

Equations de réaction-diffusion

Evolution de la population
d'*Homo Neanderthalensis*

Adimy Y. Simon M. Vassal H.

Juin 2016

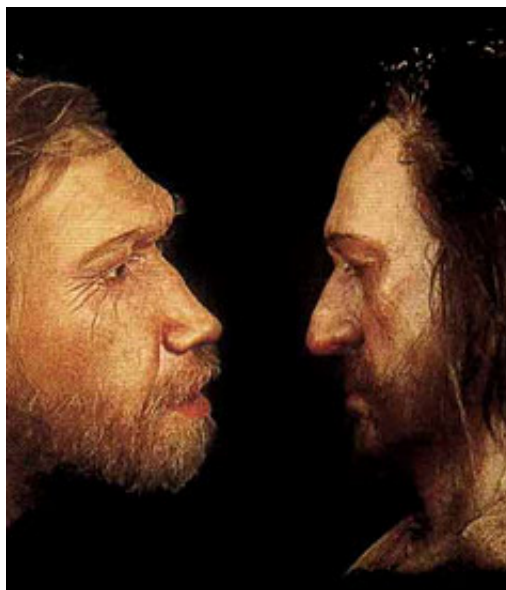


Table des matières

1	Contexte biologique	1
2	Présentation des modèles étudiés	2
2.1	Cadre général	2
2.2	Croissance Logistique	3
2.3	Effet Allee	3
2.4	Système de Lotka-Volterra	4
3	Analyse mathématique	4
3.1	Croissance Logistique	4
3.1.1	Analyse de la partie réaction	4
3.1.2	Analyse de la réaction-diffusion	5
3.2	Effet Allee	7
3.2.1	Analyse de la partie réaction	7
3.2.2	Analyse de la réaction-diffusion	7
3.3	Système de Lotka-Volterra	9
3.3.1	Analyse préliminaire	9
3.3.2	Fronts d'ondes	10
4	Simulations numériques	12
4.1	Valeurs des paramètres	12
4.2	Type de simulations réalisées	13
4.3	Croissance Logistique	13
4.3.1	Constante de diffusion $d=0.5$	13
4.3.2	Effets de barrières géographiques ou variations environnementales	15
4.4	Effet Allee	16
4.4.1	Constante de diffusion $d=0.5$	16

1 Contexte biologique

Nous avons souhaité nous intéresser à l'évolution de la population de l'Homme de Néandertal, durant le stade isotopique 3 (période interglacière d'environ -60 000 à -30 000). Cette étude porte en fait sur la période de la transition entre le paléolithique moyen (de -300 000 à -30 000 ans avant le présent) et le paléolithique supérieur (entre -45 000 et -10 000 ans avant le présent). A cette période l'Homme de Néandertal avait colonisé une grande partie de l'Europe ce qui a pu être constaté par la découverte de nombreux sites archéologiques présentant des traces de l'Homme de Néandertal. La carte ci-dessous (Figure 1) permet de situer ceux présentant des traces datant de -50000 à -40000. De nombreux restes ont également été trouvés sur ces sites ou sur d'autres sur des périodes variant de -120000 à -30000 an environ.

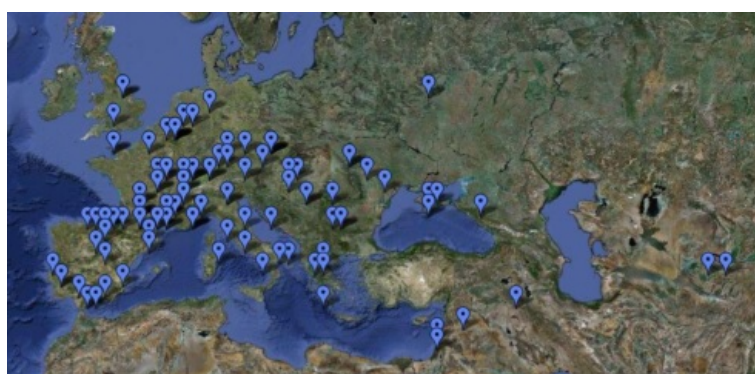


FIGURE 1 – Répartition des sites archéologiques de -50000 à -40000 ans

La période étudiée ici correspond à l'arrivée de *Homo Sapiens* en Europe et à la disparition progressive de *Homo Neanderthalensis*. Nous avons ainsi tenté de comprendre quelles pouvaient être les causes de cette extinction. Parmi les hypothèses possibles figurent le climat et la compétition avec l'Homme Moderne. Ce dernier aurait finalement survécu face à l'Homme de Néandertal grâce à un régime alimentaire moins restreint, une agressivité plus développée et des innovations techniques plus performantes, ce qui lui aurait permis de faire face au stress climatique.

Nous avons d'abord souhaité étudier plusieurs modèles permettant d'étudier la population de l'Homme de Néandertal sans compétition avec l'Homme Moderne (modèle de la croissance Logistique et modèle avec effet Allee). Nous avons ensuite tenté de développer un modèle de compétition à deux populations (Lotka-Volterra) afin de modéliser l'interaction entre les deux populations d'Homme à cette époque. D'autres modèles, plus compliqués à étudier, pourraient être appliqués prenant en compte l'âge des populations, ou le climat par exemple.

2 Présentation des modèles étudiés

2.1 Cadre général

Le but de notre projet est d'étudier l'évolution de la population de Néandertal en la modélisant par une équation de réaction-diffusion du type :

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = f(u(t, x)) + d\Delta u(t, x), \quad t \in \mathbb{R}, x \in \mathbb{R} \quad (1)$$

La fonction inconnue u représente la densité de population dans un espace donné. Il s'agit donc d'un nombre d'habitants par kilomètre carré. En théorie, $u \in [0; +\infty]$. Toutefois, en pratique et dans le cas considéré (population d'Homme de Néandertal et d'*Homo Sapiens*), $u \in [0; 1]$. Nous limiterons donc notre étude à cet intervalle.

Il est important dans un premier temps de comprendre l'évolution de la densité de population par rapport au temps. En supposant que le temps est continu on obtient des équations différentielles ordinaires que nous pouvons étudier. $f(u(t, x))$ correspond à la partie réaction qui modélise la croissance de la population. On proposera différentes fonction f en fonction des différents modèles de croissance de population utilisés. Cette fonction dépend de la croissance de la population, mais peut aussi faire intervenir des facteurs limitants. D'autre part, on peut aussi modéliser les interactions entre plusieurs populations en étudiant des systèmes d'équations différentielles.

On ne s'intéresse pas à l'apparition de la population sur le territoire. Dans tout notre projet, nous avons considéré une fonction $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}$ de classe C^1 .

On doit ensuite incorporer les mouvements dans l'espace de la population. Pour cela, on souhaite modéliser la marche aléatoire des individus. Chaque marche aléatoire suit une loi particulière mais de manière générale l'agglomérat de population se déplace selon un processus macroscopique que l'on nomme processus de diffusion. L'ajout d'un terme de diffusion $d\Delta u(t, x)$ permet ainsi de modéliser le mouvement aléatoire des individus dans l'espace.

En combinant ces deux processus de réaction f et de diffusion, on obtient une équation de réaction-diffusion. On considère donc le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} &= f(u(t, x)) + d\Delta u(t, x) \\ u(0, \cdot) &= u_0 \end{cases} \quad (2)$$

L'objectif principal est de déterminer les situations où l'espèce *Homo Neanderthalensis* s'éteint. Mathématiquement, cela nécessite de caractériser l'état de l'équilibre 0. On pourra traiter deux types de stabilité dans notre travail. On dit que l'état d'équilibre 0 est uniformément asymptotiquement stable si pour une condition initiale u_0 assez proche de 0, la solution u de 2 converge uniformément vers 0 quand t tend vers l'infini. On dit aussi que l'état 0 est inconditionnellement stable dans le cas où cette convergence vers 0 est vérifiée quelque soit la condition initiale u_0 .

Pour répondre à notre problème, le premier type de stabilité mentionné ici est plus restrictif que le second car il nécessite que la population ne soit pas trop grosse pour qu'elle puisse s'éteindre.

2.2 Croissance Logistique

Dans les années 1840, Pierre François Verhulst proposa un modèle permettant de modéliser la croissance d'une population. L'équation logistique est une équation différentielle ordinaire qui est l'un des modèles les plus simples de dynamique des populations. On suppose que les naissances et les morts sont proportionnelles à la taille de la population, et qu'il n'y a pas de migration. Ce modèle permet d'intégrer une notion de saturation de l'environnement, qui témoigne en fait de l'existence d'un effectif maximum pour une population (dépendant essentiellement des conditions de subsistance du milieu).

Nous l'avons appliqué ici en ajoutant un terme de diffusion.

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = f(u(t, x)) + d\Delta u(t, x)$$

$$\text{Avec : } f(u(t, x)) = \alpha u \left(1 - \frac{u}{K}\right)$$

où $u(t, x)$ représente la densité de population au temps t et à la position x .

K : Capacité de transport liée à des facteurs locaux environnementaux ($K > 0$)

α : Taux de croissance maximum intrinsèque de la population. ($\alpha > 0$)

d : Constante de diffusion qui précise le taux de dispersion spatiale moyen des individus entre leur naissance et leur reproduction. ($d > 0$)

2.3 Effet Allee

Le modèle à croissance logistique n'est pas forcément adapté pour une population humaine. En effet, lorsque les densités sont faibles, le risque d'extinction est plus grand. Ceci s'explique par l'apparition d'un effet de groupe qui peut influencer la fertilité ou la survie. Cette corrélation entre la densité de population et son taux de croissance peut être caractérisée par l'effet Allee. Pour des populations telles que les populations humaines, où la structure sociale a une grande influence, l'effet Allee peut être très important. On considère ici un effet Allee fort.

