

ÉQUATIONS AUX DÉRIVÉES PARTIELLES

INSA LYON

BIOINFORMATIQUE ET MODÉLISATION 3^{ÈME} ANNÉE

3BIM

Évolution des espèces

Enseignants :

Laurent

PUJO-MENJOUET

Samuel BERNARD

Auteurs :

Titouan POQUILLON

Jiri RUZICKA

Baptiste SORIN



3 juin 2019

Table des matières

1	Analyse théorique	2
1.1	Introduction	2
1.2	Interprétation biologique des paramètres	2
1.3	Étude du système sans mutation	3
1.3.1	Recherche des équilibres du système	4
1.3.2	Stabilité	5
1.3.3	Dynamique de système	10
1.4	Conclusion	12
2	Modélisation	13
2.1	Introduction	13
2.2	Discrétisations temporelles	14
2.3	Discrétisation spatiale	14
2.4	Implémentations MatLab	15
2.4.1	Initialisation	15
2.4.2	Résolution	15
3	Simulations	16
3.1	Paramètres généraux	16
3.2	Paramètres d'études	16
3.3	Ordre de grandeur des termes	17
3.4	Influence du coefficient de diffusion	18
3.5	Pénalisation	20
3.6	Mutations	22
3.6.1	Phénotypes tous présents en condition initiale	22
3.6.2	Apparition progressive des phénotypes	23
3.7	Conclusion	26

1 Analyse théorique

1.1 Introduction

La diffusion des individus d'une espèce est un enjeu primordiale pour sa survie et pour son biome respectif. La concentration d'individus sur un endroit influence fortement sa succession écologique ainsi que celle des organismes écologiquement associés. De la même manière, une propagation rapide présente une autre stratégie évolutive. La dispersion des espèces ou, plus réellement, des différents phénotypes, est un facteur clé dans l'évolution d'un organisme et représente ainsi une forme de sélection naturelle. Cette dispersion peut être modélisée par des équations de réactions-diffusions.

Dans ce projet, nous allons étudier la diffusion de phénotypes qui se différencient uniquement par leur taux de diffusion. Les organismes sont supposés haploïdes. Pour cela, nous allons prendre l'équation avec n phénotypes de densités respectives u_i différents :

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = d_i \Delta u_i + u_i(a(x) - \sum_{j=1}^n u_j) + \epsilon \sum_{j=1}^n M_{ij} u_j, 0 < i < n \quad (1)$$

Δ est un Laplacien et nous mettons en place les conditions aux bords de Neumann. En effet, si l'on considère un milieu géographiquement isolé, il est raisonnable de considérer un flux nul.

1.2 Interprétation biologique des paramètres

Cette équation décrit n phénotypes différents, de densités respectives $u_i(x, t)$, c'est-à-dire au point x de l'espace borné $\Omega \subset \mathbb{R}^m$, $m \in \mathbb{N}$ et au temps $t \in \mathbb{R}^+$. Pour rester dans un cadre biologique, on fixe x à 2. Ces différents phénotypes sont caractérisés par un coefficient de diffusion d_i . D'ailleurs, on suppose dans le reste de l'étude que ces différents phénotypes ne diffèrent que par leur coefficient de diffusion et que $d_i < d_{i+1}$. La croissance est modulée par la fonction a , qui représente la répartition des nutriments exploitables

pour la population étudiée. On considère que sur une densité de population relativement peu élevée, il est raisonnable de faire l'approximation d'une dépendance uniquement de l'espace mais pas du temps pour a .

Nous introduisons la matrice M représentant une matrice de fréquences de mutations entre les phénotypes et le coefficient ϵ qui déterminent la fréquence de ces mutations. L'équation représente donc une complexification d'un modèle de réaction-diffusion avec un terme de compétition avec un phénotype concurrent u_j . En effet, chaque phénotype se diffusant dans l'espace se trouve en compétition avec tous les autres et comprend également une certaine probabilité de muter en l'un des autres phénotypes.

Dans un première temps, nous allons supposer $\epsilon = 0$, c'est-à-dire une dispersion sans mutation et nous allons étudier l'influence du taux de diffusion sur la croissance des phénotypes. Ensuite, nous allons nous intéresser à l'évolution du système en présence de mutations, traduisant des changements de proportion de populations phénotypiques.

1.3 Étude du système sans mutation

Pour rendre ce système manipulable à la main, on réduira le nombre n de phénotypes étudiés à 2. Notre système devient donc

$$\begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = d_1 \Delta u_1 + u_1(a(x) - (u_1 + u_2)) \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = d_2 \Delta u_2 + u_2(a(x) - (u_1 + u_2)) \end{cases} \quad (2)$$

Par souci de lisibilité des écritures, pour la suite de la résolution, on écrira

$$\begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = d_1 \Delta u_1 + f(u_1, u_2) \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = d_2 \Delta u_2 + g(u_1, u_2) \end{cases} \quad f, g \in \mathcal{C}^2[\mathbb{R}^2]$$

$$\begin{cases} f(u_1, u_2) = u_1(a(x) - u_1 - u_2) \\ g(u_1, u_2) = u_2(a(x) - u_1 - u_2) \end{cases} \quad (3)$$

Et sous forme matricielle,

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = D \Delta \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} + F \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} \quad (4)$$

$$\text{Avec } D = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix} \text{ et } F \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u_1, u_2) \\ g(u_1, u_2) \end{pmatrix}.$$

1.3.1 Recherche des équilibres du système

On recherche les équilibres homogènes de notre système.

Cela revient à chercher (u_1^*, u_2^*) tel que

$$\begin{cases} f(u_1^*, u_2^*) = 0 \\ g(u_1^*, u_2^*) = 0 \end{cases}$$

. En étudiant ce système, on obtient un équilibre trivial et deux équilibres "semi-triviaux"

$$\begin{cases} u_{10}^* = 0 \\ u_{20}^* = 0 \end{cases} ; \begin{cases} u_{11}^* = 0 \\ u_{21}^* = a \end{cases} \text{ et } \begin{cases} u_{12}^* = a \\ u_{22}^* = 0 \end{cases}$$

De plus, tout couple (u_1, u_2) vérifiant $a(x) = u_1 + u_2$ est solution du système. Par la suite, on désignera ce couple comme (u_{13}^*, u_{23}^*)

1.3.2 Stabilité

Pour étudier la stabilité des équilibres du système, on pose

$$\begin{cases} u_1 = u_1^* + u_{1p} \\ u_2 = u_2^* + u_{2p} \end{cases}$$

u_{1p} et u_{2p} représentent respectivement des perturbations aux voisinages de u_1^* et u_2^* . Étudier la stabilité des équilibres revient dès lors à étudier les limites des perturbations. Si un équilibre est asymptotiquement stable, la perturbation de cet équilibre tendra asymptotiquement vers 0.

