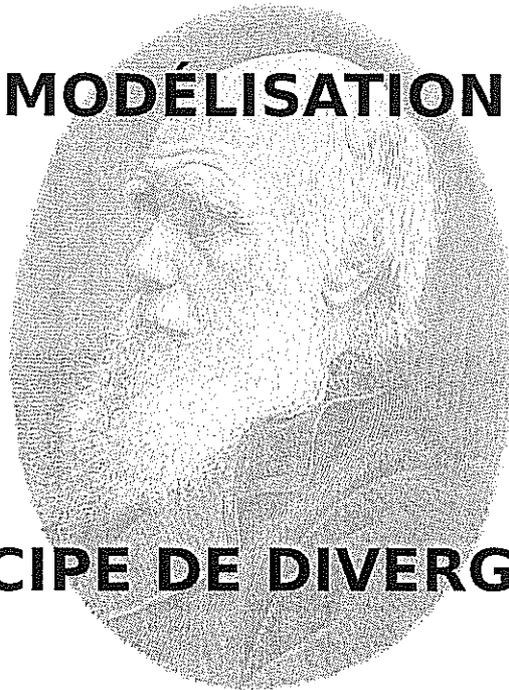


DYNAMIQUE ADAPTATIVE

MODÉLISATION



DU PRINCIPE DE DIVERGENCE DE

DARWIN

Juin 2008

Table des matières

Table des matières

I / INTRODUCTION.....	4
I.1 Quelques repères historiques.....	4
I.2 La modélisation en biologie des populations et en écologie.....	5
I.2.1 L'approche démographique.....	5
I.2.2 L'approche populationnelle.....	5
I.2.3 L'approche génétique.....	5
I.3 La dynamique adaptative.....	5
I.4 Plan de l'étude.....	6
II / MODELES ELEMENTAIRES A TEMPS CONTINUS.....	8
II.1 Introduction.....	8
II.2 Modèle malthusien.....	8
II.3 Modèle logistique.....	8
II.3.1 Hypothèses et notations.....	9
II.3.2 Mise en équations.....	9
II.3.3 Recherche de points fixes ou états d'équilibre N^*	9
II.3.4 Étude de la stabilité des points d'équilibre.....	9
II.3.5 Points d'inflexions.....	10
II.3.6 Comportement asymptotique de $N(t)$ quand $t \rightarrow \infty$	10
II.3.7 Résolution de l'équation.....	11
II.3.8 Conclusion :.....	11
III / EQUATIONS DE REACTION.....	12
IV / ÉQUATIONS DE DIFFUSION.....	13
IV.1 Équation générale.....	13
IV.2 Conditions aux limites.....	13
IV.3 Fonctions propres.....	14
IV.4 Séparation des variables.....	14
IV.5 Équation temporelle.....	15
IV.6 Équation spatiale.....	15
IV.7 Solutions générales.....	15
V / ÉQUATION DE RÉACTION-DIFFUSION.....	17
V.1 Équation générale.....	17
V.2 Conditions d'émergence de formes.....	18
VI / ÉQUATION DE FISHER NON LOCALE.....	21
V.1 Équation.....	21
V.2 Stabilité des équilibres.....	21
V.4 Exemple.....	22
VII / CONCLUSIONS.....	24
VII.1 Face à Darwin.....	24
VII.2 Face à la génétique des populations.....	25
ANNEXES.....	28
A / Systèmes d' équations différentielles.....	28
B / Équation de diffusion, conditions aux limites.....	30
C/ Séries de Fourier : théorèmes et définitions.....	31
D/ Émergences de formes, conditions de Turing.....	32

E / Transformée de Fourier.....33
BIBLIOGRAPHIE.....35

I / INTRODUCTION

I.1 Quelques repères historiques

L'un des premiers modèles de processus biologiques qu'on connaisse est sans doute celui proposé par Léonard de Pise dit Fibonacci, dans son *Liber abacci* (1228), qui a construit les suites bien connues en réfléchissant sur la dynamique d'une population de lapins. Il remarquait notamment que les jeunes lapins ne pouvaient pas se reproduire immédiatement après leur naissance mais n'étaient matures qu'après un certain temps, d'où la notion de ce qu'on appelle aujourd'hui les classes d'âge.

Il fallut ensuite attendre la fin du 18ème et le 19ème siècle avant de voir apparaître de nouveau des modèles que l'on qualifie de démographiques, c'est à dire qu'ils ont pour objet de représenter l'évolution d'une population au cours du temps : le modèle exponentiel de Malthus¹ (1798) puis le modèle logistique de Verhulst² (1848), avec une mention au passage pour le modèle de Gompertz³ (1828). À la fin du 19ème et au début du 20ème, des modèles probabilistes de Galton⁴-Watson⁵ conduiront à la théorie des processus de ramification.

Après 1920, toute une école d'écologie puis de biologie mathématique s'est développée en parallèle avec une école de statistique en biologie. La première école s'est attachée à représenter la dynamique des populations en interaction : travaux de Lotka⁶ et de Volterra⁷. La seconde école fut celle des biométriciens, dont le plus connu est Sir Ronald Fisher⁸, qui ont développé des modèles statistiques pour analyser la variabilité biologique.

La dynamique adaptative est un ensemble de techniques mises au point au cours des années 1990 pour comprendre les conséquences à long terme de

- 1 **Robert Malthus** (1766-1834), historien et économiste anglais, pense que la cause essentielle du grand nombre de pauvres en Angleterre à la fin du XVIII^e siècle est due au fait que la population croît plus vite que la production. Il publie en 1798 un « Essai sur le principe de population ». Ses idées sur la sélection naturelle ont fortement influencé C. Darwin et R.Wallace, notamment le fameux « struggle for life ».
- 2 **Pierre François Verhulst** (1804-1849), mathématicien belge, inspiré par Malthus, il modélisa l'évolution des populations animales en introduisant un paramètre dépendant du milieu d'évolution afin d'illustrer la théorie que la croissance d'une population devrait être limitée, ce qu' on appelle la fonction logistique.
- 3 **Benjamin Gompertz** (1779-1865), mathématicien anglais. Publie en 1825 « Gompertz's law of mortality » où il montre que le taux de mortalité croît de manière géométrique.
- 4 **Francis Galton** (1822-1911) homme de science britannique et cousin de Charles Darwin. Il est à l'origine du lien entre la théorie sur la sélection naturelle et la recherche mathématique. Consacrant une large partie de son activité à la défense de la théorie de l'évolution, en se proposant de montrer qu'elles permet des prévisions susceptibles d'être vérifiées.
- 5 **Henry Watson** (1827-1903) mathématicien anglais. Il coécrivit un livre avec F.Gaston « On the probability of extinction of families » en 1874 qui deviendra le fondement de la théorie moderne des processus de branchement.
- 6 **Alfred James Lotka** (1880-1949), mathématicien américain.
- 7 **Vito Volterra** (1860-1940), mathématicien et physicien italien. Après la première guerre mondiale il s'intéresse aux applications des mathématiques à la biologie. Il est à l'origine du modèle proie-prédateur : « Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie » (1931)
- 8 **Ronald Fisher** (1890-1962), biologiste et staticien anglais. Successeur de Darwin, il contribua à la formalisation mathématique du principe de sélection naturelle grâce à ses méthodes statistiques.

petites mutations dans les traits exprimant le phénotype. Ils relient la dynamique de la population à la dynamique évolutive, intègrent et généralisent l'idée fondamentale d'une dynamique dépendant de la fréquence : le succès de chaque stratégie dépend de la fréquence des autres stratégies dans la population. La dynamique adaptative progresse en tant qu'outil polyvalent pour la modélisation évolutive.

1.2 La modélisation en biologie des populations et en écologie

1.2.1 L'approche démographique

Il s'agit d'étudier l'évolution de la taille de populations au cours du temps. On privilégie un point de vue « interne » et « biologique » : on parle de taux de croissance, de taux de mortalité, de structure en âge, de structures familiales, de structures génétiques.... La plupart de ces modèles ne font pas ou peu référence au milieu dans lequel les populations évoluent, en particulier à la dynamique simultanée des ressources. Le plus souvent on se limite à une population.

1.2.2 L'approche populationnelle

Cette approche introduit explicitement les interactions entre populations. Elle reste très imprégnée de l'approche démographique et ne fait pas, ou peu, apparaître les contraintes dues au milieu, en particulier, ni la répartition et la dynamique des ressources, ni l'hétérogénéité du milieu.

1.2.3 L'approche génétique

Elle est centrée sur la dynamique des proportions et non des effectifs comme l'approche démographique. La génétique des populations, a été un domaine très tôt formalisé : modèles probabilistes de transmission des gènes dans une population. Parmi les grands noms de la discipline : Fisher, Haldane et Malécot.

1.3 La dynamique adaptative

Les principes de l'assemblage des communautés d'espèces, soumis aux règles de la concurrence, de la prédation, du parasitisme et du mutualisme, sont aujourd'hui entièrement repensés. Les équations différentielles de Lotka et Volterra ne peuvent décrire l'interaction de populations qu' "en moyenne" sur l'espace occupé. Leur simplicité occulte les effets souvent considérables de la localisation géographique précise des individus et de leur mobilité. Fluctuations locales et corrélations spatiales ne sauraient plus être négligées pour énoncer les règles de la coexistence et de l'exclusion des populations naturelles. La description mathématique de populations en interaction s'élabore désormais à partir de principes démographiques de base, opérant à l'échelle individuelle et locale, pour parvenir à une description "macroscopique" dont les variables se définissent dans le temps et dans l'espace.

Au cours des dix dernières années, des travaux expérimentaux d'importance majeure ont fait tomber le mythe qui plaçait les processus de

l'écologie et de l'évolution sur des échelles de temps quasi incommensurables. Qu'il s'agisse d'oiseaux, de poissons ou de lézards, quelques générations suffisent pour qu'une population réponde à la modification de son environnement par un changement "héritable", codé génétiquement, de la morphologie ou de la démographie des individus. C'est dans ce contexte empirique que la théorie des "dynamiques adaptatives" a vu le jour au début des années 1990. Dans cette théorie, le processus de l'évolution darwinienne est décrit comme une marche aléatoire sur l'ensemble des phénotypes, dont chaque pas est gouverné par l'écologie du système. Cette approche se distingue de la génétique des populations classiques où la valeur sélective est une fonction donnée d'avance. Ici, la valeur sélective d'un phénotype mutant est déterminée par la capacité d'invasion (« invasion fitness ») de ce phénotype dans la population établie. Les pressions de sélection, d'origine écologique, se modifient donc à mesure que la population évolue. L'une des prédictions les plus spectaculaires de cette théorie concerne l'origine des espèces : l'interaction des processus écologiques et évolutifs peut conduire une population à se différencier en plusieurs espèces, sans l'intervention des facteurs extérieurs traditionnellement invoqués, comme l'isolement géographique de populations locales.