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = f(u(t, x)) + d\Delta u(t, x)$$

$$\text{Avec : } f(u(t, x)) = ku(1 - u)(u - A)$$

u : Densité de population de l'Homme de Néandertal au temps t et à la position x , $0 \leq u \leq 1$

k : Taux de croissance normalisé constant

A : Densité critique en dessous de laquelle le taux de croissance de la population devient négatif, $0 \leq A \leq 1$

Dans le cas où le taux de croissance maximum per capita vaut 1, c-à-d $\max_{0 \leq u \leq 1} f(u)/u = 1$,

on peut exprimer k en fonction de A :

$$k = \frac{4}{(1-A)^2} \quad (3)$$

2.4 Système de Lotka-Volterra

On sait que *Homo sapiens* et *Homo Neanderthalensis* ont connu une période de cohabitation, située entre l'apparition du premier véritable Homme Moderne (il y a 45.000 ans) et l'extinction de l'Homme de Néandertal (il y a 40.000 ans). Nous nous sommes intéressées aux interactions entre ces deux populations à l'aide du système de Lotka-Volterra. Dans ce modèle, on considère que les populations sont en compétition.

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t,x)}{\partial t} = f(u,v) + d_1 \Delta u \\ \frac{\partial v(t,x)}{\partial t} = g(u,v) + d_2 \Delta v \end{cases}$$

$$\text{Avec : } f(u,v) = \alpha_1 u \left(1 - \frac{u}{K_1} - \gamma_1 \frac{v}{K_1}\right) \text{ et } g(u,v) = \alpha_2 v \left(1 - \frac{v}{K_2} - \gamma_2 \frac{u}{K_2}\right)$$

u : Densité de population des Hommes Modernes

v : Densité de population des Hommes de Néandertal.

K_1 et K_2 : Capacités d'accueil du milieu

γ_1 et γ_2 : Coefficients de compétition

α_1 et α_2 : Taux de croissance

Tous les paramètres sont positifs.

3 Analyse mathématique

3.1 Croissance Logistique

3.1.1 Analyse de la partie réaction

On étudie d'abord les points d'équilibre et leur stabilité pour l'équation sans diffusion :

$$\frac{du}{dt} = \alpha u \left(1 - \frac{u}{K}\right)$$

avec $\alpha > 0$ et $K > 0$.

Equilibres : Les équilibres sont les fonctions u qui vérifient $\frac{du}{dt} = 0$. On a donc :

$$\begin{cases} u_0 &= 0 \\ u_K &= K \end{cases}$$

Stabilité : On étudie le signe de $f'(u)$

$$f'(u) = \alpha - 2\alpha \frac{u}{K}$$

* $f'(0) = \alpha > 0 \Rightarrow$ équilibre instable

* $f'(K) = -\alpha < 0 \Rightarrow$ équilibre stable

3.1.2 Analyse de la réaction-diffusion

L'idée est de représenter la solution de notre équation de réaction-diffusion sous forme d'un front qui se déplace dans l'espace à une vitesse constante. Soit u la solution de notre équation de réaction-diffusion dans \mathbb{R} .

On pose $z = x - ct$, $U : z \rightarrow U(z)$.

On écrit alors notre solution sous la forme

$$u(t, x) = U(x - ct) = U(z) \quad (4)$$

U est la forme de l'onde et c sa vitesse.

On peut montrer (Voir Annexe 1) que (4) est équivalent à :

$$dU''(z) + cU'(z) + \alpha U(z)\left(1 - \frac{U(z)}{K}\right) = 0 \quad (5)$$

On pose $V = U' \Rightarrow V' = U''$:

$$\begin{cases} U' &= V \\ V' &= \frac{1}{d} \times (-\alpha U(Z) + \frac{\alpha}{K} U^2(Z) - cV(Z)) \end{cases}$$

On a donc : $W' = F(W)$ avec $W = \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix}$

$$\text{et } F(W) = \begin{pmatrix} f_1(U, V) \\ f_2(U, V) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} V \\ \frac{1}{d} \times (-\alpha U(Z) + \frac{\alpha}{K} U^2(Z) - cV(Z)) \end{pmatrix}$$

Recherche des équilibres

$$F(W) = 0 \Rightarrow \begin{cases} V &= 0 \\ U &= 0 \quad \text{ou} \quad U = K \end{cases}$$

Ainsi on a deux points d'équilibre $(0, 0)$ et $(K, 0)$

Stabilité

Matrice jacobienne :

$$\mathcal{J}_{F(U,V)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{\alpha}{d} + \frac{2\alpha U}{dK} & -c \end{pmatrix}$$

$$\bullet \mathcal{J}_{F(K,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{\alpha}{d} & -c \end{pmatrix}$$

* $\det(\mathcal{J}_{F(K,0)}) = -\frac{\alpha}{d} < 0$. $(0, 0)$ est donc un point selle.

$$\bullet \mathcal{J}_{F(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{\alpha}{d} & -c \end{pmatrix}$$

$$* \operatorname{tr}(\mathcal{J}_{F_{(0,0)}}) = -c < 0.$$

$$* \operatorname{det}(\mathcal{J}_{F_{(0,0)}}) = \frac{\alpha}{d} > 0$$

Ici on peut juste dire que le point est stable. Pour connaître la nature du point, il faut étudier le déterminant : $\Delta = \operatorname{tr}^2 - 4\operatorname{det} = c^2 - 4\frac{\alpha}{d}$

c est une vitesse, elle est donc positive. Ainsi on a :

→ si $c > 2\sqrt{\frac{\alpha}{d}} \Rightarrow \Delta > 0$: Noeud Localement Asymptotiquement Stable

→ si $c = 2\sqrt{\frac{\alpha}{d}} \Rightarrow \Delta = 0$: Etoile ou Noeud Dégénéré Asymptotiquement Stable

→ si $0 < c < 2\sqrt{\frac{\alpha}{d}} \Rightarrow \Delta < 0$: Foyer Asymptotiquement Stable. Cependant U étant une population, elle ne peut être négative. Or avec un Foyer asymptotiquement stable autour de l'équilibre $(0,0)$ U deviendrait négatif. On ne considère donc pas ce cas.

Etude des fronts d'ondes

$$f(u) = \alpha u \left(1 - \frac{u}{K}\right)$$

$$f'(u) = \alpha - 2\frac{\alpha u}{K}$$

Dans un premier temps on a

$$f(u) - f'(0)u = \alpha u \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \alpha u = u\alpha \left(-\frac{u}{K}\right) < 0$$

On donc a $f(u) < f'(0)u$, $f(0) = f(K) = 0$ et f est positive sur $[0, K]$. Cette fonction est donc de classe KPP.

f possède deux équilibres 0 et K tels que $0 < K$:

$$* f'(0) = \alpha > 0 \Rightarrow \text{instable}$$

$$* f'(K) = -\alpha < 0 \Rightarrow \text{stable}$$

Le plus petit équilibre 0 est instable et le plus grand K est stable donc l'équation de réaction-diffusion est **monostable**.

Dans le cas KPP et monostable on a l'existence d'un continuum de vitesses c tel que le problème (1) a une solution, et donc une infinité de solutions (U, c) ; cq de (1). Plus précisément, pour le cas KPP et monostable, il existe une vitesse minimale c_0 unique telle que quelque soit $c > c_0$ l'équation (1) a une solution c (unique à translation près).

Donc il existe une vitesse minimale c_0 telle que $\forall c \geq c_0, \exists ! U(z)$ monotone, solution de l'EDO avec les conditions aux bords $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = u_+$ et $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = u_-$.

Ces ondes progressives représentent l'invasion de l'état 0 par l'état 1 et consistent en la propagation d'un profil constant à vitesse c .

De plus comme l'équation est monostable avec aucun équilibre entre u_+ et u_- , si on prend comme condition initiale l'équilibre instable u_+ avec une perturbation à support borné, alors la

solution tend vers deux fronts de vitesse minimale c_0 .

D'autre part comme l'équation est monostable avec aucun équilibre entre u_+ et u_- et si $f'(u) < f'(u_+)$ pour un voisinage de u_+ alors :

$$c_0 = 2\sqrt{f'(u_+)} = 2\sqrt{\alpha - 2\frac{\alpha}{K} \times 0} = 2\sqrt{\alpha}$$

Ce problème possède une solution si et seulement si $c \geq c_0$.

On peut donc déterminer la vitesse de cette propagation. Il y a ici, cependant, une question importante. Nous avons démontré l'existence d'onde pour toutes les vitesses supérieures ou égales à la vitesse minimale c_0 . Quelle est donc la vitesse de propagation qu'on observe dans notre application, est-ce c_0 ou une autre vitesse plus grande ?

3.2 Effet Allee

3.2.1 Analyse de la partie réaction

On étudie d'abord les points d'équilibre et leur stabilité pour l'équation sans diffusion :

$$\frac{du}{dt} = ku(1-u)(u-A)$$

Equilibres : Les équilibres sont les fonctions u qui vérifient $\frac{du}{dt} = 0$. On a donc :

$$\begin{cases} u_0 &= 0 \\ u_1 &= 1 \\ u_A &= A \end{cases}$$

Stabilité : On étudie le signe de $f'(u)$

$$f'(u) = -3ku^2 + 2k(1+A)u - kA$$

$$* f'(0) = -kA < 0 \Rightarrow \text{stable}$$

$$* f'(1) = kA(1-A) < 0 \Rightarrow \text{stable}$$

$$* f'(A) = k(A-1) > 0 \Rightarrow \text{instable}$$

3.2.2 Analyse de la réaction-diffusion

On pose $z = x - ct$, $U : z \rightarrow U(z)$.

On a alors :

$$u(t, x) = U(x - ct) = U(z) \tag{1}$$

U est la forme de l'onde et c sa vitesse.