On remplace u_1 et u_2 par leur nouvelle expression dans (4) :

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} = D\Delta \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} + F \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} \quad (5)$$

La dérivée partielle est un opérateur linéaire, on obtient donc

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_1^* \\ u_2^* \end{pmatrix} + \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} = D(\Delta \begin{pmatrix} u_1^* \\ u_2^* \end{pmatrix} + \Delta \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix}) + F \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} \quad (6)$$

Or, u_1^* et u_2^* sont des constantes, cela implique que leurs dérivées spatiales et temporelles sont nulles. On obtient dès lors

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} = D\Delta \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} + F \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} \quad (7)$$

On linéarise F autour de son équilibre. Cela s'écrit

$$F \begin{pmatrix} u_1^* + u_{1p} \\ u_2^* + u_{2p} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} u_1^* \\ u_2^* \end{pmatrix} + J. \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix}$$

Où J est la jacobienne du système au point d'équilibre considéré. En l'occurrence, la jacobienne du système s'écrit :

$$J(u_1, u_2) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u_1}(u_1, u_2) & \frac{\partial f}{\partial u_2}(u_1, u_2) \\ \frac{\partial g}{\partial u_1}(u_1, u_2) & \frac{\partial g}{\partial u_2}(u_1, u_2) \end{pmatrix} \quad (8)$$

$$J(u_1, u_2) = \begin{pmatrix} a(x) - u_2 - 2u_1 & -u_1 \\ -u_2 & a(x) - u_1 - 2u_2 \end{pmatrix} \quad (9)$$

Par définition, $F \begin{pmatrix} u_1^* \\ u_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$. On obtient donc un système linéarisé s'écrit :

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} = D\Delta \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} + J. \begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix} \quad (10)$$

De plus, selon les conditions initiales précédemment énoncées, on peut écrire $\begin{pmatrix} u_{1p} \\ u_{2p} \end{pmatrix}$ sous la forme $\begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x)$, de valeur propre associée λ_n . Grâce à la séparation des variables, le système devient alors

$$\begin{pmatrix} \alpha'(t) \\ \beta'(t) \end{pmatrix} \omega_n = D\lambda_n \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n + J. \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n \quad (11)$$

En supposant que ω_n reste non nul sur l'ensemble du domaine d'étude, on obtient donc un système d'équations différentielles ordinaires d'ordre 1 à coefficient non-linéaire s'écrivant

$$x' = Ax$$

avec $x = \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix}$ et $A = \lambda_n D + J$. Étudier la stabilité du système d'équations aux dérivées partielles reviendra alors à étudier les solutions de ce système et leur limites respectives. Pour cela, on peut limiter l'analyse à la matrice A car les solutions de ce système sont de la forme :

$$\begin{pmatrix} \alpha_0 \\ \beta_0 \end{pmatrix} e^{(\lambda_n D + J)t}$$

Nommons A la somme matricielle $\lambda_n D + J$. Pour étudier la stabilité de chaque point d'équilibre, nous avons besoin de déterminer la trace $tr A$ et le déterminant $det A$ de la matrice A .

Équilibre trivial

Notre premier est équilibre $(0, 0)$. En ce point, la Jacobienne a pour expression

$$J_{u_{10}^*, u_{20}^*} = \begin{pmatrix} a(x) & 0 \\ 0 & a(x) \end{pmatrix}$$

Donc A a pour expression :

$$A_{u_{10}^*, u_{20}^*} = J + D\lambda_n = \begin{pmatrix} a(x) - d_1(\frac{k\pi}{L})^2 & 0 \\ 0 & a(x) - d_2(\frac{k\pi}{L})^2 \end{pmatrix}$$

Bien que $a(x)$ ne soit pas un terme constant, c'est un terme strictement positif, tout comme les coefficients de diffusion d_1 et d_2 . Par conséquent la trace de la matrice A , qui s'écrit :

$$tr(A) = 2a(x) - (d_1 + d_2)(\frac{k\pi}{L})^2 \quad (12)$$

est strictement positive si $2a(x) > (d_1 + d_2)(\frac{k\pi}{L})^2$. Le déterminant s'écrit :

$$det(A) = a(x)^2 - a(x)(\frac{k\pi}{L})^2(d_1 + d_2) + (\frac{k\pi}{L})^4 d_1 d_2 \quad (13)$$

Ce terme est strictement négatif si $a(x)(\frac{k\pi}{L})^2(d_1 + d_2) > a(x)^2 + (\frac{k\pi}{L})^4 d_1 d_2$. Si la trace est strictement positive, le point d'équilibre est forcément instable. Par contre, si la trace est positive, nous avons $(d_1 + d_2)(\frac{k\pi}{L})^2 \geq 2a(x)$ ce qui

donne sous cette condition dans le déterminant :

$$\begin{aligned}
 \det(A) &= a(x)^2 - a(x)\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2(d_1 + d_2) + \left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 d_1 d_2 \\
 &= a(x)^2 - 2a^2(x) + \left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 d_1 d_2 \\
 &= -a(x)^2 + \left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 d_1 d_2 \\
 &= -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 \left(\frac{d_1 + d_2}{4}\right)^2 + \left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 d_1 d_2 \\
 &= \left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 \left(d_1 d_2 - \frac{d_1^2 - d_1 d_2 - d_2^2}{4}\right)^2 \\
 &= -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^4 \left(d_1^2 - \frac{d_1 d_2}{2} + d_2^2\right)
 \end{aligned} \tag{14}$$

donc $\det A < 0$ et le point d'équilibre est un point selle. Le point d'équilibre $(0, 0)$ est donc forcément instable.

