle de l'agriculture intensive est au contraire connu pour amoindrir la biodiversité dans les paysages agricoles. Ainsi, agronomiquement, notre travail appuie les appels à **développer, avec une forte préoccupation pour la biodiversité, des alternatives au modèle de l'agriculture intensive**.

L'étude rigoureuse des différents régimes de propagation, et en particulier du possible tirage non local, nécessite préalablement d'étendre les résultats issus de Giletti, Girardin et Matano sous presse que j'ai présentés dans le Chapitre 1 à des systèmes coopératifs complètement couplés à coefficients spatialement périodiques et avec des taux de diffusion qui pour certains sont nuls. Cela représente un travail conséquent.

Fin 2025, j'ai rencontré un nouvel étudiant de M2, L. Gardey, à la recherche d'un sujet de thèse en mathématiques appliquées à la biologie. Je lui ai proposé de prendre la suite sur ce sujet, en stage de M2 d'abord et si possible en thèse ensuite. Grâce à un co-financement IMPT (Institut des Mathématiques pour la Planète Terre) et Inrae obtenu au printemps 2026, L. Gardey a démarré une **thèse interdisciplinaire sur des fronts d'invasion complexes en écologie**, co-dirigée par le mathématicien J. Garnier et l'écologue É. Vercken. Après avoir confirmé ou infirmé avec moi les conjectures proposées par B. Maucourt sur les **fronts d'invasion hôte-vecteur dans le modèle de l'agroécosystème de la betterave sucrière**, il étudiera avec J. Garnier les **fronts d'invasion d'un modèle pour des couples hôte-symbiote** (mutualismes mycorhiziens ou microbiens par exemple) tiré de Martignoni, Tyson, Kolodny et Garnier 2024, puis il étudiera des données issues de résultats expérimentaux de l'équipe d'É. Vercken, partiellement exploités notamment dans Dahirel et al. 2021, sur des **fronts d'invasion d'insectes haplodiploïdes** utilisés en biocontrôle, l'objectif étant de modéliser et d'analyser théoriquement la dynamique éco-évolutive du sexe-ratio des insectes le long de leur invasion. Sur le plus long terme, L. Gardey pourra ensuite combiner l'ensemble de ses résultats pour élaborer une approche large et interdisciplinaire de problèmes de biocontrôle en agroécologie pour les filières végétales, exploitant notamment mutualismes des plantes et ennemis naturels des ravageurs.

Conclusion

Les gouttes amoncelées finissent par former un lac.

Proverbe kurde

La rédaction d'une conclusion est un exercice inhabituel en mathématiques. Mais en biologie, les travaux de recherche se terminent en général par une discussion et des perspectives. Dans ce mémoire pour l'habilitation à diriger des recherches, je voudrais me risquer à proposer une conclusion. Une conclusion qui n'est bien entendu qu'une conclusion à ce que j'ai exposé dans les pages précédentes, une conclusion provisoire de mes recherches de ces dernières années, une conclusion d'étape qui doit m'aider à fermer une séquence pour mieux ouvrir la suivante.

Discussion transversale

Les quatre chapitres de ce mémoire ont montré comment **l'analyse de certaines équations de réaction-diffusion peut être motivée, alimentée et renouvelée par des questions biologiques** et quels types de réponses peuvent être attendus. La biologie des populations pose naturellement des questions relatives aux fronts d'invasion, à leur existence, à leur vitesse, à leurs sillages possibles, à leur dynamique interne.

Les quatre chapitres ont montré comment, en partant de telles questions biologiques, des questions délicates d'analyse mathématique émergent : phénomènes d'interaction à longue distance, bifurcations, turbulences, effets de seuil, limites singulières, optimisation, homogénéisation, etc. Ils ont montré comment, paradoxalement au premier regard, le principe de comparaison reste un outil fondamental pour analyser les systèmes non monotones et les équations non locales. Ils ont aussi montré comment la théorie spectrale principale est un pivot souvent incontournable de ces analyses.

Les deux derniers chapitres portent sur des modélisations mathématiques de sujets biologiques originaux et fortement d'actualité, le forçage génétique et l'agroécologie. Un long chemin a été parcouru depuis les travaux fondateurs de la première moitié du XX^{e} siècle de Lotka, Volterra, Kermack, McKendrick, Fisher, Kolmogorov, Petrovsky, Piskunov, Leslie, Skellam, Turing [1]. L'actualisation des questions biologiques va de pair avec une actualisation des concepts et méthodes mathématiques, actualisation qui fait elle l'objet des deux premiers chapitres. J'ai particulièrement insisté sur les **nouveaux régimes de propagation verrouillé et non localement tiré** ainsi que sur la **caractérisation des sillages des**

1. Pour plus d'informations sur l'histoire (très masculine) de la mathématisation de la dynamique des populations à partir de Fibonacci, je renvoie au livre Bacaër 2011.

fronts d'invasion dans des modèles complexes, deux sujets typiques de la recherche du XXI^{e} siècle en réaction-diffusion appliquée à la biologie.

Perspectives

Ci-dessous, je dégage quelques perspectives pour les années à venir.

À court terme, je souhaite d'abord mener à bien six collaborations déjà engagées, ordonnées ci-dessous par ordre décroissant d'avancement.

Avec G. Nadin, nous travaillons sur la localisation des lignes de niveaux pour les solutions des systèmes de type Fisher-KPP (2.2) issues de conditions initiales $\mathbf{u}_{\text{ini}}$ à support compact quand les coefficients du système sont spatiotemporellement homogènes et quand la dimension de l'espace est $n = 1$. Il s'agit d'identifier la généralisation quand $N > 1$ du **retard de Bramson** (M. D. Bramson 1978), résultat célèbre pour l'équation de Fisher-KPP scalaire selon lequel le terme $o(t)$ de la Figure 1.1 admet un développement asymptotique dont le premier terme est $-\frac{3}{2}\sqrt{\frac{d}{r}}\ln(t)$. À l'heure de l'écriture de ces lignes, cette collaboration bien avancée constituera sans doute ma prochaine soumission d'article.

Avec M. Alfaro, T. Giletti et L. Roques, nous avons eu fin 2025 des discussions préliminaires pour exploiter une connexion entre les systèmes de type Fisher-KPP (2.2) sur lesquels j'ai beaucoup travaillé et des modèles de réaction-diffusion dits « **champ-route** » (Berestycki, Roquejoffre et Rossi 2013). Dans ces modèles, qui ont pris une certaine importance depuis une dizaine d'années, la densité de population évolue simultanément dans un champ (par exemple, le demi-plan $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^{+\star} \subset \mathbb{R}^2$) et sur une route adjacente (la droite $\mathbb{R}$ qui borne le demi-plan). La propriété la plus singulière de ces modèles est le changement de dimensionnalité entre les deux domaines spatiaux, une propriété partagée avec les modèles dits « volume-surface » qui servent par exemple à comprendre l'émergence de motifs sur une coquille d'œuf à partir de réactions chimiques à l'intérieur de l'œuf. Dans les modèles champ-route, les propriétés de dispersion et de réaction de la population diffèrent entre les deux domaines spatiaux et les termes d'échange entre les deux domaines produisent au niveau linéaire un couplage coopératif similaire à celui du système (2.2) linéarisé. Les discussions préliminaires laissent augurer un travail fructueux sur les propriétés de propagation et une soumission d'article relativement rapide.

Avec M. Romanos, nous avons commencé à étudier un phénomène de propagation qui apparait dans les **modèles de morphogénèse** du projet PEPR PREMMOVE. Le modèle est écrit comme un modèle de mécanique des fluides et non comme un modèle de réaction-diffusion pour la dynamique des populations, en conséquence de quoi le système d'équations aux dérivées partielles contient des termes non linéaires d'ordre 1 ou 2 qui mettent le principe de comparaison en défaut et qui sont donc écartés de la théorie usuelle en réaction-diffusion. Cependant, j'ai déjà travaillé avec de tels couplages (cf. par exemple le système (3.9)) et nos calculs préliminaires semblent pouvoir aboutir.

Avec J. Coville, nous avons soulevé dans Coville et Girardin 2025 plusieurs questions ouvertes et conjectures sur lesquelles nous aimerions continuer de travailler. Nous avons des pistes crédibles pour au moins la conjecture de bistabilité.

Avec G. Faye, T. Giletti et Q. Griette, nous travaillons sur les effets de seuil dans le système de compétition-diffusion de Lotka-Volterra (4) bistable. Il s'agit de montrer que, comme pour l'équation bistable scalaire, si l'on se donne un germe de condition initiale et que l'on considère une famille à un paramètre de dilatations de ce germe, alors les dilatations suffisamment petites donnent lieu à des extinctions, les dilatations suffisamment grandes donnent lieu à des invasions, et la dilatation intermédiaire est unique et donne lieu à une convergence vers un état stationnaire instable.

Avec M. Alfaro, F. Hamel et L. Roques, nous avons l'intention de donner une suite à l'article Alfaro,

Girardin, Hamel et Roques 2021 sur l'équation non locale avec effet Allee évolutif (2.70). Cette deuxième partie porterait sur les phénomènes de propagation pour ce modèle, et plus particulièrement sur des phénomènes de tri spatial le long des fronts d'invasion pouvant conduire à des transitions entre tiré et poussé. Cependant ce travail reste pour l'instant à l'état de projet.

À plus long terme, je souhaite confirmer le virage thématique initié avec la thèse Maucourt 2024 et poursuivi avec celle en cours de L. Gardey sur la modélisation mathématique et l'analyse mathématique de l'agroécosystème de la betterave sucrière. Ces recherches ont en effet montré que les **modèles de réaction-diffusion pour l'agroécologie** permettent à la fois de **répondre à des questions agronomiques et écologiques d'actualité** et d'**enrichir la théorie mathématique des équations de réaction-diffusion**.

Les systèmes de réaction-diffusion issus de la modélisation mathématique en agroécologie sont construits autour de systèmes proie-prédateur, ressource-consommateur et pour l'épidémiologie des maladies infectieuses (à transmission par une population vecteur, par l'air, par le sol, par le vent, par l'eau, etc.). Au vu de ces briques élémentaires, les propriétés principales de (4.1) peuvent être généralisées : il s'agit de systèmes qui ne satisfont pas le principe de comparaison et qui entremêlent plusieurs modes de dispersion et plusieurs échelles spatiotemporelles, mais qui disposent d'une **structure hiérarchique particulière**. Cette structure permet une analyse mathématique reposant sur des triangularisations et des résolutions descendantes ou ascendantes et sur des applications délicates du principe de comparaison scalaire ou pour des systèmes coopératifs de petite taille. Comme expliqué ci-dessus pour (4.1), cette analyse peut amener à des phénomènes de tirage non local ou de co-invasions que je connais désormais bien. Je suis donc particulièrement bien positionné pour m'engager dans cette thématique.

Ma participation au projet PEPR MADE IN France sur la modélisation des dynamiques forestières s'inscrit également dans cette mobilité thématique. L'écologie forestière et l'agroécologie, bien que constituant des domaines de recherche distincts, sont reliées épistémologiquement par exemple par l'écologie végétale, l'écologie du paysage ou l'étude de l'impact de la biodiversité. Mathématiquement, les modèles partagent l'absence de principe de comparaison, le caractère hiérarchique et le caractère multi-échelles. L'expérience et les contacts acquis grâce au projet MADE IN France bénéficieront donc à mes travaux sur la modélisation et l'analyse de modèles pour l'agroécologie, et pourraient en outre mener à de nouvelles **collaborations interdisciplinaires**.

Cette orientation thématique ne signifie pas l'abandon de mes recherches les plus théoriques. Au contraire, un des objectifs est de les dynamiser en faisant émerger de **nouveaux problèmes d'analyse avec ou sans principe de comparaison**. Par exemple, et comme mentionné ci-dessus, pour confirmer ou infirmer les conjectures de B. Maucourt sur les vitesses, il faudra étendre les résultats de Giletti, Girardin et Matano sous presse à des systèmes coopératifs complètement couplés à coefficients spatialement périodiques et avec des taux de diffusion qui pour certains sont nuls. Cette extension passera notamment par un travail conséquent de théorie spectrale principale et de construction de sur-solutions et sous-solutions.

L'interdisciplinarité

Pour conclure cette conclusion, je souhaiterais reprendre brièvement quelques éléments de mon mémoire de M2 de sociologie des sciences sur les pratiques de l'interdisciplinarité. L'interdisciplinarité, en l'espèce, **travailler à l'interface entre mathématiques et biologie**, est un travail scientifique contradictoire à bien des égards. Les organismes de financement de la recherche sur projet encouragent les dépôts de projets interdisciplinaires mais leur organisation interne favorise matériellement les projets

entrant dans le moule de leur découpe en instituts ou panels disciplinaires. Cette contradiction entre discours de promotion de l'interdisciplinarité et organisation interne disciplinaire se retrouve à toutes les échelles de l'organisation des métiers de la recherche et constitue un obstacle institutionnel à la mise en œuvre de l'interdisciplinarité réelle. Évaluer le succès des contremesures existantes, telles que les CID ou la MITI du CNRS, est une question essentielle mais certainement sans réponse absolue ou définitive. De telles conditions matérielles d'exercice du métier façonnent inévitablement la science qui peut être produite. Ainsi, travailler à l'interface entre mathématiques et biologie est pour moi passionnant intellectuellement et pleinement justifié par **les défis majeurs auxquels l'humanité fait face** aujourd'hui, mais ce n'est jamais facile et cela demande de se positionner volontairement sur une ligne de crête instable. J'assume cette stratégie scientifique, ses atouts et ses défauts. J'assume également que l'interdisciplinarité est une pratique collective, organisée selon une division du travail, dans laquelle mon rôle est d'apporter une maitrise pointue des sujets mathématiques. Mon interdisciplinarité est donc permise par ma disciplinarité, assise sur celle-ci. C'est pourquoi mon travail de recherche **marche sur deux jambes**, d'une part l'approfondissement de la théorie mathématique des équations de réaction-diffusion, d'autre part la valorisation de cette théorie dans des collaborations à l'interface avec la biologie. Dans les doctorats que j'ai participé à encadrer comme dans la rédaction de ce mémoire, j'ai tenté de transmettre le goût pour cette marche sur deux jambes.