On peut montrer (Voir Annexe 1) que (4) est équivalent à :

$$dU''(z) + cU'(z) + kU(z)(1-U(z))(U(z)-A) \tag{2}$$

On pose $V = U' \Rightarrow V' = U''$:

$$\begin{cases} U' &= V \\ V' &= -\frac{c}{d}V - kU(1-U)(1-A) \end{cases}$$

On a donc : $W' = F(W)$ avec $W = \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix}$ et $F(W) = \begin{pmatrix} f_1(U, V) \\ f_2(U, V) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} V \\ -\frac{c}{d}V - kU(1-U)(1-A) \end{pmatrix}$

Recherche des équilibres

$F(W) = 0 \Rightarrow V = 0 \Rightarrow U = 0$ ou $U = 1$ ou $U = A$.

Cependant, u et A représentent des densités donc ils sont inférieurs à 1. Il faut donc distinguer deux cas :

- $A < 1$, le système admet trois équilibres $(0, 0)$, $(A, 0)$ et $(1, 0)$.
- $A = 1$, le système admet deux équilibres $(0, 0)$ et $(1, 0)$.

Stabilité

Matrice jacobienne :

$$\mathcal{J}_{F(U,V)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 3kU^2 - 2k(1+A) + kA & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$$

- $\mathcal{J}_{F(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ kA & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$

* $\det(\mathcal{J}_{F(0,0)}) = -kA < 0$. $(0, 0)$ est donc d'un point selle.

- $\mathcal{J}_{F(1,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ k(1-A) & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$

* $\text{tr}(\mathcal{J}_{F(1,0)}) = -\frac{c}{d} < 0$.

* $\det(\mathcal{J}_{F(1,0)}) = k(A-1)$

► $A < 1 \Rightarrow \det(\mathcal{J}_{F(0,0)}) < 0$. $(1, 0)$ est alors un point selle.

► $A = 1 \Rightarrow \det(\mathcal{J}_{F(0,0)}) = 0$. La linéarisation prévoit des centres.

- $\mathcal{J}_{F(A,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ kA(A-1) & -\frac{c}{d} \end{pmatrix}$

* $\text{tr}(\mathcal{J}_{F(1,0)}) = -\frac{c}{d} < 0$.

* $\det(\mathcal{J}_{F(1,0)}) = kA(1-A)$

► $A = 1 \Rightarrow \det(\mathcal{J}_{F(0,0)}) = 0$. La linéarisation prévoit des centres.

► $A < 1 \Rightarrow \det(\mathcal{J}_{F(0,0)}) > 0$. Pour connaître la nature du point, il faut étudier le déterminant : $\Delta = \text{tr}^2 - 4\det = \frac{c^2}{d^2} + 4kA(A-1)$

On pose $c_1 = 2d\sqrt{kA(1-A)} = 4d\sqrt{\frac{A}{1-A}}$ d'après (3)

- $c > c_1 \Rightarrow \Delta > 0$: Noeud Localement Asymptotiquement Stable
- $c = c_1 \Rightarrow \Delta = 0$: Etoile ou Noeud Dégénéré Asymptotiquement Stable
- $c < c_1 \Rightarrow \Delta < 0$: Foyer Asymptotiquement Stable. Toutefois, ce cas n'est pas possible car U deviendrait négatif. Or U étant une population, il est forcément positif.

Etude des fronts d'ondes

Comme on l'a montré dans la partie sans diffusion, l'équation admet trois équilibres :

$$u_+ = 1 \text{ stable}, u_- = 0 \text{ stable}, u_s = A \text{ instable}$$

Donc l'équation ERD est **bistable**. Il existe un seul équilibre u_s entre u_+ et u_- .
Donc il existe une unique vitesse c et une unique forme $U(z)$ monotone et solution de l'EDO avec les conditions aux bords $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = u_+$ et $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = u_-$.

De plus :

$$\begin{aligned} \int_0^1 f(u) du &= \left[\frac{-ku^4}{4} + \frac{k(1+A)u^3}{3} - \frac{kAu^2}{2} \right]_0^1 \\ &= \frac{k}{12}(1-2A) \end{aligned}$$

- * $\frac{1}{2} < A < 1 \Rightarrow \int_0^1 f(u) du < 0 \Rightarrow c < 0$: "0 envahit 1"
- * $A < \frac{1}{2} \Rightarrow \int_0^1 f(u) du > 0 \Rightarrow c > 0$: "1 envahit 0"
- * $A = \frac{1}{2} \Rightarrow c = 0$

3.3 Système de Lotka-Volterra

3.3.1 Analyse préliminaire

On étudie d'abord les points d'équilibre et leur stabilité pour les équations suivantes, afin de faciliter l'étude des fronts d'onde et déterminer les paramètres pertinents :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v) = \alpha_1 u \left(1 - \frac{u}{K_1} - \gamma_1 \frac{v}{K_1} \right) \\ \frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v) = \alpha_2 v \left(1 - \frac{v}{K_2} - \gamma_2 \frac{u}{K_2} \right) \end{cases}$$

Equilibres :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = 0 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} f(u, v) = 0 \\ g(u, v) = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} u = 0 \text{ ou } u = K_1 - \gamma_1 v \\ v = 0 \text{ ou } v = K_2 - \gamma_2 u \end{cases}$$

Les points d'équilibre sont : $(0, 0)$, $(0, K_2)$, $(K_1, 0)$, (u^*, v^*) avec $u^* = \frac{K_1 - \gamma_1 K_2}{1 - \gamma_1 \gamma_2}$
et $v^* = \frac{K_2 - \gamma_2 K_1}{1 - \gamma_1 \gamma_2}$.

D'un point de vue biologique, l'existence du dernier équilibre (u^*, v^*) dépend des valeurs choisies pour les paramètres. Il faut avoir $\gamma_1 \gamma_2 \neq 1$, et $(\gamma_1, \gamma_2) < \left(\frac{K_1}{K_2}, \frac{K_2}{K_1} \right)$ ou $(\gamma_1, \gamma_2) > \left(\frac{K_1}{K_2}, \frac{K_2}{K_1} \right)$.

Stabilité : La matrice Jacobienne s'écrit :

$$\mathcal{J}_{(u,v)} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \left(1 - \frac{2}{K_1}u - \frac{\gamma_1}{K_1}v \right) & -\frac{\alpha_1 \gamma_1}{K_1}u \\ -\frac{\alpha_2 \gamma_2}{K_2}v & \alpha_2 \left(1 - \frac{2}{K_2}v - \frac{\gamma_2}{K_2}u \right) \end{pmatrix}$$

- $\mathcal{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 \\ 0 & \alpha_2 \end{pmatrix}$: l'équilibre est instable. Si $\alpha_1 \neq \alpha_2$, on peut dire que c'est un Noeud Instable.

- $\mathcal{J}_{(K_1,0)} = \begin{pmatrix} -\alpha_1 & -\alpha_1 \gamma_1 \\ 0 & \alpha_2 \left(1 - \frac{\gamma_2 K_1}{K_2} \right) \end{pmatrix}$

* Si $\gamma_2 < \frac{K_2}{K_1}$, $\det(\mathcal{J}_{(K_1,0)}) < 0$: c'est un Point Selle.

* Sinon, l'équilibre est asymptotiquement stable.

- $\mathcal{J}_{(0,K_2)} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \left(1 - \frac{\gamma_1 K_2}{K_1} \right) & 0 \\ -\alpha_2 \gamma_2 & -\alpha_2 \end{pmatrix}$

* Si $\gamma_1 < \frac{K_1}{K_2}$, $\det(\mathcal{J}_{(0,K_2)}) < 0$: c'est un Point Selle.

* Sinon, l'équilibre est asymptotiquement stable.

- On peut montrer que $\mathcal{J}_{(u^*,v^*)}$ s'écrit sous la forme : $\mathcal{J}_{(u^*,v^*)} = \begin{pmatrix} A^* & \gamma_1 A^* \\ \gamma_2 B^* & B^* \end{pmatrix}$

avec $A^* = \frac{\alpha_1(\gamma_1 K_2 - K_1)}{K_1(1 - \gamma_1 \gamma_2)}$ et $B^* = \frac{\alpha_2(\gamma_2 K_1 - K_2)}{K_2(1 - \gamma_1 \gamma_2)}$

Supposons que $\gamma_1 \gamma_2 < 1$. Il faut donc $(\gamma_1, \gamma_2) < \left(\frac{K_1}{K_2}, \frac{K_2}{K_1} \right)$. On a alors $A^* < 0$ et $B^* < 0$. L'équilibre est stable.

Par la suite, on considérera le cas suivant :

$$\gamma_1 < \frac{K_1}{K_2} \text{ et } \gamma_2 > \frac{K_2}{K_1} \quad (6)$$

Avec $\gamma_1 \gamma_2 < 1$. On a donc trois équilibres $(0,0)$ instable, $(K_1,0)$ asymptotiquement stable et $(0,K_2)$ instable. On cherche maintenant l'existence de fronts d'onde reliant ces deux derniers points, que l'on notera respectivement P_1 et P_2 .

3.3.2 Fronts d'ondes

Pour simplifier le modèle on considère que les deux populations se déplacent à la même vitesse c .

On pose $\forall (x, t) \in \mathbb{R}^2$, $z = x - ct$, $U : z \rightarrow U(z)$, $V : z \rightarrow V(z)$

On a donc :

$$\begin{cases} u(t, x) = U(x - ct) = U(z) \\ v(t, x) = V(x - ct) = V(z) \end{cases}$$

D'où les équations :

$$d_1 U''(z) + c U'(z) + f(U, V) = 0 \quad (7)$$

$$d_2 V''(z) + c V'(z) + g(U, V) = 0 \quad (8)$$

Les fronts d'ondes (U, V) doivent vérifier $\lim_{z \rightarrow -\infty} (U, V)(z) = (0, K_2)$ et $\lim_{z \rightarrow +\infty} (U, V)(z) = (K_1, 0)$.