Équilibres semi-triviaux

On considère ensuite l'équilibre $(0, a(x))$. Le calcul de la Jacobienne donne :

$$J_{u_{11}^*, u_{21}^*} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ -a(x) & -a(x) \end{pmatrix}$$

et donc

$$A_{u_{11}^*, u_{21}^*} = \begin{pmatrix} -d_1 \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 & 0 \\ -a(x) & -a(x) - d_2 \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \end{pmatrix}$$

Symétriquement, nous obtenons pour le point $(a(x), 0)$:

$$J_{u_{12}^*, u_{22}^*} = \begin{pmatrix} -a(x) & -a(x) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

et donc :

$$A_{u_{12}^*, u_{22}^*} = \begin{pmatrix} -a(x) - d_1 \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 & -a(x) \\ 0 & -d_2 \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \end{pmatrix}$$

L'étude de trace et de déterminant nous donne :

$$tr(A) = -a(x) - (d_1 + d_2)\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \quad (15)$$

$$det(A_{u_{11}^*, u_{21}^*}) = d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2(a(x) + d_2\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2) \quad (16)$$

$$det(A_{u_{21}^*, u_{22}^*}) = d_2\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2(a(x) + d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2) \quad (17)$$

La trace est donc négative et le déterminant positif pour les deux points. Ces équilibres sont stables. Nous pouvons interpréter ces résultats biologiquement - à l'absence des phénotypes, nous avons un équilibre instable qui pourrait être perturbé par l'arrivée des espèces vivantes. A l'absence de u_1 ou u_2 , le phénotype solitaire croît jusqu'à consommer toutes les ressources et donc $u_i = a(x)$, cette situation est alors stable.

Couple (u_{13}^*, u_{23}^*)

Nous avons démontré que tout couple (u_{13}^*, u_{23}^*) satisfaisant la condition $a(x) = u_{13}^* + u_{23}^*$ est aussi un point d'équilibre du système. Nous pouvons étudier sa Jacobienne ainsi que la matrice A :

$$J_{u_{13}^*, u_{23}^*} = \begin{pmatrix} -u_{13}^* & -u_{13}^* \\ -u_{23}^* & -u_{23}^* \end{pmatrix}$$

$$A_{u_{13}^*, u_{23}^*} = \begin{pmatrix} -u_{13}^* - d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 & -u_{13}^* \\ -u_{23}^* & -u_{23}^* - d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \end{pmatrix}$$

et alors :

$$\begin{aligned} tr(A_{u_{13}^*, u_{23}^*}) &= -u_{13}^* - d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 - u_{23}^* - d_1\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \\ &= -a(x) - (d_1 + d_2)\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \\ &< 0 \end{aligned} \quad (18)$$

$$\begin{aligned}
\det(A_{u_{13}^*, u_{23}^*}) &= (-u_{13}^* - d_1(\frac{k\pi}{L})^2)(u_{23}^* - d_1(\frac{k\pi}{L})^2) - u_{13}^* u_{23}^* \\
&= (\frac{k\pi}{L})^4 d_1 d_2 + (\frac{k\pi}{L})^2 (u_{13}^* d_2 + u_{23}^* d_1) \\
&> 0
\end{aligned} \tag{19}$$

Ce point d'équilibre serait par conséquent stable. Néanmoins, les deux points d'équilibres semi-triviaux satisfont aussi eux-mêmes les conditions du couple. Nous voudrions savoir quelle est l'évolution du système sous condition que les deux phénotypes sont présents et $d_1 < d_2$.

1.3.3 Dynamique de système

Pour étudier la stabilité du système dynamique, nous avons tout d'abord besoin d'établir quelques résultats préliminaires. Nous reprenons les lemmes 2.1 et 2.2 établis dans [1] et [2] qui, pour un problème de valeurs propres suivant :

$$\mu \Delta u + hu = \lambda u \tag{20}$$

démontrent qu'il existe une valeur propre $\lambda(\mu, h)$ unique qui est strictement positive et en plus que $\lambda(\mu, h)$ est une fonction décroissante de μ si h n'est pas une fonction constante.

Dans le cas de notre équation, μ correspond aux coefficients de diffusions d_i et la fonction h à la fonction de répartition de ressources a . En vue de ce résultat, nous ajoutons une condition sur la fonction a qui désormais ne peut pas être constante. Ainsi nous remarquons que si $\lambda(\mu, h) < 0$, la fonction nulle est attracteur global du système et si $\lambda(\mu, h) > 0$, nous avons l'existence d'un attracteur global positif.

Ensuite, nous procédons par des changements de variables suivants $u_1 = \tilde{u}_1 + v_1$ et $u_2 = v_2$.

$$\begin{cases} \frac{\partial(\tilde{u}_1 + v_1)}{\partial t} = d_1 \Delta(\tilde{u}_1 + v_1) + (\tilde{u}_1 + v_1)(a(x) - (\tilde{u}_1 + v_1 + v_2)) \\ \frac{\partial v_2}{\partial t} = d_2 \Delta v_2 + v_2(a(x) - (\tilde{u}_1 + v_1 + v_2)) \end{cases} \tag{21}$$

ce qui nous donne après la linéarisation :

$$\begin{cases} \frac{\partial v_1}{\partial t} = d_1 \Delta v_1 + v_1(a(x) - 2\tilde{u}_1) + \tilde{u}_1 v_2 \\ \frac{\partial v_2}{\partial t} = d_2 \Delta v_2 + v_2(a(x) - \tilde{u}_1) \end{cases} \quad (22)$$

D'après le lemme 3.1, les opérateurs $d_1 \Delta v_1 + v_1(a(x) - 2\tilde{u}_1)$ et $d_2 \Delta v_2 + v_2(a(x) - \tilde{u}_1)$ ont des valeurs propres $\lambda(2\tilde{u}_i, d_j)$ et $\lambda(\tilde{u}_i, d_j)$ telles que :

$$\lambda(\tilde{u}_i, d_j) \begin{cases} > 0 \text{ si } j < i \\ < 0 \text{ si } i < j \end{cases} \quad (23)$$

$$\lambda(2\tilde{u}_i, d_j) < 0 \quad (24)$$

à l'aide de [3], nous remarquons qu'il suffit de vérifier la valeur de la plus grande valeur propre. Or pour $i = 1$, les valeurs propres sont négatives et pour $i = 2$, $\lambda(\tilde{u}_i, d_j) > 0$. u_1 est donc l'attracteur global du système et si $t \rightarrow \infty$, $u_i \rightarrow a$ et $u_2 \rightarrow 0$. Nous pourrions généraliser ce résultat $\forall i \in N$, i.e. nous pourrions prouver que pour n phénotypes, l'attracteur global du système est tout le temps u_i .