Liste de publications de l'auteur

Alfaro, Matthieu, Léo Girardin, François Hamel et Lionel Roques (2021). « When the Allee threshold is an evolutionary trait : persistence vs. extinction ». In : *J. Math. Pures Appl. (9)* 155, p. 155-191. doi : 10.1016/j.matpur.2021.08.007.

Coville, Jérôme et Léo Girardin (déc. 2025). « An abstract framework for a class of nonlocal structured population models : existence, uniqueness and stability of steady states ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2512.13232, arXiv :2512.13232. doi : 10.48550/arXiv.2512.13232.

Giletti, Thomas, Léo Girardin et Hiroshi Matano (sous presse). « Spreading properties of the Fisher–KPP equation when the intrinsic growth rate is maximal in a moving patch of bounded size ». In : *Annales de l'Institut Fourier*.

Girardin, Léo (2017). « Competition in periodic media : I – Existence of pulsating fronts ». In : *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B* 22.4, p. 1341-1360. doi : 10.3934/dcdsb.2017065.

— (2018a). « Non-cooperative Fisher–KPP systems : Asymptotic behavior of traveling waves ». In : *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences* 28.06, p. 1067-1104. doi : 10.1142/S0218202518500288.

— (2018b). « Non-cooperative Fisher–KPP systems : traveling waves and long-time behavior ». In : *Nonlinearity* 31.1, p. 108. doi : 10.1088/1361-6544/aa8ca7.

— (2018c). « Phénomènes de propagation et systèmes de réaction – diffusion pour la dynamique des populations en milieu homogène ou périodique ». Thèse de doct. Sorbonne Université.

— (2019a). « Addendum to 'Non-cooperative Fisher–KPP systems : traveling waves and long-time behavior' ». In : *Nonlinearity* 32.1, p. 168. doi : 10.1088/1361-6544/aae93d.

— (2019b). « The effect of random dispersal on competitive exclusion – A review ». In : *Math. Biosci.* 318, p. 108271. doi : 10.1016/j.mbs.2019.108271.

— (2019c). « Two components is too simple : an example of oscillatory Fisher–KPP system with three components ». In : *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh : Section A Mathematics*, p. 1-24. doi : 10.1017/prm.2019.46.

— (2022). « A note on "Existence and uniqueness of coexistence states for an elliptic system coupled in the linear part", by Hei Li-jun, Nonlinear Anal. Real World Appl. 5, 2004 ». In : *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 63, Paper No. 103385, 3. doi : 10.1016/j.nonrwa.2021.103385.

— (2025). « Persistence, extinction, and spreading properties of noncooperative Fisher-KPP systems in space-time periodic media ». In : *SIAM J. Math. Anal.* 57.1, p. 233-261. doi : 10.1137/23M1576086.

Girardin, Léo, Vincent Calvez et Florence Débarre (déc. 2019). « Catch Me If You Can : A Spatial Model for a Brake-Driven Gene Drive Reversal ». In : *Bulletin of Mathematical Biology* 81.12, p. 5054-5088. doi : 10.1007/s11538-019-00668-z.

Girardin, Léo et Florence Débarre (2021). « Demographic feedbacks can hamper the spatial spread of a gene drive ». In : *J. Math. Biol.* 83.6-7, Paper No. 67, 33. doi : 10.1007/s00285-021-01702-2.

Girardin, Léo et Quentin Griette (déc. 2020). « A Liouville-Type Result for Non-cooperative Fisher–KPP Systems and Nonlocal Equations in Cylinders ». In : *Acta Applicandae Mathematicae* 170.1, p. 123-139. doi : 10.1007/s10440-020-00327-9.

Girardin, Léo et Danielle Hilhorst (2022). « Spatial segregation limit of traveling wave solutions for a fully nonlinear strongly coupled competitive system ». In : *Electron. Res. Arch.* 30.5, p. 1748-1773. doi : 10.3934/era.2022088.

Girardin, Léo et King-Yeung Lam (2019). « Invasion of open space by two competitors : spreading properties of monostable two-species competition-diffusion systems ». In : *Proceedings of the London Mathematical Society* 119.5, p. 1279-1335. doi : 10.1112/plms.12270.

Girardin, Léo et Baptiste Maucourt (2023). « Agro-ecological control of a pest-host system : preventing spreading ». In : *SIAM J. Appl. Math.* 83.3, p. 1172-1195. doi : 10.1137/22M1508066.

Girardin, Léo et Idriss Mazari (sous presse). « Generalized principal eigenvalues of space-time periodic, weakly coupled, cooperative, parabolic systems ». In : *Memoirs of the French Mathematical Society*.

Girardin, Léo et Grégoire Nadin (2015). « Travelling waves for diffusive and strongly competitive systems : relative motility and invasion speed ». In : *European J. Appl. Math.* 26.4, p. 521-534. doi : 10.1017/S0956792515000170.

— (2018). « Competition in periodic media : II – Segregative limit of pulsating fronts and "Unity is not Strength"-type result ». In : *Journal of Differential Equations* 265.1, p. 98-156. doi : https://doi.org/10.1016/j.jde.2018.02.026.

— (sous presse). « Planar pulsating traveling wave solutions of non-cooperative Fisher–KPP systems in space-time periodic media ». In : *Dynamics of Partial Differential Equations*.

Girardin, Léo et Alessandro Zilio (2020). « Competition in Periodic Media : III–Existence and Stability of Segregated Periodic Coexistence States ». In : *Journal of Dynamics and Differential Equations* 32.1, p. 257-279. doi : 10.1007/s10884-019-09732-7.

Kläy, Léna, Léo Girardin, Vincent Calvez et Florence Débarre (2023). « Pulled, pushed or failed : the demographic impact of a gene drive can change the nature of its spatial spread ». In : *J. Math. Biol.* 87.2, Paper No. 30, 54. doi : 10.1007/s00285-023-01926-4.

— (2025). « The Spatial Spread and the Persistence of Gene Drives Are Affected by Demographic Feedbacks, Density Dependence and Allee Effects ». In : *Molecular Ecology* 34.16. e70028 MEC-24-1280.R1, e70028. doi : https://doi.org/10.1111/mec.70028.

— (sous presse). « Stochastic dynamics at the back of a gene drive propagation wave ». In : *Theoretical Population Biology*.

Bibliographie

Alexandridis, Nikolaos et al. (2021). « Models of natural pest control : Towards predictions across agricultural landscapes ». In : *Biological Control* 163, p. 104761. doi : https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104761.

Alfaro, Matthieu et Jérôme Coville (2017). « Propagation phenomena in monostable integro-differential equations : acceleration or not ? » In : *J. Differential Equations* 263.9, p. 5727-5758. doi : 10.1016/j.jde.2017.06.035.

Alfaro, Matthieu, Léo Girardin, François Hamel et Lionel Roques (2021). « When the Allee threshold is an evolutionary trait : persistence vs. extinction ». In : *J. Math. Pures Appl. (9)* 155, p. 155-191. doi : 10.1016/j.matpur.2021.08.007.

Alfaro, Matthieu et Quentin Griette (2018). « Pulsating fronts for Fisher-KPP systems with mutations as models in evolutionary epidemiology ». In : *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 42, p. 255-289. doi : 10.1016/j.nonrwa.2018.01.004.

Alhasanat, Ahmad et Chunhua Ou (2019). « Minimal-speed selection of traveling waves to the Lotka–Volterra competition model ». In : *Journal of Differential Equations* 266.11, p. 7357-7378. doi : https://doi.org/10.1016/j.jde.2018.12.003.

Alikakos, Nicholas D., Peter W. Bates et Xinfu Chen (1999). « Periodic traveling waves and locating oscillating patterns in multidimensional domains ». In : *Trans. Amer. Math. Soc.* 351.7, p. 2777-2805. doi : 10.1090/S0002-9947-99-02134-0.

Alon, Noga et al. (mai 2026). « Remarks on the disproof of the unit distance conjecture ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2605.20695, arXiv :2605.20695. doi : 10.48550/arXiv.2605.20695.

Alper, Jarod et al. (juin 2026). *Leiden Declaration on Artificial Intelligence and Mathematics*. doi : 10.5281/zenodo.20302944.

Anehila, B. et A. C. M. Ran (2022). « A note on a conjecture concerning rank one perturbations of singular M-matrices ». In : *Quaest. Math.* 45.10, p. 1529-1537. doi : 10.2989/16073606.2021.1951871.

Anita, S., V. Capasso, M. Montagna et S. Scacchi (2022). « Predators as a possible strategy for controlling a *Xylella* epidemic ? » In : *Math. Model. Nat. Phenom.* 17, Paper No. 42, 21. doi : 10.1051/mmnp/2022043.

Arapostathis, Ari, Mrinal K. Ghosh et Steven I. Marcus (1999). « Harnack's inequality for cooperative weakly coupled elliptic systems ». In : *Comm. Partial Differential Equations* 24.9-10, p. 1555-1571. doi : 10.1080/03605309908821475.

Aronson, Donald G. et Hans F. Weinberger (1975). « Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve pulse propagation ». In : *Partial differential equations and related topics*. Springer, p. 5-49.

— (1978). « Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics ». In : *Adv. in Math.* 30.1, p. 33-76. DOI : 10.1016/0001-8708(78)90130-5.

Avigad, Jeremy (mars 2026). « Mathematicians in the age of AI ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2603.03684, arXiv :2603.03684. DOI : 10.48550/arXiv.2603.03684.

Bacaër, Nicolas (2011). *A short history of mathematical population dynamics*. Springer-Verlag London, Ltd., London, p. x+160.

Barles, Guy, Lawrence C. Evans et Panagiotis E. Souganidis (1990). « Wavefront propagation for reaction-diffusion systems of PDE ». In : *Duke Math. J.* 61.3, p. 835-858. DOI : 10.1215/S0012-7094-90-06132-0.

Barton, Nick H. (déc. 1986). « The effects of linkage and density-dependent regulation on gene flow ». In : *Heredity* 57.3. Original Article, p. 415-426. DOI : 10.1038/hdy.1986.142.

Bénichou, Olivier, Vincent Calvez, Nicolas Meunier et Raphaël Voituriez (2012). « Front acceleration by dynamic selection in Fisher population waves ». In : *Physical Review E* 86.4, p. 041908. DOI : 10.1103/PhysRevE.86.041908.

Benítez, Mariana, Julieta A. Rosell et Ivette Perfecto (2022). « Editorial : Mathematical Modeling and Complex Systems in Agroecology ». In : *Frontiers in Sustainable Food Systems* Volume 6 - 2022. DOI : 10.3389/fsufs.2022.829551.

Berestycki, Henri et Jian Fang (2018). « Forced waves of the Fisher-KPP equation in a shifting environment ». In : *J. Differential Equations* 264.3, p. 2157-2183. DOI : 10.1016/j.jde.2017.10.016.

Berestycki, Henri et François Hamel (2012). « Generalized transition waves and their properties ». In : *Comm. Pure Appl. Math.* 65.5, p. 592-648. DOI : 10.1002/cpa.21389.

Berestycki, Henri, François Hamel et Grégoire Nadin (2008). « Asymptotic spreading in heterogeneous diffusive excitable media ». In : *J. Funct. Anal.* 255.9, p. 2146-2189. DOI : 10.1016/j.jfa.2008.06.030.

Berestycki, Henri, Louis Nirenberg et SR Srinivasa Varadhan (1994). « The principal eigenvalue and maximum principle for second-order elliptic operators in general domains ». In : *Communications on Pure and Applied Mathematics* 47.1, p. 47-92.

Berestycki, Henri, Jean-Michel Roquejoffre et Luca Rossi (2013). « The influence of a line with fast diffusion on Fisher–KPP propagation ». In : *Journal of mathematical biology* 66.4-5, p. 743-766.

Berestycki, Henri et Luca Rossi (2006). « On the principal eigenvalue of elliptic operators in $\mathbb{R}^N$ and applications ». In : *Journal of the European Mathematical Society* 8.2, p. 195-215.

— (2015). « Generalizations and properties of the principal eigenvalue of elliptic operators in unbounded domains ». In : *Comm. Pure Appl. Math.* 68.6, p. 1014-1065. DOI : 10.1002/cpa.21536.

Bierkens, Joris et André Ran (2014). « A singular M-matrix perturbed by a nonnegative rank one matrix has positive principal minors ; is it D-stable ? » In : *Linear Algebra Appl.* 457, p. 191-208. DOI : 10.1016/j.laa.2014.05.022.