Bien que le système étudié ne soit pas monotone, de nombreuses études ont prouvé l'existence de ces fronts d'onde. Une première méthode d'étude consisterait à poser $M = U'$ et $N = V'$ et à étudier le signe des valeurs propres du système à quatre équations différentielles correspondant.

On choisit cependant de simplifier les équations en réduisant le nombre de paramètres. Dans la suite, on pose :

$$\alpha = \alpha_1 = \alpha_2 \quad (9)$$

$$K = K_1 = K_2 \quad (10)$$

$$D = d_1 = d_2 \quad (11)$$

On suppose enfin que $\gamma_1 < 1$, $\gamma_2 > 1$ et $\gamma_1 + \gamma_2 = 2$.

D'autre part, on peut remarquer que $\lim_{z \rightarrow -\infty} (U + V) = K$ et $\lim_{z \rightarrow +\infty} (U + V) = K$. Sachant que l'on recherche des fronts monotones reliant P_1 et P_2 , on peut émettre une hypothèse supplémentaire :

$$\forall z \in \mathbb{R}, U(z) + V(z) = K \quad (12)$$

Ceci nous permet de substituer U ou V dans (7) et (8) et d'étudier les deux équations séparément.

On obtient ainsi les deux équations suivantes :

$$DU'' + cU' + \alpha(1 - \gamma_1)U \left(1 - \frac{U}{K}\right) \quad (13)$$

$$DV'' + cV' + \alpha(1 - \gamma_2)V \left(1 - \frac{V}{K}\right) \quad (14)$$

En se ramenant à des systèmes de deux équations différentielles, on obtient pour ces deux équations deux points d'équilibre $(0, 0)$ et $(K, 0)$.

Stabilité des équilibres :

Les matrices Jacobiennes correspondant à (13) et (14) s'écrivent respectivement :

$$\mathcal{J}_U = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_1) \left(1 - \frac{2U}{K}\right) & -\frac{c}{D} \end{pmatrix} \text{ et } \mathcal{J}_V = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_2) \left(1 - \frac{2U}{K}\right) & -\frac{c}{D} \end{pmatrix}$$

- Point d'équilibre $(0, 0)$:

Pour le système (13), $\det(\mathcal{J}_{U(0,0)}) = \frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_1) > 0$ car $\gamma_1 < 1$ et $Tr(\mathcal{J}_{U(0,0)}) = -\frac{c}{D} < 0$.

Ce point d'équilibre est donc stable. De plus, une condition nécessaire que U ne prenne pas de valeurs négatives est :

$$c > 2\sqrt{\alpha D(1 - \gamma_1)}$$

Pour le système (14), $\det(\mathcal{J}_{V_{(0,0)}}) = \frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_2) < 0$ car $\gamma_2 > 1$. C'est donc un Point Selle.

- Point d'équilibre $(K, 0)$:

Pour le système (13), $\det(\mathcal{J}_{U_{(K,0)}}) = -\frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_1) < 0$. C'est donc un Point Selle.

Pour le système (14), $\det(\mathcal{J}_{U_{(K,0)}}) = -\frac{\alpha}{D}(1 - \gamma_2) > 0$ et $Tr(\mathcal{J}_{V_{(K,0)}}) = -\frac{c}{D} < 0$. Ce point d'équilibre est donc stable. De plus, une condition nécessaire que V ne prenne pas de valeurs négatives est :

$$c > 2\sqrt{\alpha D(\gamma_2 - 1)}$$

Puisque $\gamma_1 + \gamma_2 = 2$, on a donc trouvé une distance minimale c^* pour l'existence des fronts monotones, qui vaut :

$$c^* = 2\sqrt{\alpha D(1 - \gamma_1)}$$

4 Simulations numériques

4.1 Valeurs des paramètres

Densité D'après Winterhalder, 1988, la densité de population de l'Homme de Néandertal peut être estimée entre 0.006 et 1 *hab/km*². Nous n'avons pas pu trouver d'estimations plus précises. Nous prendrons donc arbitrairement nos valeurs initiales dans cet intervalle.

La densité de population d'*Homo Sapiens* a été estimée différemment selon les études (les lieux d'étude ne sont pas forcément les mêmes). Elle appartient à l'intervalle [0.003; 0.21] en -45000 :

- Brook & Bowmann, 2002 : $u \in [0.02; 0.21]$ *hab/km*²
- Currat, 2004 : $u \in [0.015; 0.06]$ *hab/km*²
- Burke, 2006 : $u \in [0.006; 0.01]$ *hab/km*²
- Bocquet-Appel, 2000 : $u \in [0.06; 0.1]$ *hab/km*²
- Powell, Shennan & Thomas, 2009 : $u \in [0.003; 0.004]$ *hab/km*²

Taux de fécondité Dans son étude de 2011, Sørensen a évalué le taux de fécondité entre 7.604 et 7.623.

Taux de mortalité Différentes valeurs ont été trouvées appartenant à l'intervalle [0.011; 0.04]. Elles sont dérivées des estimations sur les chasseurs-cueilleurs actuels :

- Sørensen, 2011 : [0.02; 0.04]
- Flores, 1997 & Trinkaus, 1995 : 0.25
- Hill, Hurtado & Walker, 2007 : [0.011; 0.023]

Taux de croissance Il existe de nombreuses estimations à partir d'études variées indiquant un taux de croissance compris entre 0.0001% et 2.7% par an.

Constante de diffusion En théorie, la constante de diffusion peut être calculée de la manière suivante : $d = \frac{\lambda^2}{4\tau}$. λ représente la distance parcourue par un individu depuis son lieu de naissance pendant une génération τ .

En pratique, nous n'avons pas accès à ces valeurs. Nous testerons donc différentes constantes de diffusion, choisies arbitrairement : 0.05 et 0.5. (Certaines études faisaient référence à une constante de diffusion de $1.4km^2/generation$ avec des générations d'en moyenne 30 ans, ce qui nous donne bien un taux de $0.5km^2/an$. La valeur testée ici est donc vraisemblable. Toutefois, ces études portaient sur une période postérieure à celle étudiée ou sur des populations d'*Homo Sapiens* qui n'ont pas forcément exactement le même comportement qu'*Homo Neanderthalensis*, c'est pourquoi nous n'avons pas basé nos simulations sur ces valeurs exactement)

Capacité de soutien K On testera plusieurs valeurs de K similaires à celles utilisées dans la thèse de V.Fabre sur laquelle nous avons appuyé notre étude : 0.003, 0.02 et 0.2.

4.2 Type de simulations réalisées

Modélisation 1D On considère la diffusion selon une seule dimension. L'espace est donc représenté par une droite x allant de -50 à 50.

On considère comme condition initiale une population u_0 pour $x \in [-10, 10]$ et 0 sinon. (On fait varier u_0 en fonction des simulations). On a choisi de représenter les fronts d'ondes pour différents temps ainsi que de réaliser le graphique 3D de u en fonction de x et t

Modélisation 2D On considère la diffusion selon 2 dimensions x et y. L'espace est donc représenté par un plan x et y compris entre -50 et 50.

On considère comme condition initiale une population u_0 pour $x, y \in [-10, 10]$ et 0 sinon. (On fait varier u_0 en fonction des simulations).

4.3 Croissance Logistique

4.3.1 Constante de diffusion d=0.5

On réalise une première série de simulations avec une constante de diffusion égale à 0.5 :