Ce résultat peut paraître inhabituel dans un premier temps, mais il peut être bien logiquement expliqué. En effet, dans notre espace, un pic dans la densité de ressources entraîne un pic dans la densité de population, et donc un Laplacien négatif. Inversement pour les creux de ressources. Les phénotypes à fort coefficient de diffusion subissent ainsi un flux migratoire des zones riches en ressources vers celles pauvres en ressources plus forts que ceux à faible coefficient. Ils deviennent minoritaires au niveau des pics de ressources, puis finissent par disparaître.

On pourrait considérer le coefficient de diffusion comme la propension de chaque phénotypes à déplacer ses ressources. Les phénotypes les déplaçant le moins, et dont la densité population épouse le plus celle des ressources, étant sélectionnée.

1.4 Conclusion

Dans le cas de n phénotypes qui se différencient seulement par leur taux de diffusion, il est démontré que le premier remporte la course. Ce résultat a été montré pour le cas sans mutation, nous pourrions cependant présumer que le même résultat reste valide dans le cas où les mutations sont présentes. Dans ce cas, l'équilibre serait déplacé en faveur des phénotypes qui ont des plus grands coefficients car ils ne cessent pas d'apparaître grâce au terme de mutations, néanmoins le premier domine toujours les autres.

Nous observons donc une forte pression évolutive qui privilégie les phénotypes ayant un petit coefficient de diffusion. Dans la partie de modélisation, nous essayons de reproduire ces résultats en explorant plusieurs pistes différentes et notre but sera de recréer le processus évolutif en faisant apparaître des nouveaux phénotypes avec un plus petit coefficient de diffusion.

2 Modélisation

2.1 Introduction

Nous avons cherché à reproduire les résultats théoriques et étudier certaines des pistes plus complexes évoquées dans l'article que nous avons étudié pour produire ce rapport à l'aide d'une modélisation numérique.

Notre problème est de la forme de notre système d'équation différentielles :

$$\begin{cases} \frac{\partial u_0}{\partial t} = d_0 \Delta u_0 + u_0(a(x) - \sum_{j=1}^n u_j) + \epsilon \sum_{j=1}^n M_{0j} u_j \\ \dots \\ \frac{\partial u_i}{\partial t} = d_i \Delta u_i + u_i(a(x) - \sum_{j=1}^n u_j) + \epsilon \sum_{j=1}^n M_{ij} u_j \\ \dots \\ \frac{\partial u_n}{\partial t} = d_n \Delta u_n + u_n(a(x) - \sum_{j=1}^n u_j) + \epsilon \sum_{j=1}^n M_{nj} u_j \end{cases} \quad (25)$$

soit en écriture vectorielle :

$$\frac{\partial U}{\partial t} = D * \Delta u + U(a(x) - \langle 1, U \rangle) + \epsilon M U \quad (26)$$

où \langle, \rangle représente le produit scalaire.

avec :

- $d_0 < d_1 < \dots < d_i < \dots < d_n$
- condition de Neumann aux bords, pas de diffusion hors de Ω
- matrice des mutation M telle que $\epsilon m_{ij} > 0, i \neq j$ la proportion d'individu de phénotype i à se transformer en individu de phénotype j par unité de temps et $\epsilon m_{ii} < 0$ la proportion d'individu de i à muter par unité de temps.
- $a(x)$ non constant

Pour résoudre ce problème numériquement, il nous faut le discrétiser en temps et en espace, en remplaçant les variables continues x et t par des

variables discrètes ... $x, x + h$... et ... $t, t + \Delta t$... ce qui nous permettra de trouver une solution approchée.

2.2 Discrétisations temporelles

On utilisera un schéma d'Euler explicite pour réécrire (26) sous la forme d'une suite récurrente.

$$U(x + \Delta t) = U(x) + \Delta t(D * \Delta U + U(a(x) - \langle 1, U \rangle) + \epsilon MU) + o(\Delta t) \quad (27)$$

On pourra ainsi à partir de condition initiales données trouver une approximation de U au temps t .

Le schéma d'Euler implicite présente l'avantage d'être simple et de ne pas nécessiter de résolution de systèmes matriciels. Il a cependant l'inconvénient de nécessiter un pas de temps particulièrement faible. Dans notre cas, la présence d'un terme en U^2 rend plus compliqué l'utilisation de schéma implicite.

2.3 Discrétisation spatiale

On se place dans le cas à une dimension où Ω est un segment de longueur L . On discrétise Ω en $n+1$ points de coordonnées $0, h, 2h, \dots, L$, où h est notre pas d'espace tel que $n * h = L$.

On peut maintenant faire l'approximation du Laplacien avec la méthode des différences finies : $\Delta U(x) = \frac{U(x-h) - 2U(x) + U(x+h)}{h^2} + o(h^2)$

On peut alors réécrire (27) pour chaque point de notre espace, en prenant en compte la condition de Neumann sur les bords : On se retrouve avec un système à $(n + 1) * p$ (le nombre de phénotypes) inconnues.

$$\left\{ \begin{array}{l}
U(t + \Delta t, 0) = U(t, 0) + \Delta t(D * \frac{U(t,1)-U(t,0)}{h^2} + U(t, 0)(a(0) - < 1, U(t, 0) >)) \\
+ \epsilon MU(t, 0)) \\
\dots \\
U(t + \Delta t, x) = U(t, x) + \Delta t(D * \frac{U(t,x-h)-2U(t,x)+U(t,x+h)}{h^2} + U(t, x)(a(x) \\
- < 1, U(t, x) >)) + \epsilon MU(t, x)), x \in (h, 2h, ..L - h) \\
\dots \\
U(t + \Delta t, L) = U(t, L) + \Delta t(D * \frac{U(t,L-h)-U(L)}{h^2} + U(t, x)(a(L) \\
- (1 < 1, U(t, L) >)) + \epsilon MU(t, L))
\end{array} \right. \quad (28)$$

2.4 Implémentations MatLab

2.4.1 Initialisation

On stocke les $U(x, 0)$ dans un vecteur d'environnement

$$E = \begin{pmatrix} U(0, 0) \\ U(h, 0) \\ \vdots \\ U(L, 0) \end{pmatrix}$$

On initialise les valeurs de densités initiales de nos différents phénotypes. On stocke les valeurs de la fonction de répartition non constantes des ressources $a(x)$ dans le vecteur A .