Bony, Jean-Michel, Philippe Courrège et Pierre Priouret (1966). « Sur la forme intégro-différentielle du générateur infinitésimal d'un semi-groupe de Feller sur une variété différentiable ». In : *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. A-B* 263, A207-A210.

— (1968). « Semi-groupes de Feller sur une variété à bord compacte et problèmes aux limites intégro-différentiels du second ordre donnant lieu au principe du maximum ». In : *Ann. Inst. Fourier (Grenoble)* 18, p. 369-521.

Bouin, Emeric, Vincent Calvez et al. (2012). « Invasion fronts with variable motility : phenotype selection, spatial sorting and wave acceleration ». In : *Comptes Rendus Mathematique* 350.15, p. 761-766.

Bouin, Emeric, Christopher Henderson et Lenya Ryzhik (2017). « The Bramson logarithmic delay in the cane toads equations ». In : *Quart. Appl. Math.* 75.4, p. 599-634. doi : 10.1090/qam/1470.

Bramson, Maury (1983). « Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves ». In : *Mem. Amer. Math. Soc.* 44.285, p. iv+190. doi : 10.1090/memo/0285.

Bramson, Maury D. (1978). « Maximal displacement of branching Brownian motion ». In : *Comm. Pure Appl. Math.* 31.5, p. 531-581.

Bubeck, Sébastien et al. (nov. 2025). « Early science acceleration experiments with GPT-5 ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2511.16072, arXiv :2511.16072. doi : 10.48550/arXiv.2511.16072.

Cantrell, Robert Stephen, Chris Cosner, Donald L. Deangelis et Victor Padron (2007). « The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy ». In : *Journal of Biological Dynamics* 1.3. PMID : 22876794, p. 249-271. doi : 10.1080/17513750701450227.

Cantrell, Robert Stephen, Chris Cosner et Xiao Yu (2018). « Dynamics of populations with individual variation in dispersal on bounded domains ». In : *Journal of Biological Dynamics* 12.1, p. 288-317. doi : 10.1080/17513758.2018.1445305.

Casilli, Antonio A. (2019). *En attendant les robots. Enquête sur le travail du clic*. Editions du Seuil.

Champer, Jackson et al. (2021). « Suppression gene drive in continuous space can result in unstable persistence of both drive and wild-type alleles ». In : *Molecular Ecology* 30.4, p. 1086-1101. doi : https://doi.org/10.1111/mec.15788.

Choi, Jeongwhan, Seoyoung Hong, Noseong Park et Sung-Bae Cho (23–29 Jul 2023). « GREAD : Graph Neural Reaction-Diffusion Networks ». In : *Proceedings of the 40th International Conference on Machine Learning*. Sous la dir. d'Andreas Krause et al. T. 202. Proceedings of Machine Learning Research. PMLR, p. 5722-5747.

Clapper, James R. (fév. 2016). *Statement for the Record. Worldwide Threat Assessment of the US Intelligence Community. Senate Armed Services Committee.*

Combs, Matthew A. et al. (août 2023). « Leveraging eco-evolutionary models for gene drive risk assessment ». In : *Trends in Genetics* 39.8, p. 609-623. doi : 10.1016/j.tig.2023.04.004.

Courchamp, Franck, Ludek Berec et Joanna Gascoigne (fév. 2008). *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. doi : 10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001.

Coville, Jérôme et Léo Girardin (déc. 2025). « An abstract framework for a class of nonlocal structured population models : existence, uniqueness and stability of steady states ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2512.13232, arXiv :2512.13232. doi : 10.48550/arXiv.2512.13232.

Dahirel, Maxime et al. (2021). « Shifts from pulled to pushed range expansions caused by reduction of landscape connectivity ». In : *Oikos* 130.5, p. 708-724. doi : https://doi.org/10.1111/oik.08278.

del Rio-Chanona, R. Maria et al. (sept. 2025). « AI and jobs. A review of theory, estimates, and evidence ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2509.15265, arXiv :2509.15265. doi : 10.48550/arXiv.2509.15265.

Djuikem, Clotilde et al. (2021). « Modelling coffee leaf rust dynamics to control its spread ». In : *Math. Model. Nat. Phenom.* 16, Paper No. 26, 25. doi : 10.1051/mmnp/2021018.

Dobosevych, Oles et Rostyslav Hryniv (2021). « Spectra of rank-one perturbations of self-adjoint operators ». In : *Linear Algebra Appl.* 609, p. 339-364. doi : 10.1016/j.laa.2020.09.027.

Dockery, Jack, Vivian Hutson, Konstantin Mischaikow et Mark Pernarowski (1998). « The evolution of slow dispersal rates : a reaction diffusion model ». In : *J. Math. Biol.* 37.1, p. 61-83. doi : 10.1007/s002850050120.

Doshi, Jaiv et al. (août 2024). « Sleeper Social Bots : a new generation of AI disinformation bots are already a political threat ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2408.12603, arXiv :2408.12603. doi : 10.48550/arXiv.2408.12603.

Du, Li-Jun, Wan-Tong Li et Wenxian Shen (2022). « Propagation phenomena for time-space periodic monotone semiflows and applications to cooperative systems in multi-dimensional media ». In : *J. Funct. Anal.* 282.9, Paper No. 109415, 59. doi : 10.1016/j.jfa.2022.109415.

Ducasse, Romain et Samuel Nordmann (2023). « Propagation properties in a multi-species SIR reaction-diffusion system ». In : *J. Math. Biol.* 87.1, Paper No. 16, 33. doi : 10.1007/s00285-023-01950-4.

Ducrot, Arnaud, Thomas Giletti, Jong-Shenq Guo et Masahiko Shimojo (2021). « Asymptotic spreading speeds for a predator-prey system with two predators and one prey ». In : *Nonlinearity* 34.2, p. 669-704. doi : 10.1088/1361-6544/abd289.

Eaton, John W., David Bateman, Søren Hauberg et Rik Wehbring (2019). *GNU Octave version 5.1.0 manual : a high-level interactive language for numerical computations*.

Eliasof, Moshe, Eldad Haber et Eran Treister (2024). « Graph Neural Reaction Diffusion Models ». In : *SIAM Journal on Scientific Computing* 46.4, p. C399-C420. doi : 10.1137/23M1576700.

Elliott, Elizabeth C. et Stephen J. Cornell (juill. 2012). « Dispersal Polymorphism and the Speed of Biological Invasions ». In : *PLOS ONE* 7.7, p. 1-10. doi : 10.1371/journal.pone.0040496.

Erm, Philip et Ben L. Phillips (2020). « Evolution Transforms Pushed Waves into Pulled Waves ». In : *The American Naturalist* 0.0, E000-E000. doi : 10.1086/707324.

Esvelt, Kevin M., Andrea L. Smidler, Flaminia Catteruccia et George M. Church (juill. 2014). « Emerging Technology : Concerning RNA-guided gene drives for the alteration of wild populations ». In : *eLife* 3. Sous la dir. de Diethard Tautz, e03401. doi : 10.7554/eLife.03401.

Evans, Lawrence C. et Panagiotis E. Souganidis (1989). « A PDE approach to geometric optics for certain semilinear parabolic equations ». In : *Indiana Univ. Math. J.* 38.1, p. 141-172. doi : 10.1512/iumj.1989.38.38007.

Eyl-Mazzega, Marc-Antoine (2025). « Le rôle de la course aux métaux stratégiques dans les conflits actuels ». In : Novembre.4. Sous la dir. d'Institut Mines-Télécom, p. 52-55. doi : 10.3917/rindu1.254.0052.

Ferrarini, Filippo et Simona Leonelli (déc. 2025). « Risks and benefits posed by artificial intelligence to workers' mental health : a systematic literature review ». In : *Industrial Management & Data Systems*, p. 1-26. doi : 10.1108/IMDS-05-2025-0661.

Feyerabend, Paul K (jan. 1975). *Against method*. Verso.

Fisher, Ronald Aylmer (1937). « The wave of advance of advantageous genes ». In : *Annals of eugenics* 7.4, p. 355-369.

Földes, Juraj et Peter Poláčik (2009). « On cooperative parabolic systems : Harnack inequalities and asymptotic symmetry ». In : *Discrete Contin. Dyn. Syst.* 25.1, p. 133-157. doi : 10.3934/dcds.2009.25.133.

Freidlin, Mark I. (1985). *Functional integration and partial differential equations*. T. 109. Annals of Mathematics Studies. Princeton University Press, Princeton, NJ, p. x+545.

Fréjacques, Guillaume (2005). « Ondes progressives pour des équations de réaction-diffusion avec des coefficients périodiques en temps ». Thèse de doct. Université Aix-Marseille.

Fretwell, Stephen Dewitt et Henry L. Lucas (mars 1969). « On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds ». In : *Acta Biotheoretica* 19.1, p. 16-36. doi : 10.1007/BF01601953.

Friedman, Avner (2013). *Partial differential equations of parabolic type*. Courier Corporation.

FUJITA, Hiroshi (1966). « On the blowing up of solutions of the Cauchy problem for $u_t = \Delta u + u^{1+\alpha}$ ». In : *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sect. I* 13, p. 109-124.

GARDNER, Robert A. (1982). « Existence and stability of travelling wave solutions of competition models : a degree theoretic approach ». In : *J. Differential Equations* 44.3, p. 343-364. DOI : 10.1016/0022-0396(82)90001-8.

GARNIER, Jimmy, Thomas GILETTI, François HAMEL et Lionel ROQUES (2012). « Inside dynamics of pulled and pushed fronts ». In : *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées* 98.4, p. 428-449. DOI : http://dx.doi.org/10.1016/j.matpur.2012.02.005.

GARNIER, Jimmy, Thomas GILETTI et Grégoire NADIN (2012). « Maximal and minimal spreading speeds for reaction diffusion equations in nonperiodic slowly varying media ». In : *J. Dynam. Differential Equations* 24.3, p. 521-538. DOI : 10.1007/s10884-012-9254-5.

GÄRTNER, Jürgen et Mark I. FREIDLIN (1979). « The propagation of concentration waves in periodic and random media ». In : *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 249.3, p. 521-525.

GILETTI, Thomas (2022). « Monostable pulled fronts and logarithmic drifts ». In : *NoDEA Nonlinear Differential Equations Appl.* 29.4, Paper No. 35, 42. DOI : 10.1007/s00030-022-00766-3.

GILETTI, Thomas, Léo GIRARDIN et Hiroshi MATANO (sous presse). « Spreading properties of the Fisher–KPP equation when the intrinsic growth rate is maximal in a moving patch of bounded size ». In : *Annales de l'Institut Fourier*.

GILPIN, Michael E. et Francisco J. AYALA (1973). « Global Models of Growth and Competition ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 70.12, p. 3590-3593.

GIRARDIN, Léo (2017). « Competition in periodic media : I – Existence of pulsating fronts ». In : *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B* 22.4, p. 1341-1360. DOI : 10.3934/dcdsb.2017065.

— (2018a). « Non-cooperative Fisher–KPP systems : Asymptotic behavior of traveling waves ». In : *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences* 28.06, p. 1067-1104. DOI : 10.1142/S0218202518500288.

— (2018b). « Non-cooperative Fisher–KPP systems : traveling waves and long-time behavior ». In : *Nonlinearity* 31.1, p. 108. DOI : 10.1088/1361-6544/aa8ca7.

— (2018c). « Phénomènes de propagation et systèmes de réaction – diffusion pour la dynamique des populations en milieu homogène ou périodique ». Thèse de doct. Sorbonne Université.

— (2019a). « Addendum to 'Non-cooperative Fisher–KPP systems : traveling waves and long-time behavior' ». In : *Nonlinearity* 32.1, p. 168. DOI : 10.1088/1361-6544/aae93d.

— (2019b). « The effect of random dispersal on competitive exclusion – A review ». In : *Math. Biosci.* 318, p. 108271. DOI : 10.1016/j.mbs.2019.108271.

— (2019c). « Two components is too simple : an example of oscillatory Fisher–KPP system with three components ». In : *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh : Section A Mathematics*, p. 1-24. DOI : 10.1017/prm.2019.46.

— (2022). « A note on "Existence and uniqueness of coexistence states for an elliptic system coupled in the linear part", by Hei Li-jun, Nonlinear Anal. Real World Appl. 5, 2004 ». In : *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 63, Paper No. 103385, 3. DOI : 10.1016/j.nonrwa.2021.103385.

— (2025). « Persistence, extinction, and spreading properties of noncooperative Fisher-KPP systems in space-time periodic media ». In : *SIAM J. Math. Anal.* 57.1, p. 233-261. DOI : 10.1137/23M1576086.

GIRARDIN, Léo, Vincent CALVEZ et Florence DÉBARRE (déc. 2019). « Catch Me If You Can : A Spatial Model for a Brake-Driven Gene Drive Reversal ». In : *Bulletin of Mathematical Biology* 81.12, p. 5054-5088. DOI : 10.1007/s11538-019-00668-z.

GIRARDIN, Léo et Florence DÉBARRE (2021). « Demographic feedbacks can hamper the spatial spread of a gene drive ». In : *J. Math. Biol.* 83.6-7, Paper No. 67, 33. DOI : 10.1007/s00285-021-01702-2.

Girardin, Léo et Quentin Griette (déc. 2020). « A Liouville-Type Result for Non-cooperative Fisher–KPP Systems and Nonlocal Equations in Cylinders ». In : *Acta Applicandae Mathematicae* 170.1, p. 123-139. doi : 10.1007/s10440-020-00327-9.

