



**HAL**  
open science

# Étude d'équations de réplication-mutation non locales en dynamique évolutive.

Mario Veruete

► **To cite this version:**

Mario Veruete. Étude d'équations de réplication-mutation non locales en dynamique évolutive.. Mathématiques générales [math.GM]. Université Montpellier, 2019. Français. ⟨NNT : 2019MONT012⟩. ⟨tel-02301745⟩

**HAL Id: tel-02301745**

**<https://theses.hal.science/tel-02301745v1>**

Submitted on 30 Sep 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

**THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR  
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER**

**En Mathématiques et Modélisation**

**École doctorale I2S - Information, Structures, Systèmes**

**Unité de recherche : UMR 5149 - Institut Montpellierain Alexander Grothendieck**

**Étude d'équations de réplication-mutation  
non locales en dynamique évolutive**

**Présentée par Mario VERUETE**

**Le 19 juin 2019**

**Sous la direction de Matthieu ALFARO**

**Devant le jury composé de**

<b>M. Matthieu ALFARO, Univ. Montpellier</b>	<b>Directeur</b>
<b>M. Bernard HELFFER, Univ. Nantes</b>	<b>Président</b>
<b>Mme. Sepideh MIRRAHIMI, Univ. Toulouse</b>	<b>Examinatrice</b>
<b>M. Lionel ROQUES, INRA Avignon</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>Mme. Delphine SALORT, Sorbonne Univ.</b>	<b>Rapportrice</b>



**UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER**

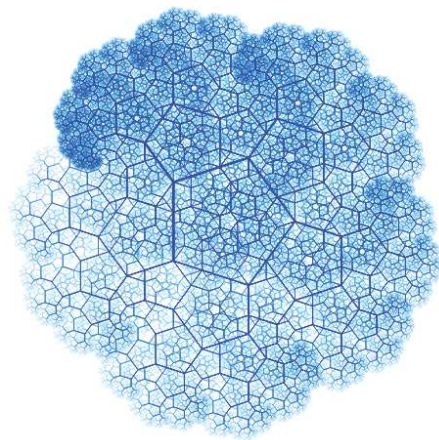
**IMAG**, UMR 5149  
*2 Place Eugène Bataillon*  
Université de Montpellier  
Campus Triolet  
Bâtiment 9, CC 051  
34090, Montpellier, France

**École doctorale I2S**  
*860 Rue de Saint Priest*  
Université de Montpellier  
Campus Saint Priest  
Bâtiment 2, CC 444  
34090, Montpellier, France

Mario Veruete

# Étude d'équations de réplication-mutation non locales en dynamique évolutive

– Analyse, modèles et simulations –



Institut Montpellierain Alexander Grothendieck



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER

**IMAG**, UMR 5149  
*2 Place Eugène Bataillon*  
Université de Montpellier  
Campus Triolet  
Bâtiment 9, CC 051  
34090, Montpellier, France

**École doctorale I2S**  
*860 Rue de Saint Priest*  
Université de Montpellier  
Campus Saint Priest  
Bâtiment 2, CC 444  
34090, Montpellier, France

*À mon frère Iñaki, en lui souhaitant des belles et passionnantes réussites personnelles et académiques.*

*À mes parents, qui m'ont tout donné. Même la liberté dont j'avais besoin pour réaliser mes rêves!*

*À mes grands parents – de mémoire bénie – qui surent avec amour, recevoir, célébrer et transmettre.*



Aux jeunes latino-américains, mathématiciens ou pas, travaillant avec passion et éthique - malgré des conditions pour le moins difficiles - afin de pouvoir apporter leur contribution, grande ou modeste, à la recherche scientifique.





# Remerciements

Dans une lettre adressée à Robert Hook en 1675, Isaac Newton écrivait :

*“If I have seen further it is by standing on the shoulders of Giants.”*

Si au cours des trois dernières années j’ai réussi à apercevoir, ne serait-ce qu’une infime partie de l’*univers mathématique*; c’est grâce à des personnes extraordinaires, des géants. Le premier mon directeur de thèse **Matthieu ALFARO** qui par ses conseils, expertise mathématique, patience et inégalable pédagogie m’a guidé dans mes premiers pas dans la recherche. Merci beaucoup Matthieu pour ce temps passé à tes côtés, pour ta confiance, soutien et encouragements permanents ; ainsi que pour avoir toujours su trouver le temps pour pouvoir discuter (ou calculer!). Je souhaite que tu puisses me voir évoluer en tant que chercheur et te rendre fier des fruits que portera ce que tu m’as transmis<sup>1</sup>. Merci de m’avoir appris ce noble métier qu’est la recherche.

Je suis très heureux d’avoir la possibilité d’exprimer ici ma gratitude envers Lionel ROQUES et Delphine SALORT pour l’intérêt qu’ils ont porté à mes travaux en acceptant de rapporter ma thèse, ainsi que pour leur participation à ma soutenance malgré un emploi du temps chargé à la hauteur de leurs responsabilités.

Bernard HELFFER et Sepideh MIRRAHIMI me font le très grand honneur de participer au jury. Spécialistes de l’analyse spectrale et d’équations d’Hamilton-Jacobi, j’ai eu énormément de plaisir à découvrir/apprendre ces domaines à partir de leurs travaux. Je les remercie vivement de leur présence!

Je remercie chaleureusement Juan SOLER et Juan CAMPOS pour leur accueil bienveillant lors de mes différents séjours à Grenade<sup>2</sup>, ainsi que de m’avoir fait découvrir les passionnantes «*équations de diffusion à flux limité*». Parallèlement je souhaite remercier Claudia García, David Poyato et Juan Calvo pour leur amitié.

Je ne manquerais pas l’occasion de remercier Alain RAPAPORT pour toutes ces années, riches en échanges, où j’ai eu le plaisir de pouvoir apprendre de lui. Ce qui frappe chez Alain, pour peu qu’on le connaisse, c’est sa vaste culture, qui s’appuie sur une intelligence lucide, doublée d’une riche expérience. Il ne me paraît pas excessif de dire que sa rencontre a révolutionné ma vie. Je remercie au passage Térrence Bayen ainsi que mes ami.e.s : Pascale Cuevas, Alejandra Arezte, Matthieu Sebbah, Alejandro Rojas, Victor Riquelme, Javier López, Guilherme Araujo et Antoine Haddon.

---

<sup>1</sup> Non sans peine!

<sup>2</sup> À en croire mes parents, Grenade fut l’une des premières villes d’Espagne que j’ai visité, la vie a voulu qu’elle restera pour moi un «deuxième chez moi».

Je souhaite à présent remercier trois personnes sans qui je ne me serais jamais aventuré dans les mathématiques:

1. Ignacio Gutiérrez, « Nacho » (2005) : son aide précieuse et désintéressée fut l'étincelle qui me propulsa dans les mathématiques (et ses applications!). Des générations entières d'étudiants (et non-étudiants) seraient d'accord avec moi pour dire que sa lumière éclaire quiconque, même dans les profondeurs les plus sombres.
2. Guillermo Ruiz (2006) : le premier géomètre que j'ai rencontré. Il m'a ouvert les portes du monde des mathématiques universitaires et montré quelques-uns de ses paysages. Il fut une rencontre décisive pour la suite.
3. Laura Ortiz (2008) : sans qui je ne serais jamais tombé amoureux des équations différentielles et des systèmes dynamiques. C'est grâce à sa rencontre que j'ai eu la certitude de vouloir devenir mathématicien. J'admire profondément son dévouement et passion pour l'enseignement et la recherche. Des personnes comme elle, sont vraiment rarissimes.

Je remercie affectueusement les professeurs qui m'ont profondément marqué et pour qui j'éprouve une grande admiration : Hedy Attouch, Andrea Parmeggiani, Lionel Thibault, Pascal Azerad, David Polarski et Miguel Manna.

Il faut plus qu'un simple merci pour mon grand ami Alexandre Ciulli, après toutes ces années et parfois malgré la distance, notre amitié continue de nous unir. Merci aussi à ses parents, Michaela et Sorin, qui m'ont tant appris sur la physique et la vie!

Un sincère et fraternel merci à mes cobureaux Jocelyn **Chauvet**, Louis **Raynal**, Benjamin **Heuclin** (mon data partner !) et Christian **Spitalas** pour votre soutien, les blagues et tous ces moments ensemble... Vous avez été une grande source d'énergie et d'affection pendant ces trois années. Dix pages ne suffiraient pas pour vous dire à quel point vous êtes importants pour moi !

Je voudrais aussi remercier ma «soeur» et «frères» de thèse: Claire Godineau, Pierre Alifrangis, Quentin Griette et Gwenaël Peltier, ainsi qu'à Álvaro Mateos, pour leur amitié et leurs nombreux encouragements !

Merci également aux autres doctorants, en particulier à Daniel Díaz, Eduardo Alvear, Gabriel Jiménez, Gennaro Rodrigues, Ygor Aguiar, Salvador López, Mauricio Misquero, Victor Ortega, Manuel Cambón, Manuel Martínez, Guillermo Blázquez, Antonio y Simona, Pierre Roux, Amina Mecherbet, Elena Dimitriadis, Maud Joubaud, Tiffany Cherchi, Gautier Dietrich, Lamine Sokhna, Michele Botti, Florent Chave, Jérémy Nusa, Mathieu Faitg, Abdourahim Ibrahim, Marwan Al Mounajjed, Guillaume Ferrière, Rodrigo Mendez, Ivan Rasskin et Alexandre Baldare. Petite pensée spécifique pour Nicolas León<sup>3</sup> et Andrea Canals, merci pour tous nos fous rires, les passionnantes discussions philosophiques et tout simplement pour cet amour à la vie que vous rayonnez.

---

<sup>3</sup> *Y ahora el pueblo que se alza en la lucha con voz de gigante gritando: ¡adelante!*

Je remercie également :

- Dominique Miñana, Serge Rochain et Philippe Garcelon pour leur amitié et toutes les choses qu'ils m'ont fait découvrir !
- Aux ami.e.s de longue date! En commençant par la « Montessori team » : Marisol Alvarado, Fernanda Baza, Fernanda Vicencio, Rafael Velazco, Fernando Vera et Luis Beirana.

Les « LFM » : Carla del Moral, Angel Fragoso, Hélène Montagnon (et famille), Natalia Hernández.

Et ceux arrivés plus récemment : Angela Bizzoto (ma génie socio-psycho-musicale), Samuel González, Pierre Olivier et Damien Manuel.

Un merci du fond du coeur pour Laurent Bosano, il sait pourquoi ! À Salomón López, pour son amitié et notre passion commune des maladies infectieuses ; je suis certain qu'un jour nous apporterons quelque chose d'important dans le domaine.

Un grand merci à Alexandre Upellini, des moments inoubliables lors de nos aventures informatiques à Oxford, Marrakech et bien d'autres! Ainsi que le reste de la famille Wolfram Research, en particulier à Ketty Rosine, Magali Dufour et Jon McLoone.

Merci aux amis du *Doc-course Andalú* (Sevilla, Málaga, Granada, Cádiz), en particulier à Jenny Condori, Drew Steeves, Lydia Ouaili, Kévin Le Balc'h, Rym Bourghiba, Adrien Ceccaldi, Juan Bosco et Adrián Ruiz. On en a des anecdotes à raconter!

J'adresse une pensée particulière à mon ami Alberto Ferrari, nos conversations sur la vie, la philosophie et les maths – à Bilbao, Buenos Aires et Rosario – ont été une grande source d'inspiration pendant ma dernière année de thèse.

Merci également à Florent Naud-Albert, pour son amitié et soutien. Ainsi que pour sa relecture méticuleuse du manuscrit, m'aidant à l'améliorer grandement !

Merci à Joelle, David et Jacques Lafontaine pour leur amitié, les diverses invitations et nos échanges cultures et mathématiques!

Je remercie profondément deux stars de l'IMAG : Bernadette Lacan et Eric Hugounenq, pour leur aide ainsi que tous les moments passés ensemble ! Sans oublier évidemment Nathalie Collain, Carmela Madonia et Laurence Roux. Merci pour tout!

Merci aux «jeunes» : Francisco Hortigón, Chaim Goldstein, Nadia Battarel et Mark Cohen pour m'avoir donné une dernière année de thèse pleine d'éclats.

Merci infiniment à celles/celui pour qui je donnerais tout<sup>4</sup> :

*Fanny Sánchez, Lorinda Rubini et Octavio Graniel*

<sup>4</sup> גם מאחורי הדברים הקשים העוברים עליך  
אני עומד, אני עומד, אני עומד...

Merci également à toute la famille *peufienne*, en particulier à François Stephan, Eric Pastor, Marie-Pierre Cuminal, Lilianne Dorveaux, Paula Vansson, Karin Hills, François Xavier Monidol, Thomas Huot, Étienne Gibaud, Christophe Rodiet, Antoine Gademer, Winston Fairbairn et Arnaud Jousset.

Last but not least, je remercie mes étudiants, vous m'avez apporté bien plus que je n'étais censé vous donner ! Voici trois petites citations en pensant à vous :

*La vida es como la espuma, por eso hay que darse como el mar...*

*Caminante no hay camino, j se hace camino al andar !*

*Et lorsque je pense à ma vocation, je n'ai plus peur de la vie.*

Je voudrais conclure par

**Dix leçons de vie**  
– tirées des équations différentielles –

- |   |  |
|---|--|
| <p>1. Certains problèmes n'ont tout simplement pas de solution.</p> <p>2. Certains problèmes n'ont pas de solution simple.</p> <p>3. Certains problèmes ont de nombreuses solutions.</p> <p>4. Déterminer l'existence d'une solution peut représenter la moitié du travail nécessaire pour la trouver.</p> <p>5. Les solutions qui fonctionnent bien localement peuvent exploser si elles sont trop étendues.</p> | <p>6. Les conditions aux bords sont la partie la plus difficile.</p> <p>7. Ce qui commence comme une bonne solution peut devenir une très mauvaise solution.</p> <p>8. Vous pouvez vous tromper en construisant une solution là où il n'en existe pas.</p> <p>9. Élargissez vos possibilités de trouver une solution, puis réduisez-les pour voir si la solution est bonne.</p> <p>10. Vous pouvez parfois faire ce qui semble impossible en reformulant votre problème.</p> |
|---|--|

D'après V. I. Arnold, les derniers mots d'Isaac Barrow – le conseiller de Newton – furent: « Oh G.od ! Soon I will know solutions to all differential equations ».

# Sommaire

<b>I</b>	<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b>	<b>1</b>
<b>1</b>	<b>L'évolution</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Mathématiques de l'évolution</b>	<b>13</b>
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>31</b>
<b>II</b>	<b>MODÈLES NON-LOCAUX EN DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE</b>	<b>41</b>
<b>4</b>	<b>Replicator-mutator model with confining fitness</b>	<b>43</b>
<b>5</b>	<b>Density-dependent models in directed evolution</b>	<b>73</b>
	<b>Appendices</b>	<b>99</b>
<b>A</b>	<b>Suppléments mathématiques</b>	<b>101</b>
<b>B</b>	<b>Exclusion compétitive dans le chémostat</b>	<b>107</b>
	<b>Acronymes</b>	<b>119</b>
	<b>Glossaire</b>	<b>121</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>123</b>



# ÉTUDE D'ÉQUATIONS DE RÉPLICATION-MUTATION NON LOCALES EN DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE

---

**Résumé :** Nous analysons trois modèles non-locaux décrivant la dynamique évolutive d'un trait phénotypique continu soumis à l'action conjointe des mutations et de la sélection. Nous établissons l'existence et l'unicité des solutions du problème de Cauchy, et donnons la description du comportement en temps long de la solution.

Dans le premier travail nous étudions l'équation du réplicateur-mutateur en domaine non borné et généralisons aux cas des valeurs sélectives confinantes les résultats connus dans le cas harmonique. À savoir, l'existence d'une unique solution globale, régulière, convergeant en temps long vers un profil universel ; pour cela, nous employons des techniques de décomposition spectrale d'opérateurs de Schrödinger.

Le deuxième travail traite d'un modèle dont la valeur sélective est *densité-dépendante*. Afin de montrer le caractère bien posé de l'équation, nous combinons deux approches. La première est basée sur l'étude de la fonction génératrice des cumulants, satisfaisant une équation de transport non locale et permettant d'obtenir implicitement le trait moyen. La deuxième exploite un changement de variable (formule d'Avron-Herbst), permettant d'écrire la solution en termes du trait moyen et de la solution de l'équation de la chaleur avec même donnée initiale.

Finalement, nous étudions un modèle dont le taux de mutation est proportionnel à la valeur moyenne du trait. Nous établissons un lien bijectif entre ce dernier modèle et le deuxième, permettant ainsi de décrire finement la dynamique de la solution. Nous montrons en particulier la croissance exponentielle du trait moyen.

**Mots clefs :** Réplicateur-mutateur, équations de réaction-diffusion non-locales, opérateurs de Schrödinger, fonction génératrice des cumulants.

**Classification AMS :** 35B09, 35B40, 35K57, 35P20, 35Q40, 35Q92.



***I***  
***Introduction générale***



# CHAPITRE 1

## L'évolution

---

### Sommaire

---

1	Biologie évolutive . . . . .	5
2	Réplicateurs comme unités biologiques . . . . .	9
3	Génotype et phénotype . . . . .	11

---

DANS cette thèse, nous nous intéressons à trois modèles mathématiques permettant de décrire la dynamique évolutive, dans un espace de trait continu, d'une densité de population soumise aux effets de mutation et de sélection. Chacun des trois modèles étudiés se présente sous la forme d'une équation d'évolution intégro-différentielle. Les analyses que nous avons effectuées établissent, pour le problème de Cauchy associé, le caractère bien posé, ainsi que la description du comportement en temps long de la solution. Dans chaque cas, nous dérivons, à partir des preuves de nos résultats, des stratégies numériques servant à la résolution du problème de Cauchy.

Depuis la célèbre affirmation de Galilée<sup>1</sup> : « *Il libro della natura è scritto in lingua matematica* », la physique entra dans une ère de mathématisation systématique qui se poursuit jusqu'à aujourd'hui. Ce changement méthodologique, employant une approche radicalement différente, fut l'élément clef qui permit à la physique d'évoluer – à partir d'une philosophie naturelle purement descriptive – en une science susceptible d'expliquer les phénomènes observés et, plus important encore, capable de faire des prédictions. D'apparition plus récente, la biologie mathématique a néanmoins connu un développement remarquable. Depuis plusieurs décennies, des méthodes mathématiques ont été appliquées avec succès à des domaines tels que la génétique, l'écologie, l'épidémiologie, la morphogenèse, la croissance tumorale, la dynamique des populations et bien d'autres. Parallèlement à cette diversité de domaines biologiques, il existe une toute aussi grande variété de champs mathématiques constituant les

---

<sup>1</sup> 1564 – 1642.

outils de la biologie mathématique : processus stochastiques, équations différentielles ordinaires (EDO) et aux dérivées partielles (EDP), topologie différentielle et algébrique, théorie des jeux et des graphes, contrôle optimal, systèmes dynamiques, pour n'en citer que quelques uns.

La biologie mathématique cherche à construire des représentations mathématiques de phénomènes biologiques – surnommés *modèles* – et à en étudier les propriétés. L'élaboration d'un modèle mathématique est une entreprise délicate car nous cherchons à combiner de manière optimale, et dans la mesure du possible, des contraintes qui sont opposées entre-elles : d'une part, nous souhaitons arriver à une description aussi fine que possible du phénomène étudié et, d'autre part, nous sommes contraints à limiter la complexité mathématique afin de pouvoir analyser<sup>2</sup> le modèle qui en résulte. De cette opposition, il découle la plupart du temps un *compromis* entre l'exactitude du modèle et la gérabilité de sa complexité mathématique. Si le modèle s'avérait trop complexe pour une analyse mathématique, des hypothèses supplémentaires pourraient être rajoutées afin de le simplifier ; il n'est pas rare que dans un cas semblable, le mathématicien soit obligé (au moins dans un premier temps) de négliger certains aspects du phénomène. Il est donc pertinent, dans ce sens, de garder à l'esprit que tous les modèles mathématiques restent des tentatives, plus ou moins satisfaisantes, de la traduction en termes symboliques et conceptuels d'une idéalisation de la réalité.

Malgré le caractère approximatif d'un modèle mathématique, l'apport scientifique qu'il procure est considérable ; non seulement il permet d'établir un cadre théorique (essentiel à toute démarche scientifique) mais également d'explorer des configurations qui, en pratique, pourraient s'avérer difficiles à étudier. En effet, certaines de ces configurations peuvent être tout simplement impossibles à recréer expérimentalement<sup>3</sup>. Par ailleurs, même si les conditions expérimentales pouvaient être satisfaites, l'expérimentation pourrait s'avérer trop coûteuse<sup>4</sup>.

Avant de rentrer pleinement dans la motivation de la thèse, rappelons brièvement la « chaîne de production » des mathématiques appliquées ; celle-ci peut être résumée en cinq étapes, toutes aussi riches en contenu mathématique qu'en applications :

---

<sup>2</sup> Du moins avec les outils mathématiques disponibles à ce jour, puisque chaque nouveau progrès mathématique offre de nouvelles opportunités pour analyser des modèles qui par le passé ont vu toute tentative de les explorer échouer.

<sup>3</sup> Par exemple, les conditions de la physique des hautes énergies, comme à l'intérieur d'un trou noir.

<sup>4</sup> Étude des conditions d'un véhicule spatial lors de la rentrée dans l'atmosphère.

- 1. Modélisation :** Consiste en la construction d'une « représentation mathématique » décrivant la dynamique du phénomène auquel on s'intéresse. Cette étape vise à synthétiser les points (considérés) essentiels du phénomène étudié et permet d'encoder ce dernier en termes mathématiques. La nature de cet objet mathématique représente un choix de modélisation. Les plus communs sont : les équations différentielles ordinaires et aux dérivées partielles, les processus stochastiques ou encore les systèmes dynamiques discrets tels que les suites, les automates cellulaires et les graphes.
- 2. Analyse :** Il s'agit de l'étude des propriétés mathématiques du modèle. Cette étape permet (du moins tente) d'appréhender le phénomène, ainsi que de confronter les résultats mathématiques avec l'expérience et ainsi d'identifier les limites de la modélisation.
- 3. Simulation :** Le développement des ordinateurs ouvre une nouvelle voie d'exploration mathématique : la simulation numérique. Elle se résume la plupart du temps à « résoudre/simuler numériquement » les modèles mathématiques avec des méthodes adaptées. Il est essentiel de garder présent à l'esprit les domaines de validité de chaque méthode (déterminées par les critères de convergence, les estimations d'erreur, etc.) afin de pouvoir considérer comme satisfaisante la solution numérique.
- 4. Commande :** Cette étape correspond à la prise en main du phénomène ; la théorie de la commande étudie la possibilité de contrôler le système pour l'amener, de son état actuel, vers un autre état « désiré ». Notons également qu'il existe une notion *duale* (même si pas toujours équivalente) de la notion de *commandabilité* ; c'est le caractère *observable* du système. Si un système est observable, nous pouvons en particulier reconstruire l'état du système à l'aide d'un observateur (employant des mesures prises par des capteurs). De plus, cette dernière étape peut servir à l'estimation des paramètres du modèle.
- 5. Optimisation :** Pouvant être liée ou non à la partie *commande*, cette étape vise à maximiser (ou minimiser) un certain critère associé au modèle. On parle de commande optimale dans le cas où la commande est recherchée de sorte à optimiser un certain critère.

Cette thèse se situe un peu dans la 1. modélisation, surtout dans 2. l'analyse et un peu dans la 3. simulation. Nous aurons affaire à des modèles mathématiques issus de la biologie évolutive, décrits par des équations aux dérivées partielles dites *non-locales*.

# 1 Biologie évolutive

*« En anglais : evolutionary. Sa traduction initiale et exacte, « évolutionnaire », est sortie d'usage en biologie. Reste l'adjectif « évolutif » auquel les dictionnaires usuels attribuent uniquement le sens de « susceptible d'évolution ». Les biologistes, cependant, parlent couramment de « génétique évolutive », dans un sens qui est repris par le Petit Robert et qui correspond exactement à ce que les anglo-saxons entendent par « evolutionary ». Je me rallierai ici à un usage qui se répand, plutôt que de défendre à contre-courant, donc sans doute en vain, le terme plus adéquat d'« évolutionnaire ».*

Note du traducteur dans [90].

La biologie évolutive est la discipline des sciences biologiques qui s'intéresse à l'origine de la vie ainsi qu'à l'adaptation et à la diversification de ses formes dans le temps.

On entend par « *évolution* », le changement des caractéristiques structurelles et comportementales d'une espèce<sup>5</sup> sur plusieurs générations. Le principal objectif de la biologie évolutive est celui de fournir une explication rationnelle à l'énorme diversité, complexité et organisation intriquée des êtres vivants, de même que d'identifier les mécanismes qui les engendrent. Du point de vue de la biologie évolutive, tout système biologique existant (ou qui a existé) n'est autre que le résultat particulier de son histoire évolutive. Ainsi, toute observation d'un système biologique doit finalement être interprétée dans le contexte de son évolution ; c'est pour cette raison que la théorie de l'évolution impacta toute la biologie.

Au centre de la théorie de l'évolution, nous retrouvons l'idée que les espèces sont variables, que la variabilité est héréditaire, et que les variants d'une même espèce sont en compétition<sup>6</sup> entre eux (par exemple, compétition pour les ressources, possibilité de reproduction, etc.). Ces mêmes variants sont soumis à différentes *pressions* extérieures, défiant

---

<sup>5</sup> Une espèce est une communauté reproductrice de populations, isolée des autres communautés et occupant une niche particulière dans la nature.

<sup>6</sup> Depuis son commencement [33], la théorie de la sélection naturelle se rattache à l'idée d'une limitation de la ressource et à celle que les individus qui l'exploitent sont en compétition les uns avec les autres.

en permanence leur survie, et pouvant être d'origine environnementale ou pas<sup>7</sup>.

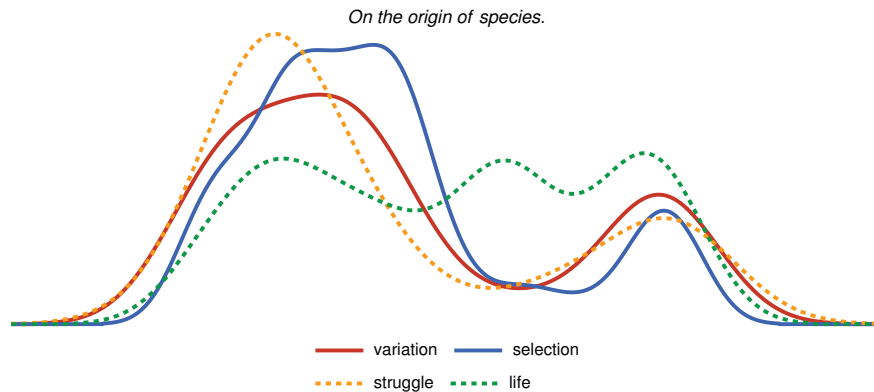


Fig. 1.1: Histogramme lissé montrant la fréquence d'apparition de certains mots clefs le long du livre "On the Origin of Species" [33]. L'axe des abscisses représente la position dans le texte, l'extrémité gauche correspond au début du livre et l'extrémité droite à la fin.

Quand Darwin<sup>8</sup> formula sa théorie de la sélection naturelle [33], il lui manquait une explication satisfaisante du mécanisme de l'hérédité. En raison de cette lacune, l'importance de la sélection naturelle fut autrefois fortement mise en doute, jusqu'à ce que dans les années 30 et 40, les scientifiques comprissent comment elle pouvait se combiner avec l'hérédité Mendélienne [75], donnant ainsi naissance à la théorie synthétique de l'évolution<sup>9</sup>. Par la suite, la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire fit son apparition ; celle-ci postule que la plupart des mutations ont une influence négligeable sur la valeur sélective. Elle explique la diversité génétique par la dérive génétique principalement, et ne donne qu'un rôle ponctuel à la sélection naturelle, sans contester cependant la prépondérance de celle-ci du point de vue de l'évolution morphologique. Elle a été formalisée par M. Kimura à partir de 1968, avant de devenir l'un des piliers de l'évolution moléculaire. La Figure 1.2, donne un bref aperçu historique des moments clefs qui ont marqué la biologie évolutive, ainsi que deux dates historiques permettant de contextualiser l'époque.

<sup>7</sup> Changement climatique, séismes et d'autres catastrophes climatiques, épidémies, etc.

<sup>8</sup> La Figure 1.1 montre la fréquence d'apparition, dans le texte "On the Origin of Species" [33], des mots : *variation*, *selection*, *struggle* et *life*.

<sup>9</sup> Menée au cours des années 1930 et 1940 par, notamment, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, S. Wright, T. Dobzhansky, J. Huxley, E. Mayr, B. Rensch, G. G. Simpson et G. L. Stebbins. Le nom de théorie synthétique lui fut donné par J. Huxley en 1942.

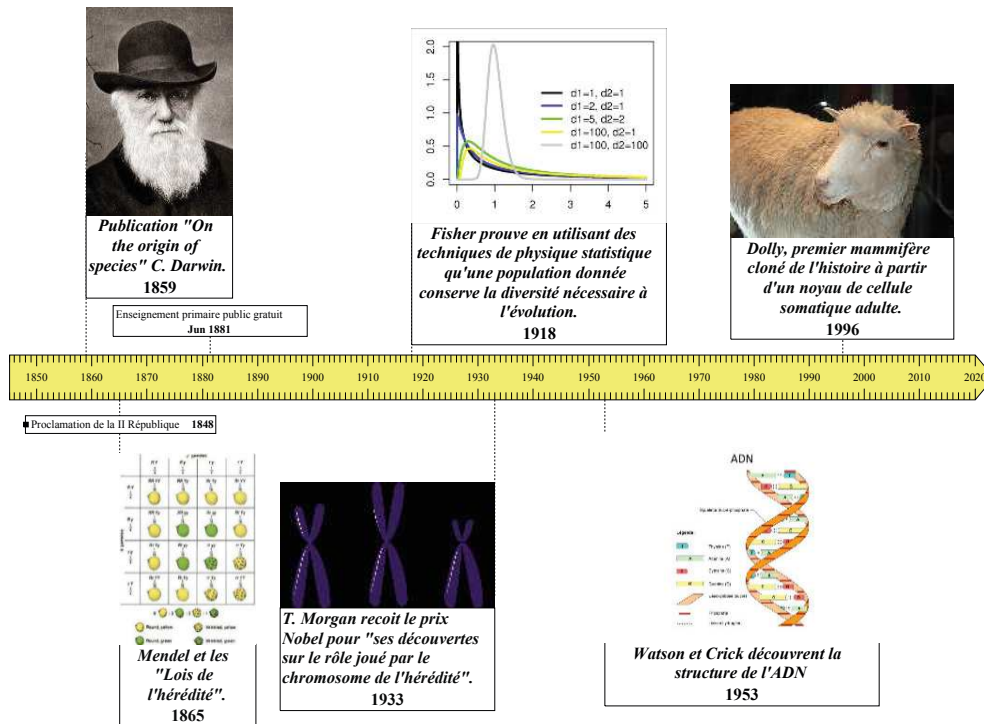


Fig. 1.2: Bref aperçu historique des moments clés de la biologie évolutive.