2.4.2 Résolution

A chaque pas de temps, on résout l'ensemble des équation de (28) :

$$E = E + t * (E * \mathcal{M}_1 + E * (diag(A + E * \mathcal{M}_2)))$$

\mathcal{M}_1 et \mathcal{M}_2 sont des matrices creuses constantes (une pour les termes linéaires et une pour les termes non linéaires) contenant les coefficients devant les u_i de tel façon à calculer d'une seule opération l'équation (28) pour tout les $u_i(x)$

3 Simulations

3.1 Paramètres généraux

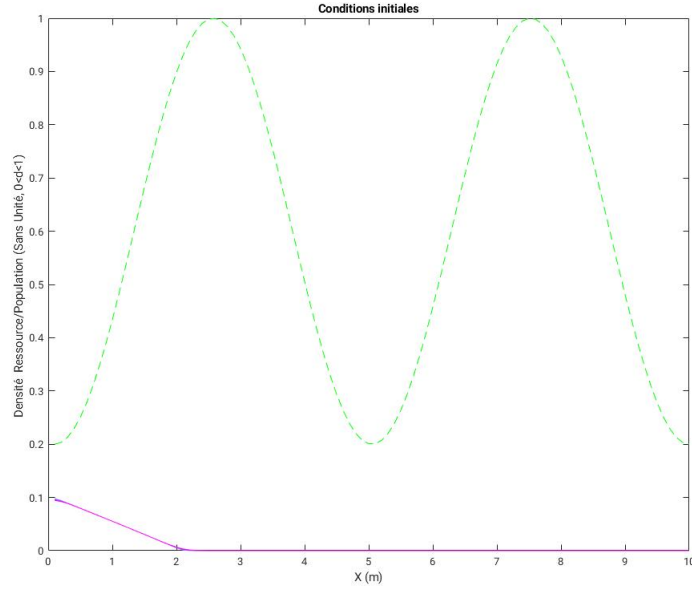
Pour l'ensemble de nos simulations, nous utiliserons les conditions suivantes

- une longueur L de notre espace de $10m$
- une fonction qui décrit la densité des ressources disponible par unité de temps. Nous l'avons choisis de la forme $0.2 + 0.8 * \sin(2\pi x/L)^2$ qui nous permet d'étudier l'effet des pics et des creux de ressources sur la diffusion (cf graphe ci-dessous).
- une condition initiale pour les phénotypes de la forme $U_i(x) = 0.1 - 0.05x$ entre 0 et $2m$, pour simuler une introduction progressive des individus dans le milieu et pouvoir étudier leur diffusion dans le reste de l'environnement (cf graphe ci-dessous).
- une matrice des mutations équiprobable et conservatrice : pour un phénotype donne, à chaque pas de temps une portion de la population mute en chacun des autres phénotypes dans des proportions égales. Aucun nouveaux individus ne sont créés.

3.2 Paramètres d'études

Dans nos expérimentations nous allons faire varier un certain nombre de paramètres pour étudier leurs impacts sur notre modèles

- d_i : le coefficient diffusion du phénotype i en m^2 par unité de temps . Sa valeur se situe entre 1 (très important) et 0.01 (faible). p_i le coefficient de pénalisation qui diminue la quantité de ressources par

FIGURE 1 – L 'espace à $t = 0$

seconde à laquelle à accès un phénotype dominant dont on veut tester la puissance.

- ϵ la vitesse de mutation globale, qui traduit la stabilité des phénotypes. Sa valeur se situe entre 0.1 (population très mutante) et 0 (pas de mutations).

3.3 Ordre de grandeur des termes

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = d_i \Delta u_i + u_i \left(a(x) - \sum_{j=1}^n u_j \right) + \epsilon \sum_{j=1}^n M_{ij} u_j, 0 < i < n \quad (29)$$

L' équation qui régit notre modèle est composé d'un terme de diffusion, d'un terme de compétition et d'un terme de mutation.

Sachant que, comme on le verra plus tard, les courbes de densité de population forment des version aplatie des courbes de densité de ressources, et que $-2 < \frac{\partial^2 \sin(x)^2}{\partial x^2} < 2$, la valeur absolue du terme de diffusion est inférieur

à $2d_i$.

Le terme de compétition est lui compris entre 1 (population minimal et ressources maximal) et -0.8(densité de population maximal et ressources minimales).

Enfin, le terme de mutation est compris entre $-\epsilon$ (densité de population fortes, flux sortant par mutation vers les autres phénotypes) et ϵ (densité de population très faible, flux entrant par mutation des autres phénotypes plus nombreux)

3.4 Influence du coefficient de diffusion

Dans un premier temps, on cherche à vérifier que notre modèle reproduit bien les résultats théoriques trouvés en première partie, à savoir que la domination du phénotype avec le plus faible coefficient de diffusion est l'équilibre vers lequel tend notre système lorsque $\epsilon = 0$.

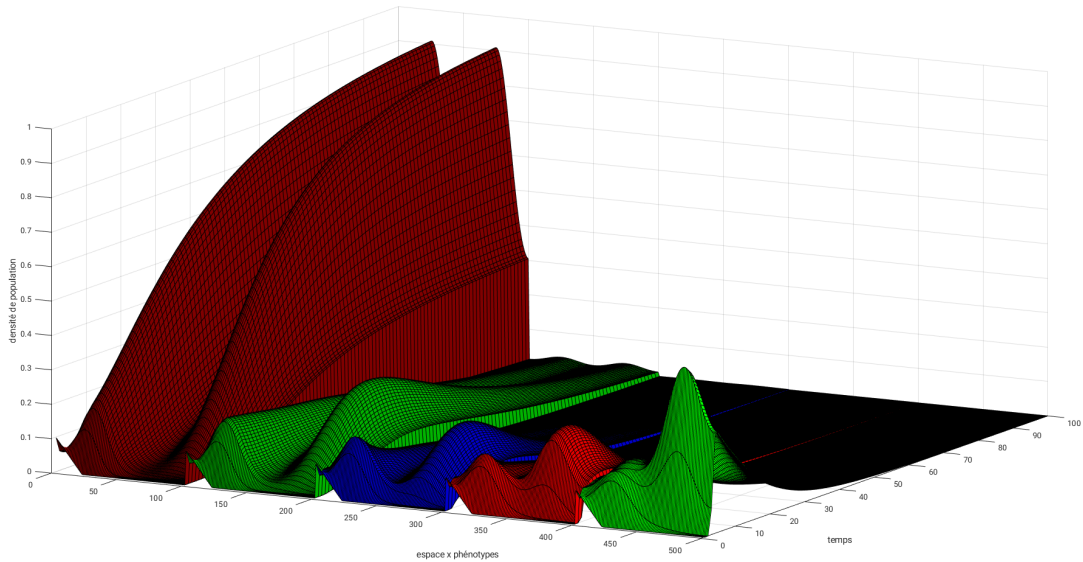


FIGURE 2 – Évolution des densités de populations des différents phénotypes (de gauche à droite, phénotypes 1 à 5 avec $0.1 = d_1 < d_2 < d_3 < d_4 < d_5$)

On observe (Figure 2) bien que, le phénotype avec la plus faible diffusion écrase les autres, même si ce sont les phénotypes à fortes diffusion qui colonisent en premier la partie droite de notre espace.