Girardin, Léo et Danielle Hilhorst (2022). « Spatial segregation limit of traveling wave solutions for a fully nonlinear strongly coupled competitive system ». In : *Electron. Res. Arch.* 30.5, p. 1748-1773. doi : 10.3934/era.2022088.

Girardin, Léo et King-Yeung Lam (2019). « Invasion of open space by two competitors : spreading properties of monostable two-species competition-diffusion systems ». In : *Proceedings of the London Mathematical Society* 119.5, p. 1279-1335. doi : 10.1112/plms.12270.

Girardin, Léo et Baptiste Maucourt (2023). « Agro-ecological control of a pest-host system : preventing spreading ». In : *SIAM J. Appl. Math.* 83.3, p. 1172-1195. doi : 10.1137/22M1508066.

Girardin, Léo et Idriss Mazari (sous presse). « Generalized principal eigenvalues of space-time periodic, weakly coupled, cooperative, parabolic systems ». In : *Memoirs of the French Mathematical Society*.

Girardin, Léo et Grégoire Nadin (2015). « Travelling waves for diffusive and strongly competitive systems : relative motility and invasion speed ». In : *European J. Appl. Math.* 26.4, p. 521-534. doi : 10.1017/S0956792515000170.

— (2018). « Competition in periodic media : II – Segregative limit of pulsating fronts and “Unity is not Strength”-type result ». In : *Journal of Differential Equations* 265.1, p. 98-156. doi : https://doi.org/10.1016/j.jde.2018.02.026.

— (sous presse). « Planar pulsating traveling wave solutions of non-cooperative Fisher–KPP systems in space-time periodic media ». In : *Dynamics of Partial Differential Equations*.

Girardin, Léo et Alessandro Zilio (2020). « Competition in Periodic Media : III–Existence and Stability of Segregated Periodic Coexistence States ». In : *Journal of Dynamics and Differential Equations* 32.1, p. 257-279. doi : 10.1007/s10884-019-09732-7.

Griette, Quentin et Hiroshi Matano (2025). « Front propagation in hybrid reaction-diffusion epidemic models with spatial heterogeneity. Part I : Spreading speed and asymptotic behavior ». In : *Asymptot. Anal.* 144.3, p. 1291-1326. doi : 10.1177/09217134251319161.

Griette, Quentin et Gaël Raoul (2016). « Existence and qualitative properties of travelling waves for an epidemiological model with mutations ». In : *J. Differential Equations* 260.10, p. 7115-7151. doi : 10.1016/j.jde.2016.01.022.

Griette, Quentin, Gaël Raoul et Sylvain Gandon (2015). « Virulence evolution at the front line of spreading epidemics ». In : *Evolution* 69.11, p. 2810-2819. doi : 10.1111/evo.12781.

Hadeler, K. P. et F. Rothe (1975). « Travelling fronts in nonlinear diffusion equations ». In : *J. Math. Biol.* 2.3, p. 251-263. doi : 10.1007/BF00277154.

Hamel, François (1997). « Reaction-diffusion problems in cylinders with no invariance by translation. Part II : Monotone perturbations ». In : *Annales de l'IHP Analyse non linéaire*. T. 14. 5, p. 555-596.

Hamel, François, James Nolen, Jean-Michel Roquejoffre et Lenya Ryzhik (2016). « The logarithmic delay of KPP fronts in a periodic medium ». In : *J. Eur. Math. Soc. (JEMS)* 18.3, p. 465-505. doi : 10.4171/JEMS/595.

Holzer, Matt et Arnd Scheel (2014). « Accelerated fronts in a two-stage invasion process ». In : *SIAM J. Math. Anal.* 46.1, p. 397-427. doi : 10.1137/120887746.

Hosono, Yuzo (1989). « Singular perturbation analysis of travelling waves for diffusive Lotka–Volterra competition models ». In : *Numerical and applied mathematics, Part II (Paris, 1988)*. T. 1. Baltzer, Basel. Chap. IMACS Ann. Comput. Appl. Math. P. 687-692.

HUANG, Wenzhang (2010). « Problem on minimum wave speed for a Lotka–Volterra reaction-diffusion competition model ». In : *J. Dynam. Differential Equations* 22.2, p. 285-297. DOI : 10.1007/s10884-010-9159-0.

HUANG, Wenzhang et Maoan HAN (2011). « Non-linear determinacy of minimum wave speed for a Lotka–Volterra competition model ». In : *J. Differential Equations* 251.6, p. 1549-1561. DOI : 10.1016/j.jde.2011.05.012.

HÚSKA, Juraj (2006). « Harnack inequality and exponential separation for oblique derivative problems on Lipschitz domains ». In : *J. Differential Equations* 226.2, p. 541-557. DOI : 10.1016/j.jde.2006.02.008.

JABIN, Pierre-Emmanuel et Hailiang LIU (2017). « On a non-local selection-mutation model with a gradient flow structure ». In : *Nonlinearity* 30.11, p. 4220-4238. DOI : 10.1088/1361-6544/aa85da.

JORGE, Daniel, Merlijn STAPS, Yuriy PICHUGIN et Corina E. TARNITA (avr. 2026). « Direct benefits are not necessary for the evolution of multicellularity ». In : *Nature Ecology & Evolution*. DOI : 10.1038/s41559-026-03044-y.

KEENAN, Vincent A. et Stephen J. CORNELL (2021). « Anomalous invasion dynamics due to dispersal polymorphism and dispersal-reproduction trade-offs ». In : *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. B* 288.1942. DOI : 10.1098/rspb.2020.2825.

KIM, Jaehee et al. (2023). « Incorporating ecology into gene drive modelling ». In : *Ecology Letters* 26.S1, S62-S80. DOI : https://doi.org/10.1111/ele.14194.

KLÄY, Léna (nov. 2023). « Mathematical models of gene drive for population management ». Theses. Sorbonne Université.

KLÄY, Léna, Léo GIRARDIN, Vincent CALVEZ et Florence DÉBARRE (2023). « Pulled, pushed or failed : the demographic impact of a gene drive can change the nature of its spatial spread ». In : *J. Math. Biol.* 87.2, Paper No. 30, 54. DOI : 10.1007/s00285-023-01926-4.

— (2025). « The Spatial Spread and the Persistence of Gene Drives Are Affected by Demographic Feedbacks, Density Dependence and Allee Effects ». In : *Molecular Ecology* 34.16. e70028 MEC-24-1280.R1, e70028. DOI : https://doi.org/10.1111/mec.70028.

— (sous presse). « Stochastic dynamics at the back of a gene drive propagation wave ». In : *Theoretical Population Biology*.

KLOWDEN, Tanya et Terence TAO (mars 2026). « Mathematical methods and human thought in the age of AI ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2603.26524, arXiv :2603.26524. DOI : 10.48550/arXiv.2603.26524.

KOLMOGOROV, Andrei 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 ». In : *Bulletin Université d'État à Moscou* 1, p. 1-25.

KUHN, Thomas S (mai 2012). *The structure of scientific revolutions*. 50e éd. Chicago, IL : University of Chicago Press.

LAM, King-Yeung et Yuan LOU (2022). *Introduction to reaction-diffusion equations. Theory and applications to spatial ecology and evolutionary biology*. English. Lect. Notes Math. Model. Life Sci. Cham : Springer. DOI : 10.1007/978-3-031-20422-7.

LAM, King-Yeung, Grégoire NADIN et Xiao YU (août 2025). « Asymptotic spreading of KPP reactive fronts in heterogeneous shifting environments II : flux-limited solutions ». In : *Mathematische Annalen* 392.4, p. 5429-5481. DOI : 10.1007/s00208-025-03222-6.

LAM, King-Yeung et Chang-Hong WU (sept. 2025). « On the logarithmic correction of transition fronts in shifting environments ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2509.11521, arXiv :2509.11521. DOI : 10.48550/arXiv.2509.11521.

Lam, King-Yeung et Xiao Yu (2022). « Asymptotic spreading of KPP reactive fronts in heterogeneous shifting environments ». In : *J. Math. Pures Appl. (9)* 167, p. 1-47. doi : 10.1016/j.matpur.2022.09.001.

Lewis, Mark A., Bingtuan Li et Hans F. Weinberger (2002). « Spreading speed and linear determinacy for two-species competition models ». In : *J. Math. Biol.* 45.3, p. 219-233. doi : 10.1007/s002850200144.

Li, Bingtuan, Hans F. Weinberger et Mark A. Lewis (2005). « Spreading speeds as slowest wave speeds for cooperative systems ». In : *Math. Biosci.* 196.1, p. 82-98. doi : 10.1016/j.mbs.2005.03.008.

Liang, Xing, Lei Zhang et Xiao-Qiang Zhao (2017). « The principal eigenvalue for degenerate periodic reaction-diffusion systems ». In : *SIAM J. Math. Anal.* 49.5, p. 3603-3636. doi : 10.1137/16M1108832.

Lieberman, Gary M. (1996). *Second order parabolic differential equations*. World Scientific Publishing Co., Inc., River Edge, NJ, p. xii+439. doi : 10.1142/3302.

Lin, Guo (2026). « Propagation dynamics of reaction-diffusion systems in sugar beet agro-ecosystems ». In : *J. Math. Biol.* 92.6, Paper No. 84. doi : 10.1007/s00285-026-02395-1.

Lin, Guo, Xinjian Wang et Xiao-Qiang Zhao (2024). « Propagation phenomena of a vector-host disease model ». In : *J. Differential Equations* 378, p. 757-791. doi : 10.1016/j.jde.2023.10.016.

Lin, Guo et Youxi Xie (2026). « Spreading Properties of Partially Degenerate Diffusive Systems in Shifting Environments ». In : *Stud. Appl. Math.* 156.5, Paper No. e70226. doi : 10.1111/sapm.70226.

Lotka, Alfred J. (1924). *Elements of Physical Biology,* sous la dir. de Williams et Wilkins. Baltimore.

Luccioni, Alexandra Sasha, Emma Strubell et Kate Crawford (2025). « From Efficiency Gains to Rebound Effects : The Problem of Jevons' Paradox in AI's Polarized Environmental Debate ». In : *Proceedings of the 2025 ACM Conference on Fairness, Accountability, and Transparency*. FAccT '25. New York, NY, USA : Association for Computing Machinery, p. 76-88. doi : 10.1145/3715275.3732007.

Madec, Sten, Jérôme Casas, Guy Barles et Christelle Suppo (2017). « Bistability induced by generalist natural enemies can reverse pest invasions ». In : *J. Math. Biol.* 75.3, p. 543-575. doi : 10.1007/s00285-017-1093-x.

Magal, Christelle, Chris Cosner, Shigui Ruan et Jérôme Casas (avr. 2008). « Control of invasive hosts by generalist parasitoids ». In : *Mathematical Medicine and Biology : A Journal of the IMA* 25.1, p. 1-20. doi : 10.1093/imammb/dqm011.

Mammeri, Y., J.B. Burie, M. Langlais et A. Calonnec (2014). « How changes in the dynamic of crop susceptibility and cultural practices can be used to better control the spread of a fungal pathogen at the plot scale ? » In : *Ecological Modelling* 290. Special Issue of the 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA'12), p. 178-191. doi : https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.02.017.

Martignoni, Maria M., Rebecca C. Tyson, Oren Kolodny et Jimmy Garnier (2024). « Mutualism at the leading edge : insights into the eco-evolutionary dynamics of host-symbiont communities during range expansion ». In : *J. Math. Biol.* 88.2, Paper No. 24, 25. doi : 10.1007/s00285-023-02037-w.

Maucourt, Baptiste (juill. 2024). « Agro-ecological control of a spatio-temporal parasite-host system. Preventing spreading and optimising the harvest. » Theses. Université Claude Bernard Lyon 1.

Moore, Sean M., Elizabeth T. Borer et Parviez R. Hosseini (mai 2009). « Predators indirectly control vector-borne disease : linking predator–prey and host–pathogen models ». In : *Journal of The Royal Society Interface* 7.42, p. 161-176. doi : 10.1098/rsif.2009.0131.

Morris, Aled, Luca Börger et Elaine C. M. Crooks (2019). « Individual Variability in Dispersal and Invasion Speed ». In : *Mathematics* 7.9. doi : 10.3390/math7090795.

NADIN, Grégoire (2009a). « The principal eigenvalue of a space–time periodic parabolic operator ». In : *Annali di Matematica Pura ed Applicata* 188.2, p. 269-295. DOI : 10.1007/s10231-008-0075-4.

— (2009b). « Traveling fronts in space-time periodic media ». In : *J. Math. Pures Appl. (9)* 92.3, p. 232-262. DOI : 10.1016/j.matpur.2009.04.002.

— (2010). « Existence and uniqueness of the solution of a space-time periodic reaction-diffusion equation ». In : *J. Differential Equations* 249.6, p. 1288-1304. DOI : 10.1016/j.jde.2010.05.007.

NADIN, Grégoire, Martin STRUGAREK et Nicolas VAUCHELET (2018). « Hindrances to bistable front propagation : application to *Wolbachia* invasion ». In : *J. Math. Biol.* 76.6, p. 1489-1533. DOI : 10.1007/s00285-017-1181-y.

NEMBOT FOMBA, C. G. et al. (2021). « Parameter estimation in a PDE model for the spatial spread of cocoa black pod disease ». In : *Bull. Math. Biol.* 83.10, Paper No. 101, 28. DOI : 10.1007/s11538-021-00934-z.