Cas 1.1 : d=0.5, K=0.5, $\alpha = 0.5$, $u_0 = 0.5$

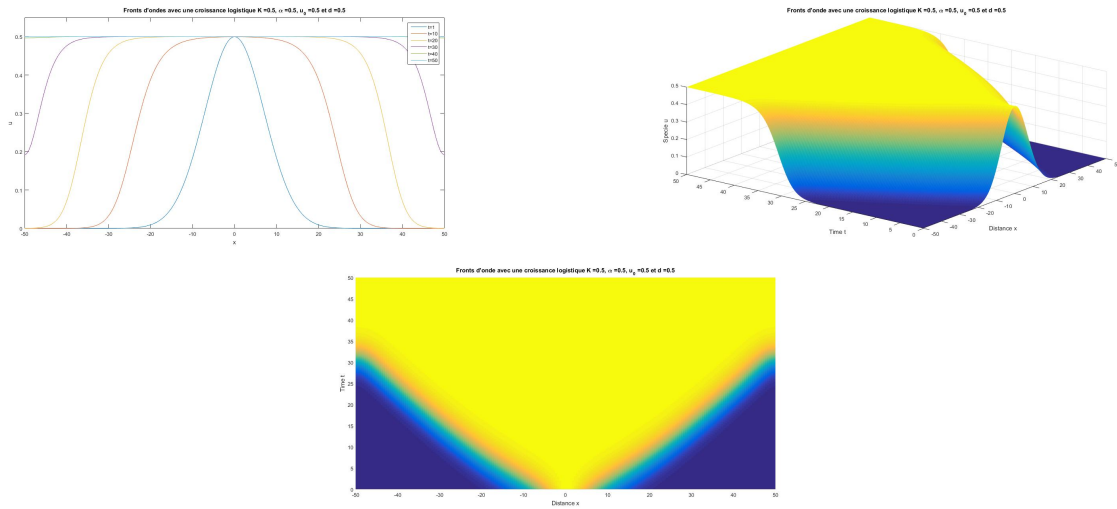
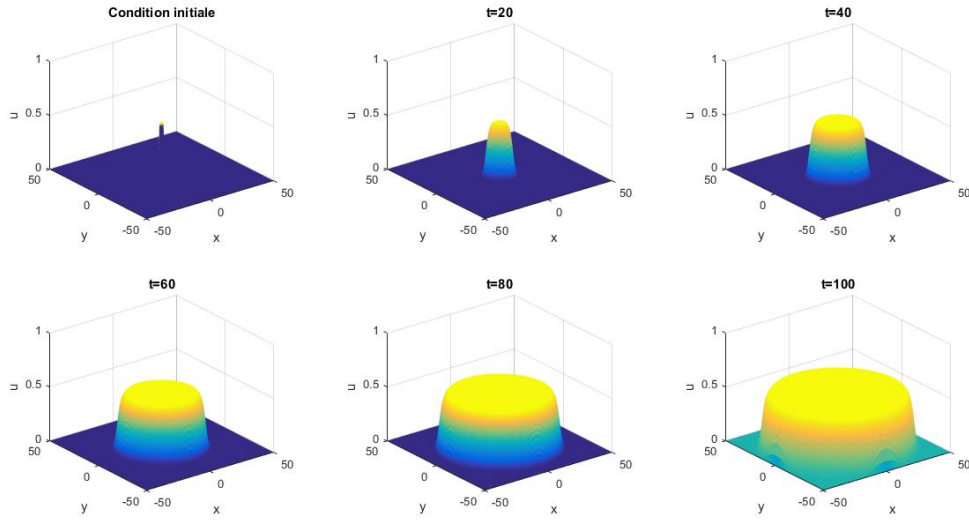
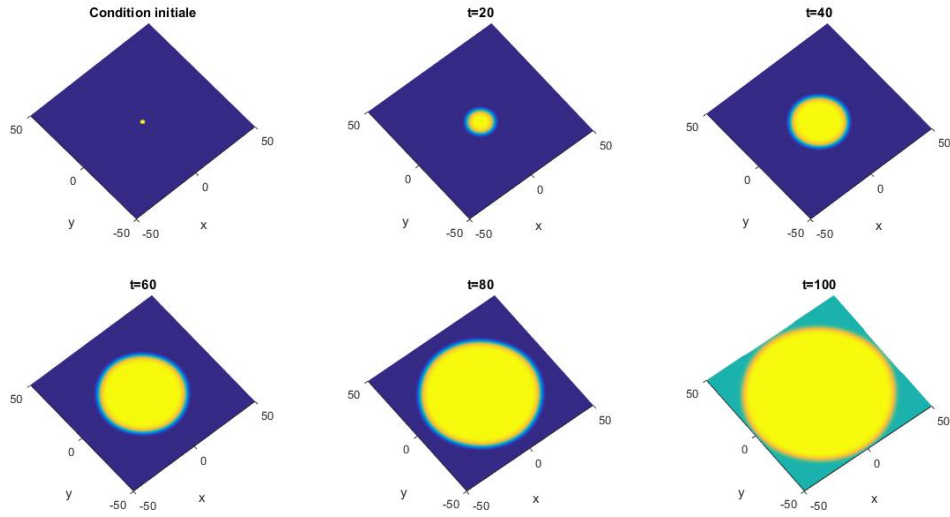


FIGURE 2 – Diffusion 1D

On observe que la population



Propagation de l'onde avec une croissance logistique $K=0.5$, $\alpha=0.5$, $u_0=0.5$ et $d=0.5$



Propagation de l'onde avec une croissance logistique $K=0.5$, $\alpha=0.5$, $u_0=0.5$ et $d=0.5$

FIGURE 3 – Diffusion 2D

4.3.2 Effets de barrières géographiques ou variations environnementales

On décide ici de modéliser des barrières géographiques tels que des montagnes, le pôle nord qui pourrait avoir une influence sur la survie et la diffusion des population. Pour cela on considère alors notre environnement comme hétérogène. On fait varier la capacité du milieu en fonction de la position dans l'espace. **Effet d'une montagne** On décide de modéliser l'effet d'une montagne. La montagne est représentée par la diagonale. Plus on s'éloigne de la diagonale, c'est à dire de la montagne, plus le coefficient K est élevé. On initialise une petite population et on observe une évolution et une dispersion de la population comme suit :

On observe que la présence de la montagne n'a pas d'effets sur la population, qui arrive à la dépasser pour rejoindre une autre zone. Une fois la population de l'autre côté elle arrive à croître sans problème.

Effet d'un changement de climat On modélise ici le changement de climat entre deux zones, par exemple avec le pôle nord où la température est plus faible et les ressources moins importantes. En prend donc un K très petit sur une large zone.

Toutefois, on voit que le modèle de croissance logistique ne prend pas en compte l'effet d'une toute petite population sur sa survie.

4.4 Effet Allee

4.4.1 Constante de diffusion $d=0.5$

On réalise une première série de simulations avec une constante de diffusion égale à 0.5 :

Cas 1.1 : $d = 0.5, A = 0.25(k = 64), u_0 = 0.1$

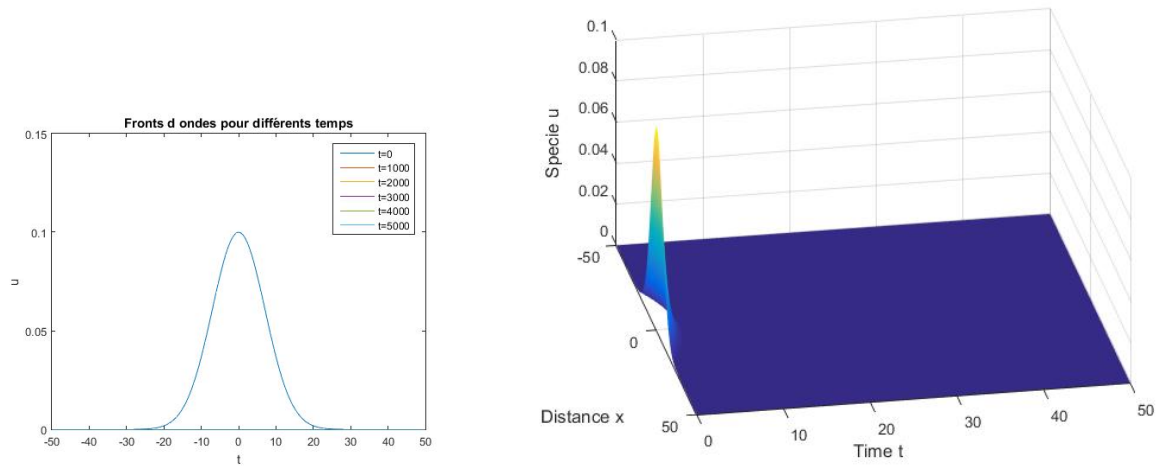


FIGURE 4 – Diffusion 1D

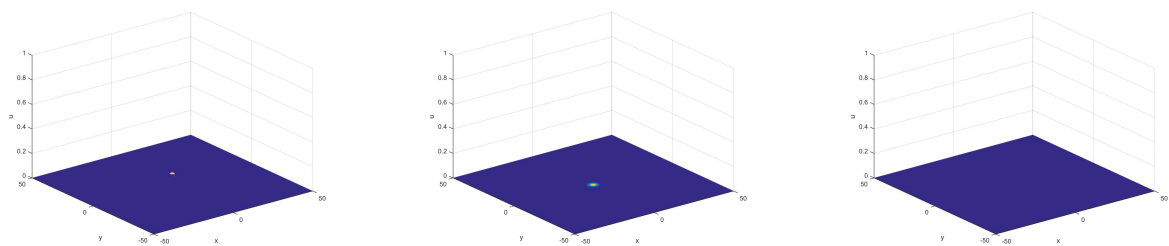


FIGURE 5 – Diffusion 2D : $t=0, t=500, t=5000$

On se situe tout d'abord dans le cas où $A < 0.5$. Comme montré dans l'étude analytique, on devrait avoir une vitesse positive et l'équilibre 1 devrait donc envahir l'équilibre 0. Toutefois, on a choisi une condition initiale $u_0 < A$. On se situe donc dans le cas où la densité de population initiale est inférieure à la densité de population critique : le taux de croissance par individu

devient donc négatif (c'est le principe de l'effet Allee fort). Malgré la diffusion, la population va donc rapidement s'éteindre.