On peut aussi voir sur la Figure 3 représentant plusieurs état de notre système à l'équilibre l'influence du coefficient de diffusion sur la courbe finale : plus d est faible, plus la courbe de densité de population épouse celle des ressources. A l'inverse, plus d est grand, plus elle la lisse.

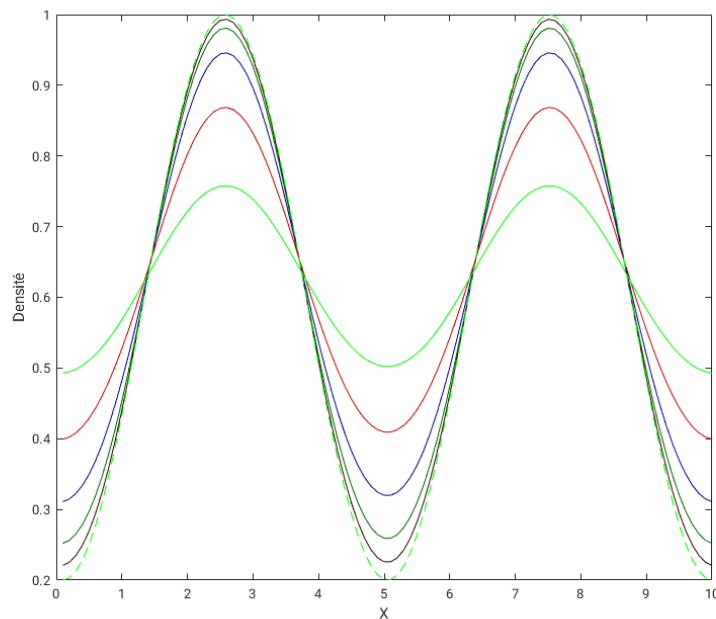


FIGURE 3 – Évolution de l'état d'équilibre en fonction du coefficient de diffusion le plus bas. Les courbes les plus sombre correspondent à des systèmes à coefficient minimal très faible, et inversement pour les courbe les plus claire

Le coefficient de diffusion apparaît donc comme un terme déterminant dans notre système. Il peut se traduire par une capacité plus ou moins fortes à transférer la population des lieux disposant du plus de ressources vers ceux en disposant du moins. Les phénotypes à faible coefficient de diffusion ont tendance à plus se concentrer sur les zones à fortes quantités de ressources. À terme, cela se traduit par un remplacement des populations diffusantes par celles non-diffusantes dans ces zones, puis progressivement sur le reste de l'espace, les populations diffusantes étant privées de leurs sources de nourritures. Selon ce modèle, la vitesse de diffusion d'un phénotype est donc un caractère qui peut être sélectionné par un processus évolutif.

3.5 Pénalisation

On cherche à tester les limites de la puissance du coefficient de diffusion. On a vu dans la partie précédente que ce coefficient était déterminant dans la compétition entre les phénotypes. On cherche à savoir si un phénotype possédant un coefficient de diffusion plus faible, donc avantageux, mais aussi un désavantage naturel (ici une diminution de la quantité de ressources accessible à ce phénotype) peut se maintenir face à d'autres phénotypes non désavantagés.

Les trois graphes de la Figure 4 illustrent, dans le cadre d'une compétition entre deux phénotypes ($d_1 = 0.1$, $d_2 = 0.9$) l'influence de la pénalisation du premier phénotype sur l'équilibre final.

On observe que le coefficient de diffusion est un paramètre très puissant qui permet à un phénotype désavantageux de se maintenir au sein d'une population, voire éventuellement de dominer les autres. On n'observe cependant plus un équilibre avec un unique phénotype, mais une cohabitation de plusieurs.

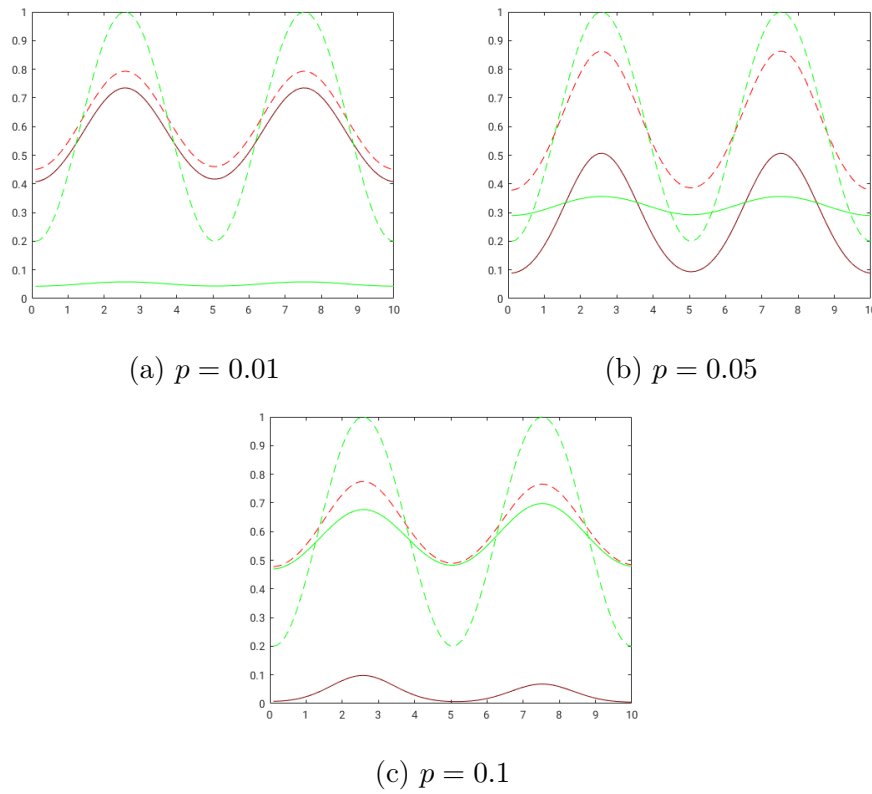


FIGURE 4 – *Influence de la pénalisation sur l'équilibre final entre deux phénotypes en compétition. En rouge sombre : phénotype pénalisé avec faible diffusion. En vert, phénotype non pénalisé avec fort coefficient de diffusion. En pointillé vert et rouge : ressources disponibles et population totale.*

3.6 Mutations

Nous n'avons pour l'instant étudié que des cas où les phénotypes n'interagissent qu'à travers une compétition pour les ressources. Cependant, nous étudions des phénotypes qui peuvent muter entre eux. C'est pourquoi il est intéressant de voir l'influence des mutations à travers le paramètre ϵ .