La théorie des dynamiques adaptatives s'inscrit dans la descendance directe des applications de la théorie des jeux à la biologie. Mais les notions de stabilité sont bien distinctes des concepts classiques et propres à la motivation biologique sous-jacente. Les modèles d'interactions spatialisées évoqués plus haut engendrent eux aussi de nouvelles classes d'équations aux dérivées partielles, simples dans leur formulation et riches dans leurs propriétés. Ce ne sont là que quelques exemples récents qui suggèrent la grande fertilité de l'écologie en métaphores et problèmes mathématiques inédits.

I.4 Plan de l'étude

Dans cette étude, je vous propose de suivre le chemin de Malthus aux modèles actuels de dynamique adaptative.

En effet, à partir d'une population nous allons décrire son comportement évolutif en rajoutant au fur et à mesure les paramètres influençant cette évolution jusqu'à obtenir une modélisation compatible avec la théorie de Darwin⁹ avancée dans son oeuvre « On the origin of species... »(1859) où il explique que la divergence des caractères est à l'origine de nouvelles espèces.

Tout d'abord, nous allons montrer la croissance d'une population dans un milieu dont les ressources pour cette espèce sont limitées appelé modèle logistique de croissance. Nous verrons la notion d'équilibre du système et de stabilité de cet équilibre face à une perturbation.

Ensuite, nous placerons cette population dans un contexte. En premier lieu, nous considérerons deux espèces en interaction l'une vis à vis de l'autre pour déterminer les conditions nécessaires à la stabilité de l'équilibre de ce nouveau système : équation de réaction. Puis, nous prendrons en compte les conditions spatiales en introduisant le principe de diffusion : équation de

⁹ Charles Robert Darwin (-1809 – 1882) est un naturaliste anglais dont les travaux et les théories sur l'évolution des espèces vivantes ont profondément révolutionné la biologie.

diffusion.

Pour modéliser le principe de divergence de Darwin, nous réunirons ces considérations afin de visualiser l'effet d'une compétition entre deux caractères phénotypiques d'une même espèce sur son évolution.

Pour conclure, nous discuterons des limites de ce modèle, dues entre autres à ses conditions d'applications, et nous le comparerons à d'autres considérations biologiques.

II / MODELES ELEMENTAIRES A TEMPS CONTINUS

II.1 Introduction

La première question qui se pose concerne l'évolution temporelle d'une population. Le modèle naïf, où reproduction et mortalité sont proportionnelles aux effectifs, conduit à une explosion ou à une extinction de la population, selon la valeur des paramètres, à vitesse exponentielle. Cette approche, due à Malthus, est en général irréaliste, du moins sur une longue période. Il nous faudra donc introduire un terme correctif qui conduise à ce que l'effectif d'une population isolée converge vers un effectif constant : l'idée est qu'il existe un effectif idéal dépendant du milieu extérieur, et que si ce milieu ne varie pas, l'effectif réel va se stabiliser autour de cet effectif idéal. C'est ce que propose le modèle logistique.

Notations :

Notons $N(t)$ l'effectif de la population à t , $N(0)$ l'effectif de la population initial.

On suppose que l'effectif de la population est suffisamment grand pour supposer $N(t)$ réel et non pas entier.

L'évolution de la population $N(t)$ est décrite par une équation de conservation du type:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \text{naissances} - \text{morts} + \text{migrations}$$

II.2 Modèle malthusien

Dans le cas le plus simple, il n'y a pas de migrations, et les naissances et les morts sont proportionnelles à $N(t)$, le facteur de proportionnalité étant constant au cours du temps :

$$\frac{dN(t)}{dt} = n N(t) - m N(t) = r N(t)$$

d'où l'on déduit facilement que $N(t) = N(0) e^{rt}$ où r est le taux d'accroissement instantané. Ainsi si $r > 0$, la population croît exponentiellement tandis que si $r < 0$ elle disparaît rapidement.

Les croissances de type exponentiel uniquement sont rares. En réalité, quelle que soit la population, on n'aura de croissance exponentielle qu'au début de l'invasion d'un milieu dans lequel les ressources sont surabondantes.

II.3 Modèle logistique

Il est raisonnable d'inclure dans le modèle précédent une correction lorsque la population grossit. L'idée est qu'il existe une taille « idéale », nommée capacité biotique (capacité d'accueil du milieu). En deçà de cette capacité biotique, la population a tendance à croître, au-delà, elle décroît. Verhulst a ainsi proposé un modèle, appelé modèle logistique, qui sert de base à toutes sortes de modélisations plus complexes.

II.3.1 Hypothèses et notations

En gardant les précédentes notations, appelons K la capacité biotique du milieu : le milieu peut nourrir K individus.

Si $N < K$: il y a suffisamment de ressources : la population augmente car la natalité est supérieure à la mortalité

Si $N > K$: il n'y a plus assez de ressources : des individus meurent de faim. La mortalité devient supérieure à la natalité.

Si $N \ll K$: cas de Malthus : croissance proportionnelle à N

II.3.2 Mise en équations

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N) \text{ , telle que } \left\{ \begin{array}{l} f(N) > 0 \text{ si } N < K \\ f(N) < 0 \text{ si } N > K \\ f(N) = rN \text{ si } N \ll K \\ f(0) = 0 \text{ (pas de création spontanée d'individus)} \end{array} \right.$$

La forme différentielle du modèle logistique s'écrit :

$$\boxed{\frac{dN(t)}{dt} = r N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)}$$

Une fois le modèle établi, il s'agit maintenant d'étudier les propriétés mathématiques de cette équation différentielle autonome pour vérifier que celles-ci sont compatibles avec les données expérimentales.

II.3.3 Recherche de points fixes ou états d'équilibre N^*

Un point d'équilibre (ou fixe) correspond à une solution constante

Les points fixes sont définis par $\frac{dN(t)}{dt} = 0 \equiv f(N(t)) = 0$

Dans notre cas on remarque rapidement deux possibilités : $N(t) = 0$ ou $N(t) = K$

II.3.4 Étude de la stabilité des points d'équilibre

Un point d'équilibre N^* est stable localement si toute solution qui s'en écarte légèrement tend à revenir vers ce point d'équilibre à l'infini. i.e. :

il existe $\varepsilon > 0$ tel que pour tout $N_0 \in \mathbb{R}$ si $|N_0 - N^| < \varepsilon$ alors $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = N^*$*

Pour étudier la stabilité linéaire, on linéarise l'équation autour de N^* . Le développement de Taylor au voisinage de $N(t) = N^*$ au premier ordre nous donne :

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N(t)) = f(N^*) + (N(t) - N^*) f'(N^*) + (N(t) - N^*) \varepsilon(N)$$

avec $\lim_{N \rightarrow N^*} \varepsilon(N) = 0$

On pose $N(t) = N^* + N_p(t)$ où $N_p(t)$ est une perturbation supposée petite. On peut alors écrire

$$\frac{dN(t)}{dt} = \frac{dN_p(t)}{dt} = f(N^* + N_p(t)) \approx f(N^*) + N_p(t)f'(N^*)$$

Par définition du point fixe : $f(N^*) = 0$ et ici $f'(N(t)) = r - \frac{2rN(t)}{K}$

Au point fixe $N^* = K$ on a :

$$f'(K) = -r \text{ alors } \frac{dN_p(t)}{dt} \approx -rN_p(t) \text{ avec } N_p(t) = N(t) - K$$

La solution de cette équation différentielle est $N_p(t) = N_p(0)e^{-rt}$

Ainsi la forme de $N(t)$ au voisinage de $N(t) = K$ est équivalente à une exponentielle à exposant négatif : si on s'éloigne de K suite à une petite perturbation, $N(t)$ aura tendance à y revenir. On parle alors d'équilibre stable linéairement et on dit que K est un attracteur.

Au point fixe $N^* = 0$ on a :

$$f'(0) = r \text{ et l'équation linéarisée est donc } \frac{dN_p(t)}{dt} \approx rN_p(t)$$

La solution de cette équation différentielle est $N_p(t) = N_p(0)e^{rt}$

Cette fois la forme des petites perturbations $N^* = 0$ est une exponentielle croissante : si on s'écarte de 0 , $N(t)$ s'en éloigne immédiatement. On parle alors d'équilibre instable et on dit alors que 0 est répulsif.

Finalement, la nature des points d'équilibre est directement donné par le signe de $f'(N)$ au point d'équilibre.

II.3.5 Points d'inflexions

La dérivée seconde de $N(t)$ peut nous renseigner sur la présence de points d'inflexions :

$$\frac{d^2N(t)}{dt^2} = r \left(1 - \frac{2}{K}N(t)\right) \frac{dN(t)}{dt}$$

Elle s'annule et change de signe pour $N(t) = K/2$

On doit donc observer un point d'inflexion pour les solutions répondant aux conditions initiales $N(0) < K/2$

II.3.6 Comportement asymptotique de $N(t)$ quand $t \rightarrow \infty$

La fonction $N(t)$ sera monotone, croissante si f est positive, décroissante si f est négative, et la limite de $N(t)$ quand $t \rightarrow \infty$ sera alors le point d'équilibre stable le plus proche dans le sens de la monotonie.