Cas 1.2 : $d = 0.5, A = 0.25(k = 64), u_0 = 0.5$

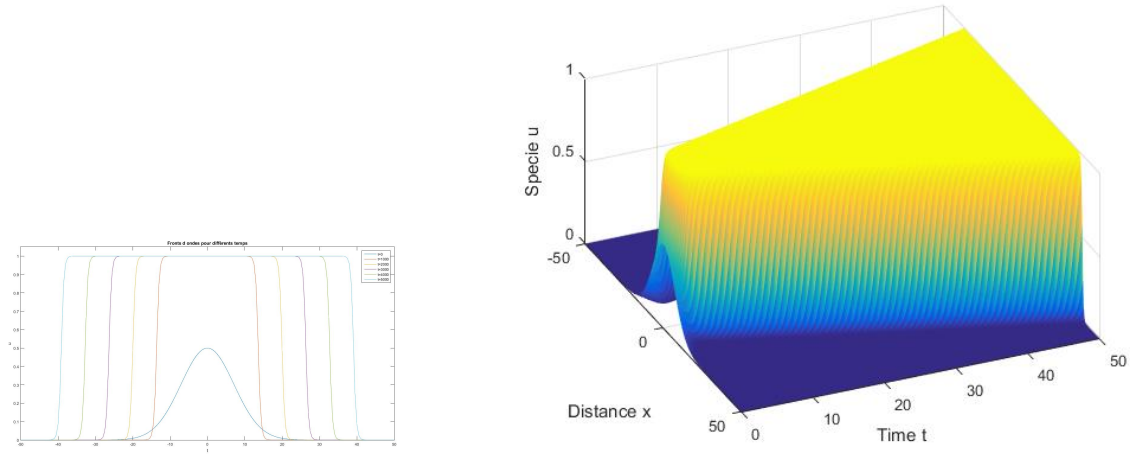


FIGURE 6 – Diffusion 1D

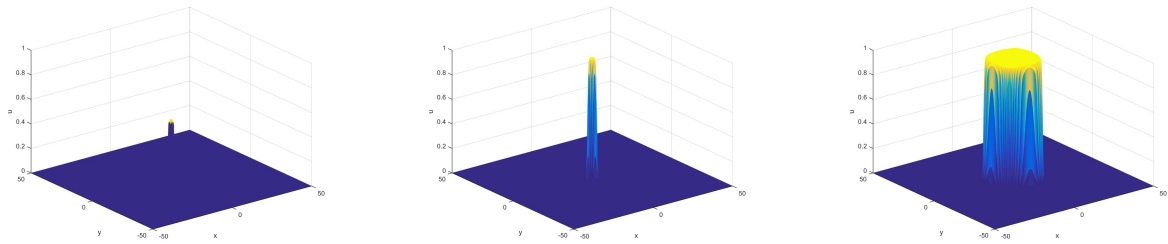


FIGURE 7 – Diffusion 2D : $t=0, t=500, t=5000$

On se situe maintenant toujours dans le cas où $A < 0.5$, mais cette fois avec $u_0 > A$. On a toujours une vitesse positive qui implique que l'état d'équilibre 1 envahisse l'état d'équilibre 0. La densité initiale n'étant pas inférieure à la densité critique, le taux de croissance est positif et l'état d'équilibre 1 va donc être rapidement atteint et va ensuite diffuser sur l'ensemble de l'espace. C'est bien ce que l'on peut observer, tant en une dimension (figure 6) qu'en deux dimension (figure 7). On observe d'abord une hausse de la population locale avant qu'elle ne diffuse en envahisse progressivement tout l'espace.

Cas 1.3 : $d = 0.5, A = 0.75(k = 7.1), u_0 = 0.5$

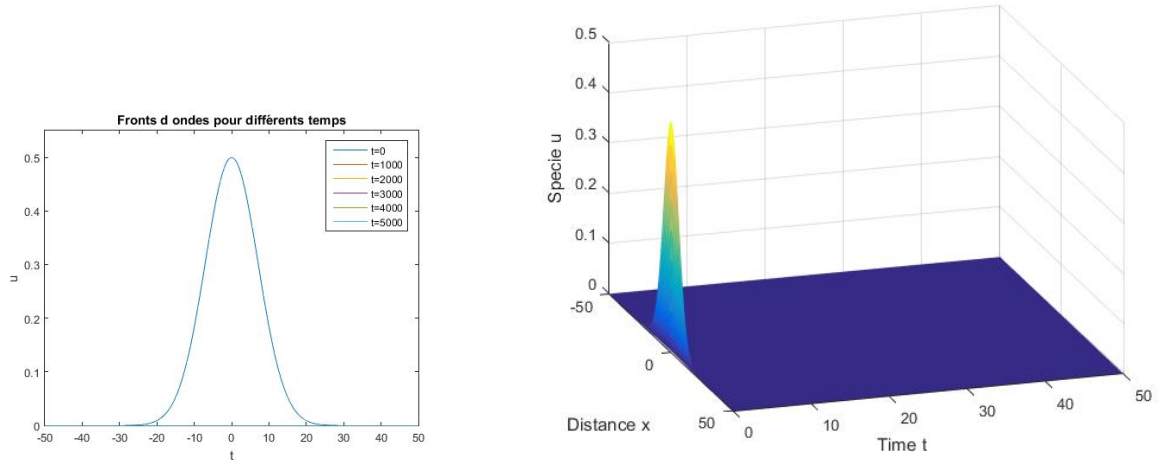


FIGURE 8 – Diffusion 1D

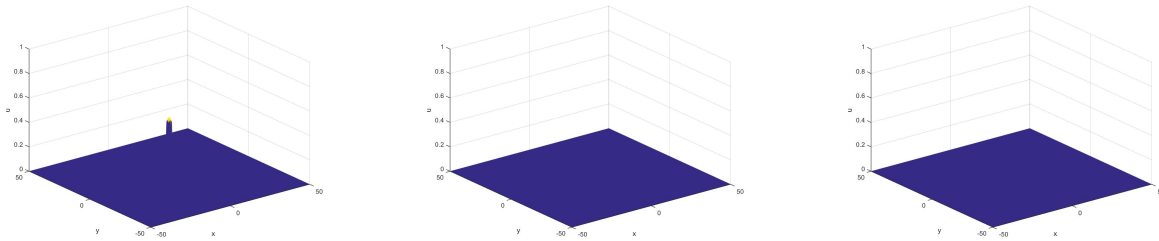


FIGURE 9 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe tout maintenant dans le cas où $A > 0.5$. Comme montré dans l'étude analytique, on devrait avoir une vitesse négative et l'équilibre 0 devrait donc envahir l'équilibre 1. De plus, on a choisi une condition initiale $u_0 < A$. On se situe là encore dans le cas où le taux de croissance par individu devient négatif ce qui induit que la population va donc rapidement s'éteindre. Ce phénomène est d'autant plus rapide que dans le cas 1.1 puisque la vitesse de diffusion est négative.

Cas 1.4 : $d = 0.5$, $A = 0.75$ ($k = 7.1$), $u_0 = 0.9$

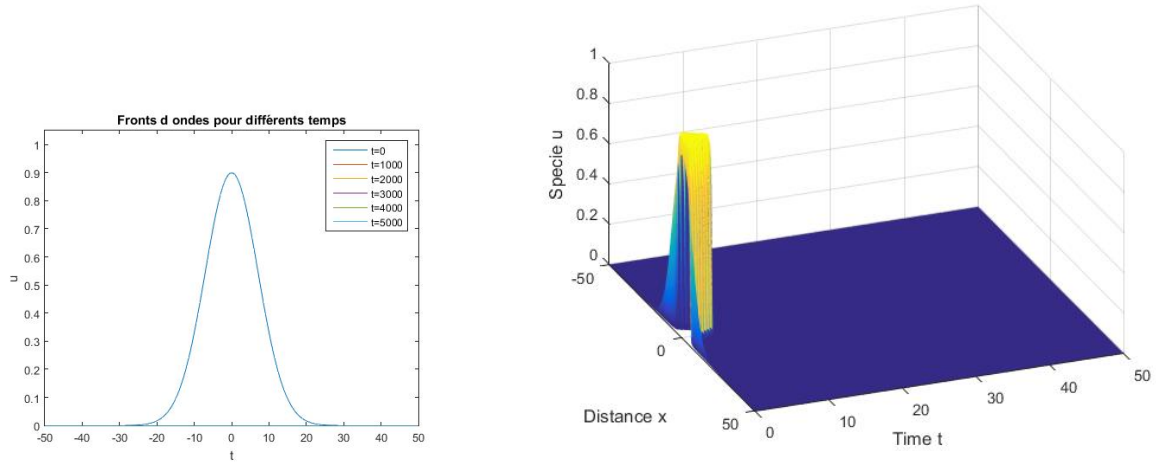


FIGURE 10 – Diffusion 1D

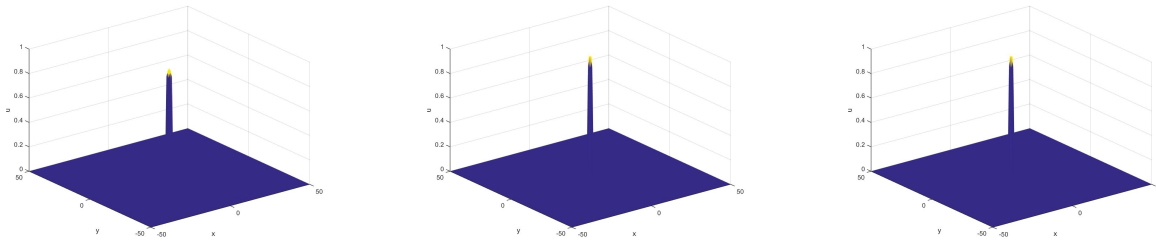


FIGURE 11 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe encore dans le cas où $A > 0.5$. On a donc encore une vitesse négative et l'équilibre 0 devrait donc envahir l'équilibre 1. On a cette fois choisi une condition initiale $u_0 > A$. On peut donc observer dans un premier temps une hausse de la densité de population qui tend vers l'équilibre 1. Toutefois, la vitesse négative de la diffusion induit peu à peu la disparition de l'espèce dont le territoire conquis est peu à peu retreint jusqu'à être nul.

Cas 1.5 : $d = 0.5$, $A = 0.5(k = 16)$, $u_0 = 0.1$

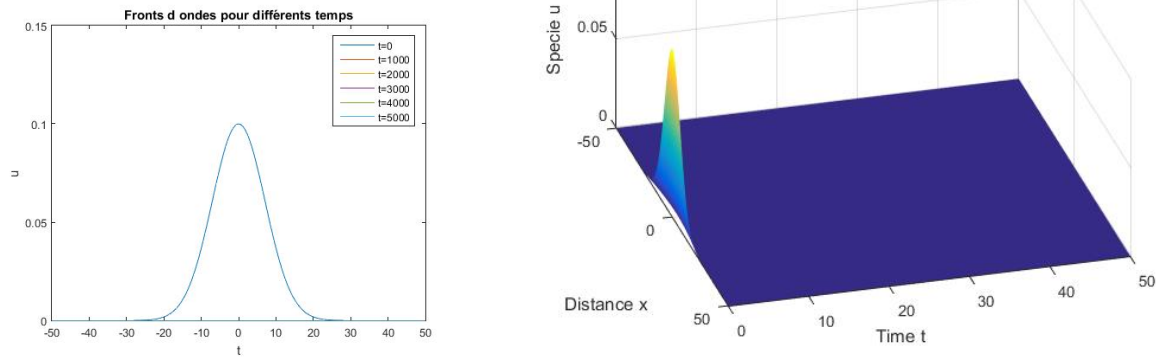


FIGURE 12 – Diffusion 1D

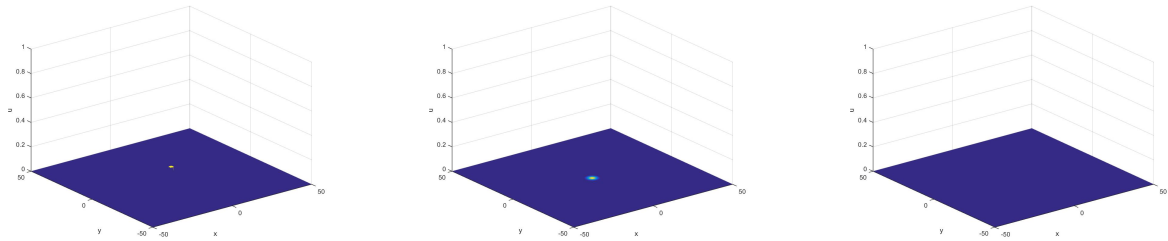


FIGURE 13 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe dans le cas très particulier où $A = 0.5$. On devrait donc avoir une vitesse de diffusion nulle. ici, on a choisi une condition initiale $u_0 < A$. Le phénomène Allee va donc s'appliquer et la population va rapidement tendre à l'extinction.