Nous avons choisi d'aborder ce problème de deux façons différentes. Dans un premier temps, reproduire les mêmes conditions initiales que lors des problèmes précédents et observer ce qui se passe. Dans un second temps, démarrer l'expérience avec un unique phénotype, puis faire apparaître de nouveau phénotype au cours de l'expérience.

3.6.1 Phénotypes tous présents en condition initiale

Sur la Figure 5, on observe toujours une domination du phénotype de plus faible diffusion, cependant celle-ci n'est pas totale. L'équilibre se caractérise par une cohabitation des différents phénotypes. Les phénotypes à forte diffusion restent présents dans la population mais dans des quantités bien moins importantes.

On peut observer qu' ϵ modère l'impact de la différence de diffusion. Plus le premier est élevé, plus la différence de densité de population phénotypique entre ceux à forte diffusion et ceux à faible diffusion est faible à l'équilibre comme on peut le voir sur la Figure 6.

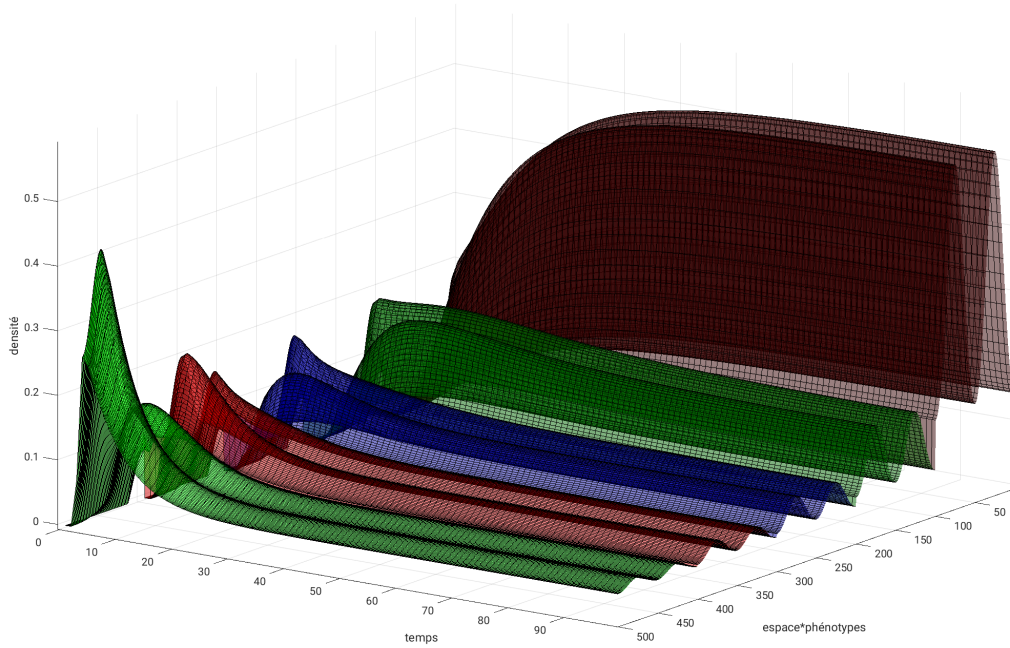


FIGURE 5 – *Évolution des densités de populations des différents phénotypes avec mutation (de droite à gauche, phénotypes 1 à 5 avec $0.1 = d_1 < d_2 < d_3 < d_4 < d_5$, $\epsilon = 0.01$)*

On peut expliquer cette influence par l'ordre de grandeur du terme mutation par rapport à celui de diffusion. Dans notre modèle théorique $\epsilon \ll d$, et c'est dans ce modèle que l'on voit un phénotype écraser tous les autres. Cependant, lorsque $\epsilon \rightarrow d$ il devient assez influent pour transformer l'équilibre final.

3.6.2 Apparition progressive des phénotypes

Dans la réalité, il est extrêmement peu probable que des phénotypes apparaissent tous en même temps, on observera plutôt l'apparition successive de nouveaux phénotypes, régulièrement au cours du temps. Dans ce cas, contrairement aux expériences précédentes, notre condition initiale consistera en un unique phénotype, présent sur l'ensemble de notre espace.

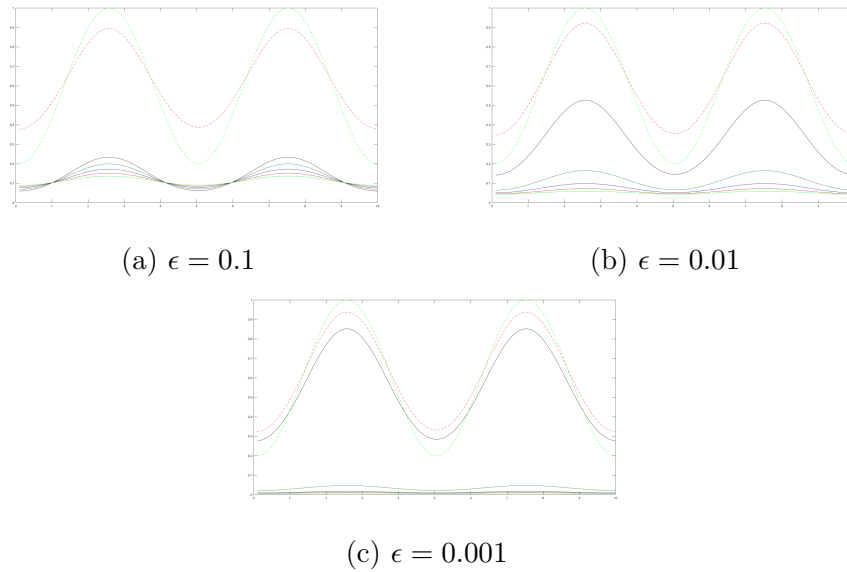


FIGURE 6 – *Influence du taux de mutation ϵ sur l'équilibre final entre 5 phénotypes en compétition. Les courbes pleines les plus sombres correspondent aux coefficients de diffusion les plus faibles. En pointillé vert et rouge : ressources disponibles et population totale.*

Une première simulation (Figure 7), avec seulement 5 phénotypes, met en évidence la perturbation engendrée par l'apparition de chaque nouveau phénotype. Dans cette expérience, chaque nouveau phénotype a un coefficient de diffusion plus faible que le précédent. On observe bien la domination du dernier phénotype sur les précédents. Ce résultat se rapproche, lorsque le temps devient grand, des résultats obtenus pour un ϵ faible dans la partie précédente.