II.3.7 Résolution de l'équation

$$\frac{dN(t)}{dt} = r N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) = r N(t) - \frac{r}{K} N^2(t)$$

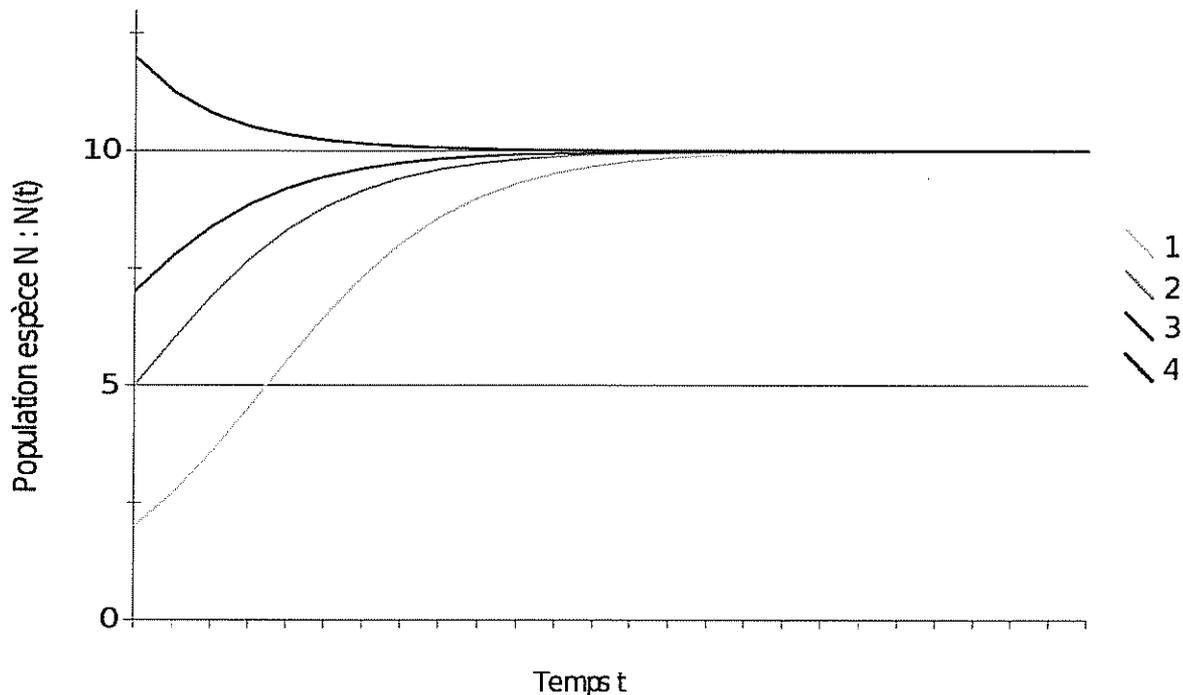
soit $a = \frac{r}{K}$ et $u(t) = \frac{1}{N(t)}$ en supposant qu'il n'y a pas extinction de la population. On obtient : $\frac{-du(t)}{dt} \frac{1}{u^2(t)} = \frac{r}{u(t)} - \frac{a}{u^2(t)}$ soit $\frac{du(t)}{dt} = -r u(t) + a$

La solution est du type $u(t) = C e^{-rt} + \frac{a}{r}$

En injectant les conditions initiales on obtient finalement :

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{K - N(0)}{N(0)} e^{-rt}}$$

Représentation de fonctions logistiques pour différentes conditions initiales, avec $K = 10$ et $r = 2$: 1 : $N(0)=2$; 2 : $N(0)=5$; 3 : $N(0)=7$; 4 : $N(0)=12$



II.3.8 Conclusion :

Ce modèle est un modèle simple qui ne tient pas compte ni de la maturité sexuelle, ni des interactions entre individus : compétition, prédation, parasitisme, symbiose, mutualisme..., et ni des répartitions spatiales.

Nous allons donc maintenant étudier le cas d'une interaction entre deux espèces dans un système clos.

III / EQUATIONS DE REACTION

Dans cette partie, nous allons rappeler les résultats importants sans étude de cas particulier. Une application directe de cette partie est le modèle de Lotka-Volterra généralisé (système proie-prédateur non spatialisé).

Étudions le cas de deux espèces N et M partageant le même milieu clos. Quelle que soit l'interaction mise en jeu entre ces deux espèces on est ramené à un système différentiel général :

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = f(N(t), M(t)) \\ \frac{dM(t)}{dt} = g(N(t), M(t)) \end{cases}$$

f (respectivement g) représente le modèle de croissance de l'espèce N (respectivement M) en fonction des deux espèces N et M

Nous supposons que $F = (f, g)$ est définie et continue sur un ouvert D de \mathbf{R}^2 .

Supposons que le système différentiel admette au moins un point d'équilibre. Pour étudier sa stabilité, nous utilisons la même méthode que dans le cas du modèle logistique. C'est à dire que nous faisons un développement de Taylor à l'ordre 1 au voisinage de ce point d'équilibre $X^* = (N^*, M^*)$. On pose $X(t) = X^* + X_p(t)$ où $X_p(t) = (N_p(t), M_p(t))$ est une perturbation supposée petite. On obtient alors le système suivant :

$$\begin{aligned} \frac{dN_p(t)}{dt} &= f(N^*, M^*) + N_p(t) \frac{\partial f}{\partial N}(N^*, M^*) + M_p(t) \frac{\partial f}{\partial M}(N^*, M^*) \\ \frac{dM_p(t)}{dt} &= g(N^*, M^*) + N_p(t) \frac{\partial g}{\partial N}(N^*, M^*) + M_p(t) \frac{\partial g}{\partial M}(N^*, M^*) \end{aligned}$$

Or par définition du point d'équilibre $f(N^*, M^*) = g(N^*, M^*) = 0$ et soit J la matrice jacobienne calculée au point d'équilibre :

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial N}(N^*, M^*) & \frac{\partial f}{\partial M}(N^*, M^*) \\ \frac{\partial g}{\partial N}(N^*, M^*) & \frac{\partial g}{\partial M}(N^*, M^*) \end{bmatrix}$$

L'équation s'écrit de manière matricielle :

$$\frac{d}{dt} \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix} = J \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix} \quad (\text{III.1})$$

Par analogie au raisonnement en dimension 1, la stabilité de ce point d'équilibre sera donc déterminée par le signe des parties réelles des valeurs propres de cette matrice jacobienne.

Nous montrerons, en annexe A, que la partie réelle des valeurs propres devra être négative pour que cet équilibre soit stable.

1. quel que soit $x \in \Omega$ $N(0,x) = N_0(x)$
2. Conditions aux limites sur le bord du domaine :
 - i. Dirichlet homogène : quel que soit $x \in \partial\Omega$ $N(t,x) = 0$ pas de conservation aux bords.
 - ii. Neumann homogène
 quel que soit $x \in \partial\Omega$ $\vec{\nabla} N(t,x) \cdot \vec{\nu}(x) = 0$ où $\vec{\nu}$ est un vecteur normal à $\partial\Omega$ en x : le flux nul aux bords : confinement.

On se restreindra, maintenant, au cas où l'espace est de dimension 1 ($k = 1$) et où Ω est le segment $[0;L]$. Les conditions de Dirichlet homogènes sont alors $N(t,0) = N(t,L) = 0$, et celles de Neumann homogènes sont $\frac{\partial N}{\partial t}(t,0) = \frac{\partial N}{\partial t}(t,L) = 0$. Il est nécessaire de préciser les conditions aux limites puisqu'elles traduisent des phénomènes biologiques différents.

L'équation s'écrit :
$$\frac{\partial N}{\partial t}(t,x) - d \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}(t,x) = 0 \quad (IV.1)$$

IV.3 Fonctions propres.

On va alors définir les fonctions propres de la diffusion pour ces conditions aux limites. C'est donc un profil $F(x)$ (une forme) telle que : $\Delta_x F(x) = \lambda F(x)$ avec $\lambda \in \mathbb{R}$ et $F(x)$ vérifie les conditions aux limites. Cela signifie que le profil $F(x)$ n'est pas déformé par l'opérateur de la diffusion, il est juste dilaté si $\lambda > 0$ ou aplati si $\lambda < 0$. λ est la valeur propre associée à F .

Ce raisonnement justifie l'utilisation de la méthode de séparation des variables pour la résolution de l'équation (IV.1).

IV.4 Séparation des variables

Nous cherchons des solutions de la forme :

$$N(t,x) = F(x)G(t)$$

qui satisfont les conditions aux limites. Alors :

$$\frac{\partial N(t,x)}{\partial t} = F(x) \frac{dG(t)}{dt} \quad \text{et} \quad \frac{\partial^2 N(t,x)}{\partial x^2} = \frac{d^2 F(x)}{dx^2} G(t)$$

et l'équation (IV.3.1.1) devient :

$$F(x) \frac{dG(t)}{dt} = d \frac{d^2 F(x)}{dx^2} G(t)$$

On sépare alors les variables:

$$\frac{1}{dG(t)} \frac{dG(t)}{dt} = \frac{1}{F(x)} \frac{d^2 F(x)}{dx^2} = -\lambda \quad \text{constante arbitraire de séparation}$$

Nous obtenons donc deux équations différentielles ordinaires à coefficients constants :

$$G'(t) = -\lambda d G(t) \quad \text{et} \quad F''(x) = -\lambda F(x)$$

IV.5 Équation temporelle

Au vue de ce qui a été fait précédemment, on obtient des solutions de la forme :

$$G(t) = G(0) e^{-\lambda t}$$

- si $\lambda < 0$ G croît exponentiellement quand t augmente
- $\lambda > 0$ G décroît exponentiellement quand t augmente
- $\lambda = 0$ G est constante

IV.6 Équation spatiale

On se place en dimension 1 pour simplifier les calculs

$$F''(x) + \lambda F(x) = 0$$

Dont l'équation caractéristique $r^2 + \lambda = 0$ donne les solutions :

$\text{Si } \lambda < 0, r = \pm \sqrt{-\lambda} \Rightarrow F(x) = c_1 \cosh(\sqrt{-\lambda} x) + c_2 \sinh(\sqrt{-\lambda} x) \quad (IV.6.1)$
$\text{Si } \lambda = 0, r = 0 \Rightarrow F(x) = c_3 + c_4 x \quad (IV.6.2)$
$\text{Si } \lambda > 0, r = \pm i \sqrt{\lambda} \Rightarrow F(x) = c_5 \cos(\sqrt{\lambda} x) + c_6 \sin(\sqrt{\lambda} x) \quad (IV.6.3)$

En appliquant les conditions de Dirichlet, nous obtenons une infinité de λ_n valeurs propres, toutes positives, associées aux fonctions propres :

$$F_n(x) = B_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right)$$

En appliquant les conditions de Neumann, nous obtenons une infinité de λ_n valeurs propres,

toutes positives, associées aux fonctions propres :

$$F_n(x) = A_n \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right)$$

Le détail des calculs se trouve en annexe B.