Cas 1.6 : $d = 0.5$, $A = 0.5(k = 16)$, $u_0 = 0.9$

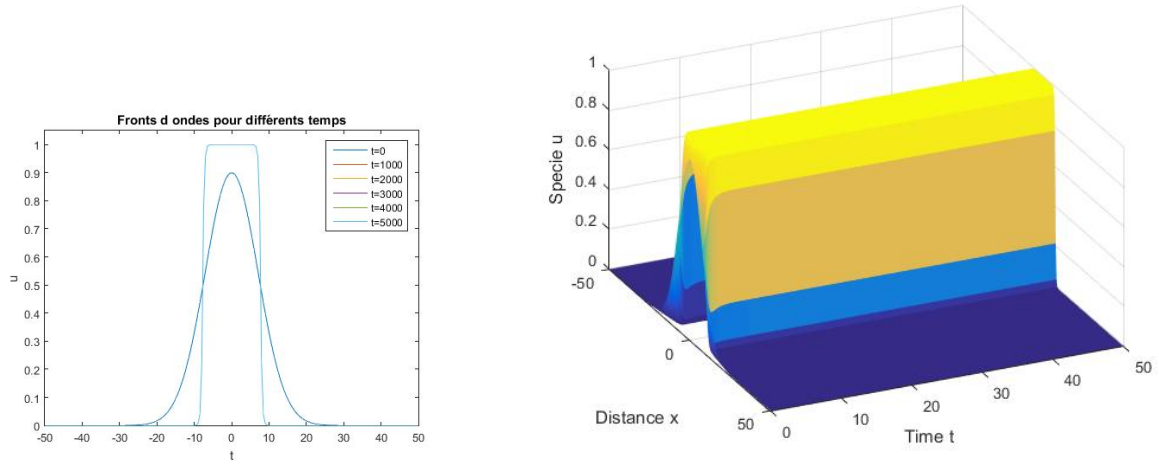


FIGURE 14 – Diffusion 1D

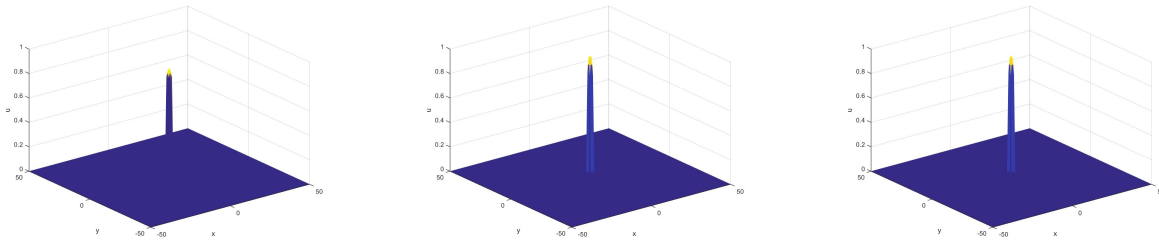


FIGURE 15 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe enfin dans le cas où $A = 0.5$ et $u_0 > A$. La vitesse de diffusion est toujours nulle et la densité initiale étant supérieure à la densité critique, la population va tendre vers l'état d'équilibre 1 sans diffuser. On aura donc une survie de la population dans une zone restreinte.

4.4.2 Constante de diffusion $d=0.05$

On diminue maintenant la constante de diffusion à 0.05 (ce qui consiste donc à diminuer l'impact de la diffusion) :

Cas 2.1 : $d = 0.05$, $A = 0.25$ ($k = 64$), $u_0 = 0.1$

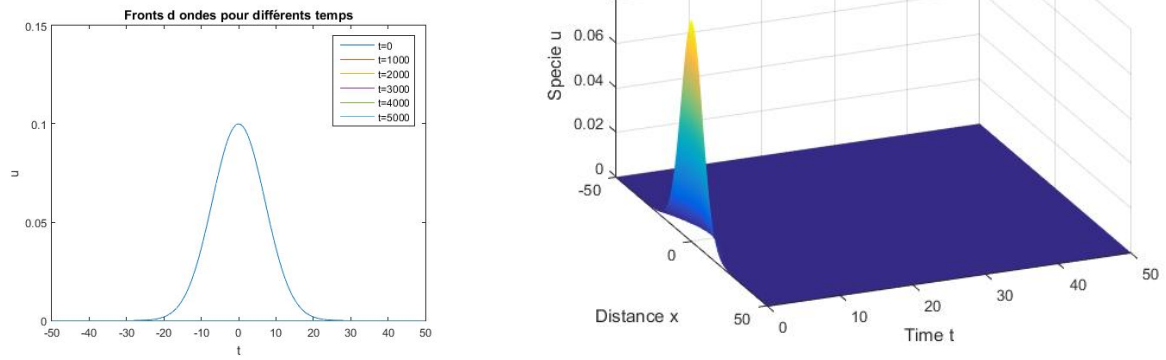


FIGURE 16 – Diffusion 1D

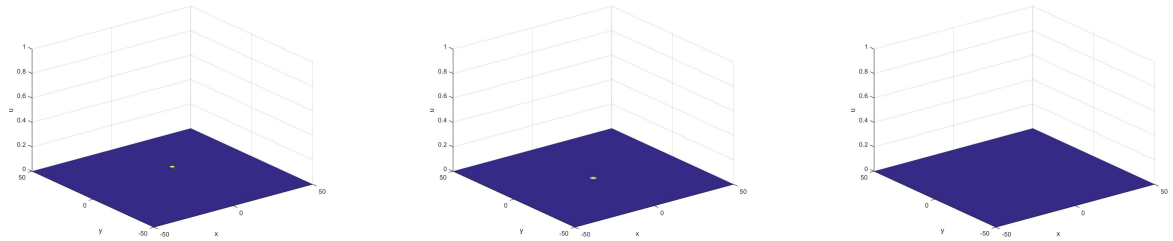


FIGURE 17 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe dans le cas où $A < 0.5$ et $u_0 < A$. La population évolue sensiblement de la même manière que dans le cas 1.1. En effet, bien que la diffusion évolue, c'est ici l'effet Allee qui est responsable de l'extinction de la population, indépendamment de la diffusion.

Cas 2.2 : $d = 0.05$, $A = 0.25$ ($k = 64$), $u_0 = 0.5$

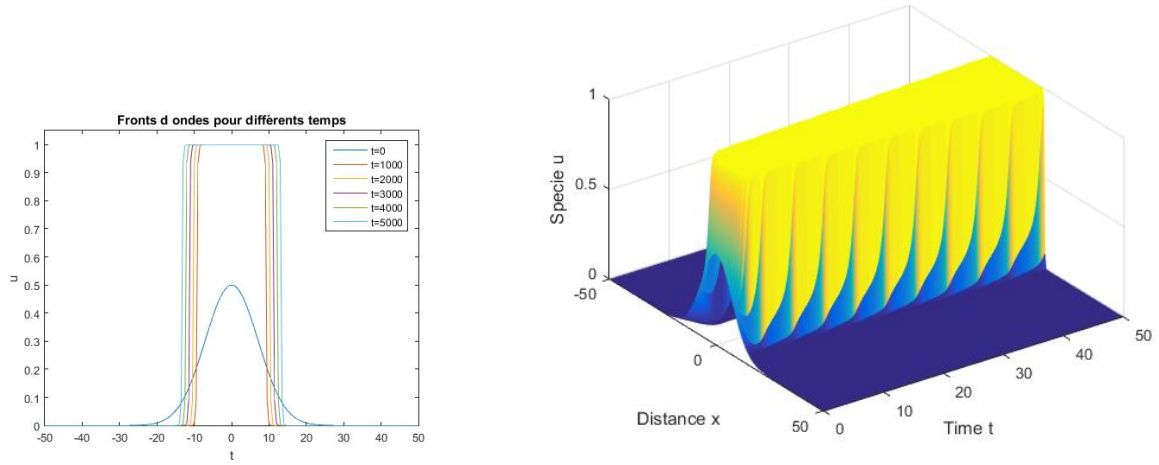


FIGURE 18 – Diffusion 1D

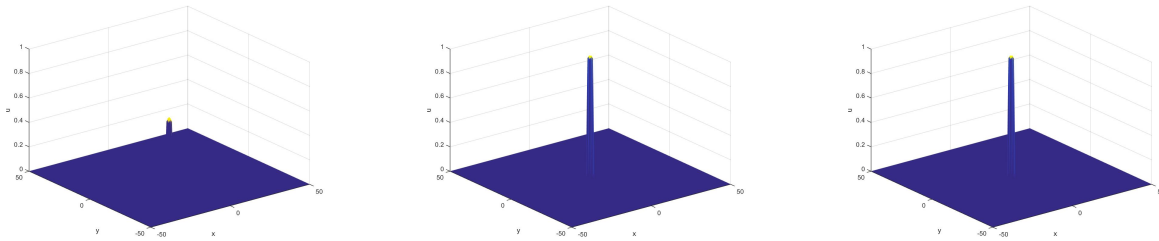


FIGURE 19 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On peut comparer ce cas au cas 1.2. On se situe en effet également à $A > 0.5$ et $u_0 > A$: La population va s'étendre et l'équilibre 1 va peu à peu envahir tout l'espace. Cependant, étant donné que la constante diffusion a diminué, cet envahissement sera beaucoup plus long à avoir lieu. Ceci explique que pour le même intervalle de temps, une surface plus petite soit occupée par notre population.