Les deux étapes majeures dans l'histoire de la pensée évolutionniste sont donc la découverte du rôle de la sélection naturelle et la synthèse ultérieure des théories de Darwin et de Mendel. Les organismes héritent des traits de leurs ancêtres parce que ces derniers leur transmettent une partie de leur patrimoine génétique. Lorsque les organismes se reproduisent, ils fabriquent des nouvelles copies de l'information génétique pour leurs descendants. Cette reproduction peut se faire de manière sexuée ou asexuée.

La reproduction sexuée est caractérisée par l'existence de deux cellules reproductrices différentes selon le sexe, le gamète mâle et le gamète femelle, qui fusionnent lors de la fécondation en produisant une cellule œuf à l'origine du nouvel individu.

Par opposition à la reproduction sexuée, la reproduction asexuée correspond à la capacité des organismes de se multiplier sans partenaire et sans faire intervenir la fusion de deux gamètes de sexes opposés. On observe ce type de reproduction chez les pluricellulaires (animaux et végétaux), les organismes unicellulaires (bactéries, champignons) et chez les

virus. On emploie souvent le terme « clonage<sup>10</sup> », ou encore « réplication », pour faire référence à ce type de reproduction.

Il arrive parfois que lors de la réplication le matériel génétique change. Ces changements, connus sous le nom de mutations, ont des origines variées, telles que des facteurs extérieurs (pollution, radiation) ou des erreurs internes dans le processus de copie.

Les mutations altèrent le matériel génétique : une mutation peut être ponctuelle et affecter une seule base de nucléotides, un segment de génome et même un gène entier. Les mutations se présentent sous plusieurs formes : insertion, renversement, remplacement, suppression. Bien que les cellules disposent des protéines qui corrigent les erreurs et peuvent en réparer certaines, il arrive que celles-ci passent inaperçues.

Les effets des mutations dépendent de mécanismes complexes et l'environnement (au sens large) dans lequel vit l'organisme peut avoir des effets considérables. De ce fait, une même mutation sur un même gène peut avoir des conséquences dévastatrices chez un individu ou, au contraire, être inoffensive chez un autre. Ainsi, une mutation peut être létale, inoffensive ou même bénéfique<sup>11</sup> d'une certaine manière.

L'évolution se produit parce que les gènes mutés deviennent plus ou moins fréquents au cours des générations. Certaines mutations peuvent disparaître, d'autres au contraire peuvent se répandre très largement dans la population. Lorsqu'une mutation se répand parce que celle-ci augmente le succès reproducteur des organismes qui la portent, on parle de « sélection naturelle ».

Quand une population est soumise aux processus conjoints de sélection et de mutation, celle-ci peut évoluer plus ou moins rapidement. La vitesse de cette évolution dépend de la force de la sélection, de la variabilité de la population et de la quantité de variabilité qui est héritée à chaque nouvelle génération. La sélection est d'autant plus forte qu'une petite fraction de la population se reproduit davantage.

---

<sup>10</sup> La première définition du clone (bactérien) a été donnée en 1903 par Herbert Webber pour désigner une population dans laquelle tous les membres dérivent d'un unique parent par une multiplication non sexuelle. Pour les généticiens, le clone absolu est celui d'un groupe de cellules, dans lesquelles les séquences d'ADN sont toutes issues, sans recombinaison, d'un ancêtre unique.

<sup>11</sup> Par exemple, certaines personnes sont porteuses d'une mutation génétique qui les rend très résistantes à l'infection au VIH. Cette mutation, appelée Delta32, empêche une protéine appelée CCR5 de remonter à la surface des cellules T du système immunitaire. Lorsque le CCR5 se trouve à la surface de la cellule, le VIH peut s'y accrocher et infecter la cellule ; lorsqu'il ne l'est pas, l'attachement du virus à la cellule ne se produit pas.

Sélection et mutation ne sont pas les seules forces évolutives, nous pouvons également considérer la *migration*<sup>12</sup>, la *dérive génétique*<sup>13</sup> et la *coopération*<sup>14</sup>. Dans la section suivante, nous introduisons le concept de réplicateur, sorte d'abstraction mathématique de l'organisme capable de se répliquer.

## 2 Réplicateurs comme unités biologiques

*« À un certain moment, il se forma par accident une molécule particulièrement remarquable. Nous l'appellerons le réplicateur. Ce n'était pas forcément la plus grande ou la plus complexe des molécules des environs, mais elle avait l'extraordinaire propriété de pouvoir créer des copies d'elle-même. »*

Richard Dawkins [34].

Le mécanisme de l'évolution de la vie repose sur son encodage sous forme moléculaire. Cet encodage se fait à travers des chaînes d'acides nucléiques, sous forme d'acide désoxyribonucléique (ADN) ou d'acide ribonucléique (ARN).

Le système évolutif le plus simple auquel nous pouvons penser est un acide nucléique auto-reproducteur (le premier réplicateur). Un réplicateur est une structure, non nécessairement biologique, capable de fabriquer des « copies » ou « clones » de lui-même, susceptibles à leur tour, d'engendrer des nouveaux clones ; eux-mêmes capables de se répliquer. Cette propriété des réplicateurs permet de parler en termes généalogiques et donner un sens à des termes tels que « géniteur » et « descendant ».

---

<sup>12</sup> Échange d'individus, et donc de gènes, entre populations. Ces échanges sont aussi appelés flux génique. Les migrations ont comme conséquence principale de modifier les fréquences alléliques dans la population récipient. Elles peuvent aussi y introduire de nouveaux mutants.

<sup>13</sup> Fluctuation des fréquences alléliques d'une génération à l'autre sous l'effet du hasard. Ces fluctuations sont dues au tirage aléatoire des allèles présents dans la population à une génération donnée pour former une population à la génération suivante. Ces fluctuations peuvent conduire à l'extinction ou au contraire à la fixation d'un allèle dans la population.

<sup>14</sup> Certains auteurs [79, 81, 82], rajoutent souvent la *coopération* en tant que force évolutive majeure, donnant lieu à l'émergence d'organisations et de structures plus complexes.

Nous supposons que tout réplicateur appartient à un *type* particulier, sorte de caractéristique identifiable et nous permettant de les classer en familles. On entend par *famille de réplicateurs*, tout ensemble de réplicateurs de même type. Nous allons nous intéresser par la suite à des populations de réplicateurs et aux variations de celles-ci au cours du temps. Les réplicateurs transmettent leur *structure* (et donc leur *type*) au cours des « générations » en recopiant leur génome. Dans le cas idéal, la copie est conforme et ne présente aucune altération.

Les virus et certains types de bactéries sont des exemples d'organismes se reproduisant par réplication génomique ; la réplication virale repose sur un ensemble des processus biochimiques se déroulant dans une cellule infectée par le virus, et qui ont pour effet la production de virions (Figure 1.3), c'est-à-dire, de nouvelles unités de ce virus capables à leur tour d'infecter de nouvelles cellules hôtes. Ce mode de multiplication parasitaire, exploitant le mécanisme de réplication de l'ADN dans une cellule, est ce qui définit les virus [45].

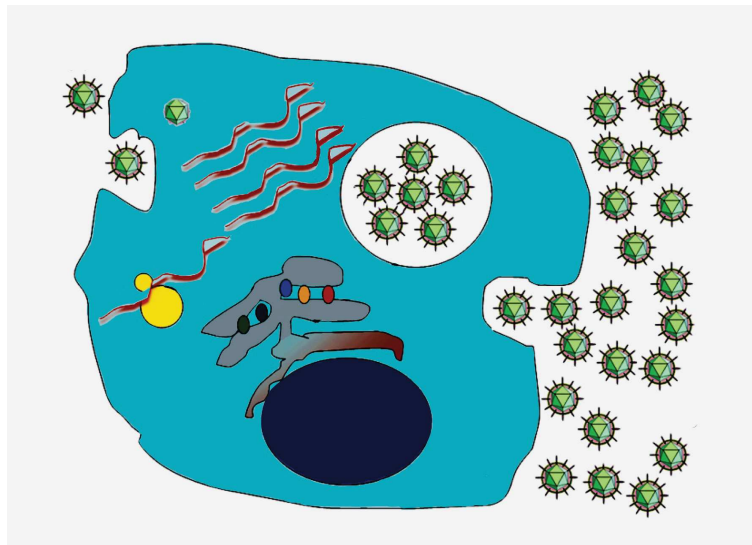


Fig. 1.3: Les virus sont des exemples de réplicateurs. Lors de la réplication virale, le virus commence par s'attacher à sa cible cellulaire, puis fait pénétrer son génome qui sera par la suite intégré à celui de la cellule. Cette dernière sera exploitée à ses propres frais afin de produire les nouveaux virions, libérés par la suite, prêts à perpétuer le cycle de réplication.

La plupart des bactéries reposent sur la fission binaire pour se propager. Conceptuellement, il s'agit d'un processus simple ; une cellule n'a qu'à atteindre le double de sa taille initiale puis se diviser en deux. Néanmoins, pour rester viable et compétitive, une bactérie doit se diviser au bon mo-

ment, au bon endroit, et fournir à chaque progéniture une copie complète de son matériel génétique. Avant la fission binaire, la cellule doit copier son matériel génétique et séparer ces copies aux extrémités opposées de la cellule. Ensuite, les nombreux types de protéines qui composent la machinerie de division cellulaire s'assemblent sur le futur site de division. Il est important de remarquer qu'il existe des groupes de bactéries qui utilisent des formes (ou des configurations) inhabituelles de division cellulaire pour se reproduire. Certaines de ces bactéries atteignent plus du double de leur taille initiale et utilisent ensuite de multiples divisions pour produire de multiples cellules progénitrices. D'autres lignées bactériennes se reproduisent par bourgeonnement. D'autres encore forment une progéniture interne qui se développe dans le cytoplasme d'une « cellule mère » plus grande. Il est important de remarquer que, malgré la contextualisation biologique de cette thèse, d'autres domaines d'applications sont possibles : la chimie, à travers la conception rationnelle d'enzymes et des protéines<sup>15</sup>, l'économie et la sociologie, à travers les jeux évolutionnaires.

### 3 Génotype et phénotype

Le génotype d'un organisme est défini comme l'ensemble de tous ses gènes. Le phénotype d'un organisme est le caractère physique (phénotypique) ou biochimique observable d'un organisme, déterminé à la fois par sa composition génétique et par les influences environnementales. Un trait phénotypique désigne une variation d'un caractère phénotypique.

Le génome d'un organisme contient toute l'information nécessaire à son développement. Bien qu'il soit possible aujourd'hui de séquencer entièrement un génome et d'identifier le rôle de certains des gènes qui le composent, la manière dont les gènes s'expriment pour donner à un individu ses caractéristiques physiques est loin d'être entièrement comprise. De ce fait, le lien entre génotype et phénotype n'est pas aussi direct que l'on pourrait croire naïvement au premier abord.

Les chercheurs constatent qu'il y a plus de similitudes que de différences entre les génomes des organismes. Bon nombre de ces différences phénotypiques sont dues à des variations dans la façon dont leurs gènes sont activés et désactivés, et non aux gènes qu'ils possèdent.

La complexité du lien entre génotype et phénotype apparaît clairement dans la biologie évolutive du développement (évo-dévo<sup>16</sup>). Cette discipline

<sup>15</sup> Voir par exemple les travaux de F. Arnold, prix Nobel de chimie 2018.

<sup>16</sup> En anglais evo-devo pour Evolutionary Developmental Biology.

a pour objectif de comprendre l'origine de la complexité morphologique des organismes à travers l'étude comparée des gènes qui régulent leur développement. Par ailleurs, le projet sur le génome humain<sup>17</sup> (Human Genome Project) et son prolongement, le projet ENCODE (Encyclopedia of DNA Elements), ont fourni beaucoup d'informations sur les gènes et les génomes humains et ont permis d'étudier la relation entre le génotype et le phénotype.

Du fait de cette complexité du lien entre génotype et phénotype, différentes approches et méthodologies d'étude sont apparues de manière parallèle. Du point de vue mathématique, cela se traduit par différents types de modèles que nous présenterons dans une section ultérieure.

---

<sup>17</sup> Les génomes de plus de 1 000 organismes ont maintenant été séquencés.

## CHAPITRE 2

# Mathématiques de l'évolution

---

### Sommaire

---

1	Dynamique évolutive . . . . .	13
2	Modèles de sélection . . . . .	15
3	Modèles de mutation et sélection . . . . .	28

---

## 1 Dynamique évolutive

**L**A DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE est l'étude des principes mathématiques fondamentaux qui guident l'évolution biologique, principes selon lesquels la vie a évolué et continue d'évoluer.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, mutation et sélection sont des composantes clefs du processus évolutif : la mutation conduit à la nouveauté et la sélection détermine le succès des nouvelles mutations.

Dans ce chapitre, nous commençons par exposer les différentes approches mathématiques existantes dans l'étude de la dynamique évolutive. Ensuite, nous introduisons l'équation du réplicateur (ainsi que ses variantes) et récapitulons brièvement quelques résultats importants sur cette équation. Nous présentons subséquemment l'équation du réplicateur-mutateur, cœur de cette thèse.

**Diversité des approches mathématiques :** Au cours des deux derniers siècles, différentes théories mathématiques ont été développées pour modéliser la dynamique évolutive. Chacune d'entre elles met l'accent sur un aspect particulier du processus évolutif [63]. Nous rencontrons essentiellement deux familles de modèles : ceux basés sur la génétique (génétique des populations et génétique quantitative) et ceux portant sur l'évolution des traits phénotypiques.

Les traits phénotypiques sont des expressions du matériel génétique des organismes (génotypes) et sont le résultat de la pression sélective,

constituée par des facteurs abiotiques (d'origines climatiques, physiques et/ou chimiques) et biotiques, ces derniers résultant de l'interaction avec d'autres organismes de la même espèce (succès reproducteur, compétition intraspécifique) ou des espèces différentes (chaîne trophique).

La *génétique des populations* tente de décrire rigoureusement les modes de transmission et le lien entre génotype et phénotype [32]. La plupart des études en génétique des populations tiennent compte des changements dans la fréquence des allèles sur un petit nombre de *loci* de gènes. C'est dans ce cadre que nous retrouvons la possibilité d'établir des phylogénies, basées sur la *proximité génétique* entre différents organismes. La génétique des populations utilise des mécanismes d'hérédité réalistes pour étudier explicitement les changements dans la fréquence des allèles, mais elle simplifie habituellement l'écologie.

Lorsque l'on considère les effets infinitésimaux d'un grand nombre de *loci* de gènes, on parle de génétique quantitative. La *génétique quantitative* permet de considérer que les traits sous sélection sont déterminés par de nombreux gènes ; l'étude des gènes au sein des populations s'effectue au moyen d'analyses statistiques [71].

Parmi les modèles mathématiques portant sur l'évolution des traits – en particulier ceux exposés dans ce travail – nous retrouvons ceux issus de la théorie des jeux évolutionnaires, l'optimalité évolutive et la dynamique adaptative.

La théorie des jeux évolutionnaires est une approche phénotypique de la dynamique évolutive. Elle ignore les détails génétiques mais incorpore la dépendance en fréquence : le succès d'une stratégie donnée dépend de la fréquence à laquelle les stratégies sont jouées dans la population.

Dans la théorie des jeux évolutionnaires<sup>1</sup>, développée d'abord par M. Smith [100], les concepts de la biologie évolutive peuvent prendre une forme mathématique déterministe, la sélection agissant directement sur les phénotypes hérités. De nombreuses variantes de ces modèles ont été développées, intégrant de la stochasticité, la sélection faible ou encore une structure de population mutuelle.

La dynamique adaptative étend la théorie des jeux évolutionnaires pour tenir compte d'une dynamique écologique plus réaliste et peut intégrer à la fois une sélection en fonction de la fréquence et de la densité. La *dynamique adaptative* permet de considérer la complexité des interactions écologiques entre individus, mais néglige les complexités liées à la transmissions du patrimoine génétique.

---

<sup>1</sup> *Evolutionary Game Theory*, en anglais.

Les modèles de la *dynamique évolutive* reposent sur des processus évolutifs par *sélection naturelle*, favorisant les organismes les plus aptes ou en éliminant ceux qui ne le sont pas. Une hypothèse habituelle dans la modélisation de la sélection et de l'évolution des entités biologiques est l'existence d'une fonction d'aptitude (valeur sélective ou encore fitness). Cette fonction attribue une valeur d'aptitude à chaque point de l'espace des génotypes où l'aptitude est liée au succès de reproduction d'un individu. En tant que telle, la valeur sélective est un concept fondamental de la théorie de l'évolution et exprime l'effet composé de survie et de reproduction.

La sélection naturelle agit essentiellement comme un filtre environnemental des caractéristiques physiologiques et morphologiques des organismes : ceux qui sont mieux adaptés à un habitat particulier auront de meilleures chances de survie et contribueront davantage à la génération suivante. La descendance, qui est alors confrontée à des pressions de sélection différentes en raison du changement d'environnement, hérite des traits phénotypiques de ses parents, mais avec quelques petites modifications dues aux effets de mutation. Ces traits font alors l'objet d'une sélection dans la population.

## 2 Modèles de sélection

### 2.1 La survie du « plus apte »

Précédemment<sup>2</sup>, nous avons évoqué un type d'unité biologique abstraite appelé *réplicateur*. Un réplicateur se multiplie par clonage, c'est-à-dire, en réalisant des copies conformes de lui même : des clones. Une population de réplicateurs est le plus souvent composée de différents « types » correspondants à des groupes d'individus distinguables (phénotypiquement ou génétiquement). La sélection naturelle opère entre phénotypes différents au sein d'une même espèce. Elle se produit lorsque différents types d'individus se reproduisent (ou se répliquent) à des taux différents.

Considérons le cas avec seulement deux types d'individus : type  $S_1$  et type  $S_2$ . Les individus de type  $S_1$  se reproduisent avec un taux de reproduction  $w_1$  (connue sous le nom de valeur sélective Malthusienne) et ceux de type  $S_2$  le font avec un taux  $w_2$ . On note  $N_i(t)$ , le nombre d'individus de type  $S_i$  à l'instant  $t$ . Dans le cas le plus simple, où l'on suppose que le taux de reproduction est constant pour chacun des types,

---

<sup>2</sup> Section 2 page 9.

les équations différentielles régissant l'évolution de la population sont alors :

$$\begin{cases} N_1'(t) = w_1 N_1(t) \\ N_2'(t) = w_2 N_2(t). \end{cases}$$

On note  $N(t)$  la population totale à l'instant  $t$ ,  $N(t) = N_1(t) + N_2(t)$ , nous pouvons alors définir les fréquences relatives  $g_i(t) := N_i(t)/N(t)$ . Elles satisfont  $g_1(t) + g_2(t) = 1$ , pour tout  $t \geq 0$ .

En introduisant  $\bar{w} := w_1 g_1 + w_2 g_2$ , la *valeur sélective moyenne* de la population, nous obtenons finalement :

$$\begin{cases} g_1'(t) = g_1(t)(w_1 - \bar{w}) \\ g_2'(t) = g_2(t)(w_2 - \bar{w}). \end{cases} \quad (2.1)$$

Ce modèle est la version la plus simple du modèle du réplicateur. Le système dynamique du réplicateur fut initialement introduit par Taylor et Jonker [104] dans le contexte des jeux matriciels avec un nombre fini de stratégies. Dans ce travail, les auteurs introduisent une nouvelle notion de stabilité d'un point d'équilibre, généralisant le concept de stratégie évolutionnairement stable (SES)<sup>3</sup> défini par Maynard Smith et Price [74]. Par la suite, le modèle du réplicateur fut étudié par Hofbauer et Sigmund [60] qui donnèrent au modèle son nom actuel.

Le système (2.1) peut être réduit à une unique équation différentielle. En effet, puisque  $g_2(t) = 1 - g_1(t)$ , nous pouvons écrire :

$$\begin{aligned} g_1' &= g_1(w_1 - \bar{w}) \\ &= g_1(w_1 - (w_1 g_1 + w_2 g_2)) \\ &= g_1(w_1 - (w_1 g_1 + w_2(1 - g_1))) \\ &= (w_1 - w_2)g_1(1 - g_1). \end{aligned}$$

Les états d'équilibre de cette équation sont :  $g_1 = 1$ , correspondant au cas où la population est composée entièrement d'individus du type  $S_1$ , et  $g_1 = 0$ , dans le cas où la population est composée uniquement d'individus de type  $S_2$ . Nous pouvons donc voir que lorsque  $w_1 > w_2$  alors  $g_1(t)$  tend vers 1 et que  $g_2(t) = 1 - g_1(t)$  tend vers 0 lorsque  $t \rightarrow \infty$ . Il s'agit donc de la survie du type le « **plus apte**<sup>4</sup> », en ce sens que sa valeur sélective étant plus importante que celle de l'autre type, ce dernier se retrouve exclu.

<sup>3</sup> Evolutionarily Stable Strategy (ESS) en anglais.

<sup>4</sup> « Survival of the fittest » en anglais.

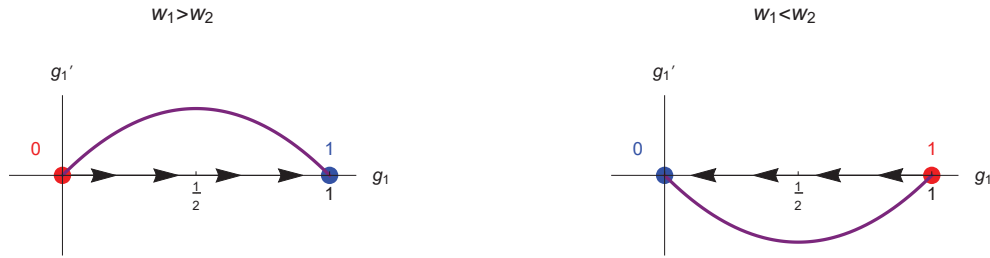


Fig. 2.1: *Portrait des phases de  $g_1' = (w_1 - w_2)g_1(1 - g_1)$ . La stabilité (rouge instable, bleu stable) des points d'équilibre 0 et 1 dépend du signe de  $w_1 - w_2$ .*

## 2.2 La dynamique du réplicateur

Le modèle du réplicateur (2.1) peut être généralisé au cas de  $n$  types (ou familles) différentes  $S_1, \dots, S_n$ . Nous considérons donc une population de réplicateurs constituée d'individus appartenant à l'une des  $n$  « familles » différentes. Par famille, nous entendons des groupes de réplicateurs employant une même *stratégie* parmi les  $n$  disponibles.

La terminologie *stratégie* est héritée de la théorie des jeux, berceau du modèle du réplicateur. Néanmoins, par la suite, et au vue du contexte biologique, nous emploierons souvent le terme *trait (phénotypique)* en remplacement de celui de stratégie. Nous allons donc assimiler la valeur du trait au choix d'une stratégie/type. Prenons comme exemple le bec des oiseaux : sa structure (longueur, forme, dureté, densité) représente un « choix stratégique » en ce qui concerne l'alimentation (possibilité d'accéder à des endroits difficiles, résistance suffisante pour casser des coques, etc.) et a par conséquent un impact direct dans le succès reproducteur, lui même permettant de faire persister leur type au cours des générations. Voir par exemple les travaux [15] [19] [29] portant sur l'évolution des longueurs et des formes de becs d'oiseaux et du lien avec l'alimentation et autres facteurs d'origine non alimentaire.

La dynamique du réplicateur sert à modéliser de nombreux processus biologiques tels que l'évolution du comportement animal [14], mais aussi la sélection en génétique des populations [51], les réseaux de réaction auto-catalytique [102], l'évolution pré-biotique et même l'évolution du langage [80].

Ainsi, en notant  $g_i = g_i(t)$ , la fréquence relative du type  $S_i$ , et par  $w_i$ , la valeur sélective associée au type  $S_i$ , le modèle du réplicateur (2.1) se réécrit de la manière suivante :

$$\begin{cases} g'_i = g_i(w_i - \bar{w}), & 1 \leq i \leq n \\ \bar{w} = \sum_{i=1}^n w_i g_i. \end{cases} \quad (2.2)$$

Selon ce schéma, la population met à jour ses stratégies en ajustant le taux de variation logarithmique  $g'_i/g_i$  de la densité de population proportionnellement à la différence  $w_i - \bar{w}$  entre la valeur sélective pour une stratégie donnée et la valeur sélective moyenne. Cette équation décrit un processus de sélection car les stratégies les plus performantes se répandent dans la population.

Si la valeur sélective de chaque type est constante, en particulier *in-dépendante des fréquences relatives des différents types*, le résultat final est que tous les individus de la population finiront par être du type possédant la valeur sélective  $w_i$  la plus grande, le reste des types se retrouvant alors exclus compétitivement. Voir Figure 2.2. Dans la littérature de l'écologie des populations, nous retrouvons un énoncé général de ce phénomène, connu sous le nom de Principe de Gause ou principe d'exclusion compétitive (CEP). Dans le cas du chémostat à plusieurs espèces, avec fonctions de croissance monotones, ce résultat est bien connu et plusieurs démonstrations mathématiques existent. En 2017 et en collaboration avec A. Rapaport, nous avons donné une nouvelle preuve, « élémentaire », de ce principe d'exclusion compétitive [88].

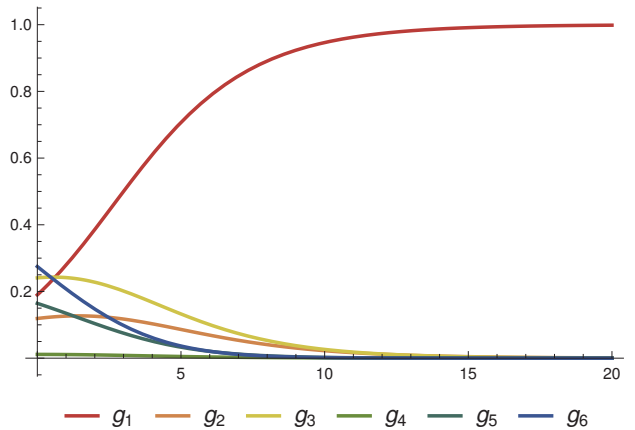


Fig. 2.2: Simulation du modèle du réplicateur avec valeur sélective constante, montrant la survie du type le « plus apte ».

Le modèle du réplicateur exhibe des comportements dynamiques bien plus riches dès lors que nous considérons que la valeur sélective de chaque type est *fréquence-dépendante*,  $w_i = w_i(g_1, \dots, g_n)$ . Ainsi, en notant  $\mathbf{g} = (g_1, \dots, g_n)$  le vecteur des fréquences relatives de la population, le

modèle du réplicateur devient :

$$\begin{cases} g'_i = g_i(w_i(\mathbf{g}) - \bar{w}(\mathbf{g})), & 1 \leq i \leq n \\ \bar{w}(\mathbf{g}) = \sum_{i=1}^n w_i(\mathbf{g})g_i. \end{cases} \quad (2.3)$$

De manière heuristique, l'équation (2.3) nous dit que la fréquence du type  $S_i$  augmente dès lors que sa valeur sélective (fréquence-dépendante) pour la distribution de population  $\mathbf{g}$ , à l'instant de temps considéré, dépasse la valeur sélective moyenne de la population pour la même répartition  $\mathbf{g}$ .

**Remarque 2.1** Il est bien connu [60] que le simplexe<sup>5</sup>  $S_n$  est invariant par la dynamique (2.3), ainsi, dès lors que  $\mathbf{g}(0) \in S_n$  alors  $\mathbf{g}(t) \in S_n$  pour tout  $t > 0$ . Ceci est clair du fait que  $g_i$  est une fréquence relative, néanmoins en considérant le total des fréquences  $M(t) = g_1(t) + \dots + g_n(t)$ , nous obtenons que cette fonction satisfait l'équation différentielle  $M'(t) = (1 - M)\bar{w}$ , admettant 1 comme point d'équilibre. Cette « conservation de la masse » est une propriété qui sera retrouvée lorsque nous considérerons le pendant du réplicateur sous forme d'équation intégro-différentielle.

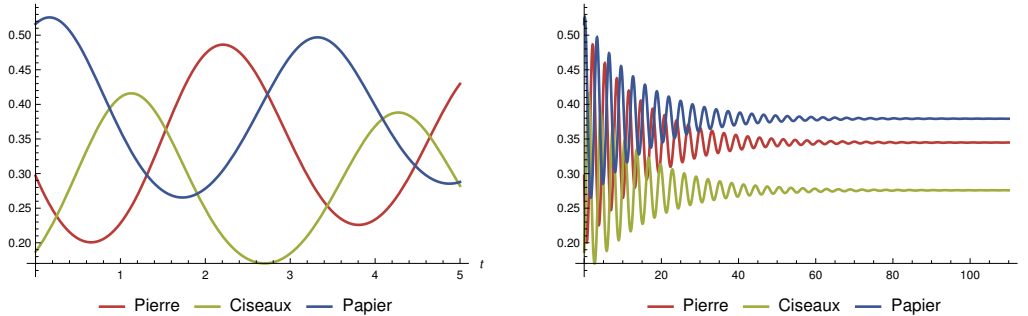


Fig. 2.3: Solution du système (2.6) avec matrice de gain (2.5) et conditions initiales  $\mathbf{g}(0) = (0.3, 0.18, 0.52)$ .

Le modèle du réplicateur est donc une dynamique de jeu déterministe non linéaire et non-innovante (sans mutation). Sa particularité par rapport aux autres modèles de réplication, comme l'équation des quasi-espèces, est qu'elle permet à la valeur sélective  $w_i$  d'incorporer la distribution des types de population  $\mathbf{g}$ . Cette propriété permet de capturer l'essence de la sélection fréquence-dépendante. L'équation du réplicateur n'incorpore pas de mutation et n'est donc pas capable d'innover de nouveaux types-stratégies.

<sup>5</sup>  $S_n := \{(g_1, \dots, g_n) \in \mathbb{R}^n, g_1 + \dots + g_n = 1, 0 \leq g_i \leq 1\}$ .