En appliquant le principe de superposition des solutions, on obtient une solution du type :

$$F(x) = \sum_{n=0}^{\infty} D_n \cos\left(\frac{n\pi}{L} x\right) + C_n \sin\left(\frac{n\pi}{L} x\right)$$

IV.7 Solutions générales

Au vue de tout ce qui a été fait précédemment, si en condition initiale on a $N(0, x) = F_n(x)$ ou toute fonction C.S.R. par morceaux pour être décomposée en série de Fourier (voir annexe C), alors on cherche une solution de la forme : $N_n(t, x) = G_n(t) F_n(x)$

$$\frac{\partial N(t, x)}{\partial t} = d \frac{\partial^2 N(t, x)}{\partial x^2}$$

$$\frac{dG_n(t)}{dt} F_n(x) = -d \lambda_n G_n(t) F_n(x) \text{ avec } F_n(x) \neq 0 \text{ et } \lambda_n = \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2$$

on obtient une équation différentielle du premier ordre : $\frac{dG_n(t)}{dt} = -d\lambda_n G_n(t)$

qui a pour solutions : $G_n(t) = G_n(0) e^{-d\lambda_n t}$

Par suite, $N_n(t, x) = G_n(0) e^{-d\lambda_n t} F_n(x)$

$G_n(t)$ est un coefficient d'amortissement fonction des fréquences λ_n . Plus la fréquence est grande plus l'amortissement sera rapide.

V / ÉQUATION DE RÉACTION-DIFFUSION

V.1 Équation générale

En rassemblant tout ce que nous venons de voir nous obtenons le système suivant :

$$\boxed{\frac{\partial N(t, x)}{\partial t} = f(N, M) + d_N \frac{\partial^2 N(t, x)}{\partial x^2} \quad \text{et} \quad \frac{\partial M(t, x)}{\partial t} = g(N, M) + d_M \frac{\partial^2 M(t, x)}{\partial x^2}}$$

avec N et M deux espèces en interaction

Par la suite, on écrira ce système :

$$\partial_t \begin{bmatrix} N \\ M \end{bmatrix} = F \begin{bmatrix} N \\ M \end{bmatrix} + D \Delta_x \begin{bmatrix} N \\ M \end{bmatrix} \quad \text{avec} \quad D = \begin{bmatrix} d_N & 0 \\ 0 & d_M \end{bmatrix}$$

Soit $\begin{bmatrix} N^* \\ M^* \end{bmatrix}$ un équilibre des équations de réaction. Étudions sa stabilité telle que nous l'avons fait précédemment grâce à la formule de Taylor. Appliquons une

légère perturbation : $\begin{bmatrix} N \\ M \end{bmatrix}(t, x) = \begin{bmatrix} N^* \\ M^* \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(t, x)$

le système devient, avec les notations utilisées précédemment :

$$\partial_t \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(t, x) = J \begin{bmatrix} N^* \\ M^* \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(t, x) + D \Delta_x \begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(t, x) \quad (\text{V.1})$$

Pour introduire le phénomène de diffusion, on donne à la perturbation le profil d'une fonction propre trouvée précédemment pour chaque espèce soit :

$\begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(0, x) = \begin{bmatrix} \alpha_n(0) \\ \gamma_n(0) \end{bmatrix} F_n(x)$. Alors on cherche des solutions sous la forme :
 $\begin{bmatrix} N_p \\ M_p \end{bmatrix}(t, x) = \begin{bmatrix} \alpha_n(t) \\ \gamma_n(t) \end{bmatrix} F_n(x)$ En introduisant cette expression dans (V.1) on obtient :

$$\begin{bmatrix} \frac{d\alpha_n(t)}{dt} \\ \frac{d\gamma_n(t)}{dt} \end{bmatrix} F_n(x) = J \begin{bmatrix} \alpha_n(t) \\ \gamma_n(t) \end{bmatrix} F_n(x) - D \lambda_n \begin{bmatrix} \alpha_n(t) \\ \gamma_n(t) \end{bmatrix} F_n(x) \quad \text{avec} \quad F_n(x) \neq 0$$

Par suite, on a un nouveau système d'équations différentielles :

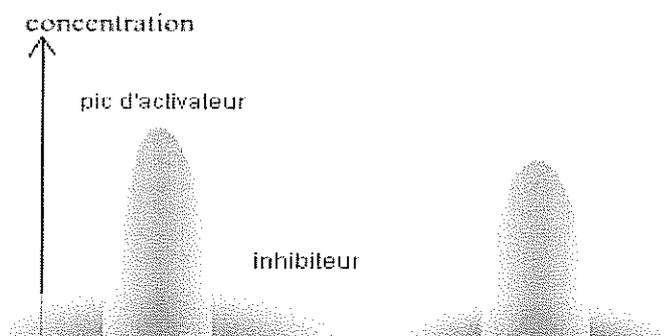
$$\begin{bmatrix} \alpha_n'(t) \\ \gamma_n'(t) \end{bmatrix} = (J - D \lambda_n) \begin{bmatrix} \alpha_n(t) \\ \gamma_n(t) \end{bmatrix} \quad \text{on pose} \quad J_n = J - D \lambda_n \quad (\text{V.2})$$

J_n est la matrice des perturbations de fréquence n .

La stabilité de l'équilibre $\begin{bmatrix} N^* \\ M^* \end{bmatrix}$, par rapport aux petites perturbations de forme $F_n(x)$, est donnée par le signe des parties réelles des valeurs de J_n , comme nous l'avons montré pour la partie III.

V.2 Conditions d'émergence de formes

L'un des plus importants modèles mathématiques en biologie du développement a été formulé par Alan Turing¹¹. Il a proposé un modèle de réaction – diffusion dans lequel deux solutions distribuées de manière homogène interagiraient pour produire des modèles stables pendant la morphogénèse (apparition de formes dans les embryons). Ces formes représenteraient des différences régionales dans les concentrations de deux substances N et M, dont l'interaction ferait ainsi surgir l'ordre à partir d'un désordre initial. Turing a montré que si l'interaction entre N et M est du type : la substance M stimule la production de N et M tandis que la substance N inhibe la production de M, et si N diffuse plus facilement que M, des pics de différentes concentrations vont être générés pour la substance M. Ce modèle prédit des zones alternées de hautes et faibles concentrations d'une substance donnée. Quand la concentration d'une telle substance dépasse un niveau seuil, une cellule (ou un groupe de cellules) peut être incitée à se différencier d'une certaine manière. Une caractéristique du modèle de Turing est qu'il conduit à l'amplification de longueurs d'ondes chimiques particulières en supprimant toutes les autres. Quand les concentrations locales de M augmentent, les valeurs de N forment un pic centré sur le pic de M, mais qui devient plus large et moins élevé à cause de la diffusion rapide de N. ces pics de N inhibent la formation d'autres pics de M dans le voisinage immédiat. Les pics de M qui subsistent dépendent des conditions initiales et de l'espace dont il dispose.

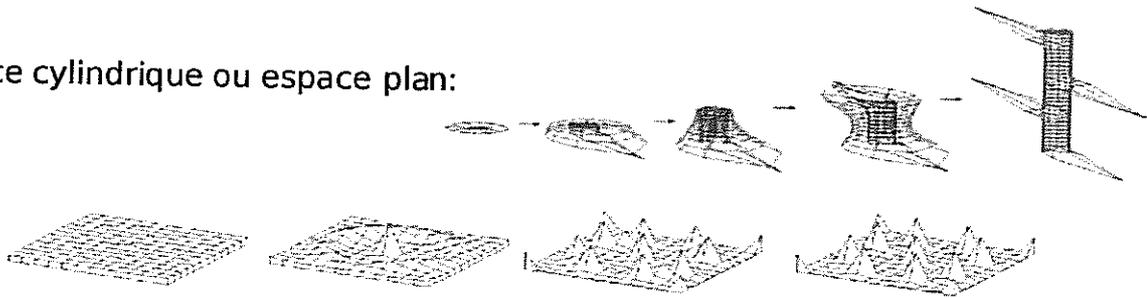


Les différentes représentations spatiales sont :



¹¹ **Alan Turing** (1912-1954) Mathématicien anglais , un des fondateurs de la science des ordinateurs et qui décrypta le code de l' « Enigma » allemande durant la seconde guerre mondiale.

espace cylindrique ou espace plan:



Turing a remarqué qu'il était possible de choisir les paramètres du modèle pour que l'équilibre de réaction soit stable par rapport à toutes les formes sauf une par rapport à laquelle il est instable. Le système agit alors comme un révélateur de cette forme.

Dans le cas d'une seule espèce, pour un système à une seule équation, la stabilité est donnée par $f'(N^*) - d\lambda_n$. La fréquence la plus amplifiée est donc $\lambda_n = 0$. La forme privilégiée est donc l'homogénéité : pas d'émergence de nouvelles formes.

Dans le cas de deux espèces en interaction, le plus grand taux d'amplification peut être associé à une fréquence non nulle déterminée par l'équation de diffusion. Le but est de discuter de la stabilité d'un équilibre du système de réaction-diffusion. Pour qu'il y ait émergence de forme, cet équilibre doit être stable pour l'équation de réaction seule et instable pour l'équation de réaction-diffusion.