NEUMANN, Michael et Nung-Sing SZE (2007). « Optimization of the spectral radius of nonnegative matrices ». In : *Oper. Matrices* 1.4, p. 593-601. DOI : 10.7153/oam-01-32.

NUSSBAUM, Roger D. (1986). « Convexity and log convexity for the spectral radius ». In : *Linear Algebra Appl.* 73, p. 59-122. DOI : 10.1016/0024-3795(86)90233-8.

PAN, Shuxia et Guo LIN (2021). « Invasion speed of the prey in a predator-prey system ». In : *Bull. Malays. Math. Sci. Soc.* 44.6, p. 3983-3990. DOI : 10.1007/s40840-021-01155-2.

PAO, Chia-Ven (1992). *Nonlinear parabolic and elliptic equations*. Plenum Press, New York, p. xvi+777.

PARIENTY, Arnaud (2018). *Le mythe de la « théorie du ruissellement »*. La Découverte.

PARIL, Jeff F. et Ben L. PHILLIPS (2022). « Slow and steady wins the race : Spatial and stochastic processes and the failure of suppression gene drives ». In : *Molecular Ecology* 31.17, p. 4451-4464. DOI : https://doi.org/10.1111/mec.16598.

PHILLIPS, Ben (fév. 2025). *The Ecology and Evolution of Invasive Populations*. Oxford University Press. DOI : 10.1093/9780191924910.001.0001.

PHILLIPS, Ben L. et T. Alex PERKINS (mars 2019). « Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection ». In : *Theoretical Ecology*. DOI : 10.1007/s12080-019-0412-9.

POTGIETER, L., J.H. VAN VUUREN et D.E. CONLONG (2013). « A reaction–diffusion model for the control of Eldana saccharina Walker in sugarcane using the sterile insect technique ». In : *Ecological Modelling* 250, p. 319-328. DOI : https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.11.019.

PROTTER, Murray H. et Hans F. WEINBERGER (1984). *Maximum principles in differential equations*. Corrected reprint of the 1967 original. Springer-Verlag, New York, p. x+261. DOI : 10.1007/978-1-4612-5282-5.

RESS, Vanessa, Arne TRAULSEN et Yuriy PICHUGIN (sept. 2022). « Eco-evolutionary dynamics of clonal multicellular life cycles ». In : *eLife* 11. Sous la dir. de Babak MOMENI, Aleksandra M WALCZAK et Denis TVERSKOI, e78822. DOI : 10.7554/eLife.78822.

RODE, Nicolas O. et al. (août 2019). « Population management using gene drive : molecular design, models of spread dynamics and assessment of ecological risks ». In : *Conservation Genetics* 20.4, p. 671-690. DOI : 10.1007/s10592-019-01165-5.

ROQUEJOFFRE, Jean-Michel, Luca ROSSI et Violaine ROUSSIER-MICHON (2019). « Sharp large time behaviour in N-dimensional Fisher-KPP equations ». In : *Discrete Contin. Dyn. Syst.* 39.12, p. 7265-7290. DOI : 10.3934/dcds.2019303.

ROQUES, Lionel, Nathanaël BOUTILLON, Patrizia ZAMBERLETTI et Julien PAPAÏX (2024). « Polymorphic population expansion velocity in a heterogeneous environment ». In : *J. Theoret. Biol.* 595, Paper No. 111932. DOI : 10.1016/j.jtbi.2024.111932.

Schaefer, Helmut H. (1974). *Banach lattices and positive operators*. T. Band 215. Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften. Springer-Verlag, New York-Heidelberg, p. xi+376.

Sherratt, Jonathan A. (1998). « Invading wave fronts and their oscillatory wakes are linked by a modulated travelling phase resetting wave ». In : *Phys. D* 117.1-4, p. 145-166. doi : 10.1016/S0167-2789(97)00317-5.

Skellam, John Gordon (1951). « Random dispersal in theoretical populations ». In : *Biometrika*, p. 196-218.

Sloane, Mona et Elena Wüllhorst (2025). « A systematic review of regulatory strategies and transparency mandates in AI regulation in Europe, the United States, and Canada ». In : *Data & Policy* 7. e11, e11. doi : 10.1017/dap.2024.54.

Smith, Hal L. (1995). *Monotone dynamical systems*. T. 41. Mathematical Surveys and Monographs. An introduction to the theory of competitive and cooperative systems. American Mathematical Society, Providence, RI, p. x+174.

Stokes, A. N. (1976). « On two types of moving front in quasilinear diffusion ». In : *Math. Biosci.* 31.3-4, p. 307-315. doi : 10.1016/0025-5564(76)90087-0.

Storm, Servaas (2025). « The U.S. Is Betting the Economy on 'Scaling' AI : Where Is the Intelligence When One Needs It ? » In : *International Journal of Political Economy* 54.4, p. 425-452. doi : 10.1080/08911916.2026.2616133.

Strugarek, Martin et Nicolas Vauchelet (2016). « Reduction to a single closed equation for 2-by-2 reaction-diffusion systems of Lotka-Volterra type ». In : *SIAM J. Appl. Math.* 76.5, p. 2060-2080. doi : 10.1137/16M1059217.

Tanaka, Hidenori, Howard A. Stone et David R. Nelson (2017). « Spatial gene drives and pushed genetic waves ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114.32, p. 8452-8457. doi : 10.1073/pnas.1705868114.

Tréguer, Félix (jan. 2026). « L'IA comme accélération de la domination capitaliste et bureaucratique ». In : *Penser l'intelligence artificielle : enjeux philosophiques, politiques et culturels de l'automatisation numérique*.

Turing, Alan M. (1952). « The chemical basis of morphogenesis ». In : *Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. B* 237.641, p. 37-72.

Uchiyama, Kôhei (1978). « The behavior of solutions of some nonlinear diffusion equations for large time ». In : *J. Math. Kyoto Univ.* 18.3, p. 453-508. doi : 10.1215/kjm/1250522506.

Vandermeer, John et Ivette Perfecto (2017). *Ecological complexity and agroecology*. Routledge.

Volterra, Vito (1926). « Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi ». In : *Mem. Accad. Naz. Lincei* 2, p. 31-113.

Wang, Yongji et al. (sept. 2025). « Discovery of Unstable Singularities ». In : *arXiv e-prints*, arXiv :2509.14185, arXiv :2509.14185. doi : 10.48550/arXiv.2509.14185.

Weinberger, Hans F. (2002). « On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat ». In : *J. Math. Biol.* 45.6, p. 511-548. doi : 10.1007/s00285-002-0169-3.

Weinberger, Hans F., Mark A. Lewis et Bingtuan Li (2002). « Analysis of linear determinacy for spread in cooperative models ». In : *J. Math. Biol.* 45.3, p. 183-218. doi : 10.1007/s002850200145.

Zhou, Jiangbo, Liyuan Song, Jingdong Wei et Haimei Xu (2019). « Critical traveling waves in a diffusive disease model ». In : *J. Math. Anal. Appl.* 476.2, p. 522-538. doi : 10.1016/j.jmaa.2019.03.066.

Annexe A

Le principe de comparaison

Il demeurait aveugle aux beautés de la terre et du ciel qui l'entouraient, car elles étaient totalement insignifiantes en comparaison de celles qu'il était seul à voir dans les armées d'équations qui défilaient dans son esprit.

Arthur C. Clarke
Les Fontaines du paradis

Faute de trouver dans les monographies classiques un énoncé du principe de comparaison suffisant pour mon usage dans ce mémoire, j'en explicite un ci-dessous et j'en donne une courte preuve. Il s'applique à des systèmes coopératifs avec des coefficients pris dans L^∞. Par souci de concision, il est rédigé pour des sur-solutions prises dans $L^2\left(H^1_{\mathrm{loc}}\right) \cap C_{\mathrm{loc}}$ et à croissance à l'infini en espace au plus exponentielle (un cadre suffisant pour le mémoire et pour tous mes articles publiés à ce jour), mais moyennant des adaptations techniques relativement évidentes il pourrait être écrit pour des sur-solutions prises dans $L^2\left(H^1_{\mathrm{loc}}\right) \cap L^\infty\left(L^2_{\mathrm{loc}}\right)$ à croissance au plus en $\mathrm{e}^{C|x|^2}$.

Théorème A.0.1 (Une version appropriée du principe du minimum)**.** *Soit $T > 0$, $N \in \mathbb{N}^\star$, $\mathbf{L} \in L^\infty\left([0,T]\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^{N\times N}\right)$ et, pour tout $i \in [N]$, $A_i \in W^{1,\infty}\left([0,T]\times\mathbb{R}^n, \mathcal{S}_n^+\right)$ uniformément définie positive, $q_i \in L^\infty\left([0,T]\times\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n\right)$. Supposons que $\mathbf{L}$ est essentiellement positive :*

$$\forall (i,j) \in [N]^2 \quad i \neq j \implies \operatorname{ess\,inf}_{[0,T]\times\mathbb{R}^n} l_{i,j} \geq 0. \tag{A.1}$$

Soit $K \in \mathbb{N}^\star$,

$$(v_1, v_2, \ldots, v_{NK}) \in \left(L^2\left([0,T], H^1_{\mathrm{loc}}(\mathbb{R}^n)\right) \cap C\left([0,T]\times\mathbb{R}^n\right)\right)^{NK}, \tag{A.2}$$

$$u_i = \min(v_{(i-1)K+1}, v_{(i-1)K+2}, \ldots, v_{(i-1)K+K}) \quad \text{pour tout } i \in [N]. \tag{A.3}$$

Supposons que $\mathbf{u} = (u_i)_{i\in[N]}$ satisfait les propriétés suivantes :

1. *en tout $x \in \mathbb{R}^n$, $\mathbf{u}(0,x) \geq \mathbf{0}$;*
2. *il existe $\eta > 0$ tel que $\lim_{|x|\to+\infty} \sup_{t\in[0,T]} \mathrm{e}^{-\eta|x|}\mathbf{u}(t,x) = 0$;*
3. *pour tous $(i,k) \in [N]\times[K]$ et $(t_0,t_1)\times\Omega \subset (0,T]\times\mathbb{R}^n$ ouvert mesurable tel que $u_i = v_{(i-1)K+k}$ dans*

$(t_0, t_1) \times \Omega$, *on a, au sens faible,*

$$\partial_t u_i \geq \nabla \cdot (A_i \nabla u_i) + q_i \cdot \nabla u_i + \sum_{j=1}^{N} l_{i,j} u_j \quad \textit{dans } (t_0, t_1) \times \Omega. \tag{A.4}$$

Supposons en outre qu'au moins l'une des propriétés suivantes est vérifiée.

(i) $K = 1$.

(ii) Au sens faible, pour tout $(i,k) \in [N] \times [K]$,

$$\partial_t v_{(i-1)K+k} \geq \nabla \cdot \left(A_i \nabla v_{(i-1)K+k}\right) + q_i \cdot \nabla v_{(i-1)K+k} + \sum_{j=1}^{N} l_{i,j} v_{(j-1)K+k} \quad \textit{dans } (0,T] \times \mathbb{R}^n. \tag{A.5}$$

(iii) $K \geq 2$ *et, pour tout* $(i,k) \in [N] \times [K]$, $v_{(i-1)K+k} \in C^1([0,T], C^2(\mathbb{R}^n))$ *et le bord de l'ensemble de niveau* $(u_i - v_{(i-1)K+k})^{-1}(\{0\})$ *est continu et* C^1 *par morceaux.*

Alors

$$\mathbf{u} \geq \mathbf{0} \quad \textit{dans } [0,T] \times \mathbb{R}^n. \tag{A.6}$$

De plus, s'il existe $(t^\star, x^\star, i^\star) \in (0,T] \times \mathbb{R}^n \times [N]$ *tel que* $u_{i^\star}(t^\star, x^\star) = 0$, *alors* $u_{i^\star} = 0$ *dans* $[0, t^\star] \times \mathbb{R}^n$.

Démonstration. Toutes les inégalités différentielles dans la démonstration sont à comprendre au sens faible exposé dans Lieberman 1996, Chapter VI.

Ci-dessous, on démontre les trois cas (i), (ii), (iii) l'un après l'autre. Il s'avère que les deux derniers cas sont en fait des corollaires du premier.

Cas (i). Puisque $K = 1$, (A.5) est immédiatement satisfaite pour tous $i \in [N]$ et $k \in [K] = \{1\}$.

On commence par réduire le problème à un cas particulier plus facile à traiter. Cette réduction est tirée de la preuve classique du principe de Phragmèn-Lindelöf, cf. par exemple Protter et Weinberger 1984, Chapter 3, Theorem 10, mais utilise une fonction barrière gaussienne simplifiée grâce à l'hypothèse de croissance au plus exponentielle faite sur la fonction $\mathbf{u}$.