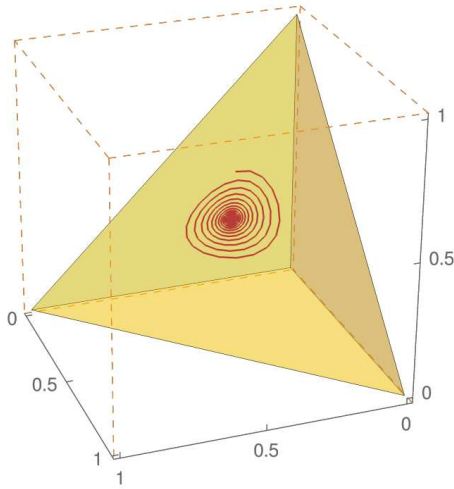


Fig. 2.4: Le simplexe  $S_3$  est invariant par la dynamique de (2.6), nous avons représenté la solution du système avec matrice de gain (2.5) et conditions initiales  $\mathbf{g}(0) = (0.3, 0.18, 0.52)$ .

Dans le cas des jeux symétriques<sup>6</sup>, nous pouvons définir une matrice de gains<sup>7</sup>  $A = (a_{ij})_{1 \leq i \leq j \leq n}$ , signifiant que le gain de la stratégie  $S_i$  contre la stratégie  $S_j$  est de  $a_{ij}$ ; de sorte que :

$$w_i(\mathbf{g}) = (A\mathbf{g})_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}g_j.$$

Le modèle du réplicateur (2.3) dans ce cas particulier devient, pour  $1 \leq i \leq n$  :

$$g'_i = g_i [(A\mathbf{g})_i - \mathbf{g} \cdot A\mathbf{g}]. \quad (2.4)$$

Prenons comme exemple un jeu de type pierre-papier-ciseaux généralisé, dont la matrice des gains  $A$  est donnée par :

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 6 & -4 \\ -4 & 0 & 4 \\ 2 & -2 & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.5)$$

Le système différentiel du réplicateur s'écrit dans ce cas :

$$\begin{cases} g'_1 = g_1 (6g_2 - 4g_3 - 2g_1g_2 - 2g_3g_2 + 2g_1g_3) \\ g'_2 = g_2 (4g_3 - 4g_1 - 2g_2g_1 + 2g_3g_1 - 2g_2g_3) \\ g'_3 = g_3 (2g_1 - 2g_2 - 2g_2g_1 + 2g_3g_1 - 2g_2g_3) \end{cases} \quad (2.6)$$

Dans les Figures 2.3 et 2.4, nous avons tracé les solutions de ce système pour une condition initiale donnée. On remarquera que l'orbite du système reste effectivement sur une des facettes du simplexe. De manière générale, les sommets de  $S_n$  correspondent à des stratégies pures, où un seul type est présent et tous les autres sont absents.

Ceci conclut la présentation de la dynamique du réplicateur dans le cas d'un espace de stratégies discret ; la sous-section suivante est consacrée aux différentes versions de sa généralisation au cas d'un nombre infini de stratégies.

<sup>6</sup> En théorie des jeux, un jeu symétrique est un jeu où les gains d'une stratégie donnée dépendent uniquement des autres stratégies employées, et non de la personne qui les joue.

<sup>7</sup> *Payoff matrix*, en anglais.

### 2.3 Réplication en espaces de trait continu

Nous pouvons généraliser le modèle du réplicateur au cas d'un ensemble *continu de stratégies*. Cette généralisation transforme le système différentiel (2.3) en une équation d'évolution dans un espace de Banach. Des versions différentes apparaissent selon que l'on considère que l'ensemble des stratégies est borné ou non, et que la valeur sélective est fréquence-dépendante ou pas. Voir par exemple [30], [31] et [83].

Dans le cas où l'ensemble des stratégies  $S \subset \mathbb{R}^d$  est compact, et sous l'hypothèse que la valeur sélective est fréquence-dépendante, l'état de la population ne sera plus donné par un vecteur de fréquences mais plutôt par une mesure de probabilité  $u$ , définie sur un espace mesuré  $(S, \mathbb{B})$ , avec  $\mathbb{B}$  la tribu borélienne sur  $S$ , induite par la topologie euclidienne. Souvent, cette mesure étant une mesure à densité, nous identifierons mesure et densité. Ainsi, pour tout borélien  $B \in \mathbb{B}$ ,  $u(B)$  représente la proportion d'individus employant les stratégies dans  $B$ . Nous introduisons également l'ensemble  $\mathbb{M}(S)$  des mesures boréliennes définies sur  $(S, \mathbb{B})$ .

Pour  $s \in S$ ,  $w(\delta_s, u)$  représente la valeur sélective de la stratégie  $s$  lorsque la population se trouve dans l'état  $u$  (donc densité-dépendante). Nous noterons :

$$\bar{w} = w(u, u) := \int_S w(\delta_s, u) u(ds),$$

la valeur sélective moyenne de la population se trouvant dans l'état  $u$ .

Les équations auxquelles nous nous intéresserons dans les chapitres 4 et 5 correspondent à des cas où la population présente un nombre infini de stratégies et dont la solution est une densité de probabilité. L'annexe introduit deux outils bien connus en théorie des probabilités : la fonction génératrice des moments, et la fonction génératrice des cumulants (CGF) d'une variable aléatoire. Nous verrons que la CGF sera solution de certaines équations de transport non-locales qui nous permettront par la suite de montrer le caractère bien posé des problèmes de Cauchy considérés.

### 2.4 Valeur sélective densité-indépendante

Précédemment, nous avons évoqué les généralisations de la dynamique du réplicateur dans le cas d'un espace de trait continu. De même que

dans le cas d'un ensemble fini de stratégies, le modèle du réplicateur avec valeur sélective densité-indépendante (2.2) s'avère plus simple que celui dans le cas fréquence-dépendant (2.3). Nous noterons désormais  $x$ , le trait (type-stratégie) appartenant à un intervalle  $I \subset \mathbb{R}$ . L'état du système, anciennement noté  $\mathbf{g}$ , est désormais représenté par une densité  $u(t, x)$ . Similairement, la valeur sélective de la  $i$ -ème stratégie  $w_i$  est remplacée par  $\mathcal{W}(x)$ , valeur sélective du trait  $x$ . Nous avons alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(t, x) (\mathcal{W}(x) - \bar{u}(t)) \\ \bar{u}(t) = \int_I \mathcal{W}(x) u(t, x) dx, \end{cases} \quad (2.7)$$

où  $\bar{u}(t)$  représente la *valeur sélective moyenne*. Finissons par dire que, tout comme son pendant discret, ce modèle n'incorpore pas de terme de mutation.

Plus tard nous étudierons le cas du modèle avec terme de mutation local, représenté par la dérivée seconde  $\partial_x^2 u$ . Notons en revanche que des termes de mutations non-locaux peuvent également être considérés [20, 22], [44], [49], [65], [66], [72].

**Remarque 2.2** Dans l'équation (2.7), la valeur sélective est définie à constante près. En effet, si on considère l'équation avec valeur sélective  $\hat{\mathcal{W}}(x) = \mathcal{W}(x) + k$ , pour une certaine constante  $k$ , alors :

$$\begin{aligned} \int_I \hat{\mathcal{W}}(x) u(t, x) dx &= \int_I (\mathcal{W}(x) + k) u(t, x) dx \\ &= \int_I \mathcal{W}(x) u(t, x) dx + k \int_I u(t, x) dx \\ &= k + \int_I \mathcal{W}(x) u(t, x) dx, \end{aligned}$$

d'où :

$$\hat{\mathcal{W}}(x) - \int_I \hat{\mathcal{W}}(x) u(t, x) dx = \mathcal{W}(x) - \int_I \mathcal{W}(x) u(t, x) dx.$$

## 2.5 Sélection linéaire dans le trait

Cette sous-section n'a pas la volonté d'être exhaustive dans la présentation des résultats connus sur cette équation. Nous souhaitons uniquement démontrer, sur un exemple simple, les techniques que nous avons employées dans l'étude des équations apparaissant dans les articles [6] et [7] et qui font l'objet des Chapitres 4 et 5.

Dans le cas<sup>8</sup>  $I = \mathbb{R}$  et valeur sélective linéaire ( $\mathcal{W}(x) = x$ ), l'équation du réplicateur avec trait continu s'écrit :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \left( x - \int_{\mathbb{R}} y u(t, y) dy \right) u(t, x). \quad (2.8)$$

Nous allons montrer la propriété de conservation de masse (analogue à celle du cas discret), l'existence de solutions auto-similaires de type Gaussien, et la résolution du problème de Cauchy à travers la fonction génératrice des cumulants.

### Conservation formelle de la masse

En posant  $M(t) := \int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx$ , il est facile de voir que cette fonction satisfait l'équation :

$$M'(t) = \bar{u}(t)(1 - M(t))$$

et que donc, par le lemme de Gronwall, nous avons, formellement, conservation de la masse dès lors que  $\int_{\mathbb{R}} u(t = 0, x) dx = 1$ .

### Solutions Gaussiennes

Nous allons à présent développer de manière détaillée la méthode de recherche des solutions (autosimilaires) de type Gaussien. Ce type de solutions possède une importance notable puisqu'il permet de comprendre en grande partie la dynamique des équations que nous allons analyser. Nous recherchons des solutions à (2.8) sous la forme :

$$u_{\mathcal{G}}(t, x) := \sqrt{\frac{a(t)}{2\pi}} e^{-\frac{a(t)}{2}(x-m(t))^2}, \quad (2.9)$$

où  $m(t)$  est la moyenne et  $a(t)$ , l'inverse de la variance. Remarquons également que ces fonctions satisfont la contrainte de masse

$$\int_{\mathbb{R}} u_{\mathcal{G}}(t, x) dx = 1.$$

Nous commençons par introduire l'ansatz (2.9) dans (2.8), puis nous développons l'expression obtenue et regroupons les termes sous forme d'un polynôme  $P$  en la variable  $x$ . Les coefficients de ce polynôme font intervenir des coefficients en  $a$ ,  $m$  et ses dérivées. Pour que  $u_{\mathcal{G}}$  soit solution, le polynôme  $P(x)$  doit être identiquement nul. La nullité de tous les coefficients de  $P$  fournit un système d'équations différentielles (ou algébriques-différentielles) à résoudre. Nous avons regroupé les coefficients de  $P$  dans la table suivante :

<sup>8</sup> Cette équation fut l'objet d'étude de différents travaux de recherche, voir par exemple [106].

1	$m - \frac{(am^2 - 1)a'}{2a} - am m'$
$x$	$am' + a'm - 1$
$x^2$	$-a'/2$

Il est facile de vérifier que la nullité des trois coefficients permet d'obtenir le système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} a'(t) = 0 \\ m'(t) = \frac{1}{a(t)}. \end{cases} \quad (2.10)$$

En imposant  $m(0) = m_0$  et  $a(0) = a_0$ , les solutions de (2.10) sont données par :

$$\begin{cases} a(t) = a_0 \\ m(t) = m_0 + \frac{t}{a_0}. \end{cases} \quad (2.11)$$

Nous concluons alors que la propagation de la solution se fait sous forme de soliton, autrement dit, un profil qui se déplace sans changer de forme. De plus :

$$\|u_{\mathcal{G}}\|_{\infty} = u_{\mathcal{G}}(t, m(t)) = \sqrt{\frac{a_0}{2\pi}}.$$

Par ailleurs, les solitons avancent à une vitesse  $c$  donnée par :

$$c := \frac{m(t)}{t} = \frac{1}{a_0} + \frac{m_0}{t}.$$

Cette vitesse est asymptotiquement égale à  $a_0^{-1}$ , ce qui implique que plus la variance de la condition initiale est grande, plus la propagation des solitons Gaussiens est rapide. Voir Figure 2.5.

L'analyse des solutions Gaussiennes donne une bonne intuition de la dynamique de l'équation. Néanmoins, celles-ci ne nous disent pas tout sur le problème de Cauchy. Dans le paragraphe suivant nous aborderons une technique, initialement introduite par Martin et Roques [73] qui permet de transformer l'équation sur la densité  $u$ , en une équation de transport sur la CGF  $C$ . En résolvant cette dernière, nous aurons accès à une grande quantité d'informations pertinentes (les moments) de la densité  $u$ . Cependant, la reconstruction de  $u$  à partir de ses moments est un problème<sup>9</sup> délicat puisqu'il n'est pas vrai de manière générique qu'une densité puisse être reconstruite à partir de ses moments [97].

<sup>9</sup> Le problème des moments est un problème inverse consistant à reconstruire une mesure réelle sur un intervalle donné à partir de ses moments.

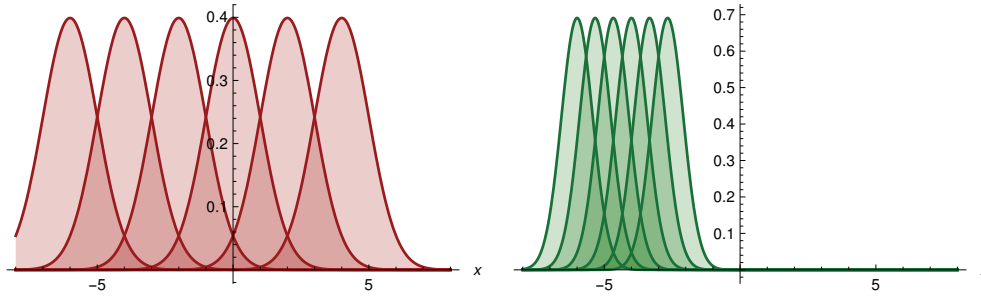


Fig. 2.5: Propagation vers la droite du soliton Gaussien, initialement centré en  $m_0 = -6$  (à gauche pour  $a_0 = 1$  et à droite  $a_0 = 3$ ). La vitesse  $c$  de propagation est une fonction croissante de la variance.

### L'approche CGF

Nous allons à présent établir l'équation satisfaite par  $C$ , la CGF<sup>10</sup> de la densité  $u$ , solution de

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \left( x - \int_{\mathbb{R}} y u(t, y) dy \right) u(t, x). \quad (2.12)$$

Pour cela, nous multiplions (2.12) par  $e^{zx}$  et nous intégrons pour  $x \in \mathbb{R}$ , puis divisons par  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx$  :

$$\frac{\int_{\mathbb{R}} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx} = \frac{\int_{\mathbb{R}} x u(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx} - \bar{u}(t).$$

Rappelons que dès lors que l'on considère des données initiales  $u_0$  de masse unitaire  $\int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx = 1$ , la fonction  $C$  satisfait, pour tout  $t \geq 0$ ,  $C(t, 0) = 0$ .

Nous reconnaissons<sup>11</sup> alors les dérivées partielles de  $C$  par rapport à  $t$  et  $z$ , ce qui permet d'écrire alors

$$\frac{\partial C}{\partial t} - \frac{\partial C}{\partial z} = -\partial_z C(t, 0).$$

Ainsi, l'équation satisfaite par la CGF est une équation de transport avec terme source non-local. D'après (A.13), la solution de cette équation s'écrit alors

$$C(t, z) = C_0(z + t) - \int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau. \quad (2.13)$$

<sup>10</sup> Voir Annexe 1 pour plus des détails sur  $C$ .

<sup>11</sup> Ce terme correspond à (A.11)

En dérivant cette expression par rapport à  $z$  et en évaluant en  $z = 0$ , nous obtenons

$$\bar{u}(t) = C_0'(t). \quad (2.14)$$

Puis en remplaçant cette expression de  $\bar{u}$  dans (2.13), nous obtenons<sup>12</sup> la solution générale  $C$  du problème de Cauchy :

$$C(t, z) = C_0(z + t) - C_0(t). \quad (2.15)$$

Lorsque cela est possible, nous souhaiterions retrouver la solution  $u(t, x)$  à partir de  $C(t, z)$ . Pour cela nous devons inverser une transformée de Laplace bilatère. On rappelle que (A.4) définit la fonction génératrice des moments  $G$  en termes de  $\mathcal{B}$  (transformée de Laplace bilatère), de plus, en utilisant (A.10) nous pouvons, formellement, écrire :

$$u(t, x) = \mathcal{B}^{-1}[e^{C(t, -z)}](x).$$

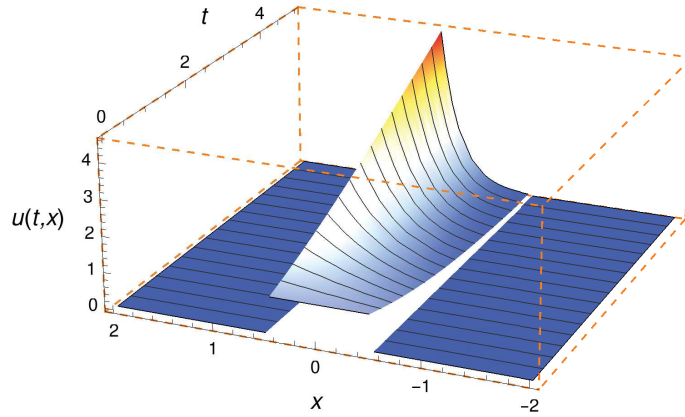


Fig. 2.6: Solution de (2.8) avec donnée initiale  $u_0(x) = \mathbb{1}_{[-\frac{1}{2}, \frac{1}{2}]}(x)$ .

**Exemple 1** Considérons une fonction porte comme condition initiale  $u_0(x) = \mathbb{1}_{[-1/2, 1/2]}(x)$ , donc  $C_0(z) = \ln(2 \sinh(z/2)/z)$ . La solution de (2.8) étant donnée par (2.15), d'où :

$$\begin{aligned} u(t, x) &= \mathcal{B}^{-1}[e^{C(t, -z)}](x) \\ &= -\frac{te^{tx}}{2} \left( H\left(-x - \frac{1}{2}\right) - H\left(\frac{1}{2} - x\right) \right) \operatorname{csch}\left(\frac{t}{2}\right), \end{aligned}$$

où  $H$  est la fonction de Heaviside. Nous pouvons vérifier que  $u$  est bien solution de (2.8). Le terme non-local est donné par  $\bar{u}(t) = \frac{1}{2} \coth\left(\frac{t}{2}\right) - \frac{1}{t}$ .

<sup>12</sup> La CGF de la densité  $u$  satisfait, de part sa définition,  $C(t, z = 0) = \ln(1) = 0$  pour tout  $t \geq 0$ . En particulier  $C_0(0) = 0$ .

Il est également intéressant de remarquer que les discontinuités de la donnée initiale sont préservées au cours du temps, ce qui n'est pas étonnant en absence de l'effet régularisant du laplacien (et qui fera l'objet des sections suivantes). Dans la Figure 2.6, nous avons tracé la solution du problème de Cauchy avec  $u_0(x) = \mathbb{1}_{[-1/2, 1/2]}(x)$ .

**Exemple 2** Prenons comme condition initiale  $u_0 = \max(1 - |x|, 0)$ , ce qui conduit à :

$$C_0(z) = \ln \left( \frac{e^{-z} (e^z - 1)^2}{z^2} \right) = -z + 2 \ln \left( \frac{e^z - 1}{z} \right),$$

et donc :

$$u(t, x) = -\frac{t^2 e^{t(x+1)}}{(e^t - 1)^2} ((x+1)H(-x-1) + (x-1)H(1-x) - 2xH(-x)).$$

Dans la Figure 2.7, nous avons représenté cette solution.

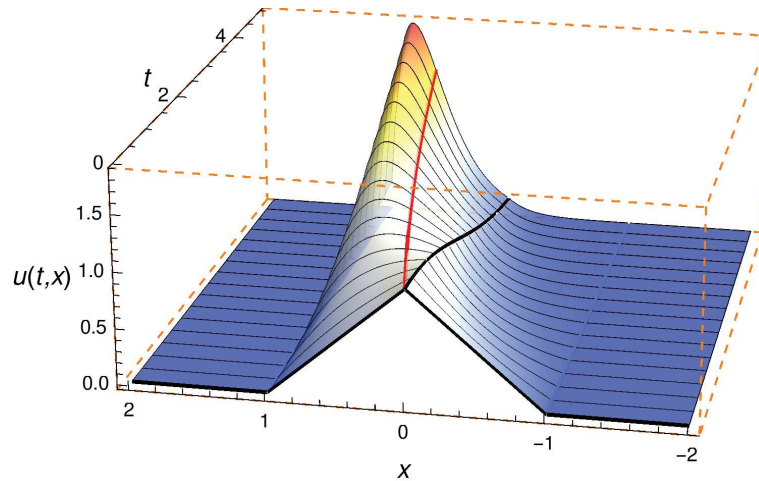


Fig. 2.7: Solution du problème de Cauchy partant de  $u_0 = \max(0, 1 - |x|)$ . En rouge nous avons représenté la valeur de la solution au point  $x = \bar{u}(t)$ .

Des exemples étudiés précédemment, nous observons que la solution, dans le cas d'une condition initiale à support compact, converge simplement vers une masse de Dirac sur le supremum du support de la condition initiale.

**Remarque 2.3 (Temps discret)** Le modèle (2.7) du réplicateur avec espace de trait continu peut être vu comme une version en temps continu d'un modèle en temps discret : dénotons par  $\mathcal{W}(s)$ , la valeur sélective (Darwinienne), dans le cas de générations ne se superposant pas, nous avons :

$$u(t + 1, x) = \mathcal{W}(x)u(t, x). \quad (2.16)$$

En soustrayant  $u(t, x)$  aux deux côtés de l'équation (2.16), nous arrivons à :

$$u(t + 1, x) - u(t, x) = (\mathcal{W}(x) - 1)u(t, x),$$

qui est une version discrète de :

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

où  $f$  est une fonction de sélection.

Nous retrouverons ce type de modèles dans le chapitre 5.

### 3 Modèles de mutation et sélection

Dans les modèles que nous étudions, nous supposerons que l'évolution repose uniquement sur le couplage des processus de mutation et de sélection naturelle. Nous ferons abstraction des autres forces évolutives décrites précédemment.

#### 3.1 La dynamique du réplicateur-mutateur

Comme nous l'avons évoqué à plusieurs reprises, l'équation du réplicateur (2.3) ne tient pas compte de la possibilité pour les individus de changer de stratégie ; en d'autres termes, le modèle n'incorpore pas les mutations. Dans le cas discret, l'équation du réplicateur peut être complétée en introduisant une matrice stochastique<sup>13</sup> de mutation  $\mathcal{Z} = (z_{ij})$ , dont le terme  $z_{ij}$  correspond à la probabilité que le type  $i$  mute en type  $j$ .

L'équation du réplicateur-mutateur devient alors :

$$g'_i = \sum_{j=1}^n w_j(\mathbf{g})g_j z_{ji} - g_i \bar{w}(\mathbf{g}).$$

Si l'on passe à une version continue du trait, nous retrouvons une EDP d'évolution, prenant la forme générique suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \mathcal{M}[u] + \mathcal{S}[u]. \quad (2.17)$$

L'opérateur  $\mathcal{M}$  représente les mutations et peut être de nature locale (laplacien) ou non-locale (laplacien fractionnaire ou noyau de convolution).

<sup>13</sup> Une matrice est dite stochastique si elle est carrée, si toutes ses entrées sont des nombres compris entre 0 et 1 et si la somme de chaque ligne vaut 1.

### 3.2 Valeur sélective linéaire et terme de mutation local

L'équation du réplicateur-mutateur avec espace de trait unidimensionnel, terme de mutation local et valeur sélective linéaire, s'écrit :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(t, x) \left( x - \int_{-\infty}^{+\infty} y u(t, y) dy \right). \quad (2.18)$$

Le caractère bien posé du problème de Cauchy fut établi par Alfaro et Carles dans [3]. Ils donnèrent une expression explicite de la solution en reliant (2.18) à l'équation de la chaleur, à l'aide d'un changement de variable basé sur la formule de Avron-Herbst généralisée<sup>14</sup>.

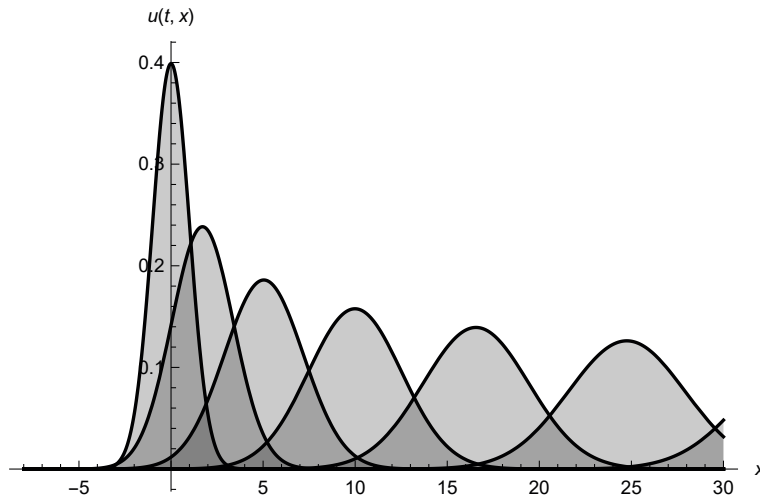


Fig. 2.8: Solution Gaussienne du modèle (2.18).

Nous choisissons de présenter ici une étude de l'équation (2.18) par la méthodologie CGF développée dans [72].

L'équation satisfaite par la CGF  $C$  est :

$$\frac{\partial C}{\partial t}(t, z) = \sigma^2 z^2 + \frac{\partial C}{\partial z}(t, z) - \partial_z C(t, 0),$$

ou de manière équivalente,

$$\frac{\partial C}{\partial t}(t, z) - \frac{\partial C}{\partial z}(t, z) = \sigma^2 z^2 - \partial_z C(t, 0) \quad (2.19)$$

<sup>14</sup> Initialement appliquée dans le contexte dispersif de l'équation de Schrödinger avec potentiel de Stark [26], modélisant l'évolution de particules soumis à un champ électrique.

Ainsi, la solution du problème de Cauchy s'écrit :

$$\begin{aligned} C(t, z) &= C_0(z + t) + \int_0^t \sigma^2 (z + t - \tau)^2 - \bar{u}(\tau) \, ds \\ &= C_0(z + t) + \sigma^2 \left( \frac{t^3}{3} + t^2 z + tz^2 \right) - \int_0^t \bar{u}(\tau) \, d\tau. \end{aligned}$$

En dérivant cette dernière équation par rapport à  $z$  et en évaluant le résultat en  $z = 0$ , nous obtenons :

$$\bar{u}(t) = C'_0(t) + \sigma^2 t^2. \quad (2.20)$$

Finalement, en revenant à la solution de l'équation de transport, s'exprime uniquement comme fonction de la donnée initiale,

$$\begin{aligned} C(t, z) &= C_0(z + t) + \sigma^2 \left( \frac{t^3}{3} + t^2 z + tz^2 \right) - \int_0^t (C'_0(\tau) + \sigma^2 \tau^2) \, d\tau \\ &= \sigma^2 (t^2 z + tz^2) + C_0(z + t) - \int_0^t C'_0(\tau) \, d\tau \\ &= \sigma^2 (t^2 z + tz^2) + C_0(z + t) - C_0(t). \end{aligned}$$

**Remarque 3.1** *L'expression du terme non-local (2.20) était déjà présente sous forme explicite dans [3, Corollary 3.], mais à ce moment là, son expression algébrique n'avait pas été interprétée à l'aide de la CGF.*

Finissons cette section en disant que le cas d'une valeur sélective quadratique  $\mathcal{W}(x) = \pm x^2$  et terme de mutation local fut étudié par Alfaro et Carles [3, 4] en employant une approche basée sur la transformée de lens. Par ailleurs, les techniques sur les fonctions génératrices des cumulants s'appliquent aussi.

## CHAPITRE 3

# Résultats

---

Dans ce chapitre, nous résumons nos principaux résultats, correspondants aux travaux [6] et [7] dont le contenu est repris de manière détaillée dans les chapitres 4 et 5 respectivement. Nous souhaitons présenter dans ce chapitre l'heuristique des résultats d'une manière aussi simple que possible, quitte à perdre en rigueur.

### 1 Réplicateur-mutateur avec fonction de sélection confinante

Nous nous intéressons à l'équation du réplicateur-mutateur avec espace de trait unidimensionnel et non-borné ( $\mathbb{R}$ ), terme de mutation local et valeur sélective  $\mathcal{W}(x)$  confinante. Le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left( \mathcal{W}(x) - \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy \right), \\ u|_{t=0} = u_0. \end{cases} \quad (3.1)$$

Inspirés par les travaux [3, 4] traitant les cas  $\mathcal{W}(x) = x$  et  $\pm x^2$ , nous avons cherché à étendre, pour des termes de sélection  $\mathcal{W}(x)$  plus généraux, les résultats sur le caractère bien posé du problème de Cauchy et le comportement en temps long de la solution. L'approche employée dans les articles [3, 4] exploite un changement de variable<sup>1</sup> inversible permettant de réduire (3.1) à l'équation de la chaleur avec même donnée initiale ; ce qui permet de donner la formule explicite des solutions et d'établir le comportement en temps long de cette dernière.

Dans le cas  $\mathcal{W}(x) = -x^2$ , Alfaro et Carles [4] montrent, pour une large classe de données initiales, que la solution converge en temps long vers une Gaussienne centrée à l'origine. Le lien entre la Gaussienne et le terme quadratique  $-x^2$  est bien connu en mécanique quantique : pour

---

<sup>1</sup> Basé sur une adaptation la transformée des lentilles généralisée pour l'équation de Schrödinger.

un potentiel harmonique  $\mathcal{V}(x) = x^2$ , elle correspond à l'état de plus basse énergie, c'est-à-dire à la fonction propre  $\phi_0$ , associée à la plus petite valeur propre  $\lambda_0$ , de l'opérateur Hamiltonien<sup>2</sup>  $\mathcal{H} := -\hbar^2 \partial_x^2 + V$ ,

$$\mathcal{H}\phi_0 = \lambda_0\phi_0.$$

Le potentiel  $\mathcal{V}(x) = x^2$  est un exemple de potentiel confinant, c'est-à-dire, satisfaisant  $\mathcal{V}(x) \rightarrow +\infty$  lorsque  $|x| \rightarrow +\infty$ . En mécanique quantique, les potentiels confinants permettent de décrire l'évolution de particules quantiques soumises à un champ de force externe qui les empêche de s'échapper à l'infini ; par conséquent, les particules ont une forte probabilité de présence dans une région spatiale limitée.