Replaçons nous dans le contexte :

$f(N, M)$: modèle de croissance de l'espèce N en fonction des individus N et M

$J_{NN} = \frac{\partial f(N, M)}{\partial N}$ taux de croissance de l'espèce N par rapport à elle même

$g(N, M)$: modèle de croissance de l'espèce M en fonction des individus N et M

$J_{MM} = \frac{\partial g(N, M)}{\partial M}$ taux de croissance de l'espèce M par rapport à elle même

$J_{NM} = \frac{\partial f(N, M)}{\partial M}$ taux de croissance de l'espèce N par rapport à l'espèce M

$J_{MN} = \frac{\partial g(N, M)}{\partial N}$ taux de croissance de l'espèce M par rapport à l'espèce N

d_N, d_M : coefficient de diffusion des espèces N et M sur l'espace considéré d'évolution

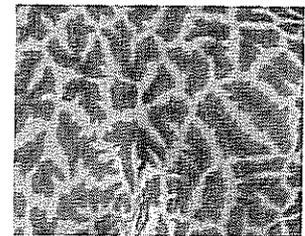
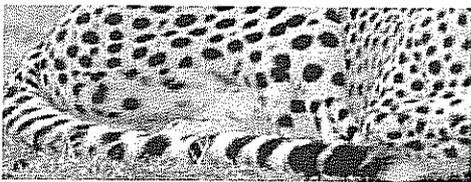
$\lambda_n = \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2$: les fréquences des individus de différents traits (variable de l'espace considéré)

Les conditions imposées par les équations traitées précédemment nous donnent plusieurs information quant au comportement des deux espèces face à

leur perturbation respectives : présence influente de l'autre espèce. Nous retrouvons les conditions nécessaires à l'émergence de formes (i.e. l'« apparition » d'un nouveau phénotype dans le cas d'un travail dans l'espace des morphologies) décrites par Turing :

- Une des deux espèces doit s' auto-catalyser, on la nomme activateur. Son taux de croissance par rapport à elle même est positif et dépasser un certain seuil de diffusion $J_{NN} > d_N \lambda_n > 0$.
- L'autre espèce doit s' auto-inhiber : inhibiteur. Son taux de croissance par rapport à elle même est négatif $J_{MM} < 0$.
- L'effet de l'inhibiteur de l'inhibiteur doit être supérieur à l'effet de l'activateur $|J_{MM}| > |J_{NN}|$.
- La diffusion de l'inhibiteur doit être supérieure à celle de l'activateur $\frac{d_M}{d_N} > 1$.

À ces dernières, n'oublions pas les conditions initiales et aux bords de l'espace que l'on a vu dans la partie IV.2. Et enfin si l'espace L est assez grand pour laisser place à une nouvelle forme, l'équation homogène devient instable par rapport à une fonction propre particulière qui semble alors émerger à partir de rien. Le modèle de Turing a trouvé des applications en biomathématiques notamment dans l'explication de certains pelages de mammifères ou les dessins de coquillages :



On va voir maintenant, que ce type d'auto-organisation peut être utilisé dans un contexte différent, pour modéliser le principe de divergence des caractères de Darwin. On se place donc dans l'espace des morphologies pour étudier le cas d'une espèce N mono - morphique x ou y qui suit le modèle logistique de croissance.

VI / ÉQUATION DE FISHER NON LOCALE

V.1 Équation

Un exemple historique d'équation de réaction-diffusion du type de la partie précédente est l'équation de Fisher où f est la fonction logistique :

$$\frac{\partial N(t,x)}{\partial t} = \frac{r}{K} N(t,x)(K - N(t,x)) + d \frac{\partial^2 N(t,x)}{\partial x^2} \quad (\text{VI.1})$$

Rappel : K représente la capacité du milieu, r le taux d'accroissement instantané et d le coefficient de diffusion de la morphologie x .

Dans l'espace des morphologies d'une espèce : l'espace Ω , considérons une compétition entre deux morphologies x et y : $\phi(x,y)$. On suppose alors que la compétition ne dépend que de la distance entre ces deux morphologies, que l'on normalise soit :

$$\phi(x,y) = \phi(x-y) \quad \text{avec} \quad \int_{\Omega} \phi(x,y) d\Omega = 1$$

le terme correspondant à la fonction logistique devient :

$$\frac{r}{K} N(t,x) \left(K - \int_{\Omega} \phi(x-y) N(t,y) dy \right)$$

Nous remarquons que l'intégrale représente le produit de convolution de ϕ et de N .

L'équation (VI.1) devient :

$$\frac{\partial N(t,x)}{\partial t} = \frac{r}{K} N(t,x) (K - \phi * N(t,x)) + d \frac{\partial^2 N(t,x)}{\partial x^2} \quad (\text{VI.2})$$

Notre but à présent est de chercher des instabilités du type Turing qui donneraient de nouvelles morphologies.

V.2 Stabilité des équilibres

Dans l'étude précédente de la fonction logistique, nous avons deux équilibres pour $N(t,x)=0$ et $N(t,x)=K$.

Nous avons vu que l'équilibre autour de 0 n'était déjà pas stable. Nous cherchons donc à déstabiliser l'équilibre autour de K .

L'expression de la perturbation est donc :

$$N(t,x) = K + N_p(t,x)$$

L'équation (V.2.2) devient :

$$\frac{\partial N(t,x)}{\partial t} = \frac{\partial N_p(t,x)}{\partial t} = \frac{r}{K} (K + N_p(t,x)) (K - \phi * (K + N_p)(t,x)) + d \frac{\partial^2 N_p(t,x)}{\partial x^2}$$

Or K ne dépend pas de l'intégrale et ϕ est normalisée donc :

$$(\phi * K)(t,x) = K$$

Il nous reste :

$$\frac{\partial N_p(t, x)}{\partial t} = \frac{r}{K}(K + N_p(t, x))(-\varphi * N_p)(t, x) + d \frac{\partial^2 N_p(t, x)}{\partial x^2}, \text{ soit}$$

$$\frac{\partial N_p(t, x)}{\partial t} = -r\varphi * N_p(t, x) - \frac{r}{K} N_p(t, x)(\varphi * N_p)(t, x) + d \frac{\partial^2 N_p(t, x)}{\partial x^2}$$

Par hypothèse, la perturbation est suffisamment petite pour qu'on puisse négliger les termes en N^2 . L'étude de la stabilité ne se fait donc que sur :

$$\frac{\partial N_p(t, x)}{\partial t} \approx -r(\varphi * N_p)(t, x) + d \frac{\partial^2 N_p(t, x)}{\partial x^2} \quad (\text{VI.3})$$

Au vue de la forme des solutions trouvées pour l'équation de diffusion, en série de Fourier, nous pouvons appliquer la transformation de Fourier¹² à l'équation (VI.3) :

$$F\left(\frac{\partial N_p}{\partial t}\right)(t, \xi) = -rF(\varphi)(\xi)F(N_p)(t, \xi) - d\xi^2 F(N_p)(t, \xi)$$

$$= -(rF(\varphi)(\xi) + d\xi^2)F(N_p)(t, \xi)$$

En appliquant les résultats démontrés dans le cas de la matrice jacobienne d'un système de réaction entre deux espèces, la stabilité dépend du signe de la partie réelle de

$$rF(\varphi)(\xi) + d\xi^2 \quad (\text{V.3.1})$$

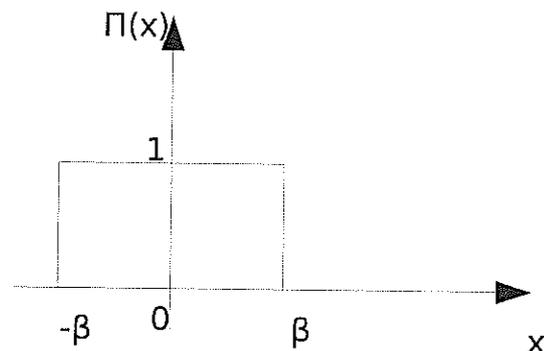
Si la partie réelle est négative alors l'équilibre sera instable alors que si elle est positive il sera stable. La diffusion est un phénomène stabilisant, ce sera donc φ qui va entraîner la déstabilisation.

Donc, pour qu'il y ait apparition d'une nouvelle forme morphologique, il faudra que la transformée de Fourier de l'expression de la compétition des morphologies soit minorée par un paramètre fonction de la fréquence de perturbation appelé paramètre de bifurcation. Cependant une fréquence ne pourra être amplifiée que si elle appartient à l'espace morphologique.

V.4 Exemple

Prenons pour expression de la compétition un signal « porte » noté Π défini par :

$$\begin{aligned} \text{si } x \in [-\beta; \beta] & \quad \Pi(x) = \frac{1}{2\beta} \\ \text{si } x \notin [-\beta; \beta] & \quad \Pi(x) = 0 \end{aligned}$$



Comme Π est paire, si $\xi \neq 0$, on a :

¹² Définition et propriétés de la transformée de Fourier en annexe E. Pour des raisons liées au logiciel de traitement de texte la transformée d'une fonction f sera notée $F(f)$.

$$F(\Pi)(\xi) = 2 \int_0^\beta \Pi(x) \cos(\xi x) dx = 2 \left[\frac{\sin(\xi x)}{\xi} \right]_0^\beta = \frac{\sin(\beta \xi)}{\beta \xi}$$

si $\xi = 0$ $F(\Pi)(0) = 1 = \lim_{\xi \rightarrow 0} \frac{\sin(\beta \xi)}{\beta \xi}$

La transformée de Fourier est donc prolongeable par continuité en 0.

En conclusion : la transformée de Fourier de la fonction « porte » Π est la fonction définie :

$$F(\Pi): \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$$

$$\xi \rightarrow \frac{\sin(\beta \xi)}{\beta \xi}$$

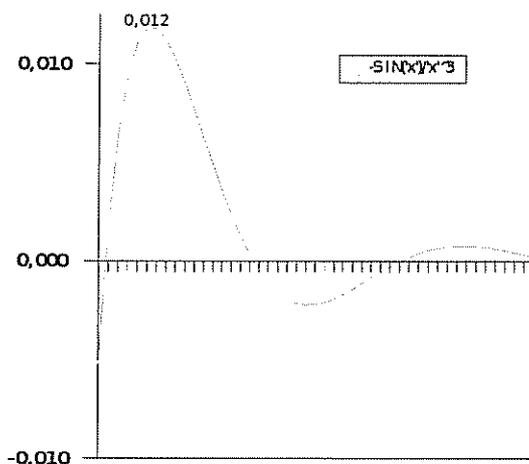
Reportons cette expression de la transformée de Π l'équation (VI.3.1) avec la contrainte que cette équation soit strictement négative :

$$r \frac{\sin(\beta \xi)}{\beta \xi} + d \xi^2 < 0 \quad \text{posons } z = \beta \xi$$

$$d \frac{z^2}{\beta^2} < -r \frac{\sin z}{z}$$

$$\frac{d}{r \beta^2} < \frac{-\sin z}{z^3}$$

dans ce cas le terme $\frac{d}{r \beta^2}$ est appelé paramètre de bifurcation. Au vue du graphe de $\frac{-\sin(x)}{x^3}$, il apparaît que ce paramètre doit être inférieur à 0,012, ce qui signifie que d, représentant les phénomènes « évolutifs », doit être assez petit, i.e. les phénomènes sont lents; par rapport à r et β représentant les phénomènes écologiques, qui sont donc plus rapides.