Une deuxième simulation (Figure 8), réalisée avec l'apparition d'un plus grand nombre de phénotypes (10) met en évidence l'apparition d'un équilibre entre les derniers individus. En effet, les d_i deviennent tellement petit que leurs effets deviennent négligeables par rapport à celui de ϵ . La valeur de ce dernier forme donc une limite dans l'avantage que peut fournir la vitesse de diffusion.

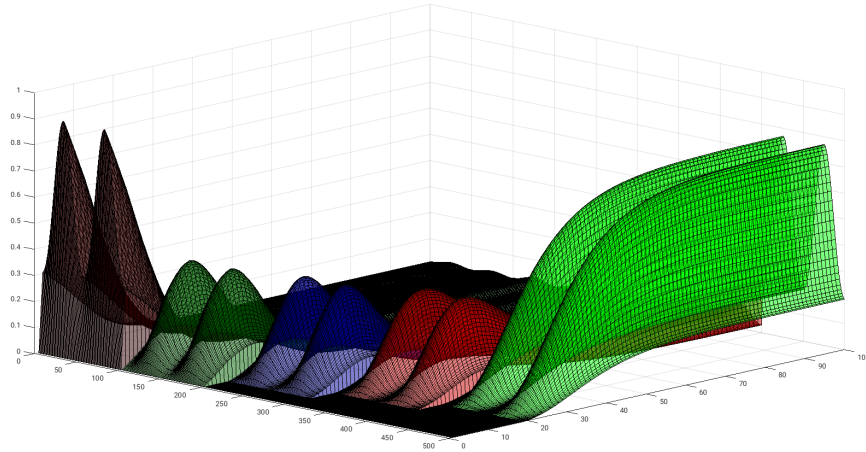


FIGURE 7 – Évolution des densités de populations des différents phénotypes avec apparition progressive de 4 nouveaux phénotypes ayant des coefficients de diffusion de plus en plus faible (premier phénotype à gauche, $d_1 = 0.1$; $d_i = 0.8d_{i-1}$)

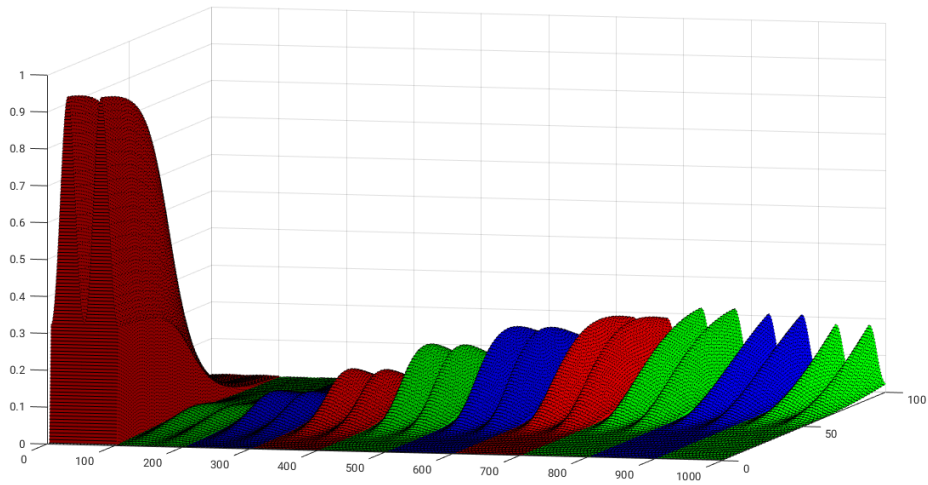


FIGURE 8 – Évolution des densités de populations des différents phénotypes avec apparition progressive de 9 nouveau phénotypes ayant des coefficients de diffusion de plus en plus faible (premier phénotype à gauche, $d_1 = 0.1$; $d_i = 0.8d_{i-1}$)

3.7 Conclusion

Nous avons pu voir les effets des paramètres de diffusion et de mutations de notre modèle, nous avons évalué la puissance de pénalisation sur la diffusion. Finalement, nous avons mis en place une procédure d'évolution fictive où nous avons observé l'apparition des nouveaux phénotypes qui étaient, par définition, avantagés par leurs coefficient de diffusion inférieur. Dans cette dernière modélisation, nous avons pu observer le succès du dernier phénotype apparu et retrouver nos résultats théoriques. Tout cela en variant le nombre de phénotypes dans la simulation afin de vérifier les conclusions pour des cas plus complexes.

Cependant, notre modèle peut encore être exploité pour aller plus loin. Parmi les pistes que nous chercherions à étudier on peut noter :

- l'implémentation de notre problème en deux dimensions
- la variation au cours du temps de la fonction de ressources a
- la variation au cours du temps de d_i et de ϵ

Références

- [1] R P Agarwal, V. HUTSON, J. LÓPEZ-GÓMEZ, K. MISCHAIKOW, and G. VICKERS. LIMIT BEHAVIOUR FOR A COMPETING SPECIES PROBLEM WITH DIFFUSION. In *Dynamical Systems and Applications*, pages 343–358. 2010.
- [2] Jack Dockery, Vivian Hutson, Konstantin Mischaikow, and Mark Pernarowski. The evolution of slow dispersal rates : A reaction diffusion model. *Journal of Mathematical Biology*, 37(1) :61–83, 1998.
- [3] Xavier Mora. Semilinear parabolic problems define semiflows on c^k spaces. *Transactions of the American Mathematical Society*, 278(1) :21–55, 1983.