La recherche de solutions stationnaires<sup>3</sup> pour les équations d'évolution est importante puisque celles-ci décrivent, souvent, les états asymptotiques du problème dépendant du temps associé [9]. Si l'on cherche  $\Phi = \Phi(x)$ , solution stationnaire de (3.1), nous voyons que  $\Phi$  satisfait

$$-\sigma^2 \frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} - \mathcal{W}(x)\Phi(x) = \left( \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x)\Phi(x) dx \right) \Phi(x).$$

Nous reconnaissons immédiatement le membre de gauche comme étant l'opérateur Hamiltonien  $\mathcal{H}$  avec potentiel  $\mathcal{V}(x) = -\mathcal{W}(x)$ . Il est donc clair que  $\Phi$  ne peut être solution stationnaire de (3.1) qu'à la condition que celle-ci soit une fonction propre de  $\mathcal{H}$ , associée à la valeur propre

$$\lambda = \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x)\Phi(x) dx.$$

Notre premier résultat concerne l'existence et l'unicité de la solution  $u = u(t, x)$  pour le problème (3.1). La preuve de ce théorème<sup>4</sup> exploite fortement une décomposition hilbertienne de la solution dans la base formée par les fonctions propres  $\{\phi_k\}_{k \geq 0}$  de l'opérateur de Schrödinger

$$\mathcal{H}_\sigma := -\sigma^2 \frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} - \mathcal{W}(x).$$

Il est d'usage en mécanique quantique de normaliser les fonctions propres comme suit :

$$\mathcal{H}\phi_k = \lambda_k\phi_k, \quad \|\phi_k\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1.$$

Les propriétés spectrales des opérateurs de Schrödinger  $\mathcal{H}_\sigma$  dépendent fortement du potentiel  $-\mathcal{W}$  étudié et l'existence de fonctions propres

<sup>2</sup>  $\hbar$  est la constante de Planck réduite.

<sup>3</sup> Indépendantes du temps.

<sup>4</sup> Théorème 3.4 page 57.

n'est pas garanti systématiquement. En dimension infinie le spectre des opérateurs est plus riche qu'en dimension finie [11] [40] [59] [89]. Par la suite, nous travaillerons uniquement avec des opérateurs avec spectre purement discret, conséquence d'avoir considéré des potentiels confinants.

Nous allons décomposer la solution de (3.1) à l'aide des fonctions propres  $\{\phi_k\}_{k \geq 0}$  et nous aurons besoin des estimations sur les normes  $L^1$  et  $L^1$  à poids des fonctions propres, permettant de prouver la convergence forte de la série hilbertienne définissant la solution.

De par son interprétation biologique<sup>5</sup>, nous allons nous restreindre à des conditions initiales positives, bornées et de masse unitaire :

$$u_0 \geq 0, \quad \int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx = 1, \quad u_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$$

et toute condition satisfaisant ces conditions sera dite admissible<sup>6</sup>.

Pour une donnée initiale admissible, nous allons définir une solution de (3.1) dans un sens faible. Avant de détailler la formulation faible, remarquons que, formellement, l'équation (3.1) peut être transformée en une équation parabolique linéaire :

$$\begin{cases} \partial_t v = \sigma^2 \partial_x^2 v + \mathcal{W}(x)v \\ v(0, x) = u_0(x) \end{cases}$$

grâce au changement de variable :

$$v(t, x) := u(t, x) \exp\left(\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau\right).$$

Nous démontrons l'inversibilité de ce changement de variable, permettant alors d'écrire la solution sous la forme :

$$u(t, x) = \frac{v(t, x)}{m_v(t)}, \quad m_v(t) := \int_{\mathbb{R}} v(t, x) dx > 0.$$

Nous voyons donc qu'il suffit de résoudre l'équation sur  $v$  pour résoudre celle sur  $u$ . L'équation sur  $v$  pourrait se traiter naturellement par une méthode de séparation de variables : on cherche alors  $v(t, x) = Y(t)X(x)$ , solution de  $\partial_t v = \sigma^2 \partial_x^2 v + \mathcal{W}(x)v$ . Ainsi, pour une certaine constante  $\lambda$ ,  $X$  et  $Y$  satisfont :

$$\begin{cases} -\sigma^2 X''(x) - \mathcal{W}(x)X(x) = \lambda X(x) \\ Y'(t) = \lambda Y(t). \end{cases}$$

<sup>5</sup> On rappelle que  $u(t, x)$  dénote la densité de population à l'instant  $t$  et pour la valeur de trait  $x$ .

<sup>6</sup> Définition 3.2 page 56.

Nous reconnaissons alors  $X$  comme une fonction propre de l'opérateur de Schrödinger,  $\lambda$  sa valeur propre associée, et  $Y(t) \simeq e^{\lambda t}$  une fonction exponentielle faisant intervenir cette même valeur propre. La preuve que nous donnons emploie le théorème de Lions sur les équations paraboliques, donnant une solution faible  $v$ , sous forme de somme hilbertienne ; puis nous montrons, grâce à des estimations<sup>7</sup> sur différentes normes des fonctions propres – ayant un intérêt mathématique en soi – que la série définissant  $v$  converge non seulement dans  $L^2$  mais également ponctuellement en espace ; plus précisément nous démontrons :

**Théorème 1.1**

Soit  $\mathcal{W}$ , une fonction confinante, à croissance polynomiale à l'infini. Pour toute fonction  $u_0$ , bornée, positive, de masse unitaire, il existe une unique solution  $u = u(t, x)$  du problème de Cauchy

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left( \mathcal{W}(x) - \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy \right), \\ u|_{t=0} = u_0, \end{cases} \quad (3.2)$$

de plus cette solution est  $\mathcal{C}^\infty((0, +\infty) \times \mathbb{R})$  et est donnée par

$$u(t, x) = \frac{\sum_{k=0}^{+\infty} (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} \phi_k(x) e^{-\lambda_k t}}{\sum_{k=0}^{+\infty} (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} m_k e^{-\lambda_k t}}, \quad t > 0, x \in \mathbb{R}, \quad (3.3)$$

où  $(\lambda_k, \phi_k)$  sont les valeurs et fonctions propres de l'opérateur de Schrödinger

$$\mathcal{H} := -\sigma^2 \frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} - \mathcal{W}(x),$$

$$\text{et } m_k = \int_{\mathbb{R}} \phi_k(x) dx.$$

En raison du caractère confinant de la fonction de sélection, le spectre de l'opérateur  $\mathcal{H}$  est purement discret et les valeurs propres satisfont les inégalités :

$$\lambda_0 < \lambda_1 \leq \dots \leq \lambda_n \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{} +\infty.$$

<sup>7</sup> Propositions 2.8, 2.11 et 2.12 pages 51 et 53.

Cette propriété permet d'établir<sup>8</sup> la convergence, quand  $t \rightarrow +\infty$ , de la solution vers la fonction propre principale<sup>9</sup> (normalisée  $L^1$ )  $\phi_0$ . Précisément, nous avons :

**Corollaire 1.1** *Soit  $\mathcal{W}$ , une fonction confinante, à croissance polynomiale à l'infini. Pour toute fonction  $u_0$ , bornée, positive, de masse unitaire, l'unique solution  $u = u(t, x)$  du problème de Cauchy (3.2), converge vers la fonction propre principale  $\phi_0$  de l'opérateur  $\mathcal{H} = -\sigma^2 \partial_x^2 - \mathcal{W}(x)$ , divisée par sa masse  $m_0 := \int_{\mathbb{R}} \phi_0(x) dx$ . Précisément, pour tout  $1 \leq p \leq +\infty$ ,*

$$u(t, \cdot) - \frac{\phi_0(\cdot)}{m_0} \xrightarrow{L^p(\mathbb{R})} 0, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

## 2 Deux modèles densité-dépendants

Les modèles étudiés jusqu'à présent considèrent des fonctions sélectives dépendantes uniquement de la valeur du trait  $\mathcal{W} = \mathcal{W}(x)$ . Cette hypothèse est relativement restrictive et les biologistes insistent sur l'importance d'introduire une dépendance dans la densité  $u$  de la valeur sélective  $\mathcal{W}$ . Cette différence entre les modèles densité-dépendants et ceux densité-indépendants a déjà été évoquée dans le cas d'un espace de traits discret (comparer les équations (2.2) avec (2.3)).

Dans le chapitre 5 nous nous intéressons aux deux modèles, densité-dépendants, suivants :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t, x) + u(t, x) \left( \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)} \right) \\ u|_{t=0} = u_0, \end{cases} \quad (3.4)$$

et

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \bar{x}(t) \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(t, x) + v(t, x)(x - \bar{x}(t)) \\ v|_{t=0} = v_0. \end{cases} \quad (3.5)$$

Nous verrons que les solutions de ces deux modèles sont reliées par le paramétrage  $v(t, x) = u(\varphi(t), x)$ , avec  $\varphi$  solution de :

<sup>8</sup> Corollaire 3.5 page 61.

<sup>9</sup> Connue en mécanique quantique sous le nom d'état fondamental ou de plus basse énergie.

$$\begin{cases} \varphi' = \bar{u}(\varphi) \\ \varphi(0) = 0, \end{cases} \quad (3.6)$$

où  $\bar{u}(t) = \int_{\mathbb{R}} xu(t, x) dx$ .

Le modèle (3.5) correspond à l'équation du réplicateur-mutateur avec valeur sélective linéaire, à la différence que dans ce modèle le coefficient de mutation est, à chaque instant de temps, proportionnel au trait moyen  $\bar{x}$  présent dans la population. Ainsi, le cas échéant où  $\bar{x}(t)$  grandit au cours du temps, la solution diffusera de plus en plus vite. Rappelons que dans le cas où le taux de mutation est constant [3], la solution partant d'une condition initiale à support compact converge en temps long et uniformément en espace vers un profil Gaussien et que  $\bar{x}(t) \sim t^2$ . Ceci contraste avec le modèle (3.5) où le trait moyen croît exponentiellement en temps  $\bar{x}(t) \sim e^t$ .

De même que pour les modèles présentés dans le chapitre 2, les solutions Gaussiennes donnent une bonne intuition de la dynamique globale du problème de Cauchy. En partant d'une Gaussienne centrée en  $m_0$  et de variance  $a_0^{-1}$ , nous montrons différents comportements de la solution : le premier cas,  $m_0 < -(a_0\sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ , correspond à un phénomène de concentration, en temps fini<sup>10</sup>  $T^* < +\infty$ , vers une masse de Dirac. La deuxième possibilité, pour  $m_0 = -(a_0\sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ , concerne la convergence vers une masse de Dirac en temps infini. La troisième possibilité arrive lorsque  $m_0 > -(a_0\sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ , les solutions Gaussiennes sont globales en temps. De plus la moyenne et la variance tendent vers l'infini quand  $t \rightarrow +\infty$ , ce qui correspond un « aplatissement » de la solution.

Il est tout de même intéressant de remarquer que les explosions des solutions dans les deux premiers cas, sont résultats d'un phénomène d'« anti-diffusion » de la solution. En effet, puisque la condition initiale est trop « chargée » du côté négatif, la moyenne  $\bar{x}(t)$  est négative, donnant alors un coefficient de diffusion négatif, d'où le phénomène de concentration. De manière similaire, pour  $0 > m_0 > -(a_0\sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ , les solutions sont suffisamment chargées sur la gauche pour anti-diffuser mais pas trop pour gagner sur le terme de sélection. Ainsi, la solution se concentre sur un petit temps puis, dès que  $\bar{x}$  redevient positif, la solution diffuse. Voir Figure 5.5 p. 94.

Notre manière de procéder dans l'étude des modèles (3.4) et (3.5) consiste à démontrer l'existence et l'unicité de la solution de (3.4), au moyen

<sup>10</sup>  $T^* = \frac{1}{2\sqrt{2\sigma^2}} \ln \left( \frac{2a_0m_0\sqrt{\sigma^2} - \sqrt{2}}{2a_0m_0\sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}} \right)$ .

d'une stratégie mixte, employant des idées issues de [3] et [72], puis à transporter ces propriétés au modèle (3.5) grâce au reparamétrage (3.6).

L'idée est la suivante : si l'on cherche à appliquer la réduction à l'équation de la chaleur comme dans [3], nous nous apercevons que l'expression mise en jeu nécessite de connaître  $\bar{u}$  au préalable. C'est alors que l'on exploite la fonction génératrice des cumulants, donnant accès à une expression implicite de  $\bar{u}$ . Cette expression implicite s'écrit sous forme d'une équation de point fixe. Nous pouvons alors montrer que ce point fixe existe et est unique, donnant ainsi l'expression de la solution  $u$ . De cette approche, nous dérivons une méthode numérique permettant de faire des simulations de la solution et, dans certains cas, de donner l'expression analytique de celle-ci. Nous démontrons :

**Théorème 2.1** *Soit  $u_0$  une fonction bornée, positive de masse unitaire et décroissant à l'infini plus vite que toute exponentielle. Il existe une unique solution globale de (3.4). De plus, le trait moyen  $\bar{u}(t)$  est donné comme l'unique solution de :*

$$\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) ds}$$

où  $m_0 = \int_{\mathbb{R}} x u_0(x) dx > 0$  et  $C_0(z) := \ln \left( \int_{\mathbb{R}} u_0(x) e^{zx} dx \right)$ ,  $z \geq 0$ , est la fonction génératrice des cumulants de  $u_0$ .

De plus,  $u(t, x)$  est donnée par :

$$u(t, x) = w \left( t, x + 2 \int_0^t \int_0^s \frac{\sigma^2 d\tau ds}{\bar{u}(\tau)} \right) e^{-t+x \int_0^t \frac{ds}{\bar{u}(s)} + \int_0^t \sigma^2 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right)^2 ds}$$

avec  $w = w(t, y)$  solution de l'équation de la chaleur

$$\partial_t w = \sigma^2 \partial_y^2 w,$$

avec condition initiale  $u_0$ .

Nous nous intéressons ensuite au comportement en temps long de la solution. Nos estimations permettent de suivre la vitesse de déplacement de la solution ainsi que son étalement. En particulier nous démontrons :

**Corollaire 2.1 (Comportement en temps long)** Soit  $u_0$ , une fonction bornée, positive de masse unitaire. La moyenne  $\bar{u}(t)$  de la solution globale  $u$  satisfait :

$$\bar{u}(t) \begin{cases} \geq \sqrt{2\sigma^2} t & \text{dans tous les cas} \\ \sim \sqrt{2\sigma^2} t & \text{si } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty, \end{cases}$$

et, dans tous les cas,

$$\int_0^{+\infty} \frac{1}{\bar{u}(y)} dy = +\infty. \quad (3.7)$$

La variance  $\mathbb{V}(t)$  vérifie :

$$\mathbb{V}(t) = \begin{cases} \geq 2\sigma^2 t & \text{dans tous les cas} \\ \sim 2\sigma^2 t & \text{si } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty. \end{cases}$$

Nous voyons donc que le trait moyen  $\bar{x}$  croît au moins linéairement. Par ailleurs, (3.7) donne une estimation supérieure de la croissance du trait moyen  $\bar{u}$ . Par exemple, (3.7) implique que cette dernière ne peut pas être quadratique.

Nous pouvons revenir maintenant au cas de l'équation sur  $v$ . Nous avons que  $\bar{v}(t) = \bar{u}(\varphi(t))$ . Or par le corollaire  $\bar{u}$  croît au moins linéairement en  $t$ , ce qui implique que  $\varphi$  croît au moins exponentiellement, et par (3.6)  $\bar{v}$  croît aussi exponentiellement. Nous pouvons donc contraster le comportement du trait moyen dans ce cas avec celui dans cas [3], correspondant à une croissance quadratique du trait moyen.

Bien que la solution de (3.5) puisse être retrouvée par le reparamétrage  $\varphi$ , en particulier le trait moyen  $\bar{v}$ , nous souhaitons montrer une deuxième approche pour accéder à  $\bar{v}$ , faisant intervenir une équation de renouvellement.

Partons de l'équation sur  $v$  :

$$\frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \bar{x}(t) \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(t, x) + v(t, x)(x - \bar{x}(t)),$$

alors l'équation satisfaite par la CGF  $C = C(t, z)$  est :

$$\partial_t C(t, z) - \partial_z C(t, z) = \partial_z C(t, 0) \vartheta(z). \quad (3.8)$$

où  $\vartheta(z) := \sigma^2 z^2 - 1$ . De plus,  $\bar{v}(t) = \partial_z C(t, 0)$  et puisque :

$$\int_{\mathbb{R}} v(t, x) dx = 1,$$

la condition  $C(t, 0) = 0$  doit être satisfaite pour tout  $t \geq 0$ .

Ainsi,  $C$  est solution de :

$$\begin{cases} \partial_t C(t, z) - \partial_z C(t, z) = \partial_z C(t, 0) \vartheta(z) \\ C(0, z) = C_0(z) \\ C(t, 0) = 0. \end{cases} \quad (3.9)$$

La solution de cette équation de transport est alors :

$$C(t, z) = C_0(z + t) + \int_0^t \partial_z C(\tau, 0) \vartheta(z - \tau + t) d\tau.$$

En dérivant par rapport à  $z$  et en évaluant en  $z = 0$ , nous arrivons à :

$$\bar{v}(t) = C'_0(t) + \int_0^t \bar{v}(\tau) \vartheta'(t - \tau) d\tau. \quad (3.10)$$

En employant la même notation pour  $\bar{v}$  et  $\bar{v} \mathbb{1}_{\mathbb{R}_+^*}$ , et pour  $\text{Id}$  et  $\text{Id} \mathbb{1}_{\mathbb{R}_+^*}$ , en multipliant par  $\mathbb{1}_{\mathbb{R}_+^*}(\cdot)$ , alors :

$$(\bar{v} \star \text{Id})(t) = \int_{\mathbb{R}} \bar{v}(\tau)(t - \tau) d\tau = \int_0^t \bar{v}(\tau)(t - \tau) d\tau,$$

il s'ensuit que, pour tout  $t \geq 0$ , l'équation (3.10) se réécrit comme une équation de renouvellement :

$$\bar{v} = C'_0 + (\vartheta' \star \bar{v}),$$

dont la solution est :

$$\bar{v}(t) = \left( \sum_{j=0}^{\infty} (\vartheta')^{(\star j)} \star C'_0 \right)(t) = C'_0(t) + \left( \sum_{j=1}^{\infty} (\vartheta')^{(\star j)} \star C'_0 \right)(t).$$

Comme  $\vartheta'(z) = 2\sigma^2 z$ , nous avons alors :

$$(\vartheta')^{(\star j)}(t) = (2\sigma^2 \text{Id})^{(\star j)}(t) = \frac{(2\sigma^2)^j}{(2j - 1)!} t^{2j-1},$$

nous pouvons alors définir :

$$\Psi(t) := \left( \sum_{j=1}^{\infty} (\vartheta')^{(\star j)} \right)(t) = \sqrt{2\sigma^2} \sinh\left(\sqrt{2\sigma^2} t\right),$$

d'où finalement,

$$\bar{v}(t) = C'_0(t) + (\Psi \star C'_0)(t).$$

Nous pouvons alors donner l'expression explicite de  $\bar{v}$  pour quelques conditions initiales particulières.

1. **Heaviside** : Pour  $a > 0$ , on considère  $v_0 = \delta_a$ ,  $C_0(z) = az$ , conduisant alors à  $\bar{v}(t) = a \cosh(\sqrt{2\sigma} t)$ . Formellement, ceci revient à passer à la limite  $a_0 \rightarrow +\infty$  dans la formule des solutions Gaussiennes.
2. **Gaussienne** : Soient  $m_0 > 0$ ,  $a_0 > 0$

$$v_0(x) = \sqrt{\frac{a_0}{2\pi}} e^{-\frac{a_0}{2}(x-m_0)^2}.$$

La CGF est alors :

$$C_0(z) = \frac{z^2}{2a_0} + m_0 z.$$

Et finalement :

$$\begin{aligned} \bar{v}(t) &= \frac{t}{a_0} + m_0 + (\Psi \star C'_0)(t) \\ &= m_0 \cosh(\sqrt{2\sigma^2} t) + \frac{1}{a_0 \sqrt{2\sigma^2}} \sinh(\sqrt{2\sigma^2} t). \end{aligned}$$

**Remarque 2.2** Cette expression peut être retrouvée grâce au reparamétrage  $\varphi$ . En effet, en partant de la même condition initiale Gaussienne,

$$\begin{cases} \varphi' = \sqrt{2\sigma^2 \varphi^2 + \frac{2}{a_0} \varphi + m_0^2} \\ \varphi(0) = 0. \end{cases}$$

Ce problème de Cauchy se résout en :

$$\begin{aligned} \varphi(t) &= -\frac{1}{4} \frac{(-2\sqrt{2} \operatorname{sgn}(m_0) a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} - 2a_0^2 \sigma^2 m_0^2 - 1) e^{\sqrt{2} t \sqrt{\sigma^2}}}{a_0 \sigma^2 (\sqrt{2} \operatorname{sgn}(m_0) a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + 1)} \\ &\quad - \frac{1}{4} \frac{(2a_0^2 \sigma^2 m_0^2 - 1) e^{-\sqrt{2} t \sqrt{\sigma^2}}}{a_0 \sigma^2 (\sqrt{2} \operatorname{sgn}(m_0) a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + 1)} \\ &\quad - \frac{1}{4} \frac{2\sqrt{2} \operatorname{sgn}(m_0) a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + 2}{a_0 \sigma^2 (\sqrt{2} \operatorname{sgn}(m_0) a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + 1)}, \end{aligned}$$

ce qui permet de retrouver l'expression :

$$\bar{v}(t) = \frac{(2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}) e^{\sqrt{2\sigma^2} t}}{4a_0 \sqrt{\sigma^2}} - \frac{(-2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}) e^{-\sqrt{2\sigma^2} t}}{4a_0 \sqrt{\sigma^2}}.$$

Il est alors facile de voir que ces deux expressions de  $\bar{v}$  sont équivalentes.

***II***

***Modèles non-locaux en  
dynamique évolutive***



## CHAPITRE 4

# Replicator-mutator model with confining fitness on the real line

---

Le contenu de ce chapitre reprend le travail [6] réalisé en collaboration avec Matthieu Alfaro\*, accepté pour publication dans *Journal of Dynamics and Differential Equations*.

\*IMAG, Université de Montpellier, CNRS, France.

### Sommaire

---

1	Introduction . . . . .	44
2	Some spectral properties . . . . .	47
3	Well-posedness and long time behaviour . . . . .	55
4	Branching or not . . . . .	63
5	Discussion . . . . .	71

---

## 1 Introduction

IN THIS CHAPTER we first study the existence, uniqueness and long time behaviour of solutions  $u = u(t, x)$ ,  $t > 0$ ,  $x \in \mathbb{R}$ , to the integro-differential Cauchy problem

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left( \mathcal{W}(x) - \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy \right), \\ u|_{t=0} = u_0, \end{cases} \quad (4.1)$$

which serves as a model for the dynamics of adaptation, and where  $\mathcal{W}$  is a confining fitness function (see below for details). Next, we enquire on the possibility, depending on the function  $\mathcal{W}$  and the parameter  $\sigma > 0$ , for a solution to split from *uni-modal* to *multi-modal* shape, thus reproducing *evolutionary branching*.

The above equation is referred to as a *replicator-mutator* model, and was introduced by Kimura [65]. In this context,  $u(t, x)$  represents the density of a population (at time  $t$  and per unit of phenotypic trait) on a one-dimensional phenotypic trait space. The function  $\mathcal{W}(x)$  represents the *fitness* of the phenotype  $x$  and models the individual reproductive success; thus the non-local term

$$\bar{u}(t) := \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy$$

stands for the mean fitness at time  $t$ . Under the constraint of constant mass  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx = 1$ , the replicator dynamics is given by

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u \left( \mathcal{W}(x) - \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy \right). \quad (4.2)$$

In order to take into account evolutionary phenomena, mutations are typically modelled by integral operators [20, 22], [44], [65], [66]. In some situations, discussed e.g. in [23, Chapter VI, subsection 6.4], these operators can be approximated by the local diffusion operator  $\sigma^2 \partial_x^2$ , where  $\sigma^2$  is the product of the mutation rate per gene per generation and of the variance of the (symmetric) mutation kernel [65]. As a result, we obtain the integro-differential equation in (4.1). We refer to the recent paper [107] for a rigorous derivation of the replicator-mutator problem (4.1) from individual based models.

Equation (4.1) is supplemented with a non-negative and bounded, initial data  $u_0(\cdot) \geq 0$  such that  $\int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx = 1$ , so that, *formally*,  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx = 1$  for later times. Indeed, integrating formally (4.1) over  $x \in \mathbb{R}$ , the total mass

$$M(t) := \int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx,$$

solves the initial value problem

$$\frac{d}{dt}M(t) = (1 - M(t)) \bar{u}(t), \quad M(0) = 1.$$

Hence, by Gronwall's lemma,  $M(t) = 1$ , as long as  $\bar{u}(t)$  is meaningful.

The case of linear fitness function,  $\mathcal{W}(x) = x$ , was considered by Tsimring, Levine and Kessler in [106], where they propose a mean-field theory for the evolution of RNA virus population. However, little was known concerning existence and behaviours of solutions. Let us here mention the main result of Biktashev [13]: for compactly supported initial data, solutions converge, as  $t$  goes to infinity, to a Gaussian profile, where the convergence is understood in terms of the moments of  $u(t, \cdot)$ . In a recent paper [3], Alfaro and Carles proved that, thanks to a tricky change of unknown based on the Avron-Herbst formula (coming from quantum mechanics), equation (4.1) can be reduced to the heat equation. This enables to compute the solution explicitly and describe contrasted behaviours depending on the tails of the initial datum: either the solution is global and tends, as  $t$  tends to infinity, to a Gaussian profile which is centred around  $x(t) \sim t^2$  (acceleration) and is flattening (extinction in infinite horizon), or the solution becomes extinct in finite time (or even immediately) thus contradicting the conservation of the mass, previously formally observed.

For quadratic fitness functions,  $\mathcal{W}(x) = \pm x^2$ , it turns out that the equation can again be reduced to the heat equation [4], up to an additional use of the generalized lens transform of the Schrödinger equation. In the case  $\mathcal{W}(x) = x^2$ , for any initial data, there is extinction at a finite time which is always bounded from above by  $T^* = \frac{\pi}{4\sigma}$ . Roughly speaking, both the right and left tails quickly enlarge, so that, in order to conserve the mass, the central part is quickly decreasing. Then the non-local mean fitness term  $\int_{\mathbb{R}} y^2 u(t, y) dy$  becomes infinite very quickly and equation (1) becomes meaningless (extinction). On the other hand, when  $\mathcal{W}(x) = -x^2$ , for any initial data, the solution is global and tends, as  $t$  tends to infinity, to a universal stationary Gaussian profile.

The aforementioned cases  $\mathcal{W}(x) = x$  and  $\mathcal{W}(x) = x^2$  share the property of being unbounded from above, meaning that some phenotypes are infinitely well-adapted. This unlimited growth rate of  $u(t, x)$  in (4.1) yields rich mathematical behaviours (acceleration, extinction) but is not admissible for biological applications. To deal with such a problem, for

the linear fitness case, some works consider a “cut-off version” of (4.1) at large  $x$ : [92], [101], [106], or provide a proper stochastic treatment for large phenotypic trait region [91].

On the other hand,  $\mathcal{W}(x) = -x^2$  is referred to as a confining fitness function, typically preventing extinction phenomena. This quadratic confining case was the focus of earlier works on the replicator-mutator equation and some of its variants, see [20], [44], [65], [66], among others. However, it does not suffice to take into account more realistic cases for which fitness functions are defined by a linear combination of two components (e.g. birth and death rates), each maximized by different optimal values of the underlying trait, a typical case being  $\mathcal{W}(x) = x^2 - x^4$ .

Our main goal is thus to provide a rigorous treatment of the Cauchy problem (4.1) when the fitness function  $\mathcal{W}$  is confining. For a relatively large class of such fitness functions, we prove well-posedness, and show that the solution of (4.1) converges to the principal eigenfunction (or ground state) of the underlying Schrödinger operator divided by its mass. This result is related to that of Bürger [22], see also [21] for a discrete time setting. Nonetheless, Bürger considered mutation kernels and used the theory of strongly continuous semigroups, whereas we consider the diffusive equation (4.1) and use tools from linear Schrödinger theory. This requires rather non-standard estimates on the eigenelements that we believe to be interesting by themselves. Also, from a modelling perspective, we enquire on the conditions that enable to reproduce *evolutionary branching*, consisting of the spontaneous splitting from uni-modal to multi-modal distribution of the trait.

Such splitting phenomena have long been discussed and analysed in different frameworks, see e.g. [70] via Hamilton-Jacobi techniques, [108] within finite populations, or [67] for a Lotka-Volterra system in a bounded domain. In a replicator-mutator context, let us notice that, while branching in (4.1) is mainly induced by the fitness function, it was recently obtained in [49] through different means. Precisely, the authors study the case of linear fitness  $\mathcal{W}(x) = x$  but non-local diffusion  $J \star u - u$  (mutation kernel), namely

$$\frac{\partial u}{\partial t} = J \star u - u + u \left( x - \int_{\mathbb{R}} y u(t, y) dy \right).$$

Their approach, [49], [73], is based on *Cumulant Generating Functions* (CGF): it turns out that the CGF satisfies a first order non-local partial differential equation that can be explicitly solved, thus giving access to many informations such as mean trait, variance, position of the leading

edge. When a purely deleterious mutation kernel  $J$  balances the infinite growth rate of  $\mathcal{W}(x) = x$ , they reveal some branching scenarios.

The paper is organised as follows. In Section 2 we present the underlying linear material. In Section 3 we prove the well-posedness of the Cauchy problem associated to (4.1). We also provide an explicit expression of the solution and studies its long time behaviour. In Section 4 we discuss, through rigorous details or numerical explorations, the conditions on the shape of the fitness function  $\mathcal{W}$  and on the mutation parameter  $\sigma > 0$  for branching phenomenon to occur. Finally, we briefly conclude in Section 5.

## 2 Some spectral properties

In this section, we present some linear material. We first quote some very classical results [1], [41], [54], [55], [56], [89], [105] for Schrödinger operators, and then prove less standard estimates on the eigenfunctions, which are crucial for later analysis.

### 2.1 Confining fitness functions and eigenvalues properties

Confining fitness functions tend to  $-\infty$  at infinity. In quantum mechanics, this corresponds to potentials describing the evolution of quantum particles subject to an external field force that prevents them from escaping to infinity, that is, particles have a high probability of presence in a bounded spatial region. See Figure 4.1.



Fig. 4.1: *Example of a confining fitness function.*

**Assumption 2.1 (Confining fitness function)** *The fitness function  $\mathcal{W}$  is continuous and confining, that is*

$$\lim_{|x| \rightarrow \infty} \mathcal{W}(x) = -\infty.$$

**Proposition 2.2 (Spectral basis)** *Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.1. Then the operator*

$$\mathcal{H} := -\sigma^2 \frac{d^2}{dx^2} - \mathcal{W}(x) \quad (4.3)$$

*is essentially self-adjoint on  $\mathcal{C}_c^\infty(\mathbb{R})$ , and has discrete spectrum: there exists an orthonormal basis  $\{\phi_k\}_{k \in \mathbb{N}}$  of  $L^2(\mathbb{R})$  consisting of eigenfunctions of  $\mathcal{H}$ :*

$$\mathcal{H}\phi_k = \lambda_k \phi_k, \quad \|\phi_k\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1,$$

*with corresponding eigenvalues*

$$\lambda_0 < \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_k \rightarrow +\infty,$$

*of finite multiplicity.*

**Remark 2.3** *Proposition 2.2 is a classical result [89], [103, Chapter 3, Theorem 1.4 and Theorem 1.6] for Schrödinger operators with confining potential  $V_{\text{conf}}(x) = -\mathcal{W}(x)$ . In this paper, the minus sign is due to the biological interpretation of the fitness function  $\mathcal{W}$ .*

In the quantum mechanics terminology,  $\phi_0$  is known as the *ground state*, corresponding to the bound-state of minimal energy  $\lambda_0$ . In this paper we refer to the couple  $(\phi_0, \lambda_0)$  indistinctly as ground state/ground state energy or as principal eigenfunction/principal eigenvalue.