VII / CONCLUSIONS

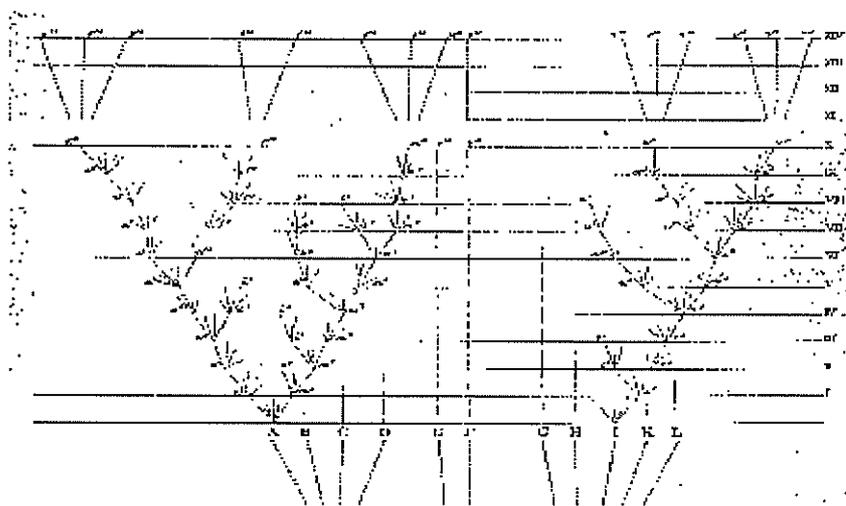
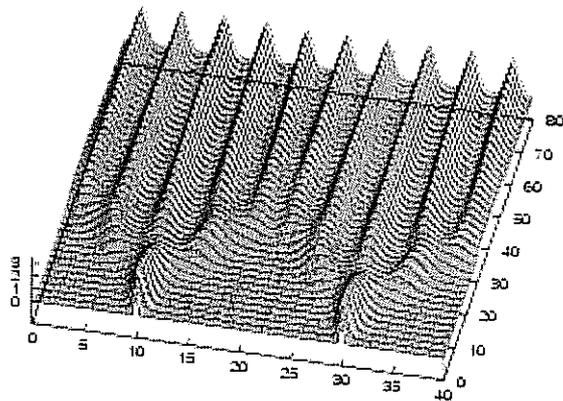
VII.1 Face à Darwin

Sous les conditions d'auto-organisation énoncées dans les parties précédentes, une population initialement mono-morphique deviendra polymorphique au terme de plusieurs branchements. D'après les simulations numériques, cette population poly-morphique est un équilibre asymptotiquement stable.

Exemple de simulation numérique :

Dans cet exemple, l'espace des morphologies est suffisamment grand pour contenir deux morphologies suffisamment éloignées pour ne pas être en compétition. Les deux espèces vont proliférer jusqu'à atteindre la capacité biotique de leur milieu, car elles sont bien adaptées. Mais, les individus, de chaque morphologie, vont subir une importante compétition

en raison de leur trop grand nombre. Ce sont alors leur descendants les plus différents d'eux qui seront favorisés en cela va entraîner la formation de deux sous-catégories de chaque population initiale de caractères bien différenciés. Ainsi de suite, à la fin de la simulation les morphologies initiales sont les moins représentées. Comparons maintenant cette simulation au schéma explicatif proposé par Darwin dans *l'Origine des espèces* (1859).



Les espèces G et H s'éteignent; l'espèce F présente une anagenèse jusqu'au présent; les espèces A et I subissent des spéciations.

Nous pouvons constater que ce schéma est très similaire à la simulation numérique précédemment obtenue. En effet, en ce qui concerne la sélection naturelle, le postulat de base de Darwin est qu'il n'y a pas de puissance surnaturelle qui sélectionnerait les individus afin d'améliorer les espèces. La sélection, émanant d'un ensemble de conditions, aboutit à l'adaptation de l'être vivant à son milieu. La théorie de Darwin à ce sujet peut se résumer ainsi : il naît toujours plus d'êtres vivants que le milieu ne peut en nourrir il s'ensuit donc une lutte pour la vie (« battle for life ») entre les individus de la même espèce et entre les espèces pour les ressources rares. Seuls alors survivent et parviennent à se reproduire les plus adaptés à ces circonstances. Les variations avantageuses sont retenues par cette sélection naturelle, celles défavorables sont éliminées. Enfin, leur accumulation par leur transmission héréditaire a pour conséquences la transformation des espèces. Les conclusions, au vue des considérations mathématiques, rejoignent parfaitement les conclusions biologiques.

VII.2 Face à la génétique des populations

D'un point de vue de la génétique des populations, l'évolution repose sur trois critères : l'hérédité, qui transmet les caractéristiques individuelles d'une génération à l'autre, une source de variation dans ces caractéristiques (mutations ou reproduction sexuée) et enfin un mécanisme de sélection, pouvant résulter de la compétition entre les individus d'une même espèce (pour les ressources ou pour la reproduction) ou de la compétition avec d'autres espèces (prédateurs, parasites). Les dynamiques adaptatives proposent des modèles de l'évolution d'une population asexuée à l'échelle de la population (la dynamique temporelle individuelle n'est pas décrite). Or dans une population asexuée, seules les mutations sont source de variation parmi les caractéristiques individuelles, et la sélection résulte d'avantages individuels dans des populations mutantes de petits effectif, puisque constituée initialement d'un seul individu. L'approche mathématique est alors de construire un processus de Markov modélisant la naissance et la mort de chaque individu avec hérédité clonale (un enfant à les même traits que son père), sauf lorsqu'une mutation a lieu, et avec une compétition modélisée par une densité-dépendance négative : dépendance de la démographie d'un individu par rapport à l'ensemble des individus présents dans la population.

La population est constituée à chaque instant $t \geq 0$ d'un nombre fini N_t d'individus, dont les traits sont notés x_1, \dots, x_{N_t} . Les paramètres du modèle sont les suivants :

- un individu de trait $x \in \Omega$ donne naissance à un nouvel individu avec un taux $b(x) \in \mathbb{R}_+$;
- ce même individu meurt avec un taux $d(x) + \sum_{i=1}^{N_t} \alpha(x, x_i)$ où $d(x) \in \mathbb{R}_+$ est le taux de mort naturelle d'un individu de trait x , et $\alpha(x, y) \in \mathbb{R}_+$ est un noyau d'interaction modélisant l'effet d'un individu de trait y dans la population sur le taux de mort d'un individu de trait x ;
- chaque naissance donne lieu à une mutation avec la probabilité

$$\mu(x) \in [0;1] ;$$

- le trait d'un individu mutant né d'un individu de trait x est donné par $y = x + h$ où h est dirigé par une variable aléatoire de loi $m(x, dh)$, de support inclus dans $\Omega - x = \{y - x; y \in \Omega\}$

Ce type de modèle est aussi utilisé par les biologistes pour étudier la dynamique de la répartition spatiale d'une population, en remplaçant les mutations par des dispersions à la naissance (graines).

Ce raisonnement est fondé sur le théorème des processus de branchement (ou de ramification) connu aussi sous le nom de processus de Galton-Watson. C'est R.A. Fisher, dans une note préliminaire de 1922, qui plaça le problème de Galton dans un contexte génétique.

On peut extraire de ce processus une fonction de la valeur adaptative d'une espèce, d'un trait morphologique d'un individu, très utilisée dans la littérature destinée aux biologistes. Cette notion rejoint la théorie des jeux (problème faucon-colombe). Les différents génotypes d'une population n'ont jamais les mêmes capacités reproductives ni les mêmes taux de survie. Excepté les mutations neutres n'ayant aucun effet phénotypique, les différents états alléliques à un locus donné produisent des phénotypes dont les caractéristiques biochimiques, physiologiques, morphologiques sont différentes. Le phénotype global d'un individu et ses performances en termes de survie et de fertilité sera le résultat de sa constitution génétique à l'ensemble des loci, avec de possibles interactions entre gènes. Ces différences de performance entre génotypes ont pour conséquence une variation des fréquences alléliques au cours du temps qui correspond au processus de sélection. Lorsque les individus de génotypes différents montrent une viabilité ou une fécondité différente, chaque génotype est caractérisé par sa performance, c'est-à-dire sa capacité à participer à la génération suivante. Cette mesure est appelée valeur adaptative ou sélective. Par définition, la valeur sélective d'un génotype correspond au nombre de descendants viables et fertiles (deux paramètres nécessaires) que produit en moyenne chaque individu de ce génotype à la génération suivante. On appelle fitness absolue, notée W , la valeur issue de la mesure de la probabilité de survie et de la fertilité de chaque catégorie génotypique et qui détermine directement leur nombre moyen de descendants. La performance des génotypes est cependant toujours définie de façon relative afin que la plus forte valeur de fitness soit égale à 1. La fitness relative d'une catégorie d'individus est le rapport entre sa fitness absolue W et la plus forte valeur de fitness absolue (W_{\max}) observée dans la population. Les discussions sur l'évolution de cette fitness se font à l'aide de l'étude des signes de ses dérivées premières et secondes qui nous donneront la possibilité pour un immigrant de s'installer dans la population résidente, et l'on retrouvera les notions d'attracteur et d'inhibiteur vues dans le cas déterministe traité dans les parties précédentes.

Quant au processus de branchement, il a été simplifié en séparant l'échelle de temps des mutations de celle de l'écologie et par le biais des limites de grandes populations, de mutations rares et de petite amplitude. Ce qui est analogue aux conditions d'émergence de formes dans le cas du modèle de Turing. De plus, il a été montré que si un tel processus converge alors ce sera vers l'équation déterministe de Fisher non-locale étudiée dans la partie précédente.

Cependant les deux théories ne sont pas encore complètement réunies. Pour ceux qui envisagent le problème d'un point de vue purement stochastique, l'approche déterministe n'est qu'un cas particulier de la leur. De nombreuses pistes sont encore à explorer du côté déterministe, notamment, dans la détermination des coefficients caractérisant les phénomènes écologiques, ou encore de prendre en compte la reproduction sexuée qui complique la fonction de croissance de la population, mais elles le sont aussi pour l'approche stochastique. De plus, un autre problème persiste dans cette dernière : comment traiter les critères de coexistence de deux traits ou plus puisque à chaque branchement on arrête l'étude du trait considéré pour faire les études séparées des nouveaux traits présents dans la population.