On pose $v : (t,x) \mapsto \mathrm{e}^{-|x|^2 - Ct}$, avec une constante C à déterminer ultérieurement, et $\widetilde{\mathbf{u}} : (t,x) \mapsto v(t,x)\mathbf{u}(t,x)$. La fonction $\widetilde{\mathbf{u}}$ est encore dans l'espace fonctionnel $\left(L^2\left([0,T], H^1_{\mathrm{loc}}(\mathbb{R}^n)\right) \cap C\left([0,T] \times \mathbb{R}^n\right)\right)^N$. Soit $i \in [N]$. Des calculs standards conduisent à :

$$\begin{aligned}
\partial_t \widetilde{u}_i - \nabla \cdot (A_i \nabla \widetilde{u}_i) - q_i \cdot \nabla \widetilde{u}_i - \sum_{j=1}^{N} l_{i,j} \widetilde{u}_j &\geq u_i \left(\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v\right) - 2A_i \nabla v \cdot \nabla u_i \\
&\geq u_i \left(\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v\right) - 2A_i \nabla \ln v \cdot (v \nabla u_i) \\
&\geq u_i \left(\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v\right) - 2A_i \nabla \ln v \cdot (\nabla(u_i v) - u_i \nabla v) \\
&\geq u_i \left(\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v + 2A_i \nabla \ln v \cdot \nabla v\right) - 2A \nabla \ln v \cdot \nabla \widetilde{u}_i.
\end{aligned} \tag{A.7}$$

En utilisant la forme particulière de v et en notant $\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}$ l'identité de $\mathbb{R}^n$,

$$-\nabla \cdot (A_i \nabla v) + 2A_i \nabla \ln v \cdot \nabla v = \left(-4\left(A_i \,\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n} \cdot \mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right) + 2\nabla \cdot \left(A_i \,\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right) + 8\left(A_i \,\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n} \cdot \mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right)\right) v \tag{A.8}$$

de sorte que

$$\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v + 2A_i \nabla \ln v \cdot \nabla v = \left(-C + 4\left(A_i \,\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n} \cdot \mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right) + 2\nabla \cdot \left(A_i \,\mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right) + 2\left(q_i \cdot \mathrm{id}_{\mathbb{R}^n}\right)\right) v. \tag{A.9}$$

Ainsi, par estimations classiques sur les polynômes du second degré, il existe une constante $m_i \in \mathbb{R}$, qui ne dépend que des normes dans L^∞ de A_i, $D_x A_i$ et q_i, telle que

$$\partial_t v - \nabla \cdot (A_i \nabla v) - q_i \cdot \nabla v + 2A_i \nabla \ln v \cdot \nabla v \geq (-C + m_i)\, v. \tag{A.10}$$

Par conséquent, en posant $\widetilde{q_i} = q_i - 2A_i \nabla \ln v$, $\widetilde{l}_{i,j} = l_{i,j} + (m_i - C)\delta_{ij}$, on déduit :

$$\partial_t \widetilde{u_i} - \nabla \cdot (A_i \nabla \widetilde{u_i}) - \widetilde{q_i} \cdot \nabla \widetilde{u_i} - \sum_{j=1}^{N} \widetilde{l}_{i,j} \widetilde{u_j} \geq 0, \tag{A.11}$$

c'est-à-dire qu'on a ramené le problème à un cas où la fonction $\mathbf{u}$ étudiée possède une décroissance gaussienne à l'infini uniforme. Si l'on choisit en outre $C \geq \max_{i\in[N]} \left(\operatorname{ess\,sup}_{[0,T]\times\mathbb{R}^n} l_{i,i} + m_i + 1\right)$, alors $\max_{i\in[N]} \operatorname{ess\,sup}_{[0,T]\times\mathbb{R}^n} \widetilde{l}_{i,i} \leq -1$, sans perte de généralité.

Dans la suite on omet les $\sim$ et on travaille simplement sur le problème réduit.

La première étape est de démontrer le principe de positivité faible : $\mathbf{u} \geq \mathbf{0}$ dans $[0,T]\times\mathbb{R}^n$.

Comme dans la preuve classique du principe du maximum faible pour les systèmes coopératifs de Protter et Weinberger 1984, Chapter 3, Theorem 13, on pose $\hat{\mathbf{u}} = \mathbf{u} + \varepsilon e^{Mt}\mathbf{1}$ avec $\varepsilon > 0$ et

$$M > \max_{i\in[N]} \operatorname{ess\,sup}_{(t,x)\in[0,T]\times\mathbb{R}^n} \sum_{j=1}^{N} l_{i,j}(t,x). \tag{A.12}$$

La fonction $\hat{\mathbf{u}}$ satisfait :

$$\begin{cases} \partial_t \hat{\mathbf{u}} \geq \operatorname{diag}(\nabla \cdot (A_i \nabla) + q_i \cdot \nabla)_{i\in[N]} \hat{\mathbf{u}} + \mathbf{L}\hat{\mathbf{u}} & \text{dans } (0,T]\times\mathbb{R}^n, \\ \hat{\mathbf{u}}(0,x) \geq \varepsilon \mathbf{1} & \text{pour tout } x \in \mathbb{R}^n, \\ \exists R > 0 \quad \min\limits_{i\in[N]} \inf\limits_{(t,x)\in[0,T]\times\partial B(0,R)} \hat{u}_i(t,x) \geq \dfrac{1}{2}\varepsilon. \end{cases} \tag{A.13}$$

Soit

$$t^\star = \sup\left\{ t \in (0,T] \mid \min_{i\in[N]} \inf_{(t',x)\in[0,t]\times\mathbb{R}^n} \hat{u}_i(t',x) > 0 \right\}. \tag{A.14}$$

Par continuité de $\mathbf{u}$ et donc de $\hat{\mathbf{u}}$, $t^\star \in (0,T]$. Il s'agit de montrer que $t^\star = T$. Par l'absurde, supposons $t^\star < T$. Dans $[0,t^\star]\times B(0,R)$, $\min_{i\in[N]} \hat{u}_i \geq 0$, en conséquence de quoi $\sum_{i=1}^N l_{i,j}\hat{u}_j \geq l_{i,i}\hat{u}_i$, et d'où il vient

$$\partial_t \hat{u}_i - \nabla \cdot (A_i \nabla \hat{u}_i) - q_i \cdot \nabla \hat{u}_i - l_{i,i}\hat{u}_i \geq 0 \quad \text{dans } [0,t^\star]\times B(0,R). \tag{A.15}$$

En utilisant les conditions en $t = 0$ et sur $(0,t^\star]\times\partial B(0,R)$ ainsi que le principe du maximum faible scalaire de Lieberman 1996, Chapter VI, Corollary 6.26, il se déduit que $\min_{i\in[N]} \inf_{[0,t^\star]\times B(0,R)} \hat{u}_i > 0$. Mais alors, par continuité, il existe $\tau > 0$ tel que $t^\star + \tau < T$ et $\min_{i\in[N]} \inf_{[0,t^\star+\tau]\times B(0,R)} \hat{u}_i > 0$. Cela contredit la définition de $t^\star$.

Ainsi, $\hat{\mathbf{u}} = \mathbf{u} + \varepsilon e^{Mt}\mathbf{1} \geq \mathbf{0}$ dans $[0,T]\times\mathbb{R}^n$. Ceci étant vrai pour tout $\varepsilon > 0$, on peut passer à la limite $\varepsilon \to 0$ et en déduire le principe de positivité faible sur $\mathbf{u}$.

La seconde étape est de vérifier le principe de positivité forte : s'il existe $(t^\star, x^\star) \in (0,T]\times\mathbb{R}^n$ tel que $u(t^\star, x^\star) = 0$, alors $u = 0$ dans $[0,t^\star]\times\mathbb{R}^n$.

Pour cela, il suffit de réutiliser (A.15) et d'appliquer le principe du maximum fort scalaire de Lieberman 1996, Chapter VI, Theorem 6.25. □

Cas (ii). Si, pour tout $(i,k) \in [N]\times[K]$, (A.5) est satisfaite, alors l'inégalité $\mathbf{u} \geq \left(v_{(i-1)K+k}\right)_{i\in[N]}$

pour tout $k \in [K]$ permet de se limiter à montrer les résultats annoncés pour chaque sur-solution $\mathbf{v}_k = \left(v_{(i-1)K+k}\right)_{i\in[N]}$. La preuve du cas (i) peut alors s'appliquer mutatis mutandi à chaque $\mathbf{v}_k$ et la conclusion générale s'en déduit. □

Cas (iii). Pour pouvoir se ramener au cas (i), il suffit de montrer qu'au sens faible,

$$\partial_t \mathbf{u} \geq \operatorname{diag}(\nabla \cdot (A_i \nabla) + q_i \cdot \nabla)_{i\in[N]}\mathbf{u} + \mathbf{L}\mathbf{u} \quad \text{dans } (0,T]\times\mathbb{R}^n. \tag{A.16}$$

Il s'agit de montrer que pour tout $i \in [N]$, tout $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ un domaine borné et régulier, toute fonction test $\varphi \in C^1([0,T]\times\Omega)$ positive sur $[0,T]\times\Omega$ et nulle sur $(0,T)\times\partial\Omega$ et tout $t \in [0,T]$, on a :

$$\int_\Omega u_i(t,x)\varphi(t,x)\mathrm{d}x - \int_\Omega u_i(0,x)\varphi(0,x)\mathrm{d}x + \int_0^t\int_\Omega -u_i\partial_t\varphi + A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi - (q_i\cdot\nabla u_i)\varphi - \sum_{j=1}^N l_{i,j}u_j\varphi \geq 0. \tag{A.17}$$

Fixons donc provisoirement $i \in [N]$, $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ un domaine borné et régulier, $\varphi \in C^1([0,T]\times\Omega)$ nulle sur $(0,T)\times\partial\Omega$ et $t \in [0,T]$.

Puisque $v_{(i-1)K+k} \in C^1([0,T], C^2(\mathbb{R}^n))$ pour tout $k \in [K]$, la fonction u_i est lipschitzienne. Donc elle admet une trace continue sur $\{0\}\times\Omega$ et $\{t\}\times\Omega$. Par intégration par parties,

$$\int_\Omega u_i(t,x)\varphi(t,x)\mathrm{d}x - \int_\Omega u_i(0,x)\varphi(0,x)\mathrm{d}x + \int_0^t\int_\Omega -u_i\partial_t\varphi = \int_0^t\int_\Omega \partial_t u_i\varphi. \tag{A.18}$$

Pour intégrer par parties le terme en $A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi$, il faut un peu plus de précautions. La distribution $\nabla\cdot(\varphi(A_i\nabla u_i))$ n'est en général pas plus régulière qu'une mesure de Radon bornée et il est donc difficile de définir directement la trace de $\varphi(A_i\nabla u_i)$. Cet obstacle est contourné en revenant à la définition de u_i. Soit

$$\mathcal{P}_1 = [0,t]\times\overline{\Omega} \cap (u_i - v_{(i-1)K+1})^{-1}(\{0\}), \tag{A.19}$$

$$\mathcal{P}_k = \left([0,t]\times\overline{\Omega} \cap (u_i - v_{(i-1)K+k})^{-1}(\{0\})\right) \setminus \bigcup_{k'=1}^{k-1}\mathcal{P}_{k'} \quad \text{pour tout } k \in \{2,\dots,K\}. \tag{A.20}$$

Ces ensembles mesurables définissent une partition de $[0,t]\times\overline{\Omega}$. Par hypothèse sur la régularité des ensembles de niveaux $(u_i - v_{(i-1)K+k})^{-1}(\{0\})$, les bords $\partial\mathcal{P}_k$ sont au moins continus et C^1 par morceaux. Puisque $v_{(i-1)K+k} \in C^1([0,T], C^2(\mathbb{R}^n))$ et $A_i \in W^{1,\infty}([0,T]\times\mathbb{R}^n)$, $A_i\nabla v_{(i-1)K+k}$ admet sur $\partial\mathcal{P}_k$ une trace intégrable. Il est donc maintenant possible d'appliquer le théorème de la divergence afin d'intégrer par parties :

$$\iint_{\mathcal{P}_k} A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi = \int_{\partial\mathcal{P}_k}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k - \iint_{\mathcal{P}_k}\nabla\cdot(A_i\nabla u_i)\varphi \tag{A.21}$$

où ν_k est la normale sortante unitaire au bord de $\mathcal{P}_k$. Ainsi,

$$\begin{aligned}\int_0^t\int_\Omega A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi &= \sum_{k=1}^N \iint_{\mathcal{P}_k} A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi \\ &= \sum_{k=1}^N\int_{\partial\mathcal{P}_k}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k - \sum_{k=1}^N\iint_{\mathcal{P}_k}\nabla\cdot(A_i\nabla u_i)\varphi.\end{aligned} \tag{A.22}$$

Grâce à $\varphi_{|\partial\Omega} = 0$,

$$\sum_{k=1}^N\int_{\partial\mathcal{P}_k}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k = \sum_{k=1}^N\int_{\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k. \tag{A.23}$$

Par continuité de u_i et construction de la partition $(\mathcal{P}_k)_{k\in[K]}$,

$$\begin{aligned}\sum_{k=1}^{N}\int_{\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k &= \sum_{k=1}^{N}\sum_{k'\neq k}\int_{(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k\\ &= \sum_{k=1}^{N-1}\sum_{k'=k+1}^{N}\int_{(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)}\varphi\left(A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k + A_i\nabla v_{(i-1)K+k'}\cdot\nu_{k'}\right)\\ &= \sum_{k=1}^{N-1}\sum_{k'=k+1}^{N}\int_{(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)}\varphi\left(A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k + A_i\nabla v_{(i-1)K+k'}\cdot(-\nu_k)\right)\\ &= \sum_{k=1}^{N-1}\sum_{k'=k+1}^{N}\int_{(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)}\varphi\nabla\left(v_{(i-1)K+k}-v_{(i-1)K+k'}\right)\cdot A_i\nu_k\end{aligned} \tag{A.24}$$