The principal eigenvalue  $\lambda_0$  can be characterized by the variational formulation

$$\lambda_0 = \inf \left\{ \mathcal{E}(u) : u \in \mathcal{C}_c^\infty(\mathbb{R}), \|u\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1 \right\}, \quad (4.4)$$

where  $\mathcal{E}$  is the energy functional given by

$$\mathcal{E}(u) = \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} \left| \frac{\partial u}{\partial x} \right|^2 dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) |u(x)|^2 dx.$$

Using concentrated test functions, the above formula enables to understand the behaviour of the principal eigenvalue  $\lambda_0 = \lambda_0(\sigma)$  as the mutation parameter  $\sigma$  tends to 0. The following will be used in Section 4 to prove some branching phenomena.

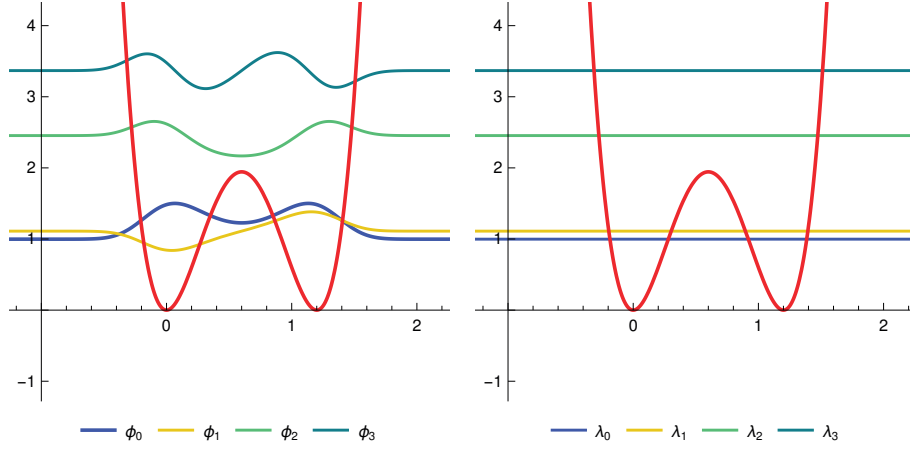


Fig. 4.2: First four eigenvalues and eigenfunctions of the potential (in red)  $-\mathcal{W}(x) = -\frac{1}{16}x^2(x - 12/10)^2$ .

**Proposition 2.4 (Asymptotics for  $\lambda_0(\sigma)$  as  $\sigma \rightarrow 0$ )** Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.1. Assume that  $\mathcal{W}$  reaches a global maximum  $M$  at  $x = \alpha$ . Then,

$$\lim_{\sigma \rightarrow 0^+} \lambda_0(\sigma) = -M.$$

*Proof.* For the convenience of the reader, we give the proof of this standard fact. Let  $p$  be a smooth, non-negative, and compactly supported in  $[-1, 1]$  function with  $\|p\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1$ . We define the test function

$$p_\sigma(x) := \frac{1}{\sigma^{1/4}} p\left(\frac{x - \alpha}{\sqrt{\sigma}}\right).$$

From the variational formula (4.4), we have

$$-M \leq \lambda_0(\sigma) \leq \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} |\partial_x p_\sigma(x)|^2 dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) |p_\sigma(x)|^2 dx.$$

The first integral in the right hand side is given by

$$\sigma^2 \int_{\mathbb{R}} |\partial_x p_\sigma(x)|^2 dx = \sigma \|p'\|_{L^2(\mathbb{R})}^2 \rightarrow 0,$$

as  $\sigma \rightarrow 0^+$ . The second integral gives

$$\int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) |p_\sigma(x)|^2 dx = \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(\alpha + \sqrt{\sigma} y) p(y)^2 dy$$

which, by the  $L^1$ -dominated convergence theorem, tends, as  $\sigma \rightarrow 0^+$ , to  $-M \|p\|_{L^2(\mathbb{R})}^2 = -M$ .  $\blacksquare$

In the subsequent sections, we will quote results on the spectral properties of Schrödinger operators, in particular an asymptotics for the eigenvalues  $\lambda_k$  as  $k \rightarrow +\infty$ . As far as we know, the available results require to assume that the fitness  $\mathcal{W}$  is polynomial.

**Assumption 2.5 (Polynomial confining fitness function)** *The fitness function  $\mathcal{W}$  is a real polynomial of degree  $2s$ :*

$$\mathcal{W}(x) = -x^{2s} + \sum_{k=0}^{2s-1} w_k x^k,$$

for some integer  $s \geq 1$  and some real numbers  $w_k$ ,  $0 \leq k \leq 2s - 1$ .

Under Assumption 2.5, elliptic regularity theory insures that the eigenfunctions are infinitely differentiable. Furthermore, all the derivatives of each eigenfunction are square-integrable [46]. Notice that it is also known that all eigenfunctions actually belong to the Schwartz space  $\mathcal{S}(\mathbb{R})$ .

**Proposition 2.6 (Asymptotics for eigenvalues)** *Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. Then all eigenvalues of  $\mathcal{H}$  are simple and*

$$\lambda_k \sim C_{s,\sigma} k^{\frac{2s}{s+1}} \quad \text{as } k \rightarrow +\infty, \quad (4.5)$$

where  $C_{s,\sigma} := \left( \frac{\sigma \sqrt{\pi} \Gamma\left(\frac{3}{2} + \frac{1}{2s}\right)}{\Gamma\left(1 + \frac{1}{2s}\right)} \right)^{\frac{2s}{s+1}}$ , with  $\Gamma(z) = \int_{\mathbb{R}^+} t^{z-1} e^{-t} dt$

being the gamma function.

We refer to [41], [105] and the references therein for more details on the above asymptotic formula. Furthermore, in the case of a symmetric fitness  $\mathcal{W}(-x) = \mathcal{W}(x)$ , the simplicity of eigenvalues enforce all eigenfunctions to be even or odd. In particular the principal eigenfunction  $\phi_0$  (ground state) is even since it is known to have constant sign.

**Remark 2.7** *Assume that  $\mathcal{W}$  is such that  $P - c \leq \mathcal{W} \leq P + c$  for some polynomial  $P$  as in Assumption 2.5 and some constant  $c > 0$ . From Courant-Fisher's theorem, that is the variational characterization of the eigenvalues, we deduce that  $\lambda'_k - c \leq \lambda_k \leq \lambda'_k + c$ , where  $\lambda'_k$  are the eigenvalues of the Hamiltonian with potential  $P$ . Hence,  $\lambda_k$  share with  $\lambda'_k$  the asymptotics (4.5), which is the keystone for deriving the estimates on eigenfunctions in subsection 2.2, and thereafter our main results in Section 3. Hence, our results apply to such fitness functions, covering in particular the case of the so-called pseudo-polynomials (i.e. smooth functions which coincide, outside of a compact region, with a polynomial  $P$  as in Assumption 2.5), which are relevant for numerical computations.*

## 2.2 $L^1$ , $L^\infty$ and weighted $L^1$ norms of the eigenfunctions

In the study of spectral properties of Schrödinger operators, efforts tend to concentrate around asymptotic estimates of eigenvalues or on the regularity and decay of eigenfunctions [1], [10], [28], [42], [105]. Much less attention has been given to estimate the  $L^1$  and  $L^\infty$  norms of eigenfunctions. One reason is that the natural framework for eigenfunctions of the Hamiltonian  $\mathcal{H}$ , defined in (4.3), is  $L^2(\mathbb{R})$ . On the other hand, the biological nature of problem (4.1) suggests  $L^1(\mathbb{R})$  and  $L^\infty(\mathbb{R})$  as natural spaces for the solution  $u(t, x)$ . We therefore provide in this subsection rather non-standard estimates on the eigenfunctions.

We define

$$m_k := \int_{\mathbb{R}} \phi_k(x) dx,$$

the mass of the  $k$ -th eigenfunction  $\phi_k$  of the Hamiltonian  $\mathcal{H}$ . In the sequel, by

$$A_k \lesssim B_k,$$

we mean that there is  $c > 0$  such that, for all  $k \geq 1$ ,  $A_k \leq c B_k$ .

**Proposition 2.8 ( $L^1$  norm of eigenfunctions)** *Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. Then we have*

$$|m_k| \leq \|\phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})} \lesssim k^{\frac{1}{2(s+1)}}. \quad (4.6)$$

Before proving the above proposition, we need the following lemma which is of independent interest.

**Lemma 2.9** *Let  $d \in \mathbb{N}^*$  and  $N \in (d, +\infty)$  be given. Then there is a constant  $C = C(d, N) > 0$  such that, for all  $f : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$ ,*

$$\|f\|_{L^1(\mathbb{R}^d)} \leq C \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}^{1-\delta} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}^\delta, \quad \delta := d/N. \quad (4.7)$$

*Proof.* Let  $\mathcal{B}_R$  denote the open  $d$ -dimensional ball of radius  $R > 0$  and center  $0_{\mathbb{R}^d}$ . We write

$$\|f\|_{L^1(\mathbb{R}^d)} = \int_{\mathcal{B}_R} |f(x)| dx + \int_{\mathbb{R}^d \setminus \mathcal{B}_R} \frac{1}{|x|^{N/2}} |x|^{N/2} |f(x)| dx =: \mathcal{I}_1 + \mathcal{I}_2.$$

By the Cauchy-Schwarz inequality we have

$$\mathcal{I}_1 \leq \|f\|_{L^2(\mathcal{B}_R)} \|1\|_{L^2(\mathcal{B}_R)} = \left[ \frac{\pi^{d/2} R^d}{\Gamma(1 + \frac{d}{2})} \right]^{1/2} \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} =: C_1 R^{d/2} \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)},$$

and

$$\begin{aligned} \mathcal{I}_2 &\leq \left( \int_{\mathbb{R}^d \setminus \mathcal{B}_R} \frac{1}{|x|^N} dx \right)^{1/2} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} \\ &\leq C \left( \int_R^{+\infty} \frac{1}{r^N} r^{d-1} dr \right)^{1/2} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} \\ &\leq C_2 R^{(d-N)/2} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}, \end{aligned}$$

for some  $C = C(d) > 0$  and  $C_2 = C_2(d, N) > 0$ . Summarizing,

$$\|f\|_{L^1(\mathbb{R}^d)} \leq C_1 R^{d/2} \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} + C_2 R^{(d-N)/2} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}. \quad (4.8)$$

Now, we select

$$R = \left( \frac{C_2(N-d) \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}}{C_1 d \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}} \right)^{2/N}$$

which minimises the right hand side of (4.8) and yields (4.7).  $\blacksquare$

**Remark 2.10** *The correct power  $\delta$  in (4.7) can be retrieved by a standard homogeneity argument. Indeed, defining  $f_\lambda(x) := f(\lambda x)$  for  $\lambda > 0$ , we get*

$$\begin{aligned} \|f_\lambda\|_{L^1(\mathbb{R}^d)} &= \frac{1}{\lambda^d} \|f\|_{L^1(\mathbb{R}^d)}, \\ \|f_\lambda\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} &= \frac{1}{\lambda^{d/2}} \|f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}, \\ \|x^{N/2} f_\lambda\|_{L^2(\mathbb{R}^d)} &= \frac{1}{\lambda^{(N+d)/2}} \|x^{N/2} f\|_{L^2(\mathbb{R}^d)}, \end{aligned}$$

so that

$$\frac{1}{\lambda^d} \lesssim \left( \frac{1}{\lambda^{d/2}} \right)^{1-\delta} \left( \frac{1}{\lambda^{(N+d)/2}} \right)^\delta.$$

Powers of  $\lambda$  in both sides must coincide, which enforces  $\delta = d/N$ .

We can now estimate the mass of the eigenfunctions.

*Proof (Proof of Proposition 2.8).* Up to subtracting a constant to  $\mathcal{W}$ , we can assume without loss of generality that  $\mathcal{W} < 0$ . Multiplying by  $\phi_k$  the eigenvalue equation

$$-\sigma^2 \phi_k'' - \mathcal{W} \phi_k = \lambda_k \phi_k$$

and integrating over  $x \in \mathbb{R}$ , we get

$$\int_{\mathbb{R}} -\sigma^2 \phi_k''(x) \phi_k(x) dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) \phi_k(x)^2 dx = \lambda_k \int_{\mathbb{R}} \phi_k^2(x) dx.$$

Integrating by parts and recalling that eigenfunctions  $\phi_k$  are normalized in  $L^2(\mathbb{R})$ , we obtain

$$\sigma^2 \int_{\mathbb{R}} \phi_k'(x)^2 dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) \phi_k(x)^2 dx = \lambda_k,$$

so that

$$\int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) \phi_k(x)^2 dx \leq \lambda_k.$$

Next, it follows from Assumption 2.5 (and  $\mathcal{W} < 0$ ) that there is  $\gamma > 0$  such that  $-\mathcal{W}(x) \geq \gamma x^{2s}$  for all  $x \in \mathbb{R}$ , and thus

$$\|x^s \phi_k\|_{L^2(\mathbb{R})}^2 \leq \frac{\lambda_k}{\gamma}.$$

Now, by Lemma 2.9, we have

$$\|\phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})} \lesssim \|x^s \phi_k\|_{L^2(\mathbb{R})}^{1/(2s)} \lesssim \lambda_k^{1/4s},$$

which, combined with (4.5), implies (4.6). The proposition is proved.  $\blacksquare$

**Proposition 2.11 ( $L^\infty$  norm of eigenfunctions)** *Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. Then we have*

$$\|\phi_k\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \lesssim k^{\frac{s}{2(s+1)}}. \quad (4.9)$$

*Proof.* Since  $-\frac{1}{2} \phi_k^2(x) = \int_x^{+\infty} \phi_k(s) \phi_k'(s) ds$ , we have

$$\|\phi_k\|_{L^\infty(\mathbb{R})}^2 \lesssim \|\phi_k\|_{L^2(\mathbb{R})} \|\phi_k'\|_{L^2(\mathbb{R})} \lesssim \lambda_k^{1/2},$$

and the conclusion follows from (4.5).  $\blacksquare$

**Proposition 2.12 (Weighted  $L^1$  norm of eigenfunctions)** *Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. Then we have*

$$\|\mathcal{W} \phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})} \lesssim k^{\frac{5s+2}{2s+2}}.$$

*Proof.* From Assumption 2.5 and  $\lambda_k \rightarrow +\infty$ , we can find  $k_0 \geq 0$  large enough so that the following facts hold for all  $k \geq k_0$ : there are  $-y_k < 0$  and  $x_k > 0$  such that

$$\begin{aligned}\mathcal{W}(x) + \lambda_k &\geq 0 \quad \forall x \in (-y_k, x_k) \\ \mathcal{W}(x) + \lambda_k &= 0 \quad \forall x \in \{-y_k, x_k\} \\ \mathcal{W}(x) + \lambda_k &\leq 0 \quad \forall x \in \mathbb{R} \setminus (-y_k, x_k),\end{aligned}$$

and  $\mathcal{W}$  is decreasing on  $(-\infty, -y_k) \cup (x_k, +\infty)$ . Assumption 2.5 implies that  $x_k, y_k \sim \lambda_k^{\frac{1}{2s}}$  and thus, from Proposition 2.6,  $x_k, y_k \lesssim k^{\frac{1}{s+1}}$ . Next, up to enlarging  $k_0$  if necessary, it follows from Assumption 2.5 that  $\mathcal{W}(x) + \lambda_k \leq -1$  for all  $x \in (2x_k, +\infty)$ . As a result, functions

$$\phi^\pm(x) := \pm \|\phi_k\|_\infty e^{-(x-2x_k)}$$

are respectively super and sub-solutions of the eigenvalue equation

$$-\phi_k'' - (\mathcal{W}(x) + \lambda_k)\phi_k = 0,$$

so that

$$|\phi_k(x)| \leq \|\phi_k\|_\infty e^{-(x-2x_k)} \quad \forall x \in (2x_k, +\infty), \quad (4.10)$$

by the comparison principle. An analogous estimate holds on  $(-\infty, 2y_k)$ .

In order to estimate  $\|\mathcal{W}\phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})}$ , we split the domain of integration into three parts:  $\Omega_1 := \mathbb{R} \setminus (-2y_k, 2x_k)$ ,  $\Omega_2 := (-2y_k, -y_k) \cup (x_k, 2x_k)$  and  $\Omega_3 := (-y_k, x_k)$ . Setting

$$I_i := \int_{\Omega_i} |\mathcal{W}(x)\phi_k(x)| dx = \int_{\Omega_i} -\mathcal{W}(x)|\phi_k(x)| dx,$$

we decompose  $\|\mathcal{W}\phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})} = I_1 + I_2 + I_3$ . Notice that,

$$\int_{2x_k}^{+\infty} -\mathcal{W}(x)e^{-(x-2x_k)} dx = [-P(x)e^{-(x-2x_k)}]_{2x_k}^{+\infty} = P(2x_k),$$

where  $P$  is a polynomial of same degree as  $\mathcal{W}$ . Hence, from (4.10) and Proposition 2.11, we get

$$\begin{aligned}I_1 &\lesssim \|\phi_k\|_\infty \int_{2x_k}^{+\infty} |\mathcal{W}(x)|e^{-(x-2x_k)} dx \lesssim k^{\frac{s}{2(s+1)}} P(2x_k) \\ &\lesssim k^{\frac{s}{2(s+1)}} x_k^{2s} \lesssim k^{\frac{s}{2(s+1)}} k^{\frac{2s}{s+1}} = k^{\frac{5s}{2s+2}}.\end{aligned}$$

By monotonicity of  $\mathcal{W}$  on  $\Omega_2$ ,

$$I_2 \lesssim x_k |\mathcal{W}(2x_k)| \|\phi_k\|_\infty \lesssim x_k^{1+2s} k^{\frac{s}{2(s+1)}} \lesssim k^{\frac{5s+2}{2s+2}}.$$

Remember that  $-\mathcal{W}(x) \leq \lambda_k$  in  $\Omega_3$  so that

$$I_3 \lesssim x_k \lambda_k \|\phi_k\|_\infty \lesssim x_k k^{\frac{2s}{s+1}} k^{\frac{s}{2(s+1)}} \lesssim k^{\frac{5s+2}{2s+2}}.$$

Finally,  $\|\mathcal{W}\phi_k\|_{L^1(\mathbb{R})} \lesssim k^{\frac{5s+2}{2s+2}}$ . ■

### 3 Well-posedness and long time behaviour

In this section we show that the Cauchy problem (4.1) has a unique smooth solution which is global in time. Keystones are the change of variable (4.13) that links the non-local equation (4.1) to a linear parabolic problem, and our previous estimates on the underlying eigenelements. Equipped with the representation (4.12) of the solution, we then prove convergence in any  $L^p$ ,  $1 \leq p \leq +\infty$ , to the principal eigenfunction normalized by its mass.

Up to subtracting a constant to the confining fitness function  $\mathcal{W}$ , we can assume without loss of generality (recall the mass conservation property) that  $\mathcal{W} \leq -1$ .

#### 3.1 Functional framework

For  $\mathcal{W}$  a negative confining fitness function (see Assumption 2.1), we set

$$L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R}) := \left\{ v : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, \|v\|_{L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R})}^2 := \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x)v^2(x) dx < +\infty \right\}.$$

Recall that the Sobolev space  $W^{1,2}(\mathbb{R})$  is defined as

$$W^{1,2}(\mathbb{R}) = \{f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, f \in L^2(\mathbb{R}), f' \in L^2(\mathbb{R})\},$$

where the derivative  $f'$  is understood in the distributional sense. We denote by  $V := W^{1,2}(\mathbb{R}) \cap L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R})$  the Hilbert space with inner product defined by

$$(v, \mathbf{v})_V := \int_{\mathbb{R}} \frac{dv}{dx}(x) \frac{d\mathbf{v}}{dx}(x) dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x)v(x)\mathbf{v}(x) dx,$$

and  $H := L^2(\mathbb{R})$  with usual inner product

$$(v, \mathbf{v})_H = \int_{\mathbb{R}} v(x)\mathbf{v}(x) dx.$$

By Assumption 2.1, it is straightforward that  $L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R}) \subset L^2(\mathbb{R})$ , so that  $V \subset H$ . Moreover, the following holds.

**Lemma 3.1** *The embedding  $V \hookrightarrow H$  is dense, continuous and compact.*

*Proof.* This is very classical but, for the convenience of the reader, we present the details. Since  $\mathcal{C}_c^\infty(\mathbb{R}) \subset V$  and  $\mathcal{C}_c^\infty(\mathbb{R})$  is dense in  $L^2(\mathbb{R}) = H$ , it follows that  $V$  is dense in  $L^2(\mathbb{R})$ . Next, since for  $\mathbf{v} \in V$ ,

$$\int_{\mathbb{R}} \mathbf{v}^2(x) dx \leq \frac{1}{-\sup \mathcal{W}} \|\mathbf{v}\|_V^2,$$

the embedding  $V \hookrightarrow H$  is continuous.

The proof of compactness follows by the Riesz-Fréchet-Kolmogorov theorem, see e.g. [18, Theorem 4.26]. Let  $(\mathbf{v}_n)_{n \geq 0}$  a bounded sequence of functions of  $V$ : there is  $M > 0$  such that, for all  $n \geq 0$ ,

$$\|\mathbf{v}_n\|_V^2 = \int_{\mathbb{R}} \mathbf{v}_n'(x)^2 dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) \mathbf{v}_n(x)^2 dx < M.$$

We first need to show the uniform smallness of the tails of  $\mathbf{v}_n^2$ . Let  $\varepsilon > 0$ . Select  $a > 0$  large enough so that  $\frac{1}{-\mathcal{W}(x)} \leq \varepsilon$  for all  $|x| \geq a$ . Then

$$\begin{aligned} \|\mathbf{v}_n\|_{L^2(\mathbb{R} \setminus [-a, a])}^2 &= \int_{-\infty}^{-a} \mathbf{v}_n(x)^2 dx + \int_a^{+\infty} \mathbf{v}_n(x)^2 dx \\ &\leq \varepsilon \int_{-\infty}^{-a} -\mathcal{W}(x) \mathbf{v}_n(x)^2 dx + \varepsilon \int_a^{+\infty} -\mathcal{W}(x) \mathbf{v}_n(x)^2 dx \\ &\leq M\varepsilon. \end{aligned}$$

Next, for a compact set  $K$ , we need to show the uniform smallness of the  $L^2(K)$  norm of  $\mathbf{v}_n(\cdot + h) - \mathbf{v}_n$ . Let  $\varepsilon > 0$ . By Morrey's theorem, there is  $C > 0$  such that, for all  $h \in \mathbb{R}$  and  $n \geq 0$ ,

$$|\mathbf{v}_n(x + h) - \mathbf{v}_n(x)| \leq C|h|^{1/2} \|\mathbf{v}_n'\|_{L^2(\mathbb{R})} \leq C|h|^{1/2} M^{1/2},$$

so that

$$\|\mathbf{v}_n(\cdot + h) - \mathbf{v}_n\|_{L^2(K)}^2 \leq C^2 M |K| |h| \leq \varepsilon,$$

for all  $n \geq 0$ , if  $|h|$  is sufficiently small. The lemma is proved.  $\blacksquare$

### 3.2 Main results

We first define the notion of solution to the Cauchy problem (4.1).

**Definition 3.2 (Admissible initial data)** *We say that a function  $u_0$  is an admissible initial data if  $u_0 \in L^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$ ,  $\int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx = 1$  and  $u_0(\cdot) \geq 0$ .*

**Definition 3.3 (Solution of the Cauchy problem (4.1))** *Let  $u_0$  be an admissible initial data. We say that  $u = u(t, x)$  is a (global) solution of the Cauchy problem (4.1) if, for any  $T > 0$ ,  $u \in \mathcal{C}^0(0, T; H) \cap L^2(0, T; V)$ ,  $u(0, \cdot) = u_0$ , and*

(i) For all  $\mathbf{v} \in V$ , all  $t \in (0, T]$ ,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}} u(t, x) \mathbf{v}(x) dx + \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} \frac{\partial u}{\partial x}(t, x) \frac{d\mathbf{v}}{dx}(x) dx \\ + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) u(t, x) \mathbf{v}(x) dx + \bar{u}(t) \int_{\mathbb{R}} u(t, x) \mathbf{v}(x) dx = 0, \end{aligned}$$

where the time derivative is understood in the distributional sense. Equivalently, for all  $\mathbf{v} \in V$ , all  $\varphi \in \mathcal{C}_c^1(0, T)$ ,

$$\begin{aligned} - \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} u \mathbf{v} dx \right) \varphi'(t) dt + \sigma^2 \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} \frac{\partial u}{\partial x} \frac{d\mathbf{v}}{dx} dx \right) \varphi(t) dt \\ + \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W} u \mathbf{v} dx \right) \varphi(t) dt + \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} u \mathbf{v} dx \right) \bar{u}(t) \varphi(t) dt = 0. \end{aligned} \quad (4.11)$$

(ii)  $\bar{u} : t \mapsto \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy$  is a continuous function on  $(0, T]$ .

(iii)  $C_T := \int_0^T |\bar{u}(t)| dt < +\infty$ .

Here is our main mathematical result.

**Theorem 3.4 (Solving replicator-mutator problem)**

Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. For any admissible initial condition  $u_0$ , there is a unique solution  $u = u(t, x)$  to the Cauchy problem (4.1), in the sense of Definition 3.3. Moreover the solution is smooth on  $(0, +\infty) \times \mathbb{R}$  and is given by

$$u(t, x) = \frac{\sum_{k=0}^{+\infty} (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} \phi_k(x) e^{-\lambda_k t}}{\sum_{k=0}^{+\infty} (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} m_k e^{-\lambda_k t}}, \quad t > 0, x \in \mathbb{R}, \quad (4.12)$$

where  $(\lambda_k, \phi_k)$  are the eigenelements defined in Proposition 2.2, and

$$m_k = \int_{\mathbb{R}} \phi_k(x) dx.$$

*Proof.* We proceed by necessary and sufficient condition. Let  $u$  be a solution, in the sense of Definition 3.3. We define the function  $v$  as

$$v(t, x) := u(t, x) \exp \left( \int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau \right), \quad 0 \leq t \leq T, x \in \mathbb{R}. \quad (4.13)$$

This function is well defined since by Definition 3.3 (iii), the integral in the exponential is finite for all  $t \in [0, T]$ . Since  $u(t, \cdot) \in H \cap V$  and  $C_T < \infty$ , it is straightforward to see that,  $v(t, \cdot) \in H \cap V \equiv V$  for all  $t \in (0, T]$ . Additionally, from  $C_T < \infty$  and  $u \in \mathcal{C}^0(0, T; H)$ , one can see that  $v \in \mathcal{C}^0(0, T; H)$ . Last,  $v \in L^2(0, T; V)$  due to

$$\begin{aligned} \int_0^T \|v(t, \cdot)\|_V^2 dt &= \int_0^T \left\| u(t, \cdot) e^{\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau} \right\|_V^2 dt \\ &\leq e^{2C_T} \int_0^T \|u(t, \cdot)\|_V^2 dt < \infty, \end{aligned}$$

since  $u \in L^2(0, T; H)$ .

We now show that  $v$  solves the linear Cauchy problem

$$\begin{cases} \partial_t v = \sigma^2 \partial_x^2 v + \mathcal{W}(x)v \\ v(0, x) = u_0(x). \end{cases} \quad (4.14)$$

Indeed, formally for the moment,

$$\begin{aligned} \partial_t v &= (\partial_t u) e^{\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau} + u \bar{u} \\ \partial_x^2 v &= (\partial_x^2 u) e^{\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau}, \end{aligned}$$

so that

$$\partial_t v - \sigma^2 \partial_x^2 v - \mathcal{W}(x)v = (\partial_t u + u \bar{u} - \sigma^2 \partial_x^2 u - \mathcal{W}(x)u) e^{\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau} = 0$$

since  $u$  solves (4.1). Those computations can be made rigorous in the distributional sense. Indeed, for a test function  $\psi \in \mathcal{C}_c^1(0, T)$ , set

$$\varphi(t) := \psi(t) e^{\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau},$$

and by Definition 3.3 (ii),  $\varphi$  belongs to  $\mathcal{C}_c^1(0, T)$ . Writing (4.11) with  $\varphi$  as test function yields the weak formulation of (4.14) with  $\psi$  as test function, that is

$$\begin{aligned} & - \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} v(t, x) \mathbf{v}(x) dx \right) \psi'(t) dt \\ & + \sigma^2 \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} \frac{\partial v}{\partial x}(t, x) \frac{d\mathbf{v}}{dx}(x) dx \right) \psi(t) dt \\ & + \int_0^T \left( \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x)v(t, x) \mathbf{v}(x) dx \right) \psi(t) dt = 0, \end{aligned}$$

for all  $\mathbf{v} \in V$ .

The well-posedness of the linear Cauchy problem (4.14) is postponed to the next subsection : from Proposition 3.6, we know that, for all  $t \in (0, T]$ ,

$$v(t) = \sum_{k=0}^{+\infty} (\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} \phi_k e^{-\lambda_k t} \quad \text{in } L^2(\mathbb{R}).$$

Now, the estimates on the eigenvalues and the  $L^\infty$  norm of eigenfunctions, namely Proposition 2.6 and Proposition 2.11, allow to write

$$v(t, x) = \sum_{k=0}^{+\infty} (\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} \phi_k(x) e^{-\lambda_k t}, \quad 0 < t \leq T, x \in \mathbb{R}.$$

Also, we know from the parabolic regularity theory and the comparison principle, that  $v \in \mathcal{C}^\infty((0, T) \times \mathbb{R})$  and that  $v(t, x) > 0$  for all  $t > 0$ ,  $x \in \mathbb{R}$ .