Au terme de cette étude, il apparaît que ce thème offre plusieurs possibilités de recherche et pourquoi pas une plus grande fusion des deux approches précédemment considérées qui semble avoir beaucoup de points communs. Il faut aussi bien entendu que ces modèles soit appliqués à de plusieurs cas biologiques concrets afin de vérifier la fiabilité des théories.

ANNEXES

A / Systèmes d'équations différentielles

Théorème dit du flot :

On considère le problème de Cauchy $\frac{du(t)}{dt} = f(t, u(t))$ et $u(t_0) = u_0$ où f est de classe C^1 sur $I \times U$, où I est un intervalle ouvert de \mathbb{R} et U un ouvert de \mathbb{R}^n , tels que $(t_0, u_0) \in I \times U$. Alors, il existe $W \times V$ un voisinage de (t_0, u_0) et une unique application $\Phi^{t_0} \in C^1(W \times V, U)$ telle que :

$$\frac{\partial \Phi^{t_0}}{\partial t} = f(t, \Phi^{t_0}(t, v)) \quad \forall (t, v) \in (W \times V) \quad \text{et} \quad \Phi^{t_0}(t_0, v) = v \quad \forall v \in V.$$

Φ^{t_0} est appelé flot local au point t_0 de l'équation différentielle.

En particulier ce théorème affirme que pour toute donnée initiale v proche de u_0 l'application

$$u : t \rightarrow \Phi^{t_0}(t, v)$$

est solution du problème de Cauchy et en plus ne dépend que de v :

$$\begin{aligned} u'(t) &= f(t, u(t)) \quad \forall t \in [t_0 - \tau, t_0 + \tau] \\ u(t_0) &= v \end{aligned}$$

Définitions :

Soit f une fonction de classe C^1

- (i) si $f(x^*) = 0$ alors x^* est un point fixe ou d'équilibre
- (ii) si $f(x^*) \neq 0$ alors x^* est appelé point régulier
- (iii) un point Q est un point limite de la trajectoire C s'il existe une suite $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$, avec $\lim_{n \rightarrow +\infty} t_n = +\infty$ telle que $(u(t_n), v(t_n))$ tende vers Q quand $n \rightarrow +\infty$.

L'ensemble des points Q de C est noté $L(C)$

- (iv) un point fixe v du champ $f \in C^1$ est dit stable s'il existe un voisinage V_0 de v dans U tel que :

1. le flot $\Phi_t(w)$ est défini $\forall t \geq 0$ et $\forall w \in V_0$
2. \forall voisinage W de v dans U , \exists un voisinage $V \subset V_0$ tel que $\Phi_t(w) \in W \quad \forall t \geq 0$ et $\forall w \in V$
3. Si de plus, $\forall w \in V_0 \lim_{t \rightarrow +\infty} \Phi_t(w) = v$ alors le point fixe v est dit asymptotiquement stable.

Théorème de Poincaré-Bendixson :

En dimension 2, si $L(C)$ est compact non vide sans point fixe alors c'est une trajectoire périodique dite cycle limite.

Théorème : classification des trajectoires limites

Supposons C inclus dans un ensemble fermé $K \subset D$ de dimension 2. Supposons que D ne contienne qu'un nombre fini de points d'équilibre, alors :

- (i) soit $L(C)$ est constitué d'un unique point d'équilibre vers lequel C s'approche quand $t \rightarrow +\infty$
- (ii) soit $L(C)$ est une trajectoire périodique
- (iii) soit $L(C)$ est constitué d'un nombre fini de points d'équilibre et d'un ensemble de trajectoires, chacune d'elles tendant vers un des points d'équilibre quand $t \rightarrow +\infty$.

Théorème :

Un point $X^* = (N^*, M^*)$ si et seulement si les valeurs propres de J^* sont toutes de partie réelle négative ou nulle, et les valeurs propres imaginaires pures de J^* sont semi-simples (i.e.: leurs sous-espaces caractéristiques sont confondus avec leurs sous-espaces propres). De plus, si les valeurs propres de J^* sont toutes de partie réelle strictement négative alors le point X^* est asymptotiquement stable.

Preuve :

$J \in M_n(\mathbb{R})$ et soient $\{\lambda_1, \dots, \lambda_r\}$ avec $\lambda_j \neq \lambda_k$ pour $j \neq k$ l'ensemble des valeurs propres de J . On définit les sous-espaces caractéristiques :

$$E_k = \text{Ker}(J - \lambda_k I_n)^{(s_k)}, k=1, \dots, r$$

où s_k est le plus grand entier s (la multiplicité de la k -ième valeur propre) tel que : $\text{Ker}(J - \lambda_k I_n)^{(s-1)} \not\subseteq \text{Ker}(J - \lambda_k I_n)^s$. Le sous-espace caractéristique E_k coïncide avec le sous-espace propre $\text{Ker}(J - \lambda_k I_n)$ si et seulement si $s_k = 1$.

On sait que $\mathbb{R}^n = \bigoplus_{k=1}^r E_k$ autrement dit, si P_k est la projection sur E_k parallèlement à $\bigoplus_{j \neq k} E_j$ on a $I_n = \sum_{k=1}^r P_k$ et par définition de s_k :

$$(J - \lambda_k I_n)^s P_k = 0 \quad \forall s \geq s_k.$$

$$\text{Par suite, } e^{(t)J} = \sum_{k=1}^r e^{(t)J} P_k = \sum_{k=1}^r e^{(t\lambda_k)} e^{(J - \lambda_k I_n)} P_k = \sum_{k=1}^r e^{(t\lambda_k)} \sum_{s=1}^{s_k-1} \left(\frac{t^s}{s!}\right) (J - \lambda_k I_n)^s P_k$$

S'il existe λ de partie réelle strictement positive tel que $Jv = \lambda v$ pour un vecteur v non nul, alors $e^{(t)J} v = e^{(t\lambda)} v$ est non borné. De plus si $\lambda \in i\mathbb{R}$ est une valeur propre non semi-simple, il existe des vecteurs non nuls v et w tels que $Jv = \lambda v$ et $Jw = \lambda w + v$. On montre par récurrence que $J^m w = \lambda^m w + m\lambda^{(m-1)} v$

pour tout entier m non nul et donc $e^{(t)J} w = e^{(t\lambda)} (w + tv)$

est de norme supérieure ou égale à $t\|v\| - \|w\|$ pour $t \geq 0$, ce qui est évidemment non borné.

B / Équation de diffusion, conditions aux limites

Conditions aux limites de Dirichlet

Si l'on applique les conditions de Dirichlet homogène, $F(0)=F(L)=0$, on obtient :

$$\begin{aligned} F(0) = 0 &\Rightarrow c_1 = 0 \\ F(L) = 0 &\Rightarrow C_2 \sinh(\sqrt{-\lambda} L) = 0 \\ \text{mais } \sqrt{-\lambda} L > 0 &\text{ donc } \sinh(\sqrt{-\lambda} L) \neq 0 \text{ et } c_2 = 0 \\ \text{On obtient } &F \equiv 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F(0) = 0 &\Rightarrow c_3 = 0 \\ F(L) = 0 &\Rightarrow c_4 L = 0 \text{ mais } L \neq 0 \text{ donc } c_4 = 0 \\ \text{On obtient } &F \equiv 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F(0) = 0 &\Rightarrow c_5 = 0 \\ F(L) = 0 &\Rightarrow c_6 \sin(\sqrt{\lambda} L) = 0 \\ \text{Soit } c_6 = 0 &\text{ et on retrouve la solution triviale} \\ \text{Soit } \sin(\sqrt{\lambda} L) = 0 &\Rightarrow \sqrt{\lambda} L = n \pi \Rightarrow \lambda_n = \left(\frac{n \pi}{L}\right)^2 \end{aligned}$$

Conditions aux limites de Neumann

Si l'on applique les conditions de Neumann, $\frac{dF}{dx}(0) = \frac{dF}{dx}(L) = 0$, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{dF(x)}{dx} &= -c_1 \sqrt{-\lambda} \sinh(\sqrt{-\lambda} x) + c_2 \sqrt{-\lambda} \cosh(\sqrt{-\lambda} x) \\ \frac{dF(x)}{dx} = 0 &\Rightarrow c_2 = 0 \\ \frac{dF}{dx}(L) = 0 &\Rightarrow -c_1 \sqrt{-\lambda} \sinh(\sqrt{-\lambda} L) = 0 \\ \text{mais } \sqrt{-\lambda} L > 0 &\text{ donc } \sinh(\sqrt{-\lambda} L) \neq 0 \\ \text{On obtient } &F \equiv 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{dF}{dx} = c_4 &\Rightarrow c_4 = 0 \\ \text{On obtient } &F \text{ constante} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{dF(x)}{dx} &= -c_5 \sqrt{\lambda} \sin(\sqrt{\lambda} x) + c_6 \sqrt{\lambda} \cos(\sqrt{\lambda} x) \\ \frac{dF}{dx}(0) = 0 &\Rightarrow c_6 = 0 \\ \frac{dF}{dx}(L) = 0 &\Rightarrow -c_5 \sqrt{\lambda} \sin(\sqrt{\lambda} L) = 0 \\ \text{Soit } c_5 = 0 &\text{ on retrouve la solution triviale} \\ \text{Soit } \sin(\sqrt{\lambda} L) = 0 &\text{ alors } \sqrt{\lambda} L = n \pi \Rightarrow \lambda_n = \left(\frac{n \pi}{L}\right)^2 \end{aligned}$$

Principe de superposition des solutions:

Si $F_1(x), \dots, F_m(x)$ sont solutions du problème alors, par linéarité, on a

$$\sum_{n=1}^m C_n F_n(x)$$

est aussi solution, avec C_n constante arbitraire.

C/ Séries de Fourier : théorèmes et définitions

Définition : fonctions continues par morceaux suffisamment régulières (C.S.R.)

Soit I un intervalle qui peut être séparé en plusieurs morceaux tels que la fonction f soit continue et sa dérivée par rapport à la variable de l'intervalle aussi. Si les sauts de discontinuités sont en nombre finis et si f et sa dérivée admettent chacune même limite à droite et à gauche pour les sauts de discontinuités alors f est dite continue par morceaux suffisamment régulière.

L'étude des conditions nécessaires sur f pour que sa série de Fourier converge est toujours en cours, alors nous nous placerons dans des cas où l'on peut considérer f suffisamment régulière pour l'application des théorèmes.