La courbe $(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)$, en tant qu'intersection de courbes qui sont par hypothèse continues et C^1 par morceaux, est elle-même continue et C^1 par morceaux. Elle admet donc une normale et une tangente en presque tout point (au sens de la mesure de Hausdorff appropriée). Pour tout $k\in[K-1]$, $k'\in\{k+1,\dots,N\}$ et presque tout $(t,x)\in(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)$, le gradient $\nabla\left(v_{(i-1)K+k}-v_{(i-1)K+k'}\right)(t,x)$ est défini classiquement et il est normal à la tangente en (t,x) de la ligne de niveau $\left(v_{(i-1)K+k}-v_{(i-1)K+k'}\right)^{-1}(\{0\})$. Autrement dit, il est proportionnel à ν_k. En outre, par définition de u_i, la fonction

$$\eta\mapsto\left(v_{(i-1)K+k}-v_{(i-1)K+k'}\right)((t,x)+\eta\nu_k(t,x)) \tag{A.25}$$

est croissante dans un voisinage ouvert de 0. Rappelons que la matrice A_i est symétrique définie positive et que le produit scalaire dans $\mathbb{R}^n$ est invariant par changement de base orthonormée. De plus, $\varphi\geq 0$ dans $[0,T]\times\Omega$. Ainsi, pour tous $k\in[K-1]$, $k'\in\{k+1,\dots,N\}$,

$$\int_{(\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega)\cap(\partial\mathcal{P}_{k'}\setminus\partial\Omega)}\varphi\nabla\left(v_{(i-1)K+k}-v_{(i-1)K+k'}\right)\cdot A_i\nu_k\geq 0, \tag{A.26}$$

de sorte que

$$\sum_{k=1}^{N}\int_{\partial\mathcal{P}_k\setminus\partial\Omega}\varphi A_i\nabla v_{(i-1)K+k}\cdot\nu_k\geq 0, \tag{A.27}$$

ce qui mène à

$$\int_0^t\int_\Omega A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi\geq-\sum_{k=1}^{N}\iint_{\mathcal{P}_k}\nabla\cdot(A_i\nabla u_i)\varphi. \tag{A.28}$$

Par conséquent,

$$\begin{aligned}\int_0^t\int_\Omega\partial_t u_i\varphi + A_i\nabla u_i\cdot\nabla\varphi-(q_i\cdot\nabla u_i)\varphi &\geq \sum_{k=1}^{N}\iint_{\mathcal{P}_k}(\partial_t v_{(i-1)K+k}-\nabla\cdot(A_i\nabla v_{(i-1)K+k})-q_i\cdot\nabla v_{(i-1)K+k})\varphi\\ &\geq \sum_{k=1}^{N}\iint_{\mathcal{P}_k}\sum_{j=1}^{N}l_{i,j}u_j\varphi\\ &= \int_0^t\int_\Omega\sum_{j=1}^{N}l_{i,j}u_j\varphi.\end{aligned} \tag{A.29}$$

Cela termine la preuve de (A.16) et donc du dernier cas. □

La preuve du théorème est achevée. □

Une remarque importante et que j'utilise régulièrement dans mes articles : dans les cas (ii) et (iii), il n'est pas nécessaire que $\mathbf{u}$ coïncide presque partout avec l'une des fonctions vectorielles $\mathbf{v}_k = \left(v_{(i-1)K+k}\right)_{i\in[N]}$. L'expression informelle « le minimum de deux sur-solutions est encore une sur-solution » doit donc s'entendre composante par composante quand il s'agit d'un système coopératif. Par exemple, si $N = 2$, la partition $\{\{u_1 = v_1\}, \{u_1 = v_2\}\}$ et la partition $\{\{u_2 = v_3\}, \{u_2 = v_4\}\}$ peuvent différer.

Aucune hypothèse de couplage complet (irréductibilité en un certain sens de $\mathbf{L}$) n'a été faite, ce qui entraine que $\mathbf{L}$ pourrait typiquement être une matrice diagonale et donc $u_{i^\star}$ pourrait être nulle sans que les autres composantes de $\mathbf{u}$ ne le soient. Si l'on ajoute une hypothèse d'irréductibilité ponctuelle uniforme, une application de l'inégalité de Harnack de Földes et Poláčik 2009, Theorem 3.9 montre que $u_{i^\star}(t^\star, x^\star) = 0$ implique $\mathbf{u} = \mathbf{0}$ dans $[0, t^\star] \times \mathbb{R}^n$. Une hypothèse de couplage complet plus faible que l'irréductibilité uniforme peut être gérée de la même manière que dans la preuve de Girardin et Mazari sous presse, Proposition 2.4.

J'utilise également dans le mémoire une version elliptique de ce principe du maximum, des résultats d'existence et unicité de solution entre une sur-solution et une sous-solution, ainsi que des corollaires pour les équations ou systèmes semilinéaires avec terme de réaction au moins lipschitzien. Les énoncés s'écrivent naturellement à la suite du précédent théorème et sont omis.

Annexe B

Sur l'intelligence artificielle

The problem with artificial intelligence ? It's neither artificial nor intelligent. [1]

Evgeny Morozov, essayiste et historien des sciences

Avant-propos

Le développement effréné de l'intelligence artificielle (IA ci-dessous), et plus particulièrement de l'IA générative (IAg), a des répercussions profondes sur la communauté mathématique. Le choc est sans commune mesure dans les dernières décennies de l'histoire des mathématiques. Il me semble justifié, et même impératif, d'y consacrer quelques lignes. Bien que ce format d'essai dans une annexe à un mémoire pour l'habilitation à diriger des recherches soit à ma connaissance inédit, ma démarche réflexive n'est en aucun cas isolée, comme plusieurs références ci-dessous le rappelleront.

Il y aurait fort à dire sur comment l'enseignement des mathématiques est déstabilisé, mais n'étant pas concerné au premier chef, je me restreindrai ci-dessous au périmètre de la seule recherche. Recherche et enseignement sont pourtant bel et bien liés. Les adaptations nécessaires pour élargir le périmètre de la réflexion et inclure l'enseignement devraient être relativement transparentes.

Les recherches présentées dans le corps de ce mémoire ont été réalisées sans IA, d'abord pour des raisons chronologiques, ensuite par facilité, méfiance et manque de temps pour me poser sereinement la question. Rédiger ce court texte m'a donné le temps de la réflexion. Je développerai une proposition en trois étapes : en ma qualité de mathématicien, je ne peux pas me désintéresser de la trajectoire actuelle de production de l'IA ; les scientifiques ont intérêt à un infléchissement de cette trajectoire par un contrôle démocratique ; à mon échelle, je peux contribuer activement à cet infléchissement en poursuivant mes recherches en mathématiques appliquées à la biologie des populations réalisées sans assistance de l'IA.

L'expression IA est polysémique. Ci-dessous, j'entends par IA en mathématiques l'ensemble des outils logiciels (grands modèles de langage, assistants de preuve, calcul haute performance, etc.) qui permettent à des ordinateurs d'automatiser au moins partiellement des tâches mathématiques que l'on pensait autrefois (au moins jusqu'à la fin du XX^{e} siècle) dévolues aux êtres humains.

1. *Le problème avec l'intelligence artificielle ? Elle n'est ni artificielle, ni intelligente.*

Pourquoi le mathématicien que je suis se préoccupe de la trajectoire de production de l'IA ?

La recherche en mathématiques est largement responsable du développement actuel des technologies d'IA. De nombreux domaines des mathématiques, si ce n'est tous, sont concernés. La théorie des équations de réaction-diffusion aide par exemple à étudier la propagation de l'information sur des graphes (Choi, Hong, Park et Cho 2023 ; Eliasof, Haber et Treister 2024).

Jusqu'au début des années 2020, la réciproque, les mathématiques sont tributaires de l'IA, était moins évidente. Mais ces dernières années ont été le théâtre de faits incontestables. En 2025, la découverte assistée par réseaux de neurones de singularités instables pour l'équation d'Euler tridimensionnelle (Y. Wang et al. 2025) a été une avancée inattendue pour la théorie des équations aux dérivées partielles. En 2026, la réponse négative donnée par un grand modèle de langage à la conjecture d'Erdös sur le problème des distances unitaires (Alon et al. 2026) a eu un très fort retentissement. Ces exemples montrent que la relation épistémique entre mathématiques et IA a évolué et est en passe de devenir une relation instrumentale concernant l'ensemble des domaines des mathématiques.

Cette relation instrumentale solidarise mathématiques et IA, les place en situation d'interdépendance dialectique et de co-évolution. Cette interdépendance avec l'instrument IA n'est pas spécifique aux mathématiques. On pourrait arguer que, du fait de la nature même des grands modèles de langage, tous les secteurs de la culture humaine artistique ou scientifique sont pris dans un mouvement similaire de co-évolution. Je souligne que cette co-évolution doit bien être entendue dans un sens presque darwinien et non pas dans un sens positiviste dans lequel l'histoire des sciences et des techniques serait un long fleuve tranquille suivant une trajectoire continue, ascendante et irrésistible vers une notion abstraite et idéaliste de progrès. Bien que ce modèle déductif positiviste soit encore ancré chez les mathématiciens et mathématiciennes, des travaux incontournables du siècle passé en histoire des sciences ont au contraire démontré que la science est une activité humaine, sociale, historicisée, soumise à des pressions politiques et économiques, faite de nécessités mais aussi de contingences, de désordre et de ruptures voire de révolutions scientifiques. Je pense, sans grande originalité, à Kuhn 2012 ou Feyerabend 1975.

Anticiper les conséquences positives comme négatives de cette co-évolution, savoir si elle relève plus d'un parasitisme ou d'un mutualisme, est devenu un sujet majeur de discussion au sein de la profession, comme en témoignent Klowden et Tao 2026 ; Alper et al. 2026 ; Bubeck et al. 2025 ; Avigad 2026. Les pronostics les plus optimistes parlent de découvertes scientifiques considérablement accélérées par des superintelligences artificielles qui pourraient fournir des solutions à des problèmes existentiels de l'humanité comme la crise écologique. Les pronostics les plus pessimistes anticipent un effondrement du système d'évaluation par les pairs, une crise de sens de la science, une disparition mécanique de l'esprit critique avec le renouvèlement générationnel et au final une catastrophe cognitive voire un scénario apocalyptique digne de grands films de science-fiction. À contrecourant des pronostics extrêmes, il se pourrait également que la recherche en mathématiques soit finalement peu bousculée, par exemple à cause des débauches de moyens nécessaires à ces automatisations partielles. Quel est le prix total de la production de Alon et al. 2026 ? Melanie Wood y souligne d'ailleurs deux éléments qui me semblent importants : c'est d'abord le manque de moyens de la recherche académique qui a empêché la preuve d'être d'origine humaine ; la médiatisation importante dont bénéficient ces preuves réalisées par IA ne doit pas faire oublier les bien plus nombreux faux positifs. En amont de la rédaction de cet essai, j'ai pris le temps de tester l'IAg sur abonnement choisie par le CNRS. J'ai été surpris par l'omniprésence des « hallucinations », que ce soit des erreurs de calcul, des raisonnements inadaptés ou des références bibliographiques inventées. On m'objectera, sans doute à raison, le manque d'entrainement de chaque côté du prompt. Mais force est de constater que l'obsolescence des humains en mathématiques après un déploiement à grande échelle

d'outils de preuve automatisée est encore une perspective relevant de la science-fiction et négligeant la comparaison entre couts et bénéfices. L'instrument IA peut certes faciliter des découvertes scientifiques formidables, mais il faut se méfier de ce qui est parfois qualifié de « hype IA » et qui est d'abord un argument de vente et d'encouragement à la spéculation. Si la démonstration mathématique automatisée est trop couteuse, elle connaitra peut-être le même sort que les voyages lunaires : la prouesse technique est certes possible mais non concrétisée en dehors de circonstances exceptionnelles.

En parallèle de cet impact sur la science elle-même, qui attend donc d'être mesuré rigoureusement, l'IA est déployée pour automatiser des procédures administratives ou des tâches rédactionnelles (que ce soit de courriels, d'articles, de rapports, d'appels à projet… ou de mémoires de recherche [2]), ce qui transforme en profondeur des tâches courantes des métiers de la recherche ou d'accompagnement à la recherche. On peut de nouveau constater des impacts positifs comme négatifs. L'IA transforme également les relations humaines au sein des laboratoires de mathématiques, en suscitant des débats et des polémiques sur l'avenir de la recherche, de l'enseignement supérieur, du travail en général, du monde tout entier.

Pourquoi poursuivre l'objectif d'un contrôle démocratique de la trajectoire ?