Now, we show that the change of variable (4.13) can be inverted. For  $t > 0$ , multiplying (4.13) by  $\mathcal{W}(x)$  and integrating over  $x \in \mathbb{R}$ , we get

$$\begin{aligned} \bar{v}(t) &:= \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(x) v(t, x) dx = \bar{u}(t) \exp\left(\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau\right) \\ &= \frac{d}{dt} \left( \exp\left(\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau\right) \right). \end{aligned} \quad (4.15)$$

On the other hand, we claim that, for all  $t > 0$ ,

$$\frac{d}{dt} m_v(t) = \bar{v}(t), \quad (4.16)$$

which follows formally by integrating (4.14) over  $x \in \mathbb{R}$ . To prove (4.16) rigorously, notice first that by Proposition 2.6 and 2.8, the series

$$\sum_{k=0}^{+\infty} |(\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})}| e^{-\lambda_k t} \int_{\mathbb{R}} |\phi_k(x)| dx$$

converges for all  $t > 0$ . Hence  $m_v(t)$ , the total mass of  $v$ , is given by

$$m_v(t) = \sum_{k=0}^{+\infty} (\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} m_k e^{-\lambda_k t}.$$

Next, for any  $t_0 > 0$ ,  $\sum_{k=0}^{+\infty} |(\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})}| |m_k| \lambda_k e^{-\lambda_k t_0} < +\infty$  thanks to Proposition 2.6 and 2.8, so that  $m_v$  is differentiable on  $(0, T]$  and

$$\frac{d}{dt} m_v(t) = \sum_{k=0}^{+\infty} (\mathbf{u}_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} m_k (-\lambda_k) e^{-\lambda_k t} = \bar{v}(t),$$

the last equality following by similar arguments based on Proposition 2.12. Hence (4.16) is proved. From (4.15), (4.16) and  $m_v(0) = 1$ , we deduce that

$$\exp\left(\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau\right) = m_v(t),$$

for all  $t \geq 0$ . As a conclusion, (4.13) is inverted into

$$u(t, x) = \frac{v(t, x)}{m_v(t)}, \quad m_v(t) := \int_{\mathbb{R}} v(t, x) dx > 0, \quad (4.17)$$

for all  $0 \leq t \leq T$ ,  $x \in \mathbb{R}$ .

Conversely, we need to show that the function  $u$  given by (4.17) is the solution of (4.1) in the sense of Definition 3.3. Let  $T > 0$ . Since

$$\bar{u}(t) = \frac{\bar{v}(t)}{m_v(t)} = \frac{\frac{d}{dt} m_v(t)}{m_v(t)},$$

the function  $\bar{u}$  is continuous on  $(0, T]$ , which shows item (ii) of Definition 3.3.

Next, since  $m_v > 0$  and  $\bar{v} < 0$ ,

$$\int_0^T |\bar{u}(t)| dt = - \int_0^T \frac{\frac{d}{dt} m_v(t)}{m_v(t)} dt = - \ln(m_v(T)) < +\infty,$$

which shows item (iii) of Definition 3.3.

Last, since  $v \in \mathcal{C}^0(0, T; H) \cap L^2(0, T; V)$  and for any  $0 \leq t \leq T$ ,

$$0 < m_v(T) \leq m_v(t) \leq 1,$$

then  $u \in \mathcal{C}^0(0, T; H) \cap L^2(0, T; V)$ . For a test function  $\varphi \in \mathcal{C}_c^1(0, T)$ , set

$$\psi(t) := \varphi(t) e^{-\int_0^t \bar{u}(\tau) d\tau},$$

writing the weak formulation of (4.14) with  $\psi$  as test function, we see that  $u$  given by (4.17) satisfies the weak formulation (4.11) with  $\varphi$  as test function, which shows item (i) of Definition 3.3. Theorem 3.4 is proved.  $\blacksquare$

We are now in the position to understand the long time behaviour of the solution, of crucial importance for the biological interpretation (branching phenomena) in Section 4.

**Corollary 3.5 (Long time behaviour)**

Let  $\mathcal{W}$  satisfy Assumption 2.5. Let  $u_0$  be an admissible initial data  $u_0$ . Then the solution  $u$  to the Cauchy problem (4.1) converges, at large time, to the ground state  $\phi_0$  divided by its mass  $m_0 := \int_{\mathbb{R}} \phi_0(x) dx$ . Precisely, for any  $1 \leq p \leq +\infty$ ,

$$u(t, \cdot) - \frac{\phi_0(\cdot)}{m_0} \longrightarrow 0 \quad \text{in } L^p(\mathbb{R}), \quad \text{as } t \rightarrow +\infty.$$

*Proof.* We denote  $a_k := (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})}$  and observe that  $a_0 > 0$  since  $\phi_0 > 0$  and  $u_0 \geq 0$ ,  $u_0 \not\equiv 0$ . Thus, from (4.12) we have

$$u(t, x) = \frac{\phi_0(x) + \frac{1}{a_0} \sum_{k=1}^{+\infty} a_k \phi_k(x) e^{-(\lambda_k - \lambda_0)t}}{m_0 + \frac{1}{a_0} \sum_{k=1}^{+\infty} a_k m_k e^{-(\lambda_k - \lambda_0)t}}.$$

Recall that  $\lambda_0 < \lambda_1 \leq \lambda_k$  for all  $k \in \mathbb{N}^*$  and that we are equipped with the asymptotics of Proposition 2.6. Hence, by Proposition 2.8 and the dominated convergence theorem, the denominator tends to  $m_0$  as  $t \rightarrow +\infty$ . Similarly, by Proposition 2.11, Proposition 2.8 respectively, the numerator tends to  $\phi_0$  in  $L^\infty(\mathbb{R})$ ,  $L^1(\mathbb{R})$  respectively, as  $t \rightarrow +\infty$ . For  $1 < p < +\infty$ , the result follows by interpolation. ■

In particular, Corollary 3.5 implies that, whatever the number of maxima of the initial data  $u_0$ , the long time shape is determined by that of the ground state  $\phi_0$ . We illustrate this property with numerical simulations in Section 4.

Note that Corollary 3.5 is an extension of the long time convergence result proved in [3], for to the particular case of a quadratic fitness,  $\mathcal{W}(x) = -x^2$ , for which it is well known that the principal eigenfunction is a Gaussian.

### 3.3 Linear parabolic equation

For the convenience of the reader, we recall here how to deal with the linear Cauchy problem (4.14).

**Proposition 3.6 (The linear problem)** For  $u_0 \in L^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$  and  $T > 0$ , the problem (4.14) possesses a unique weak solution  $v = v(t, x)$ , in the sense that  $v \in \mathcal{C}^0(0, T; H) \cap L^2(0, T; V)$ ,  $v(0, \cdot) = u_0$  and for all  $\mathbf{v} \in V$ , all  $t \in (0, T]$ ,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}} v(t, x) \mathbf{v}(x) dx + \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} \partial_x v(t, x) \partial_x \mathbf{v}(x) \\ + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) v(x) \mathbf{v}(x) dx = 0, \end{aligned}$$

where the time derivative is understood in the distributional sense. Furthermore,

$$v(t) = \sum_{k=0}^{+\infty} (u_0, \phi_k)_{L^2(\mathbb{R})} \phi_k e^{-\lambda_k t}$$

and the convergence of the sequence of partial sums is uniform in time.

*Proof.* The form  $a : V \times V \rightarrow \mathbb{R}$

$$a(v, \mathbf{v}) := \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} \frac{dv(x)}{dx} \frac{d\mathbf{v}(x)}{dx} + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) v(x) \mathbf{v}(x) dx$$

is symmetric and bilinear. It is continuous since, for all  $v, \mathbf{v} \in V$ ,

$$\begin{aligned} |a(v, \mathbf{v})| &\leq \sigma^2 \left| \int_{\mathbb{R}} v'(x) \mathbf{v}'(x) dx \right| + \left| \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) v(x) \mathbf{v}(x) dx \right| \\ &\leq \sigma^2 \|v'\|_{L^2(\mathbb{R})} \|\mathbf{v}'\|_{L^2(\mathbb{R})} + \|v\|_{L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R})} \|\mathbf{v}\|_{L^2_{-\mathcal{W}}(\mathbb{R})} \\ &\leq (\sigma^2 + 1) \|v\|_V \|\mathbf{v}\|_V. \end{aligned}$$

It is coercive since, for all  $\mathbf{v} \in V$ ,

$$\begin{aligned} a(\mathbf{v}, \mathbf{v}) &= \sigma^2 \int_{\mathbb{R}} (\mathbf{v}'(x))^2 dx + \int_{\mathbb{R}} -\mathcal{W}(x) \mathbf{v}^2(x) dx \\ &\geq \min(\sigma^2, 1) \|\mathbf{v}\|_V^2. \end{aligned}$$

The conclusion then follows from Lemma 3.1 and Lions' Theorem for parabolic equations.  $\blacksquare$

We state Lions' theorem covering parabolic Cauchy problems of the form

$$\begin{cases} \partial_t v = \sigma^2 \partial_x^2 v + \mathcal{W}(x) v + f(t, x) \\ v(0, x) = u_0(x). \end{cases}$$

**Theorem 3.7 (Lions' theorem, see [69] or [85])** *Let  $V$  be a separable Hilbert space with inner product  $(\cdot, \cdot)_V$  and norm  $\|\cdot\|_V$ . Let  $H$  be a Hilbert space with inner product  $(\cdot, \cdot)_H$  and norm  $\|\cdot\|_H$ , such that  $H \simeq H'$ . Assume that the embedding  $V \hookrightarrow H$  is dense, continuous and compact. Let  $\mathfrak{a} : V \times V \rightarrow \mathbb{R}$  be a symmetric, continuous and coercive bilinear form. Let  $T > 0$  and  $f \in L^2(0, T; H)$  be given. Let  $u_0 \in H$ , then, there is a unique function  $v \in \mathcal{C}^0(0, T; H) \cap L^2(0, T; V)$  such that, for all  $\mathbf{v} \in V$ ,*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}(v(t), \mathbf{v})_H + \mathfrak{a}(v(t), \mathbf{v}) = \langle f(t), \mathbf{v} \rangle_{V', V} & \text{in } \mathcal{D}'(0, T) \\ v(0) = u_0. \end{cases}$$

Moreover, for all  $t \in [0, T]$ ,  $v$  is written as the Hilbertian sum

$$v(t) = \sum_{j=0}^{+\infty} g_j(t) \phi_j,$$

where  $(\phi_j)_{j \geq 0}$  is the spectral basis of  $H$  defined by

$$\mathfrak{a}(\phi_j, \mathbf{v}) = \lambda_j(\phi_j, \mathbf{v}),$$

for all  $\mathbf{v} \in V$ ,

$$\begin{aligned} g_j(t) &:= (u_0, \phi_j)_H e^{-\lambda_j t} + \int_0^t f_j(s) e^{-\lambda_j(t-s)} ds, \\ f_j(s) &:= (f(s), \phi_j)_H. \end{aligned}$$

Also, the sequence  $v_n(t) := \sum_{j=0}^n g_j(t) \phi_j$  uniformly converges to  $v(t)$ , that is

$$\sup_{0 \leq t \leq T} \|v_n(t) - v(t)\|_H \rightarrow 0, \quad \text{as } n \rightarrow +\infty.$$

## 4 Branching or not

*Evolutionary branching* consists in the splitting from uni-modal to multi-modal distribution of the phenotypic trait. By Corollary 3.5, if the principal eigenfunction  $\phi_0$  has two or more maxima, it follows that for any

uni-modal initial condition  $u_0$ , the solution will split to multi-modal distribution in the limit  $t \rightarrow +\infty$ . From a biological point of view, the fitness function  $\mathcal{W}$  is the key element for branching to occur. However, the mutation parameter  $\sigma$  is another main parameter involved in the branching process. Indeed, if  $\sigma$  is large, then the population distribution tends to homogenize. As a consequence, a too large value of  $\sigma$  may enforce unimodality of the principal eigenfunction  $\phi_0$  and thus of the solution  $u(t, \cdot)$  as  $t$  tends to  $+\infty$ . In this section, we enquire on the conjunct influence of  $\mathcal{W}$  and of  $\sigma$  on the shape of the principal eigenfunction  $\phi_0$ . This is far from being straightforward, and we therefore combine some rigorous results and numerical explorations. We start with some particular cases of analytic ground states.

### 4.1 Some explicit ground states

The search for eigenvalues and eigenfunctions of Schrödinger operators has long been motivated by applications in physics and chemistry. Some closed-form formulas of eigenfunctions, in particular the ground state, for specific potentials are available in the literature. For example in [16], the authors get for  $\sigma = 1$ ,

$$\begin{cases} -\mathcal{W}(x) = x^{10} - x^8 + x^6 - \frac{43}{8}x^4 + \frac{105}{64}x^2 \\ \phi_0(x) = A \exp\left(-\frac{3}{16}x^2 + \frac{1}{8}x^4 - \frac{1}{6}x^6\right) \\ \lambda_0 = \frac{3}{8}, \end{cases}$$

with  $A > 0$  a normalization constant. In this case the potential  $-\mathcal{W}$  is symmetric and double-well shaped, but the ground state is uni-modal because of a too large  $\sigma$ .

Xie, Wang and Fu [110] provide exact solutions for a class of rational potentials using the confluent Heun functions : for any  $\omega > 0$ ,  $g > 0$  and  $V_2 < g$ , they obtain

$$\begin{cases} -\mathcal{W}(x) = \frac{\omega^2}{4}x^2 + \frac{g(g - V_2 + \omega) + \sqrt{g(g - V_2)}(g + \omega)}{g(1 + gx^2)} + \frac{V_2}{(1 + gx^2)^2} \\ \phi_0(x) = A \exp\left(-\frac{\omega}{4}x^2 + \frac{g + \sqrt{g(g - V_2)}}{2g} \ln(1 + gx^2)\right) \\ \lambda_0 = \left(\frac{\sqrt{g(g - V_2)}}{g} + \frac{3}{2}\right)\omega \\ \sigma = 1. \end{cases}$$

Here, the potential is symmetric. At least for some parameters, see [110], both the potential and the ground state are double-well shaped (branching occurs).

In [112], authors give some explicit formulas for potentials defined by trigonometric hyperbolic functions : for any  $B > 0$  and  $C \geq 0$ , they obtain

$$\begin{cases} -\mathcal{W}(x) = \frac{B^2}{4} \left( \sinh(x) - \frac{C}{B} \right)^2 - B \cosh(x) \\ \phi_0(x) = A \left( e^{\frac{x}{2}} - \frac{1}{B} (C - \sqrt{B^2 + C^2}) e^{-\frac{x}{2}} \right) e^{\frac{C}{2}x - \frac{B}{2} \cosh(x)} \\ \lambda_0 = -\frac{1}{2} \sqrt{B^2 + C^2} - \frac{1}{4} \\ \sigma = 1. \end{cases}$$

In particular, when  $C = 0$  the potential is symmetric and is a double-well for  $0 < B < 2$  but a single-well when  $B > 2$ ; on the other hand the ground state has then two local maxima for  $0 < B < 1/2$  but only one when  $B > 1/2$ . If we slightly increase  $C > 0$ , thus breaking the symmetry of the potential, and keep  $B > 0$  small, we see that a second local maximum appears in the ground state. This shows that the shape of the ground state is very sensitive to the symmetry or not of the potential.

To conclude this subsection, let us observe that the ansatz  $\phi_0(x) := e^{-q(x)}$  is positive and satisfies  $-\phi_0'' - (q''(x) - (q'(x))^2)\phi_0 = 0$ . It is therefore the ground state associated with  $\sigma = 1$ ,  $\mathcal{W}(x) = q''(x) - (q'(x))^2$ ,  $\lambda_0 = 0$ . This provides a way to construct many examples.

## 4.2 Obstacles to branching

As already mentioned above, a too large  $\sigma$  prevents the branching phenomenon.

Next, if the fitness  $\mathcal{W}$  is concave it is known [17, Theorem 6.1], see also [57], that the ground state is log-concave and therefore uni-modal. For instance, the harmonic potential  $-\mathcal{W}(x) = x^2$  has the ground state  $\phi_0(x) = \frac{1}{\sqrt{\pi\sigma}} \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma}\right)$  which is log-concave.

Slightly more generally, if the fitness has a unique global maximum, it is expected that, whatever the values of  $\sigma$ , the ground state remains uni-modal, see Figure 4.3 for numerical simulations.

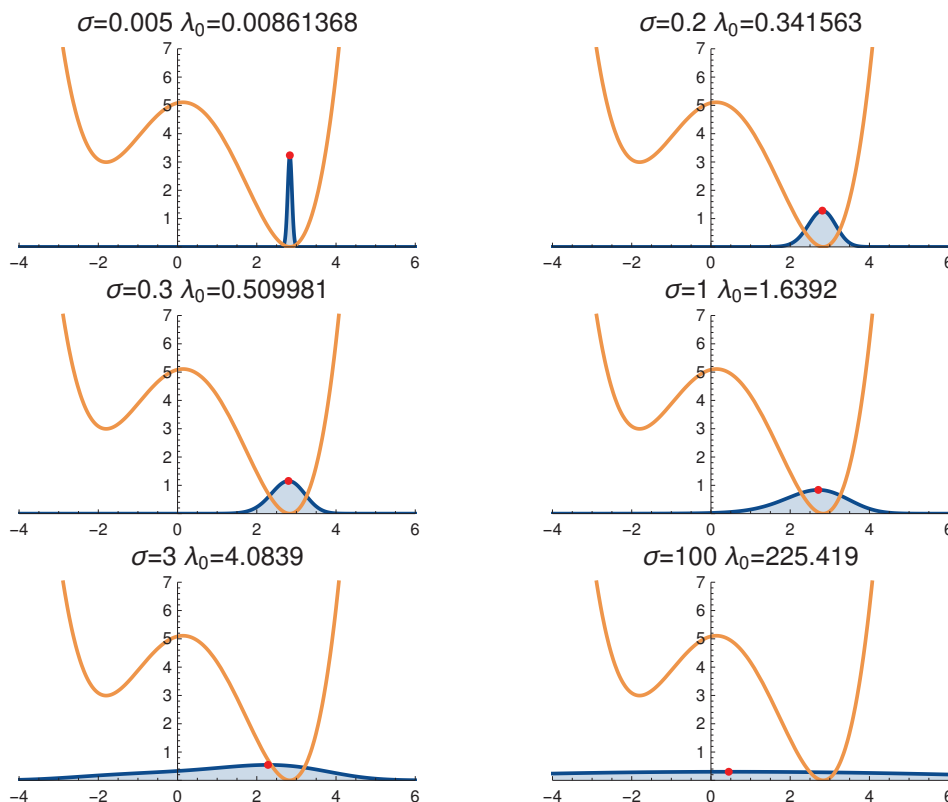


Fig. 4.3: Ground state  $\phi_0(\sigma)$ , increasing parameter  $\sigma$ , in the case  $-\mathcal{W}(x) = \frac{299}{2520}x^4 - \frac{233}{1260}x^3 - \frac{2971}{2520}x^2 + \frac{139}{420}x + \text{constant}$ . The ground state remains unimodal, and the global maximum is shifted towards left, asymptotically reaching 0.

### 4.3 The typical situation leading to branching

In order to obtain branching, the above considerations drive us to consider a fitness function  $\mathcal{W}$  reaching multiple times its global maximum combined with a small enough parameter  $\sigma > 0$ . Hence, in the particular case of a double-well potential  $-\mathcal{W}$ , it is proved in [98, Theorem 2.1] that, far from the minima of the potential (in particular between the two wells), the ground state  $\phi_0 = \phi_0(\sigma)$  is exponentially small as  $\sigma \rightarrow 0^+$ , which indicates that branching occurs.

Nevertheless, one can come to a similar conclusion through direct arguments under the assumption that the fitness function  $\mathcal{W}$  is even, satisfies Assumption 2.5 and  $\mathcal{W}(0) < \max \mathcal{W}$ . Indeed, since  $\mathcal{W}$  is even, so is the ground state and therefore  $\phi_0'(0) = 0$ . Next, testing the equation at  $x = 0$ , we get

$$\sigma^2 \phi_0''(0) = -(\mathcal{W}(0) + \lambda_0) \phi_0(0).$$

We know from Lemma 2.4 that  $\lambda_0 = \lambda_0(\sigma) \rightarrow -\max \mathcal{W}$  as  $\sigma \rightarrow 0$ , and therefore, for  $\sigma$  sufficiently small,  $\phi_0''(0) > 0$ . This shows that the ground state is at least bi-modal. For instance, in Figure 4.4 we show  $-\mathcal{W}(x) := \frac{1}{12}(x^2 - 2)^2$  and the associated principal eigenfunction  $\phi_0 = \phi_0(\sigma)$ , for different values of the parameter  $\sigma$ .

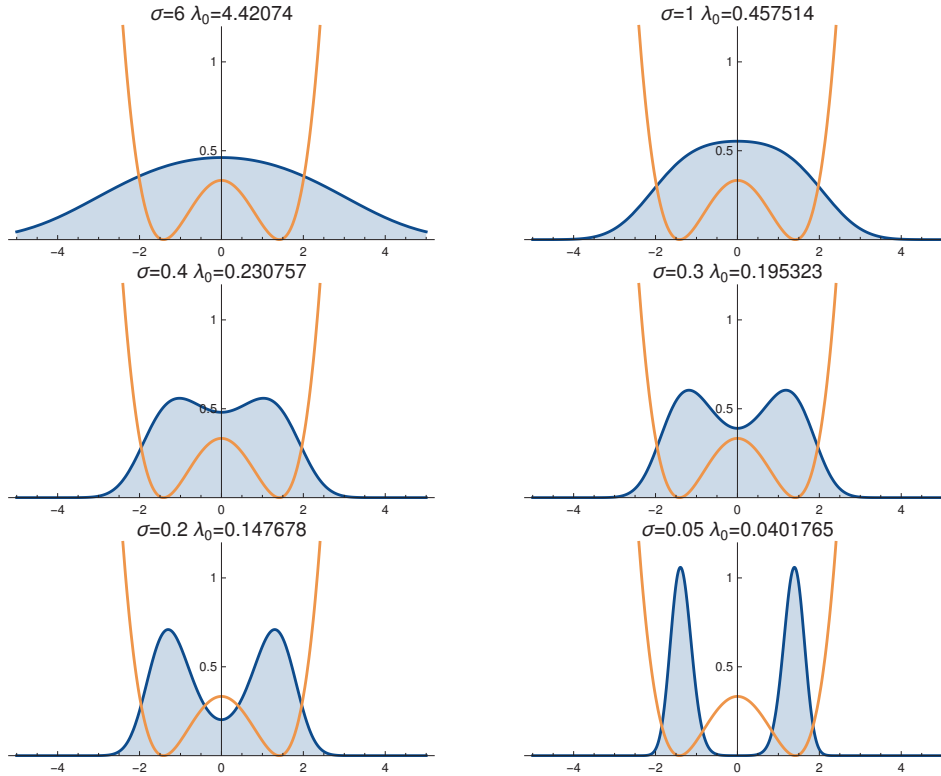


Fig. 4.4: Ground state  $\phi_0(\sigma)$ , decreasing parameter  $\sigma$ , in the case  $-\mathcal{W}(x) = \frac{1}{12}(x^2 - 2)^2$ . Top left: for large  $\sigma$  the ground state is uni-modal. Bottom right: for small  $\sigma$  the ground state tends to concentrate into the wells of  $-\mathcal{W}$ .

As far as the Cauchy problem (4.1) is concerned, we present here some numerical simulations where one can observe the branching phenomenon. For this example we choose the double-well fitness function

$$-\mathcal{W}(x) = (x^2 - 4)x^2 + 4, \quad (4.18)$$

and  $\sigma = 10^{-3}$ , which is sufficiently small to ensure that  $\phi_0$  is bi-modal. To numerically compute the solution  $u(t, x)$  to (4.1) we follow the proof of Theorem 3.4: using finite element method we first compute a numerical approximation  $v_{\text{num}}(t, x)$  of the solution  $v(t, x)$  to the linear Cauchy problem (4.14); next, using standard quadrature methods, we compute

the mass  $m_{v_{\text{num}}}(t)$  of the numerical approximation  $v_{\text{num}}(t, x)$ ; last, we use the relation (4.17) to obtain  $u_{\text{num}}(t, x)$ . The results are plotted for different times in Figure 4.5 and Figure 4.6. In Figure 4.5, we use the Gaussian initial condition  $u_0(x) = \frac{1}{\sqrt{\pi}}e^{-x^2}$ . As for Figure 4.6, we use

$$u_0(x) = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \frac{e^{-(x-4)^2} + \varepsilon e^{-x^2}}{1 + \varepsilon}, \quad \varepsilon = 10^{-2},$$

the role of  $\varepsilon$  being to avoid some numerical instabilities. The initial condition lies on the right of the two wells. The solution remains not symmetric but, gradually, it converges to the symmetric ground state, with some possible transient complicated patterns.

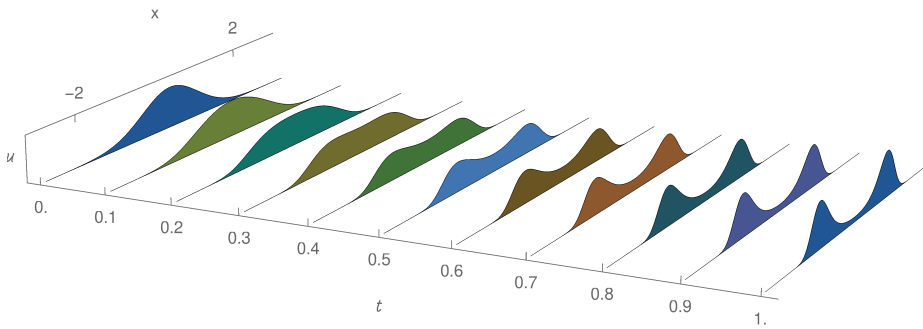


Fig. 4.5: Numerical solution of the Cauchy problem (4.1) exhibiting a branching phenomenon. Here  $\sigma = 10^{-3}$ , fitness is as in (4.18) and the initial data is centered.

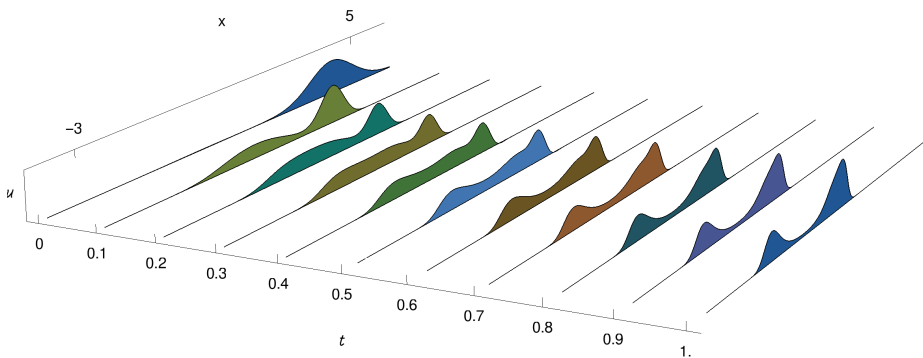


Fig. 4.6: Numerical solution of the Cauchy problem (4.1) exhibiting a branching phenomenon. Here  $\sigma = 10^{-3}$ , fitness is as in (4.18) and the initial data is off-centered.

#### 4.4 The number of modes

When the fitness function (assumed to be symmetric) reaches its global maximum at  $N \geq 2$  points, say  $x_1 < \dots < x_N$ , it is expected [39] that, as  $\sigma \rightarrow 0$ , the ground state concentrates in the  $x_i$  points where the biological niche is the widest since, at these points, individuals suffer less when their traits are slightly changed by mutations. Mathematically this means that  $\phi_0$  is  $p$ -modal where

$$p := \# \left\{ 1 \leq i \leq N : |\mathcal{W}''(x_i)| = \min_{1 \leq j \leq N} |\mathcal{W}''(x_j)| \right\}.$$

As a first example, consider the symmetric, triple-well potential

$$-\mathcal{W}(x) = \frac{1}{200}x^4(6x - 8)^2(6x + 8)^2,$$

whose wells are localized at 0 and  $\pm\frac{4}{3}$ . The well at zero is wider than the two other ones. In this case, the ground state is, as explained above, uni-modal for small  $\sigma$ . Moreover in this “narrow-wide-narrow” situation, the ground state remains uni-modal when we increase  $\sigma$ , as numerically observed in Figure 4.7.

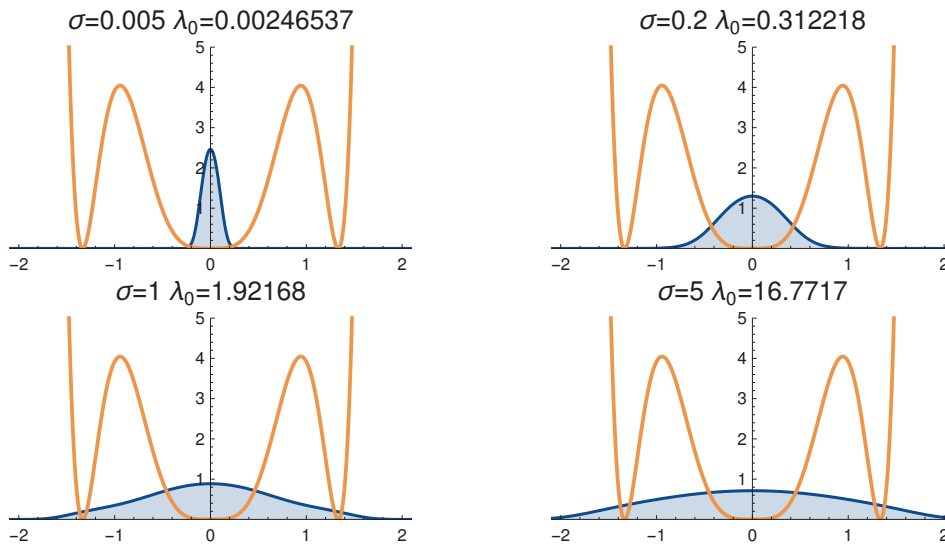


Fig. 4.7: Ground state  $\phi_0(\sigma)$ , increasing parameter  $\sigma$ , in the case of a “narrow-wide-narrow” potential.

On the other hand, as the bifurcation parameter  $\sigma$  increases, it may happen that, because of the position of the wells, the number of global maxima of the population distribution varies. Such an example is provided by the symmetric, triple-well potential

$$-\mathcal{W}(x) = \frac{1}{200}x^2(x-2)^4(x+2)^4, \quad (4.19)$$

which is of the “wide-narrow-wide” type. We numerically depict in Figure 4.8 the ground state associated to this fitness function, for different values of the mutation parameter. As explained above, the ground state is bi-modal for small  $\sigma$  and uni-modal for large  $\sigma$ . More interestingly is that, for intermediate values of  $\sigma$ , the ground state is trimodal. Hence, the combination of the position of the wells of the potential and of the value of the parameter  $\sigma$  is of great importance on the number of emerging phenotypes.