Cas 2.3 : $d = 0.05$, $A = 0.75(k = 7.1)$, $u_0 = 0.5$

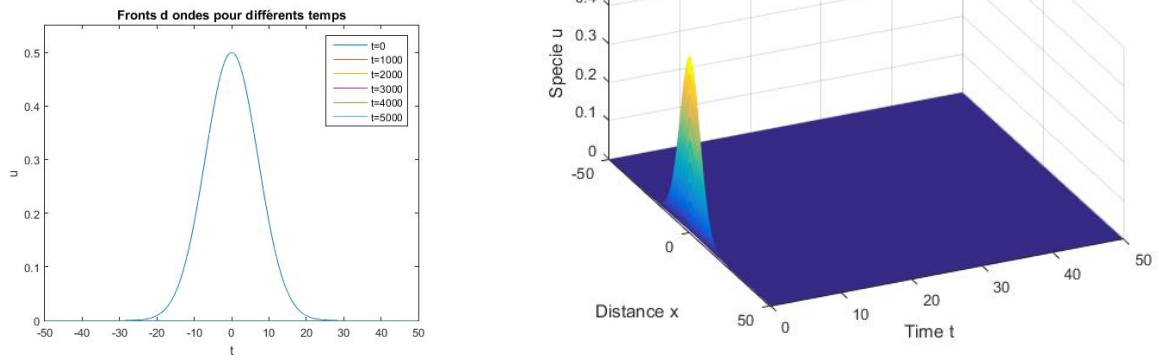


FIGURE 20 – Diffusion 1D

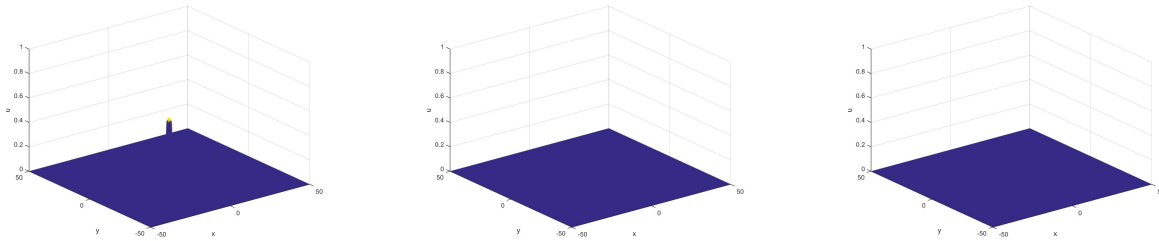


FIGURE 21 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe dans le cas où $A > 0.5$ et $u_0 < A$. Comme dans le cas 2.1, étant donné que nous sommes en présence d'un effet Allee fort, la valeur de la constante de diffusion a peu d'influence sur l'évolution de la population qui décroît rapidement jusqu'à l'extinction (comme dans le cas 1.3 avec les mêmes paramètres).

Cas 2.4 : $d = 0.05$, $A = 0.75(k = 7.1)$, $u_0 = 0.9$

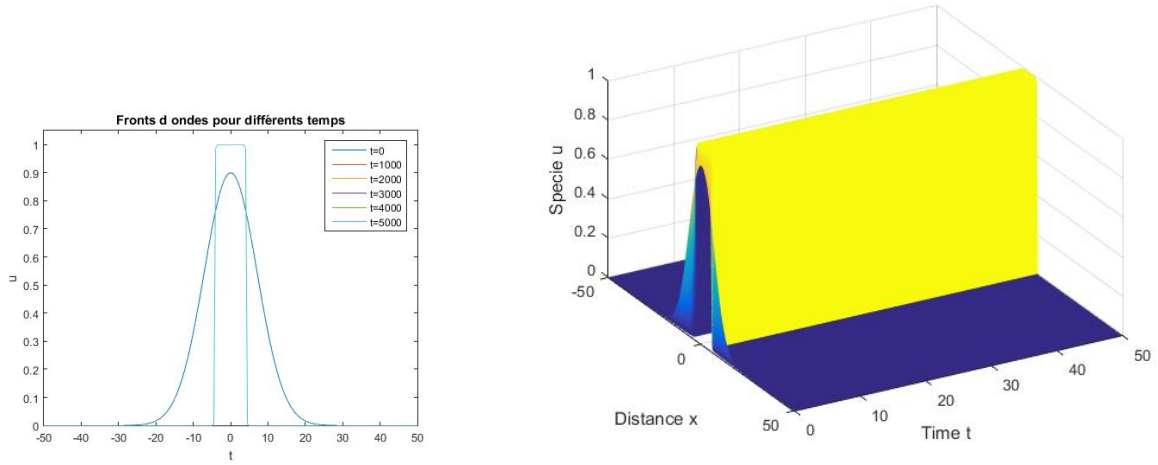


FIGURE 22 – Diffusion 1D

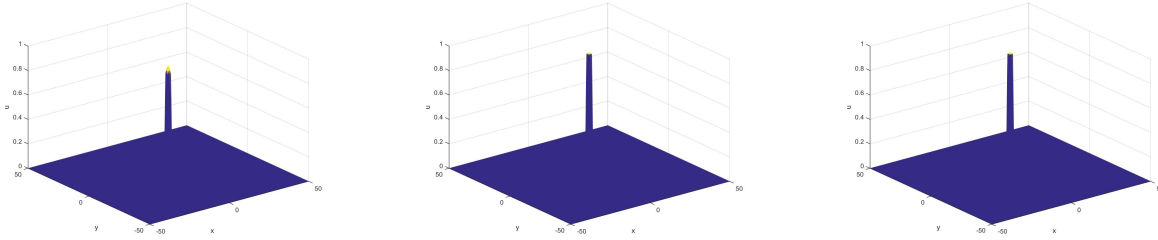


FIGURE 23 – Diffusion 2D : $t=0$, $t=500$, $t=5000$

On se situe enfin dans le cas où $A > 0.5$ et $u_0 > A$. Comme dans le cas 1.4, la population va dans un premier temps augmenter pour atteindre l'équilibre 1. On devrait là aussi voir apparaître une extinction de la population au bout d'un certain temps due à une vitesse de diffusion négative. Toutefois le taux de diffusion est trop faible pour que 0 puisse envahir 1 et on se retrouve dans un cas similaire au 1.6.

4.5 Système de Lotka-Volterra

Dans cette simulation, les paramètres sont choisis de façon à vérifier les hypothèses énoncées lors de l'analyse mathématique, à savoir : $\gamma_1 < \frac{K_1}{K_2}$ et $\gamma_2 > \frac{K_2}{K_1}$. On supposera de plus que $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.6$ et que $K_1 = K_2 = 0.2$. On choisit donc $\gamma_1 = 0.5$ et $\gamma_2 = 1.5$.

Les constantes de diffusion sont $d_1 = 0.5$ (pour les Hommes Modernes) et $d_2 = 0.05$ (pour Néandertal).

5 Interprétation biologique

6 Bibliographie

- J.D. MURRAY. *Mathematical Biology, II : Spatial Models and Biomedical Applications*. Springer.
- V FABRE. Réponse démographique des Néandertaliens face aux pressions environnementales du stade isotopique3 : approche par modélisation écologique.[en ligne] Thèse Anthropologie Biologique. Aix-Marseille : Université d'Aix Marseille, 2011, 395p. Disponible sur : https://www.researchgate.net/publication/299411516_Reponse_demographique_des_Neandertaliens_face_aux_pressions_environnementales_du_stade_isotopique_3_approche_par_modelisation_ecologique
- STEELE, James (2009) "Human Dispersals : Mathematical Models and the Archaeological Record," Human Biology : Vol. 81 : Iss. 2-3, Article 2. Disponible sur : <http://digitalcommons.wayne.edu/humbiol/vol81/iss2/2>
- UNIVERSITY OF CAMBRIDGE. Teaching Reaction diffusion equations Michaelmas 2011 [en ligne]. Disponible sur : <https://homepage.univie.ac.at/marie-therese.wolfram/teaching.html> (consulté le 26.05.2016)
- A.KANDLER R.UNGER. Population Dispersal Via Diffusion-reaction Equations [en ligne]. Techn. Univ., Fak. für Mathematik, 2010, 62p. Disponible sur https://www-user.tu-chemnitz.de/~uro/publications/Kandler-Unger--Population_dispersal_via_diffusion-reaction_equations.pdf

7 Annexe

7.1 Démonstration Equation (5)

$$\begin{cases} u(t, x) &= U(z) \\ \frac{\partial u}{\partial t} &= f(u(t, x)) + d\Delta u(t, x) \end{cases}$$

- $\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \frac{dU}{dz}(z(t, x)) \times \frac{dz}{dt} = U'(z) \times \frac{dz}{dt} = -cU'(z)$
- $\frac{\partial u}{\partial x}(t, x) = \frac{dU}{dz}(z(t, x)) \times \frac{dz}{dx} = U'(z) \times \frac{dz}{dx} = U'(z)$
- $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t, x) = \frac{d^2 U}{dz^2}(z(t, x)) \times \frac{dz}{dx} = U''(z)$

Donc : (4) $\Leftrightarrow -cU'(z) = dU''(z) + f(U(z))$