Nous considérerons nos fonctions périodiques de période $2L$ sur $[-L, L]$.

Définition : Série de Fourier adaptée à notre cas

Soit f une fonction $2L$ -périodique. Sa série de Fourier est par définition la série trigonométrique $\sum (a_n \cos(\frac{n\pi}{L}x) + b_n \sin(\frac{n\pi}{L}x))$ définie par :

$$a_0 = \frac{1}{2L} \int_{-L}^L f(x) dx \quad \text{et} \quad \forall n \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$$

$$a_n = \frac{1}{L} \int_{-L}^L f(x) \cos(\frac{n\pi}{L}x) dx \quad \text{et} \quad b_n = \frac{1}{L} \int_{-L}^L f(x) \sin(\frac{n\pi}{L}x) dx$$

si les intégrales sont définies.

Ou de façon équivalente, c'est la série trigonométrique écrite sous forme complexe :

$$\sum_{n \in \mathbb{Z}} c_n e^{i \frac{n\pi}{L}x} \quad \text{où} \quad \forall n \in \mathbb{Z}, \quad c_n = \frac{1}{2L} \int_{-L}^L f(x) e^{-i \frac{n\pi}{L}x} dx$$

Théorème : convergence de la série de Fourier

Si f est C.S.R. par morceaux sur $[-L; L]$ alors la série de Fourier converge vers :

1. l'extension périodique de f qui est continue
2. $\frac{1}{2} \cdot (f(X^+) + f(X^-))$ quand l'extension a un saut de discontinuité.

Théorème : continuité de la série de Fourier

Si f est C.S.R. par morceaux, la série de Fourier de f est continue et converge vers f sur $[-L; L]$ si et seulement si $f(-L) = f(L)$.

Si f est C.S.R. par morceaux, alors la série de Fourier cosinus de f est

continue et converge vers f pour $x \in [0; L]$.

Si f est C.S.R. par morceaux, la série de Fourier sinus est continue et converge vers f pour $x \in [0; L]$ si et seulement si $f(0) = 0$ et $f(L) = 0$

Théorème : différenciation terme à terme

Si f est C.S.R. par morceaux, alors la série de Fourier peut être différenciée termes à termes si $f(L) = f(-L)$

Si f est C.S.R. par morceaux, alors la série de Fourier sinus peut être différenciée termes à termes si $f(0) = f(L) = 0$

D/ Émergences de formes, conditions de Turing

Reprenons la matrice J définie dans l'équation (III.1) :

$$J = \begin{bmatrix} J_{NN} & J_{NM} \\ J_{MN} & J_{MM} \end{bmatrix}$$

Nous avons montré qu'un équilibre du système est stable si les valeurs propres de J sont négatives, comme cette matrice en possède au plus deux et avec les propriétés du produit et de la somme des valeurs propres on obtient : $\det(J) > 0$ et $\text{tr}(J) < 0$. Alors,

$$\det(J) = J_{NN}J_{MM} - J_{NM}J_{MN} > 0 \quad \text{donc} \quad J_{NN}J_{MM} > J_{NM}J_{MN} \quad (1)$$

$$\text{tr}(J) = J_{NN} + J_{MM} < 0 \quad (2)$$

$$\frac{-J_{MM}}{J_{NN}} > 1 \quad \text{donc} \quad |J_{MM}| > |J_{NN}|$$

L'équation (2) nous donne qu'au moins un des deux termes est négatif. Supposons :

$$J_{MM} < 0$$

Dans le cas de l'équation (IV.1), au moins une des valeurs propres de la matrice J_n doit être positive pour rendre la perturbation déstabilisante. On obtient donc de nouvelles conditions :

$$\det(J_n) < 0$$

$$(J_{NN} - d_N \lambda_n)(J_{MM} - d_M \lambda_n) - J_{MN}J_{NM} < 0 \quad (3)$$

(1) et (3) donnent :

$$\begin{aligned} (J_{NN} - d_N \lambda_n)(J_{MM} - d_M \lambda_n) &< J_{NM}J_{MN} < J_{NN}J_{MM} \\ J_{NN}J_{MM} - d_M \lambda_n J_{NN} - d_N \lambda_n J_{MM} + d_N d_M \lambda_n^2 &< J_{NN}J_{MM} \\ -d_M \lambda_n J_{NN} - d_N \lambda_n J_{MM} + d_N d_M \lambda_n^2 &< 0 \quad (4) \end{aligned}$$

Par hypothèses,

$$d_N > 0 \quad d_M > 0 \quad \lambda_n > 0 \quad J_{MM} < 0$$

Ce qui donne :

$$-d_N \lambda_n J_{MM} > 0 \quad \text{et} \quad d_N d_M \lambda_n^2 > 0$$

On obtient :

$$-d_M \lambda_n J_{NN} < 0 \quad \text{donc} \quad J_{NN} > 0$$

Par suite

$$(J_{NN} - d_N \lambda_n) (J_{MM} - d_M \lambda_n) < 0$$

Comme

$$(J_{MM} - d_M \lambda_n) < 0$$

On a une nouvelle condition :

$$J_{NN} > d_N \lambda_n > 0$$

De (4) on garde :

$$-d_N J_{MM} - d_M J_{NN} < 0$$

$$1 < \frac{-J_{MM}}{J_{NN}} < \frac{d_M}{d_N}$$

E / Transformée de Fourier

Définition :

On a vu que pour une fonction périodique f , on obtient une relation de la forme :

$$f(X) = \sum_{n=-\infty}^{+\infty} C_n e^{inwX} \quad (\text{E.1})$$

qui peut être interprétée comme la décomposition du signal f sur la famille de fonctions $(e^{inwX})_{n \in \mathbb{Z}}$ jouant un rôle analogue à celui d'une base.

On peut écrire aussi, pour marquer le fait que les coefficients de Fourier dépendent de la fonction f :

$$f(X) = \sum_{n=-\infty}^{+\infty} c_n(f) e^{in \frac{2\pi}{T} X} \quad \text{ici } T = 2L.$$

Lorsque que n décrit l'ensemble des entiers relatifs, n/T décrit un ensemble de fréquences qui dépend de T . Pour une fonction f qui n'est pas périodique, on ne peut pas utiliser la relation (E.1). On peut cependant considérer qu'une fonction qui n'est pas périodique est une fonction dont la période est infinie. Or si T est « très grand », l'ensemble des fréquences $2\pi n/T$ (que l'on notera ξ) est un ensemble qui couvre presque toutes les fréquences possibles. On est donc passé d'une succession de fréquences à un ensemble continu de fréquences; aussi quand il s'agit de faire la somme, il faut passer d'une somme discrète, au sens des séries, à une somme continue, c'est-à-dire au sens du calcul intégral :

$$f(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} c_\xi(f) e^{i\xi x} \frac{L}{\pi} d\xi \quad (\text{E.2})$$

On remarque la présence de L puisque on est passé de la variable n à la variable

ξ . On a :

$$\xi = \frac{2\pi n}{T} = \frac{n\pi}{L} \quad \text{d'où} \quad d\xi = \frac{\pi}{L} dn$$

En reprenant la définition des coefficients de Fourier ,

$$c_n(f) = \frac{1}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{\frac{T}{2}} f(x) e^{-i\xi x} dx$$

et en faisant tendre T vers l'infini , la relation (E.2) s'écrit :

$$f(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\int_{-\infty}^{+\infty} f(x) e^{-i\xi x} dx \right) e^{i\xi x} d\xi$$

la fonction : $\xi \rightarrow F(f)(\xi) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x) e^{-i\xi x} dx$

représente la transformation de Fourier et aussi « un passage à l'espace des fréquences ».

La relation (E.2) s'écrit alors : $f(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} F(f)(\xi) e^{i\xi x} d\xi$

Propriétés de la transformée :

- L'opérateur de la transformée est linéaire
- Transformation d'une dérivée :

Si f est continue et si sa dérivée appartient à l'ensemble des applications linéaires réelles alors on a :

$$F\left(\frac{df}{dx}\right) : \xi \rightarrow i\xi F(f)(\xi)$$

- Produit de convolution :

Soient f et g deux fonctions de $L^1(\mathbb{R})$

le produit de convolution de f et g : $f * g$ est :

$$f * g(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(y) g(x-y) dy \quad \text{avec} \quad (f * g) \in L^1(\mathbb{R})$$

la transformée de Fourier de ce produit est : $F(f * g) = F(f) * F(g)$

BIBLIOGRAPHIE

- S. GENIEYS, V. VOLPERT, P. AUGER, Adaptive Dynamics : modeling Darwin's divergence principle, C. R. Biologies vol. 329, n°11, pp. 876-879 (2006)
- A. PAVÉ, Modélisation en biologie et en écologie, Aléas (1994)
- R. FERRIÈRE, T. PILORGE, L'écologie mathématique, CNRS info, lettre d'information destinées aux médias, spécial mathématiques mai 2000.
- J. ISTAS, Introduction aux modélisations mathématiques pour les sciences du vivant, SMAI, Mathématiques et Applications 34, Springer (2000)
- S.P. ATAMAS, Hasard et dégénérescence, Sciences et avenir, Hors-série Octobre/Novembre 2003 p34-39
- A. BRÄNNSTRÖM, N. von FESTENBERG, The hitchhiker's guide to adaptive dynamics (<http://adtoolkit.sourceforge.net>)
- Scott F. GILBERT, Biologie du développement, De Boeck, 2° édition 2004. Traduit de la 7° édition américaine par Sylvie Rollin et Etienne Brachet
- A. GIERER et H. MEINHART, A theory of biological pattern formation, Kybernetik (désormais Biological Cybernetics) 12, p 30-39, 1972.
- A. GIERER, Biological pattern formation and physico – chemical laws in synergetics and dynamic instabilities (Gaglioti, G et Haken, eds) pp 151-174 (1986)
- Eva KISDI et Mats GYLLENBERG, On some misconceptions about adaptive dynamics. Turku Centre for Computer Science Technical Report, No 624, Septembre 2004.
- C.R. DARWIN, On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray. 1st edition, 1st issue.(1859)
- N. CHAMPAGNAT Mathematical study of stochastic models of evolution belonging to the ecological theory of adaptive dynamics, thèse de doctorat , Université de Nanterre (Paris 10), 2004.