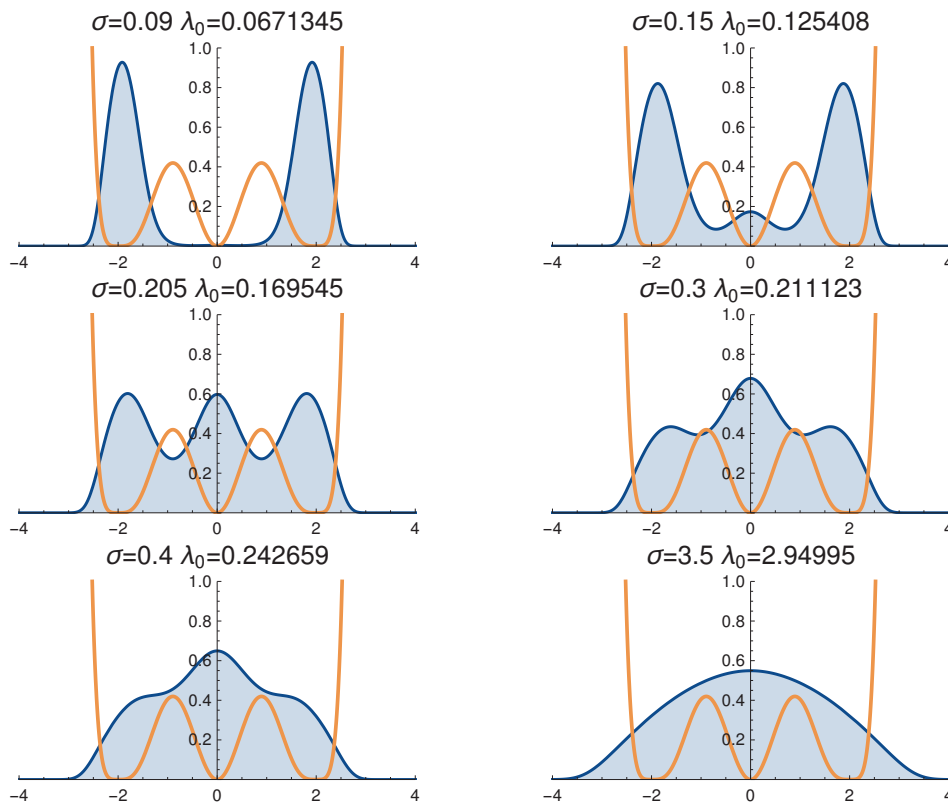


Fig. 4.8: Ground state  $\phi_0(\sigma)$ , increasing parameter  $\sigma$ , in the case of a “wide-narrow-wide” potential.

## 5 Discussion

Our primary motivation is to understand the so-called branching phenomena, that is the splitting of a population structured by a phenotypic trait from uni-modal to multi-modal distribution.

We consider a population submitted to mutation and selection, thus standing in the framework of the dynamics of adaptation, see [25], [36], [37], [38], [76] among others. The retained model is the replicator-mutator equation, which is a deterministic integro-differential model [3, 4], [13], [49], [106]. The growth term involves a confining fitness function — which prevents the possibility of “escaping to infinity”— to which the mean fitness is subtracted. Hence, if the initial data is a probability density then so is the solution for later times.

For this model, we have shown the following mathematical results: the associated Cauchy problem is well-posed and the solution is written explicitly thanks to some underlying Schrödinger eigenelements. This requires the reduction to a linear equation via a change of unknown, the use of Lions’ theorem and the derivation of rather non-standard estimates on the eigenelements (which are of independent interest). As a consequence of the expression of the solution, we deduce that the long time behaviour is determined by the principal eigenfunction or ground state.

Hence, the issue of branching reduces to the issue of the shape of the ground state. In a small mutation parameter regime, we have presented sufficient conditions on the fitness function (symmetric, with two global maxima) for the population to split to bi-modality. Also, still in the small mutation parameter and symmetric fitness regime, the widest global maxima of the fitness function are selected, thus revealing the number of emerging phenotypes. Last, we have underlined that the number of maxima of the ground state and their value are determined by a combination of the fitness function (symmetric or not, position of the wells) and the mutation parameter: the population density can be concentrated around some intervals of phenotypic trait in different proportions, corresponding to the emergence of well identified phenotypes.

The branching phenomena have recently received a lot of attention [49], [67], [64], [108], but to the best of our knowledge, this is the first work where it is obtained through the rather simple replicator-mutator equation (4.1). However, further investigations remain to be performed for a better understanding of the interplay between the fitness function and the mutation parameter, as sketched in Section 4. Another relevant infor-

mation for biological purposes would be an estimate of the time needed for a uni-modal population to branch.

## CHAPITRE 5

# Density-dependent models in directed evolution

---

Le contenu de ce chapitre reprend le travail [7] réalisé en collaboration avec Matthieu Alfaro\*, accepté pour publication dans *Discrete & Continuous Dynamical Systems-B*.

\*IMAG, Université de Montpellier, CNRS, France.

### Sommaire

---

1	Introduction . . . . .	74
2	Main results . . . . .	78
3	Special solutions . . . . .	81
4	The CGF approach . . . . .	84
5	The solution implicitly/explicitly . . . . .	87
6	When the mutation coefficient is socially determined . . . . .	92

---

# 1 Introduction

IN THIS CHAPTER, we analyze a mathematical model of a directed evolution process which is density-dependent. The model in consideration is derived in [111] (see below for details) and is given by the following nonlocal equation

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t, x) + u(t, x) \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)}, \quad t > 0, x \in \mathbb{R}, \quad (5.1)$$

where the nonlocal term is given by

$$\bar{x}(t) := \int_{\mathbb{R}} x u(t, x) dx, \quad (5.2)$$

and will also be denoted  $\bar{u}(t)$ , to remind its dependence on the solution itself. We will prove the well-posedness of the Cauchy problem associated with (5.1), obtain the solution through an implicit/explicit expression, and analyze its long time behaviour.

As a by product of our analysis of (5.1), we will collect results on the well-posedness and the long time behaviour of the solution to the Cauchy problem associated with equation

$$\frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \bar{x}(t) \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(t, x) + v(t, x)(x - \bar{x}(t)), \quad t > 0, x \in \mathbb{R}, \quad (5.3)$$

where  $\bar{x}(t) := \int_{\mathbb{R}} x v(t, x) dx$  will also be denoted  $\bar{v}(t)$ .

Throughout this work, we assume that the initial data  $u_0$  and  $v_0$ , are non-negative and have unitary mass :

$$\int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx = \int_{\mathbb{R}} v_0(x) dx = 1, \quad (5.4)$$

so that, *formally*,  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx = \int_{\mathbb{R}} v(t, x) dx = 1$  for later times.

Indeed, if we formally integrate (5.1) over  $x \in \mathbb{R}$ , we see that the total mass  $M(t) := \int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx$  solves the Cauchy problem

$$M'(t) = 1 - M(t), \quad M(0) = 1, \quad (5.5)$$

so that, by the Cauchy-Lipschitz theorem,  $M(t) \equiv 1$  for all  $t > 0$ . Hence,  $u(t, \cdot)$  is a probability density on  $\mathbb{R}$  and  $\bar{x}(t) = \bar{u}(t)$  is its mean. As far as (5.3) is concerned, we reach

$$M'(t) = \bar{v}(t)(1 - M(t)), \quad M(0) = 1, \quad (5.6)$$

so that, by Gronwall's lemma,  $M(t) = 1$  as long as " $\bar{v}(t)$  is meaningful". We refer to [3] for situations where, in some sense,  $\bar{v}(t)$  blows up in finite time, thus leading to extinction of the solution, which contradicts the formal conservation of the mass.

Let us now comment on the emergence of equations (5.1) and (5.3), termed as *replicator-mutator* models, in evolutionary biology and their relevance in biotechnology.

Replicator-mutator models aim at describing Darwinian evolutionary processes, whose fundamental elements are mutations and selection. Originally introduced by Taylor and Jonker [104], the replicator dynamics was developed for symmetric games in order to describe the evolution (determined by the payoff matrix) of the frequencies of strategies in a population, see [60] for a complete derivation. Nevertheless, such an approach neglects the effect of mutations. As an attempt to fill this gap, replicator-mutator models have been developed, starting with the work of Kimura [65] and followed by models considering different types of mutations, both in the local [3, 4], [6], [13] and nonlocal [20, 21, 22], [44], [49, 50], [65] cases.

It is important to mention the diversity of research areas where this type of model is applied: population genetics [51], game theory [14], auto-catalytic reaction networks [102] and language evolution [80]. As pointed out by Schuster and Sigmund [96], in the ordinary differential equation case, several evolutionary models in different biological fields lead independently to the same class of replicator dynamics, showing some sort of universal structure; this idea is also developed in [84], where authors show how apparently very different formulations of evolutionary dynamics are part of a single unified framework given by the replicator-mutator equation.

When mutations are modeled by the local diffusion operator, and under the constrain of mass, the replicator-mutator equation typically takes the form

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \underbrace{\sigma^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}}_{\text{mutations}} + \underbrace{u \left( \mathcal{W}(x) - \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy \right)}_{\text{selection}}. \quad (5.7)$$

In the context of evolutionary biology,  $u(t, x)$  represents the density of population, at time  $t$ , per unit of phenotypic trait on a one-dimensional phenotypic trait space. The function  $\mathcal{W}(x)$  stands for the fitness of the phenotype  $x$  and models the individual reproductive success. Hence the nonlocal term  $\bar{u}(t) = \bar{\mathcal{W}}(t) = \int_{\mathbb{R}} \mathcal{W}(y) u(t, y) dy$  is the mean fitness

at time  $t$ , and can be seen as a Lagrange multiplier for the mass to be conserved, thus yielding an equation on the frequencies.

Due to their *nonlocal* structure, the analysis of replicator-mutator equations often requires new approaches compared with local-PDE (e.g. comparison principle does not hold), both from the analytic and numerical viewpoint. In the framework of (5.7), we mention the works [4], [6] for the cases of quadratic or confining fitness functions, but now stick to the case where the fitness linearly depends on the phenotypic trait, say  $\mathcal{W}(x) = x$ .

In this setting, the authors of [3] proved that the solution of the replicator mutator Cauchy problem (5.7) with linear fitness can be written explicitly in terms of the solution of the Heat equation. On the other hand, when a probability density (or kernel)  $J$  models mutations, the equation is recast

$$\frac{\partial u}{\partial t} = J \star u - u + u \left( x - \int_{\mathbb{R}} y u(t, y) dy \right),$$

for which a *Cumulant Generating Functions* (CGF) approach has been developed in [49]: it turns out that the CGF satisfies a first order non-local partial differential equation that can be explicitly solved, thus giving access to many information such as mean fitness (or mean trait since  $\mathcal{W}(x) = x$ ), variance, position of the leading edge. In the present paper, we shall combine these two techniques to first reach an implicit expression of the mean fitness  $\bar{u}(t)$  of the solution to (5.1), and then to obtain a so called *implicit/explicit* expression of the solution  $u(t, x)$  itself. Additionally, this procedure allow us to develop a simple numerical strategy for solving the Cauchy problem associated to (5.1).

In this work, and in contrast with (5.7), we consider the case when the fitness function is modulated by  $\bar{u}(t) = \bar{x}(t)$ , the mean-fitness at time  $t$ , as can be seen in (5.1). Let us now make a short description of the emergence of model (5.1) in [111] to which we refer for further details.

The original replicator model, yielding the aforementioned replicator-mutator model (5.7), is the continuous time model

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = (x - \bar{x}(t))u(t, x), \quad (5.8)$$

and considers the so-called *Malthusian fitness*, that is the rate of growth of a particular genotype.

On the other hand, in the case of non-overlapping generations, one may start from the discrete time model

$$\begin{cases} u(t+1, x) = \frac{x}{\bar{x}(t)} u(t, x) \\ u(0, x) = u_0(x) \end{cases} \quad (5.9)$$

for the change in the so-called *Darwinian fitness* (success in propagating genes to the next generation) distribution. The Darwinian fitness being nonnegative, equation (5.9) is supplemented with  $u(t = 0, \cdot)$  supported in  $[0, +\infty)$ . Then, subtracting  $u(t, x)$  in both sides of equation (5.9), we reach

$$u(t + 1, x) - u(t, x) = \frac{x}{\bar{x}(t)} u(t, x) - u(t, x),$$

model (5.9) is immediately recast

$$u(t + 1, x) - u(t, x) = \left( \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)} \right) u(t, x). \quad (5.10)$$

Formally, at least for small times and narrow distributions, the above is approached by the continuous in time selection model

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \left( \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)} \right) u(t, x), \quad (5.11)$$

which becomes (5.1) after inserting the effect of mutations through a diffusion term. Notice however that, in this derivation of (5.1), the fitness of an individual with trait  $x$  depends only on  $x$  and thus selection is not density dependent.

Evolutionary mechanisms at work in nature ensure adaptability to ever-changing environments. Evolution does not have particular direction: the underlying processes occur spontaneously during reproduction and survival. The laboratory evolution experiments, in contrast, often have a defined goal, and the key processes (mutation, recombination, and screening or selection) are carefully controlled by the experimenter.

In [111], the authors consider directed evolution, that is a laboratory technique that mimics natural evolution. These variants of directed evolution approaches rely on ways of compartmentalizing genotype libraries and (bio)chemical reactions and on means of simultaneous in situ amplification of each compartment content according to its phenotype. The use of microdroplets of emulsions for compartments allows to work with very large libraries (up to a billion of individuals). However, as the library of mutant genotypes is randomly distributed in emulsified droplets, a fraction of compartments receives more than one genetic molecule, with typically a Poisson distribution of the number of genotypes per compartment. Not only different genotypes inside a compartment pool their activity but also share the total number of produced copies, which makes the selection density dependent.

In this process, the analogous of (5.9) is given by

$$u(t+1, x) = \frac{[g(l)x + (1-g(l))\bar{x}(t)]u(t, x)}{\bar{x}(t)}, \quad (5.12)$$

where the constant  $g(+\infty) = 0 < g(l) < 1 = g(0)$  depends on  $l$ , a Poisson parameter measuring the occupancy of compartments. The analogous of (5.10) is then

$$u(t+1, x) - u(t, x) = g(l) \left( \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)} \right) u(t, x). \quad (5.13)$$

Compared to (5.10), the presence of the coefficient  $g(l) < 1$  in (5.13) is the revelator of the density dependent selection. Now, if  $g(l)$  is small (meaning  $l$  large), the process is slowed down and the validity of (5.11) as a continuous in time approximation should hold in much more cases than previously, meaning for larger time periods but also for more various shapes of distribution.

Hence, the compartmentalization that takes place in directed evolution (but also in natural systems like viruses with multiple infections) and the associated frequency dependence are the key tools to reach the continuous time model (5.1), starting from a discrete time model written in terms of the Darwinian fitness, see [111].

Last, our second main focus, namely equation (5.3), corresponds to the replicator-mutator model (5.7), but with the additional effect that the mutations are density-dependent: the diffusion coefficient is modulated by the mean trait  $\bar{u}(t) = \bar{x}(t)$  and is thus “socially determined”.

## 2 Main results

We here state our main results on (5.1), those on (5.3) will be gathered in the final section, where we transfer our developments on the solution  $u$  of (5.1) to the solution  $v$  of (5.3).

We first need to define an admissible set where to look after solutions. We denote by  $\mathcal{A}$ , the set of non-negative functions  $f \in L^1(\mathbb{R})$  such that  $\int_{\mathbb{R}} f(x) dx = 1$ , which decrease faster than any exponential function, that is

$$\lim_{x \rightarrow \pm\infty} f(x) e^{\alpha|x|} = 0, \quad \forall \alpha > 0, \quad (5.14)$$

and, last, such that  $m_0 := \int_{\mathbb{R}} x f(x) dx > 0$ .

**Remark 2.1** Notice that the case  $m_0 < 0$  follows by symmetry from the case  $m_0 > 0$ , whereas the case  $m_0 = 0$  is singular, as clear from the equation and the Gaussian case studied in subsection 3.2. Notice also that assumption (5.14) could be relaxed by only assuming  $f(x)e^{\alpha|x|} \rightarrow 0$  (for all  $\alpha > 0$ ) as  $x \rightarrow +\infty$  when  $m_0 > 0$  (or  $x \rightarrow -\infty$  when  $m_0 < 0$ ), the relevant tail being the right one as already observed in related situations by [3] or [49]. This would require to adapt (iii) in the below definition by adding some integrability properties as  $x \rightarrow -\infty$ . For simplicity, in this work, we stick to (5.14).

**Definition 2.2 (Notion of solution)** Let  $u_0 \in \mathcal{A}$  be given. We say that  $u = u(t, x)$  is a global solution of (5.1) starting from  $u_0$  if

- (i)  $u \in \mathcal{C}^\infty((0, +\infty) \times \mathbb{R})$ ,
- (ii) for all  $t \geq 0$ ,  $u(t, \cdot) \in \mathcal{A}$ ,
- (iii) for all  $t > 0$ ,  $\partial_t u(t, \cdot)$ ,  $\partial_x u(t, \cdot)$  and  $\partial_x^2 u(t, \cdot)$  decrease faster than any exponential function, in the sense of (5.14),
- (iv)  $u$  solves (5.1) in the classical sense,
- (v)  $u(t, \cdot) \rightarrow u_0$  in  $L^1(\mathbb{R})$ , as  $t \rightarrow 0$ .

Our main result consists in the well-posedness of the Cauchy problem (5.1) with, moreover, an implicit/explicit expression of the solution.

**Theorem 2.3 (The solution of the Cauchy problem)**

Let  $u_0 \in \mathcal{A}$  be given. Then there is a unique global solution of (5.1) starting from  $u_0$  (in the sense of Definition 2.2). Moreover, its mean  $\bar{u}(t)$  is implicitly (and uniquely) determined by

$$\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) ds}$$

where  $m_0 = \int_{\mathbb{R}} x u_0(x) dx > 0$  and  $C_0(z) := \ln \left( \int_{\mathbb{R}} u_0(x) e^{zx} dx \right)$ ,  $z \geq 0$ , is the cumulant generating function (CGF) of  $u_0$ .

Last,  $u(t, x)$  is given by

$$u(t, x) = w \left( t, x + 2 \int_0^t \int_0^s \frac{\sigma^2 d\tau ds}{\bar{u}(\tau)} \right) e^{-t+x \int_0^t \frac{ds}{\bar{u}(s)} + \int_0^t \sigma^2 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right)^2 ds}$$

where  $w = w(t, y)$  is the solution of the Heat equation

$$\partial_t w = \sigma^2 \partial_y^2 w$$

starting from  $u_0$ .

The proof is based in a combination of the approaches of [3] and [49]. In the course of the proof, we collect the expressions and some estimates on the mean  $\bar{u}(t)$  and the variance

$$\begin{aligned}\mathbb{V}(t) &:= \int_{\mathbb{R}} (x - \bar{u}(t))^2 u(t, x) dx \\ &= \int_{\mathbb{R}} x^2 u(t, x) dx - \left( \int_{\mathbb{R}} x u(t, x) dx \right)^2\end{aligned}$$

of the solution at time  $t$ .

**Corollary 2.4 (Long time behaviour)** *Let  $u_0 \in \mathcal{A}$  be given. Then the mean  $\bar{u}(t)$  of the global solution given by Theorem 2.3 satisfies*

$$\bar{u}(t) \begin{cases} \geq \sqrt{2\sigma^2} t & \text{in any case} \\ \sim \sqrt{2\sigma^2} t & \text{if } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty, \end{cases}$$

and, in any case,

$$\int_0^{+\infty} \frac{1}{\bar{u}(y)} dy = +\infty. \quad (5.15)$$

The variance  $\mathbb{V}(t)$  of the global solution satisfies

$$\mathbb{V}(t) = \begin{cases} \geq 2\sigma^2 t & \text{in any case} \\ \sim 2\sigma^2 t & \text{if } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty, \end{cases}$$

where  $\text{supp}(u_0)$  denotes the support of  $u_0$ .

The above shows that, as  $t \rightarrow +\infty$ , the solution moves to the right since  $\bar{u}(t) \rightarrow +\infty$ , and is flattening since  $\mathbb{V}(t) \rightarrow +\infty$ . In particular, for one side compactly supported initial data, the propagation (asymptotically) occurs at constant speed  $\sqrt{2\sigma^2}$ , which is in contrast with the acceleration phenomenon proved in [3]. This is also true for Gaussian data as will be noticed in subsection 3.2. The role of (5.15) is to provide “a kind of upper bound” on  $\bar{u}(t)$  when, for example, the initial tails are still lighter than any exponential but heavier than Gaussian, e.g. of the magnitude  $e^{-x^\alpha}$  ( $1 < \alpha < 2$ ) or even  $e^{-x \ln x}$  as  $x \rightarrow +\infty$ .

The paper is organized as follows. In Section 3, we investigate special solutions, in particular Gaussian ones which provide a preliminary understanding of equation (5.1). In Section 4, we begin the proof of our main result, Theorem 2.3, by using the CGF approach introduced in [49]. The proof of Theorem 2.3 and its corollary are completed in Section 5 thanks

to the methodology of [3]. As a by product of our analysis, we collect a numerical strategy for solving the Cauchy problem. Last, Section 6 is devoted to obtain the companion results on (5.3) : first, in subsection 6.1, we study the existence of Gaussian solutions revealing rich mathematical behaviours such as *concentration* or *anti-diffusion / diffusion* phenomena; next, in subsection 6.2, we express the solution  $v(t, x)$  of (5.3) in terms of the solution  $u(t, x)$  of (5.1).

### 3 Special solutions

In this section, we investigate special solutions to (5.1), in particular non-negative, integrable steady states and Gaussian solutions. In the first case we prove the non existence of such steady states. This is due to the particular form of the fitness function and is an analogous result to that one obtained by Alfaro and Carles in [3]. The situation is different in the case of a confining fitness function [6, 4] where the existence and uniqueness of a non-negative stationary solution is ensured and corresponds to the *ground-state* of the Schrödinger Hamiltonian where the potential is the opposite of fitness function. In the second case, Gaussian solutions are computed explicitly by solving the differential equations describing the evolution of the mean and the inverse of the variance.

#### 3.1 Steady states

**Proposition 3.1 (Steady state)** *There is no nontrivial non-negative steady state  $\rho = \rho(x)$  solving (5.1) and satisfying  $\rho(\pm\infty) = 0$ .*

*Proof.* A steady state with  $\bar{x} \neq 0$  must solve, for all  $x \in \mathbb{R}$

$$\rho''(x) + \frac{1}{\sigma^2} \frac{x - \bar{x}}{\bar{x}} \rho(x) = 0.$$

Letting  $\varrho(x) := \rho\left(\bar{x} - (\sigma^2 \bar{x})^{1/3} x\right)$ , this is recast

$$\varrho''(x) - x\varrho(x) = 0, \quad x \in \mathbb{R}.$$

Hence  $\varrho(x)$  is a linear combination of the Airy functions  $\text{Ai}(x)$  and  $\text{Bi}(x)$ , see Figure 5.1. From  $\varrho(+\infty) = 0$ , we deduce that  $\varrho(x)$  is a multiple of  $\text{Ai}(x)$ . Hence either it is trivial, either it changes sign. ■

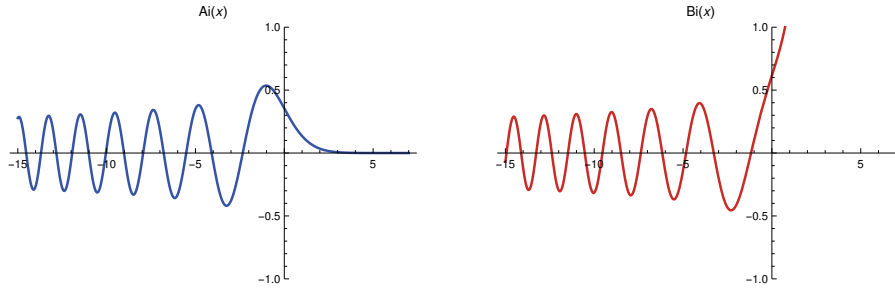


Fig. 5.1: Airy functions  $\text{Ai}(x)$  and  $\text{Bi}(x)$ .

### 3.2 Gaussian solutions

We investigate the propagation of a Gaussian initial data, which is relevant for biological lectures. In the context of evolutionary genetics, families of Gaussian solutions for nonlinear and nonlocal equations can be found in [13], [3, 4]. In a different context involving logarithmic nonlinearities, we also refer to [12], [27] for the Schrödinger equation and to [5] for the Heat equation.

**Proposition 3.2 (Propagation of Gaussian initial data)**

For  $a_0 > 0$  and  $m_0 \in \mathbb{R}$ , let us define

$$a(t) := \frac{a_0}{1 + 2a_0\sigma^2 t}, \quad (5.16a)$$

$$m(t) := \begin{cases} +\sqrt{2\sigma^2 t^2 + \frac{2t}{a_0} + m_0^2} & \text{when } m_0 > 0 \\ \pm\sqrt{2\sigma^2 t^2 + \frac{2t}{a_0}} & \text{when } m_0 = 0 \\ -\sqrt{2\sigma^2 t^2 + \frac{2t}{a_0} + m_0^2} & \text{when } m_0 < 0. \end{cases} \quad (5.16b)$$

Then,

$$u(t, x) := \sqrt{\frac{a(t)}{2\pi}} e^{-a(t)\frac{(x-m(t))^2}{2}} \quad (5.17)$$

solves (5.1) in  $(0, +\infty) \times \mathbb{R}$  with  $u_0(x) = \sqrt{\frac{a_0}{2\pi}} e^{-a_0\frac{(x-m_0)^2}{2}}$ .

*Proof.* From the ansatz (5.17), we compute

$$\partial_t u(t, x) = u(t, x) \left[ \frac{a'(t)}{2a(t)} - a'(t) \frac{(x - m(t))^2}{2} + a(t)m'(t)(x - m(t)) \right],$$

$$\partial_x^2 u(t, x) = u(t, x) [-a(t) + a^2(t)(x - m(t))^2],$$

and

$$u(t, x) \frac{x - \bar{x}(t)}{\bar{x}(t)} = u(t, x) \frac{x - m(t)}{m(t)}.$$

We plug the above into equation (5.1), and identify the  $x^2$ , the  $x^1$  and the  $x^0$  coefficients to obtain three differential equations. The first one is

$$-\frac{a'(t)}{2} = \sigma^2 a^2(t), \quad (5.18)$$

whose solution, starting from  $a_0$ , is given by the first part in (5.16). Using (5.18), we see that the two other equations reduce to  $a(t)m(t)m'(t) = 1$ , which is solved as

$$m^2(t) = 2\sigma^2 t^2 + \frac{2t}{a_0} + m_0^2,$$

and thus the second part in (5.16). ■

Notice that functions  $m(t)$  and  $V(t) = \frac{1}{a(t)}$  are respectively the mean and the variance of the density  $u(t, \cdot)$ . Hence Proposition 3.2 shows that, starting from a Gaussian profile, the solution remains a Gaussian function, is asymptotically propagating at constant speed and flattening since  $m(t) \sim \pm \sqrt{2\sigma} t$ , as  $t \rightarrow +\infty$  and  $V(t) \sim 2\sigma t$ , as  $t \rightarrow +\infty$ , see Figure 5.2. Notice that the direction of propagation is determined by the initial value  $m_0$ : towards the right when  $m_0 > 0$ , the left when  $m_0 < 0$ . The case  $m_0 = 0$  is singular because of the multiplicity of solutions to (5.16), two Gaussian solutions emerge, one propagating to the left and the other to the right, see Figure 5.2.

**Remark 3.3 (The  $\sigma = 0$  case)** *As far as equation without mutation (5.11) is concerned, it is immediate to see that the conclusions of Proposition 3.2 still hold*

*(letting  $\sigma = 0$ ). In particular, when  $m_0 > 0$ , we get  $m(t) \sim \sqrt{\frac{2t}{a_0}}$  as  $t \rightarrow +\infty$ ,*

*and  $V(t) = \frac{1}{a(t)} = \frac{1}{a_0}$ .*

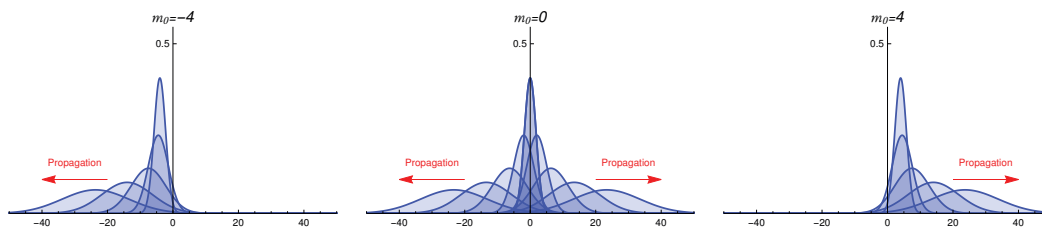


Fig. 5.2: Evolution of Gaussian solutions for  $\sigma^2 = 1$ ,  $a_0 = 1$  and  $m_0 = -4$ ,  $m_0 = 0$  and  $m_0 = 4$ .

## 4 The CGF approach

In this section, we assume that we are equipped with a solution of (5.1) starting from  $u_0 \in \mathcal{A}$ . We define the Cumulative Generating Function (CGF)

$$C(t, z) := \ln \left( \int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx \right), \quad t \geq 0, z \geq 0, \quad (5.19)$$

of such a solution, in the spirit of [49]. From Definition 3.3,  $C(t, z)$  is well defined and smooth on  $(0, +\infty) \times [0, +\infty)$ . We shall derive an implicit expression for  $C(t, z)$ , and then for the value  $\bar{u}(t)$  of the mean. This crucial step will enable us to complete the analysis in the next section, which is much in the spirit of [3].