Attribuer des poids à chaque conséquence positive ou négative de cette co-évolution des mathématiques et de l'IA pour en déduire un bilan ou une extrapolation de trajectoire est un sujet de recherche interdisciplinaire complexe qui dépasse amplement le cadre de cette annexe. Il m'importe cependant de souligner que les débats de la communauté doivent résister à la tentation positiviste de sortir l'histoire des mathématiques de l'histoire de l'humanité. L'histoire socio-économique de l'IA est devenue, par interdépendance dialectique, un pan de l'histoire des mathématiques. Or les trajectoires exponentielles de l'IA en terme de production d'infrastructure matérielle, de consommation énergétique, de capacité de calcul, de déploiement en entreprise, etc., ne sont pas durablement soutenables. Plusieurs éléments factuels laissent entrevoir une possible crise de l'IA à court ou moyen terme : la probable bulle financière (Storm 2025), l'impact environnemental des titanesques infrastructures matérielles (Luccioni, Strubell et Crawford 2025), les guerres pour les ressources nécessaires à ces infrastructures (Eyl-Mazzega 2025), les conflits dans le monde du travail pour de meilleures conditions dans ce qu'on appelle le micro-travail du clic (Casilli 2019) ou contre les risques psychosociaux liés à l'automatisation dans le secteur tertiaire (Ferrarini et Leonelli 2025) malgré des gains de productivité très variables (del Rio-Chanona et al. 2025), la déstabilisation de régimes politiques par des campagnes de désinformation automatisée (Doshi et al. 2024), pour n'en citer que quelques uns. D'aucuns étendent même encore davantage l'analyse et estiment que le développement effréné de l'IA exacerbe les contradictions du capitalisme (Tréguer 2026), contradictions qui le poussent à la crise.

Il est donc certain qu'une correction de ces trajectoires insoutenables finira par avoir lieu. La forme historique que celle-ci prendra est par contre incertaine et dépend d'actions entreprises ou non aujourd'hui.

Tout en rejetant toute lecture positiviste de l'histoire des sciences, je tiens à la mission de progrès social traditionnellement associée au travail scientifique. Dans le cadre d'une prospective de crise, il s'agit pour les scientifiques de travailler à ce que le scénario de crise qui se réalise soit un scénario optimiste. Optimiste non pas pour permettre la survie des mathématiques en tant que discipline, ce qui relèverait selon moi d'un fétichisme difficilement justifiable, mais bien pour garantir le meilleur avenir possible à l'humanité. Je m'oppose donc à l'attentisme savamment cultivé de certains collègues. Prétendre que l'inaction face à une catastrophe en devenir est une question de neutralité ou de pragmatisme est une faute et un dévoiement. Si, comme l'affirme le comité d'éthique du CNRS (COMETS) dans nombre de ses

2. J'atteste formellement du fait que ce mémoire a été intégralement rédigé sans intelligence artificielle.

avis, l'éthique scientifique est une éthique de progrès, alors l'heure est à la mobilisation des scientifiques contre la crise en devenir.

Le contrôle actuel de la trajectoire de l'IA est motivé par des impératifs de profits économiques pour quelques grandes entreprises. Toute autre retombée (positive ou négative) qui résulte de ce pilotage de la trajectoire devrait être comprise comme secondaire et probablement non intentionnelle. Autrement dit, un alignement de ce contrôle à des fins d'enrichissement personnel avec des directions de progrès social serait contingent et probablement éphémère – le ruissellement économique est un mythe (Parienty 2018).

Pourtant, l'histoire n'est pas dépourvue d'exemples de contrôles des sciences et des techniques en faveur de l'intérêt général : l'encadrement par la loi des expériences sur les embryons humains, les traités contre la prolifération des armes nucléaires, ou encore les tentatives contemporaines de réglementation internationale du forçage génétique. Sur l'IA, les appels, tribunes, manifestes et même déclarations de patrons de l'IA philanthropes se multiplient pour presser les pouvoirs publics à approfondir les timides régulations déjà existantes (Sloane et Wüllhorst 2025), c'est-à-dire à exercer un véritable contrôle politique sur la trajectoire.

Comment contribuer par la recherche à créer les conditions de ce contrôle démocratique ?

J'entrevois trois manières de contribuer en tant que chercheur à un contrôle démocratique de la trajectoire de l'IA. Toutes sont fondées sur l'exercice de la liberté académique et de l'esprit critique [3].

D'abord, il faut documenter par la recherche la nécessité de ce contrôle, quantifier rigoureusement les impacts réels, déterminer dans quelle mesure les risques justifient une mise en œuvre du principe de précaution, et tenter de construire un consensus scientifique sur ces sujets. Cela nécessite de bien connaitre l'IA dont il est question, théoriquement comme empiriquement. Mes quelques tests rapportés plus haut ne constituent en aucun cas un travail expérimental rigoureux. J'estime ne pas avoir le bagage scientifique nécessaire pour une telle recherche sur les impacts de l'IA. Je laisse donc cette tâche à d'autres.

Ensuite, il faut préserver la possibilité d'une dissociation évolutive entre mathématiques et IA, afin de crédibiliser la possibilité d'un contrôle de l'IA qui puisse aller si nécessaire jusqu'à l'arrêt des serveurs sans que cela n'implique une mise à l'arrêt de toute la science humaine. Ici, au contraire, je suis bien positionné : il me suffit de continuer mon activité de recherche actuelle, qui ne dépend déjà pas de l'IA. Il ne s'agit pas d'un boycott mais plutôt d'une confrontation volontaire à un effort intellectuel, confrontation qui prouve que cet effort reste dans le périmètre des efforts humainement atteignables. Qu'une IA insoutenable puisse me battre au jeu de la démonstration de théorème n'y change rien : là n'est pas l'enjeu.

Enfin, une troisième manière consiste à renforcer plus largement la capacité démocratique des sociétés humaines afin qu'elles soient réellement capables de contrôler la trajectoire de l'IA. Pour ce faire, il faut protéger les populations et leur donner du pouvoir d'agir. Le dérèglement climatique et l'extinction de masse sont des menaces sur les populations particulièrement fortes et pressantes. Les mathématiques appliquées sur lesquelles je travaille s'emparent de ces sujets. Elles ont par exemple été fortement sollicitées après le déclenchement par zoonose de la pandémie de Covid-19. La modélisation et l'analyse de modèles en biologie des populations sont incontournables pour une stratégie globale de résilience de l'espèce humaine dans un environnement sans cesse plus hostile.

C'est pourquoi, en conclusion, je fais le choix de poursuivre mes recherches dans le même domaine et avec les mêmes outils que par le passé. Cette décision n'est pas immuable et pourra être réévaluée en fonction de l'évolution de la conjoncture globale ou en fonction des débats auxquels ce court texte souhaite contribuer.

3. Bien que je me tienne délibérément dans ces quelques pages à distance de la métaphysique, je remarque que ces deux caractéristiques, liberté académique et esprit critique, nous distinguent des machines.

Table des figures

1.1 Équation de Fisher-KPP 1D : convergence du front d'invasion 2
1.2 Équation de Fisher-KPP 1D avec environnement mobile : régime non localement tiré . . . 12
1.3 Équation de Fisher-KPP 1D avec environnement mobile : régime verrouillé 13
1.4 Équation de Fisher-KPP 1D avec environnement mobile : la vitesse de propagation en fonction de la vitesse environnementale 18

2.1 Systèmes de Fisher-KPP non monotones : exemples de graphes orientés associés à des matrices **L** 23
2.2 Systèmes de Fisher-KPP non monotones : simulation numérique montrant une multiplicité d'ondes progressives de vitesse minimale 26
2.3 Systèmes de Fisher-KPP non monotones : simulation numérique montrant des turbulences 1D 27
2.4 Systèmes de Fisher-KPP non monotones : simulation numérique montrant des turbulences 2D 28
2.5 Systèmes de Fisher-KPP non monotones : simulation numérique montrant une onde progressive point-périodique 29
2.6 Systèmes de Fisher-KPP non monotones spatialement homogènes avec compétition de rang 1 : simulation numérique montrant un cas de bistabilité 46

3.1 Modèles de forçage génétique : mécanisme à l'échelle des chromosomes 56
3.2 Modèles de forçage génétique : carte de chaleur de la vitesse pour un système fréquence- et densité-dépendant 61
3.3 Modèles de forçage génétique : classifications des régimes d'invasion pour un système fréquence- et densité-dépendant 64

4.1 Modèle de maladie infectieuse à transmission vectorielle & biocontrôle : graphe d'interactions 69
4.2 Modèle de maladie infectieuse à transmission vectorielle : fronts d'invasion 76

Liste des tableaux

2.1 Classifications des équations de réaction-diffusion cubiques 1D 49
2.2 Équation de mutation-sélection-dispersion avec effet Allee évolutif : résultats de persistance et extinction 52

3.1 Modèles de forçage génétique : classifications d'équations fréquence-dépendantes 57

Table des matières

Introduction **iii**

1 Le tirage non local **1**

1.1 État de l'art . . . 1

1.1.1 Avant les fronts non localement tirés, les fronts tirés : l'exemple de l'équation de Fisher-KPP . . . 1

1.1.2 Fronts tirés & fronts poussés . . . 6

1.1.3 Ondes progressives . . . 7

1.1.4 Vitesses asymptotiques de propagation de la solution d'un système de compétition-diffusion monostable avec condition initiale à support compact . . . 8

1.1.5 Dans d'autres équations ou systèmes de réaction-diffusion . . . 10

1.1.6 Vitesse asymptotique de propagation de la solution de l'équation de Fisher-KPP avec taux de croissance monotone mobile et condition initiale à support compact . 11

1.1.7 Les fronts non localement tirés, ni (localement) tirés ni poussés . . . 12

1.1.8 Les fronts non localement tirés, comme fronts tirés pour des équations non locales 14

1.2 Vitesse asymptotique de propagation de la solution de l'équation de Fisher-KPP avec taux de croissance mobile non monotone et condition initiale à support compact . . . 15

1.2.1 La valeur propre principale généralisée . . . 15

1.2.2 Les différents régimes de propagation . . . 16

1.2.3 Conséquences . . . 20

2 Les populations structurées **21**

2.1 Les systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale en classe . . . 22

2.1.1 État de l'art . . . 24

2.1.2 Les valeurs propres principales généralisées pour des coefficients périodiques . . . 31

2.1.3 Propriétés de persistance et de vitesse asymptotique de propagation pour des coefficients périodiques . . . 34

2.1.4 Les ondes progressives pulsatoires planaires pour des coefficients périodiques . . . 37

2.1.5 Conséquences . . . 40

2.2 L'équilibre des systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale de premier rang . . . 41

2.2.1 Motivation : les solutions spatialement uniformes des systèmes de Fisher-KPP avec compétition non locale en classe et de premier rang . . . 41

2.2.2 D'autres modèles de population structurée algébriquement équivalents . . . 41

2.2.3 État de l'art . . . 42

2.2.4 Un formalisme abstrait et des résultats généraux . . . 42
2.2.5 Conséquences . . . 47
2.3 Une équation de mutation-sélection-dispersion avec effet Allee évolutif . . . 47
2.3.1 État de l'art : modèles spatialisés de population à effet Allee homogène et classifications des équations scalaires . . . 48
2.3.2 Un effet Allee évolutif . . . 50
2.3.3 Régimes d'extinction ou de persistance . . . 50
2.3.4 Conséquences . . . 52

3 Le forçage génétique 55
3.1 Contextualisation biologique . . . 55
3.2 L'impact de la rétroaction démographique . . . 56
3.2.1 État de l'art . . . 56
3.2.2 Modélisation . . . 57
3.2.3 Un critère pour mesurer l'impact de la rétroaction : le signe de la vitesse d'invasion 59
3.3 Extensions du modèle . . . 62
3.3.1 Extensions déterministes . . . 62
3.3.2 Extension semi-aléatoire . . . 63
3.4 Conséquences . . . 65

4 L'agroécologie 67
4.1 Contextualisation . . . 67
4.1.1 Contextualisation agroécologique . . . 67
4.1.2 État de l'art biomathématique . . . 68
4.2 Un modèle de réaction-diffusion pour l'agroécosystème de la betterave sucrière . . . 68
4.2.1 Modélisation . . . 68
4.2.2 Analyse structurale du système : hiérarchie et sous-système monotone . . . 70
4.2.3 À la recherche de la stratégie de biocontrôle optimale . . . 71
4.3 Résultats et conjectures . . . 71
4.3.1 En domaine borné . . . 72
4.3.2 En domaine unidimensionnel non borné . . . 76
4.4 Conséquences . . . 79

Conclusion 81

Liste de publications de l'auteur 85

Bibliographie 87

Annexe A Le principe de comparaison 97

Annexe B Sur l'intelligence artificielle 103

Table des figures 107

Liste des tableaux 109

Table des matières 111

Abstract :
Synthesis of my research work since 2018, this thesis presents my contributions to the study of reaction–diffusion partial differential equation systems used as models in population biology. Organized in four chapters covering key themes in my research – the mathematical phenomenon of nonlocal pulling of invasion fronts ; structured population models ; gene drive models ; and agroecology models –, it aims to demonstrate the cross-cutting connections between these themes. It illustrates how the analysis of partial differential equations and theoretical biology can mutually inform one another from an interdisciplinary perspective.

Keywords : analysis of partial differential equations, population dynamics, propagation phenomena, dynamical systems

Résumé :
Synthèse de mes travaux de recherche depuis 2018, ce mémoire présente mes contributions à l'étude des systèmes d'équations aux dérivées partielles de type réaction-diffusion employés comme modèles pour la biologie des populations. Organisé en quatre chapitres reprenant des thématiques importantes de mes recherches – le phénomène mathématique de tirage non local des fronts d'invasion ; les modèles de population structurée ; les modèles de forçage génétique ; les modèles en agroécologie –, il s'attache à en montrer les liens transversaux. Il illustre comment l'analyse des équations aux dérivées partielles et la biologie théorique peuvent se nourrir mutuellement dans une perspective interdisciplinaire.

Mots-clés : analyse des équations aux dérivées partielles, dynamique des populations, phénomènes de propagation, systèmes dynamiques