The following computations, in particular the differentiations under the integral signs, are validated by the notion of solution adopted in Definition 3.3. Observe that

$$\partial_t C(t, z) = \frac{\int_{\mathbb{R}} \partial_t u(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx},$$

and that

$$\partial_z C(t, z) = \frac{\int_{\mathbb{R}} x u(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx},$$

$$\partial_{zz} C(t, z) = \frac{\int_{\mathbb{R}} x^2 u(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx} - \left( \frac{\int_{\mathbb{R}} x u(t, x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx} \right)^2.$$

Notice in particular that the mean is reached through

$$\partial_z C(t, z = 0) = \int_{\mathbb{R}} x u(t, x) dx = \bar{u}(t),$$

whereas the variance is reached through

$$\partial_{zz}C(t, z = 0) = \int_{\mathbb{R}} x^2 u(t, x) dx - \left( \int_{\mathbb{R}} x u(t, x) dx \right)^2 = \mathbb{V}(t).$$

Hence, multiplying equation (5.1) by  $e^{zx}$ , integrating over  $x \in \mathbb{R}$  and finally dividing by  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx}$ , we obtain the following nonlocal first order PDE

$$\partial_t C(t, z) = \sigma^2 z^2 - 1 + \frac{\partial_z C(t, z)}{\partial_z C(t, 0)}, \quad (5.20)$$

where we have used integration by parts to get

$$\int_{\mathbb{R}} \partial_{xx} u(t, x) e^{zx} dx = z^2 \int_{\mathbb{R}} u(t, x) e^{zx} dx.$$

Furthermore, since  $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx = 1$ , the condition  $C(t, 0) = 0$  must hold for any  $t \geq 0$ . As a result we are facing the problem

$$\begin{cases} \partial_t C(t, z) = \sigma^2 z^2 - 1 + \frac{\partial_z C(t, z)}{\bar{u}(t)} & t \geq 0, z \geq 0, \\ C(0, z) = C_0(z) & z \geq 0, \\ C(t, 0) = 0 & t \geq 0, \end{cases} \quad (5.21)$$

where  $C_0(z) = \ln \left( \int_{\mathbb{R}} u_0(x) e^{zx} dx \right)$  is the CGF of the initial data  $u_0$ . Notice that, from a straightforward computation,

$$C_0''(z) = \frac{\left( \int_{\mathbb{R}} x^2 u_0(x) e^{zx} dx \right) \left( \int_{\mathbb{R}} u_0(x) e^{zx} dx \right) - \left( \int_{\mathbb{R}} x u_0(x) e^{zx} dx \right)^2}{\left( \int_{\mathbb{R}} u_0(x) e^{zx} dx \right)^2}.$$

Hence, from Cauchy Schwarz inequality, we see that  $C_0''(z) \geq 0$  for all  $z \geq 0$ , and even  $C_0''(z) > 0$  for all  $z \geq 0$  if  $u_0 \not\equiv 0$ . This convexity property of cumulant generating functions is well-known in probability, and will be used in the following.

Fix  $t > 0$  and  $z > 0$ . For  $s$  such that  $-t \leq s$  and  $\int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t+\tau)} \leq z$ , set

$$\psi(s) := C \left( t + s, z - \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t+\tau)} \right),$$

which we differentiate to get

$$\begin{aligned} \psi'(s) &= \partial_t C \left( t + s, z - \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t+\tau)} \right) - \frac{\partial_z C \left( t + s, z - \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t+\tau)} \right)}{\bar{u}(t+s)} \\ &= \sigma^2 \left( z - \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t+\tau)} \right)^2 - 1. \end{aligned} \quad (5.22)$$

As a result,

$$\begin{aligned} C(t, z) - C_0 \left( z + \int_0^t \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right) &= C(t, z) - C_0 \left( z + \int_{-t}^0 \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} \right) \\ &= \psi(0) - \psi(-t) \\ &= \int_{-t}^0 \psi'(s) ds. \end{aligned}$$

From (5.22), we deduce that

$$\begin{aligned} C(t, z) - C_0 \left( z + \int_0^t \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right) &= \sigma^2 \int_{-t}^0 \left( z - \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} \right)^2 ds - t \\ &= \sigma^2 t z^2 - 2\sigma^2 z \int_{-t}^0 \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} ds + \sigma^2 \int_{-t}^0 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} \right)^2 ds - t \\ &= \sigma^2 t z^2 + 2\sigma^2 z \int_{-t}^0 \int_{-t}^\tau \frac{1}{\bar{u}(t + \tau)} ds d\tau + \sigma^2 \int_{-t}^0 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} \right)^2 ds - t, \end{aligned}$$

by Fubini-Tonelli theorem. We thus conclude that

$$\begin{aligned} C(t, z) &= C_0 \left( z + \int_0^t \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right) + \sigma^2 t z^2 + 2\sigma^2 z \int_0^t \frac{y}{\bar{u}(y)} dy \\ &\quad + \sigma^2 \int_{-t}^0 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(t + \tau)} \right)^2 ds - t. \end{aligned}$$

This is an implicit expression for  $C(t, z)$  since it still involves  $\bar{u}(t) = \partial_z C(t, 0)$ . Differentiating with respect to  $z$  and evaluating at  $z = 0$ , we reach another implicit formula for the mean value of the solution

$$\bar{u}(t) = C_0' \left( \int_0^t \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) + 2\sigma^2 \int_0^t \frac{y}{\bar{u}(y)} dy, \quad (5.23)$$

whereas differentiating twice with respect to  $z$  and evaluating at  $z = 0$ , we reach the variance of the solution

$$\mathbb{V}(t) = C_0'' \left( \int_0^t \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) + 2\sigma^2 t \begin{cases} \geq 2\sigma^2 t & \text{in any case} \\ \sim 2\sigma^2 t & \text{if } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty, \end{cases} \quad (5.24)$$

where the last estimate follows from [49, Lemma 4.5].

Next, differentiating (5.23) with respect to  $t$ , we get

$$\bar{u}'(t) = \frac{1}{\bar{u}(t)} C_0'' \left( \int_0^t \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) + \frac{2\sigma^2 t}{\bar{u}(t)},$$

so that  $\frac{d}{dt}\bar{u}^2(t) = 2\mathbb{V}(t)$  and thus

$$\bar{u}(t) \begin{cases} \geq \sqrt{2\sigma^2} t & \text{in any case} \\ \sim \sqrt{2\sigma^2} t & \text{if } \sup \text{supp}(u_0) < +\infty. \end{cases} \quad (5.25)$$

Also, integrating  $\frac{d}{dt}\bar{u}^2(t) = 2\mathbb{V}(t)$ , we collect the very useful expression

$$\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) ds}. \quad (5.26)$$

**Remark 4.1** Notice that if  $u_0(x) = \sqrt{\frac{a_0}{2\pi}} e^{-a_0 \frac{(x-m_0)^2}{2}}$  is a Gaussian initial data as in subsection 3.2, we know that its CGF is

$$C_0(z) = m_0 z + \frac{1}{2a_0} z^2.$$

Hence  $\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + \frac{2}{a_0} t}$  and  $\mathbb{V}(t) = \frac{1}{a_0} + 2\sigma^2 t$ , which agrees with the values of  $m(t)$  and  $\frac{1}{a(t)}$  in Proposition 3.2.

## 5 The solution implicitly/explicitly

In this section, we mainly complete the proof of Theorem 2.3 and of Corollary 2.4. As a by product, we present some numerical strategies for solving (5.1).

First, assume that we are equipped with a solution  $u(t, x)$  of (5.1) starting from  $u_0 \in \mathcal{A}$ . In particular we know from Section 4 that  $\bar{u}(t)$  is given by (5.26). Following [3], we write

$$u(t, x) = w \left( t, x + 2 \int_0^t \int_0^s \frac{\sigma^2}{\bar{u}(\tau)} d\tau ds \right) e^{-t+x \int_0^t \frac{ds}{\bar{u}(s)} + \int_0^t \sigma^2 \left( \int_0^s \frac{d\tau}{\bar{u}(\tau)} \right)^2 ds}. \quad (5.27)$$

This clearly defines a unique  $w(t, y)$ ,  $t \geq 0$ ,  $y \in \mathbb{R}$ , which has to satisfy

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \sigma^2 \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \\ w|_{t=0} = u_0. \end{cases} \quad (5.28)$$

We refer to [3] for more details on such a change of unknown function, which enables to reduce some replicator-mutator equations to the Heat equation.

Now, our main task is to show that the problem (5.26), is globally well-posed.

**Lemma 5.1** *For any given  $T > 0$ , there is a unique  $\bar{u} \in \mathcal{C}^0([0, T])$ , solution to*

$$\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) ds}. \quad (5.29)$$

*Proof.* Recall that  $m_0 > 0$ . We define the following subspace of  $\mathcal{C}^0([0, T])$ , equipped with the  $L^\infty$  norm,

$$X := \{h \in \mathcal{C}^0([0, T]), h(t) \geq h(0) = m_0 \text{ for all } 0 \leq t \leq T\},$$

which is complete metric space as a closed subset of a Banach space.

Now, we define the operator  $\mathcal{L} : h \in X \mapsto q \in X$ , and  $q$  is given by

$$q(t) := \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{d\tau}{h(\tau)} \right) ds}.$$

The proof consists in mimicking that of the Banach fixed point theorem. In order to prove existence, we introduce the sequence of functions  $(q_n) \in X^{\mathbb{N}}$  defined inductively by

$$\begin{cases} q_0(t) = m_0 \\ q_{n+1}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2\sigma^2 t^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{d\tau}{q_n(\tau)} \right) ds}. \end{cases} \quad (5.30)$$

We have

$$\begin{aligned} |q_{n+1}(t) - q_n(t)| &= \frac{|q_{n+1}^2(t) - q_n^2(t)|}{q_{n+1}(t) + q_n(t)} \\ &\leq \frac{1}{m_0} \int_0^t \left| C_0'' \left( \int_0^s \frac{d\tau}{q_n(\tau)} \right) - C_0'' \left( \int_0^s \frac{d\tau}{q_{n-1}(\tau)} \right) \right| ds \\ &\leq \frac{1}{m_0} \|C_0^{(3)}\|_{L^\infty(0, T)} \int_0^t \left| \int_0^s \left( \frac{1}{q_n(\tau)} - \frac{1}{q_{n-1}(\tau)} \right) d\tau \right| ds \\ &\leq \frac{1}{m_0} \|C_0^{(3)}\|_{L^\infty(0, T)} \int_0^t \int_0^s \frac{|q_n(\tau) - q_{n-1}(\tau)|}{m_0^2} d\tau ds \\ &\leq \frac{1}{m_0^3} \|C_0^{(3)}\|_{L^\infty(0, T)} \int_0^t \int_0^s \|q_n - q_{n-1}\|_{L^\infty(0, s)} d\tau ds \\ &\leq \frac{1}{m_0^3} \|C_0^{(3)}\|_{L^\infty(0, T)} \int_0^t s \|q_n - q_{n-1}\|_{L^\infty(0, s)} ds \\ &\leq k T \int_0^t \|q_n - q_{n-1}\|_{L^\infty(0, s)} ds, \end{aligned}$$

where  $k := \frac{1}{m_0^3} \|C_0^{(3)}\|_{L^\infty(0,T)}$ . Then we straightforwardly prove by induction that, for any  $n \geq 0$ , any  $0 \leq s \leq T$ ,

$$\|q_{n+1} - q_n\|_{L^\infty(0,s)} \leq \|q_1 - q_0\|_{L^\infty(0,T)} \frac{(kTs)^n}{n!}. \quad (5.31)$$

In particular, the series

$$\sum \|q_{n+1} - q_n\|_{L^\infty(0,T)}$$

converges and therefore  $(q_n)$  converges uniformly in  $\mathcal{C}^0(0, T)$  to some  $q$  which is a fixed point of  $\mathcal{L}$ .

As far as uniqueness is concerned, if  $q$  and  $\tilde{q}$  are two fixed points of  $\mathcal{L}$  then the argument to reach (5.31) also yields

$$\|q - \tilde{q}\|_{L^\infty(0,T)} \leq \|q - \tilde{q}\|_{L^\infty(0,T)} \frac{(kT^2)^n}{n!}.$$

Letting  $n \rightarrow +\infty$  enforces  $q \equiv \tilde{q}$ . ■

*Proof (Completion of the proof of Theorem 2.3 and Corollary 2.4).* Hence, any solution in the sense of Definition 3.3 has to be given by (5.27), where  $\bar{u}(t)$  is given by Lemma 5.1. Notice that, from (5.29),  $\bar{u}$  has to be smooth.

Conversely, it is now a matter of straightforward computations — based on (5.27), (5.28) and (5.29)— to check that this does provide the solution. Notice that, in particular, the initial data is understood in the sense of Definition 3.3 (v) since, in the Cauchy problem for the heat equation (5.28), the initial data is understood in the sense  $w(t, \cdot) \rightarrow u_0$  in  $L^1(\mathbb{R})$  as  $t \rightarrow 0$ . This proves Theorem 2.3.

Last, the conclusions of Corollary 2.4 have been collected in the course of Section 4, except estimate (5.15) which will be obtained in the proof of Lemma 6.4, where its relevance will become much clearer. ■

**Remark 5.2 (The  $\sigma = 0$  case)** *As far as equation without mutation (5.11) is concerned, it is clear that the above strategy applies. The conclusions of Theorem 2.3 are then written as*

$$u(t, x) = u_0(x) \exp\left(-t + x \int_0^t \frac{ds}{\bar{u}(s)}\right),$$

where  $\bar{u}(t)$  is implicitly provided through letting  $\sigma = 0$  in (5.26), namely

$$\bar{u}(t) = \sqrt{m_0^2 + 2 \int_0^t C_0'' \left( \int_0^s \frac{dy}{\bar{u}(y)} \right) ds}.$$

Next, letting  $\sigma = 0$  in (5.23) and using [49, Lemma 4.5], we see that

$$\bar{u}(t) \rightarrow \sup \text{supp}(u_0) \text{ as } t \rightarrow +\infty.$$

Moreover, if  $\sup \text{supp}(u_0) < +\infty$ , it follows from letting  $\sigma = 0$  in (5.24) and using [49, Lemma 4.5] that  $V(t) \rightarrow 0$  as  $t \rightarrow +\infty$ , meaning that the solution is asymptotically concentrating on the optimal phenotype of the initial population (which cannot be overpassed in absence of mutation).

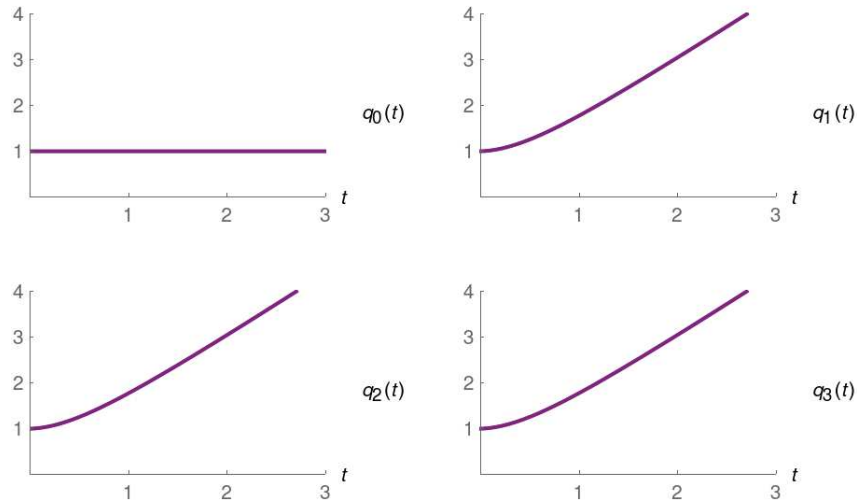


Fig. 5.3: The first four approximations of the nonlocal term  $\bar{u}(t)$  computed via the fixed point iteration (5.30) with initial datum (5.32). Note the fast convergence to the fixed point  $\bar{u}$ .

**Numerical implications.** Three major difficulties are encountered when setting up a numerical strategy for problem (5.1). The first one is the nonlocal nature of the equation. At this stage, two natural approaches can be considered: *i*) use finite differences and approximate the nonlocal term by a Riemann sum; *ii*) apply a splitting method, computing alternatively the solution of the non-local term and the resulting local reaction-diffusion equation.

The second difficulty is the unboundedness of the domain. To manage it, one usually imposes artificial boundary conditions and solves numerically the equation on a sufficiently large domain, approximating the true solution by the latter.

The third complexity comes from the propagation of the solution, at least linear in view of (5.25), making it difficult to track it over time.

Previously, we gave an implicit/explicit construction of the solution  $u = u(t, x)$  of the Cauchy problem associated with equation (5.1), which actually provides a strategy for solving numerically the problem.

The idea is to initially find an approximation of the nonlocal term  $\bar{u}(t)$  on a time interval  $[0, T]$ ,  $T > 0$ . This step is performed using the fixed-point iteration sequence (5.30), for which the estimate (5.31) provides a convergence rate. This requires in particular to compute (analytically or numerically) the cumulant generating function  $C_0(z)$  of the initial datum  $u_0(x)$ .

The next step consists in calculating the solution  $w = w(t, x)$  of the heat equation with initial datum  $u_0(x)$  and evaluating it in the values indicated by formula (5.27). Obviously, in the case where an explicit solution  $w = w(t, x)$  of the heat equation can be found, artificial boundary conditions for solving the heat equation are not needed, leading to a better numerical solution.

On the other hand, in the case where no closed form for  $w = w(t, x)$  is available, it is important to previously solve numerically the heat equation in a sufficiently large spatial domain. For instance, if we want to solve numerically (5.1) in  $[x_-, x_+] \times [0, T] \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}$ , assuming  $m_0 > 0$  (the case  $m_0 < 0$  following by symmetry), then it is clear from (5.27) that the function  $w$  needs to be evaluated in space up to

$$x = x_+ + 2 \int_0^t \int_0^s \frac{\sigma^2}{\bar{u}(\tau)} d\tau ds$$

and since  $\bar{u}(t) \geq m_0 > 0$ , then we should solve the heat equation at most in  $[x_-, x_+ + \frac{\sigma^2 T^2}{m_0}] \times [0, T]$ .

In figure 5.4, we have represented the numerical solution (in the case  $\sigma^2 = 1$ ) obtained by this method for the initial condition

$$u_0(x) = \mathbb{1}_{[\frac{1}{2}, \frac{3}{2}]}(x), \quad (5.32)$$

so that  $m_0 = 1$  and  $C_0(z) = \ln\left(\frac{2e^z \sinh(z/2)}{z}\right)$ ; in this case,  $w$  is known to be given by

$$w(t, x) = \frac{1}{2} \left( \operatorname{erf}\left(\frac{3-2x}{4\sqrt{t}}\right) - \operatorname{erf}\left(\frac{1-2x}{4\sqrt{t}}\right) \right).$$

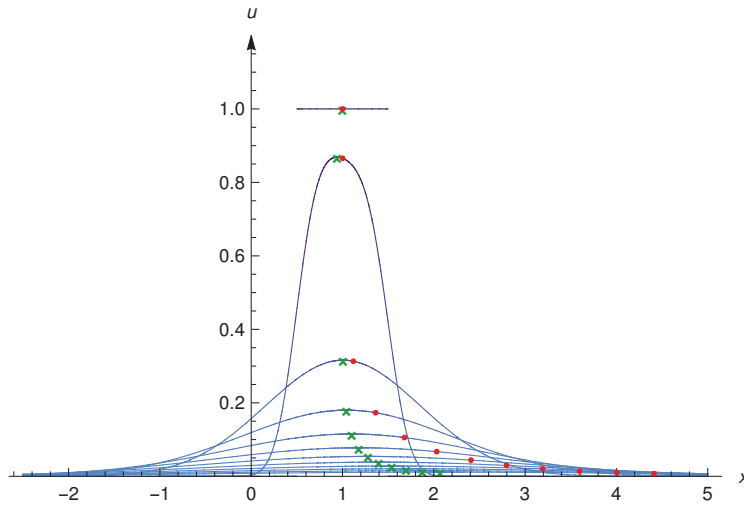


Fig. 5.4: Numerical solution obtained by the method described in Section 5, starting from  $u_0 = 1_{[1/2, 3/2]}$ , with  $\sigma^2 = 1$ . The red points are the points on the graph  $u(t, \cdot)$  with abscissa  $x = \bar{u}(t)$ . The green points are the maxima of  $u(t, \cdot)$ . This reveals the dissymmetry of the solution.

## 6 When the mutation coefficient is socially determined

This section is devoted to the analysis of equation

$$\frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = \sigma^2 \bar{x}(t) \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(t, x) + v(t, x)(x - \bar{x}(t)), \quad (5.33)$$

supplemented with a non-negative initial data  $v_0 \in L^1(\mathbb{R})$  satisfying  $\int_{\mathbb{R}} v_0(x) dx = 1$ , and decreasing faster than any exponential data in the sense of (5.14). This case corresponds to a population where the mutation rate depends linearly on the mean trait.

The next section is devoted to the analysis of Gaussian self-similar solutions of this model. We denote  $m_0 := \int_{\mathbb{R}} x v_0(x) dx$ . Interestingly, one can avoid the assumption  $m_0 > 0$  in subsection 6.1 and obtain anti-diffusing/diffusing solutions that are mathematically interesting.

## 6.1 Gaussian solutions: concentration vs. extinction

**Proposition 6.1 (Propagation of Gaussian initial data)** For  $a_0 > 0$  and  $m_0 \in \mathbb{R}$ . Then there is a unique Gaussian

$$v(t, x) := \sqrt{\frac{a(t)}{2\pi}} e^{-a(t) \frac{(x-m(t))^2}{2}} \quad (5.34)$$

which solves, at least locally in time, (5.33) and starts from

$$u_0(x) = \sqrt{\frac{a_0}{2\pi}} e^{-a_0 \frac{(x-m_0)^2}{2}}.$$

Its behaviour depends strongly on the parameters  $a_0 > 0$ ,  $m_0 \in \mathbb{R}$  and  $\sigma > 0$ .

(i) Assume  $m_0 < -(a_0 \sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ . Then  $a(t)$  blows up in finite time: there is  $0 < T^* < +\infty$  such that

$$m(t) \rightarrow m(T^*) < 0 \quad \text{and} \quad \mathbb{V}(t) := \frac{1}{a(t)} \rightarrow 0,$$

as  $t \nearrow T^*$ .

(ii) Assume  $m_0 = -(a_0 \sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ . Then  $a(t)$  and  $m(t)$  are global and

$$m(t) \nearrow 0 \quad \text{and} \quad \mathbb{V}(t) := \frac{1}{a(t)} \rightarrow 0, \quad \text{as } t \rightarrow +\infty.$$

(iii) Assume  $m_0 > -(a_0 \sqrt{2\sigma^2})^{-1}$ . Then  $a(t)$  and  $m(t)$  are global and, as  $t \rightarrow +\infty$ ,

$$\begin{cases} m(t) \sim C_m e^{\sqrt{2\sigma^2} t} \rightarrow +\infty \\ \mathbb{V}(t) := \frac{1}{a(t)} \sim C_V e^{\sqrt{2\sigma^2} t} \rightarrow +\infty, \end{cases}$$

where

$$C_m := \frac{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}}{4a_0 \sqrt{\sigma^2}} > 0, \quad C_V := \frac{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}}{2\sqrt{2} a_0} > 0.$$

**Remark 6.2** In Figure 5.5, we have subdivided the phase plane  $(m_0, a_0)$  into regions corresponding to the cases (i), (ii) and (iii).

Case (i) corresponds to a concentration phenomena in finite time: the Gaussian solution converges, in finite time, to a Dirac mass centered at  $x = m(T^*) < 0$ . See Figure 5.6.

Case (ii) corresponds to a concentration phenomena in infinite time: the Gaussian solution converges, at large times, to a Dirac mass centered at  $x = 0$ . See Figure 5.7.

In case (iii), if  $m_0 < 0$  then, in contrast with cases (i) and (ii), the mean of the solution manages to “cross” the value zero. In case (iii) convergence to a accelerating ( $m(t) \sim C_m e^{\sqrt{2\sigma}t}$ ) and flattening ( $\mathbb{V}(t) \sim C_v e^{\sqrt{2\sigma}t}$ ) profile always occurs at large times. Moreover, the variance of the solution is decreasing before the mean reaches zero, and then starts to increase after the mean crosses zero, which reveals an anti-diffusion / diffusion phenomenon, see Figure 5.8. On the other hand, if  $m_0 \geq 0$ , the solution does not anti-diffuse and only diffuses while the mean tends to infinity, see Figure 5.9.

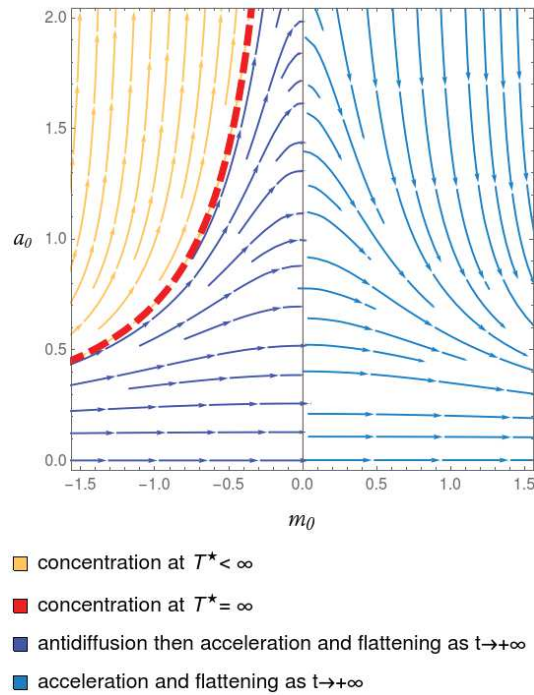


Fig. 5.5: Vector field defined by the differential system (5.35) with  $\sigma = 1$ , describing the dynamics of Gaussian solutions. In yellow, the set of initial conditions for which  $a$  blows up in finite time  $T^*$  and in red, dark blue and light blue those for which both  $a$  and  $m$  are globally defined. The red dashed curve is the set of values defined by  $m_0 = -1/(a_0\sqrt{2\sigma})$ , for which  $a$  tends to infinity and  $m$  tends to zero as time goes to infinity. The dark blue region corresponds to the values leading to an anti-diffusion / diffusion behaviour. The light blue region corresponds to the values leading to a pure diffusion behaviour.

*Proof.* As in the proof of Proposition 3.2, we plug the ansatz (5.34) into (5.33) and arrive at

$$\begin{cases} m'(t) &= \frac{1}{a(t)} \\ a'(t) &= -2\sigma^2 a(t)^2 m(t), \end{cases} \quad (5.35)$$

so that  $m''(t) = 2\sigma^2 m(t)$ ,  $m(0) = m_0$ ,  $m'(0) = \frac{1}{a_0}$  which is globally solved as

$$m(t) = \frac{\sqrt{2} + 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}}{4a_0 \sqrt{\sigma^2}} e^{\sqrt{2\sigma^2} t} - \frac{\sqrt{2} - 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}}{4a_0 \sqrt{\sigma^2}} e^{-\sqrt{2\sigma^2} t}. \quad (5.36)$$

From the first equation in (5.35) we deduce

$$a(t) = \frac{2\sqrt{2} a_0}{(\sqrt{2} + 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}) e^{\sqrt{2\sigma^2} t} + (\sqrt{2} - 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}) e^{-\sqrt{2\sigma^2} t}}, \quad (5.37)$$

as long as blow-up does not occur. We now easily see that in case (i) blow up occurs at time

$$T^* = \frac{1}{2\sqrt{2\sigma^2}} \ln \left( \frac{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} - \sqrt{2}}{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}} \right) \in (0, +\infty),$$

indeed, blow up occurs when  $a$  tends to infinity, that is, when

$$(\sqrt{2} + 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}) e^{\sqrt{2\sigma^2} t} + (\sqrt{2} - 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}) e^{-\sqrt{2\sigma^2} t} = 0,$$

set  $X := e^{\sqrt{2\sigma^2} t}$ ,  $\alpha := \sqrt{2} + 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}$  et  $\beta := \sqrt{2} - 2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2}$ , then the equation is equivalent to

$$\alpha X + \beta X^{-1} = 0$$

We infer that  $X = e^{\sqrt{2\sigma^2} t} = \pm \sqrt{\beta/\alpha}$ , and consequently,

$$t = \frac{1}{\sqrt{2\sigma^2}} \ln(\pm \sqrt{\beta/\alpha}).$$

Since we look for real solutions :

$$t = \frac{1}{2\sqrt{2\sigma^2}} \ln \left( \frac{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} - \sqrt{2}}{2a_0 m_0 \sqrt{\sigma^2} + \sqrt{2}} \right).$$

In case (ii) blow up does not occur,  $m(t) = m_0 e^{-\sqrt{2\sigma^2} t}$  and  $a(t) = a_0 e^{\sqrt{2\sigma^2} t}$ . In case (iii) blow up does not occur and conclusion follows from (5.36) and (5.37). ■

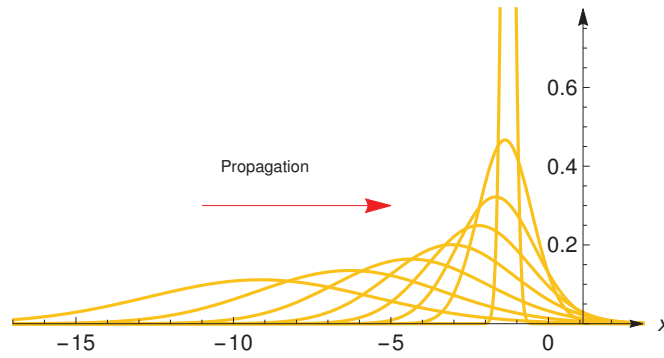


Fig. 5.6: Case (i) concentration in finite time. The values of the parameters are  $a_0 = 5/64$ ,  $m_0 = -585/64$ ,  $\sigma^2 = 1$ . It follows that  $T^* \approx 1.878$  and  $m(T^*) \approx -1.277 < 0$ .

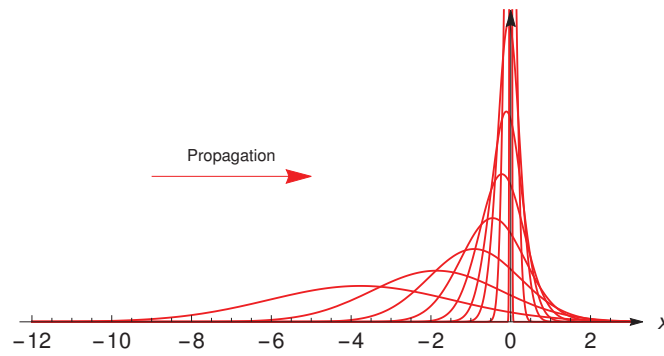


Fig. 5.7: Case (ii) concentration in infinite time: the solution converges to a Dirac mass at zero. The values of the parameters are  $a_0 = 3/16$ ,  $m_0 = -8\sqrt{2}/3$ ,  $\sigma^2 = 1$ .

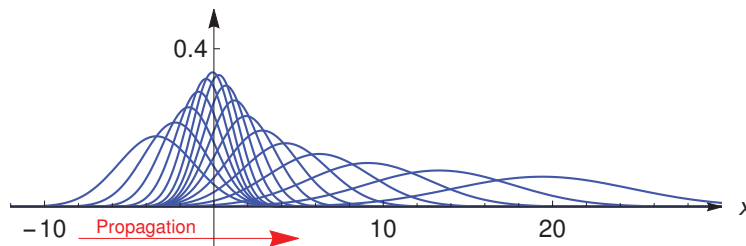


Fig. 5.8: Case (iii) with  $m_0 < 0$ , anti-diffusion / diffusion behaviour. The values of the parameters are  $a_0 = 2/10$ ,  $m_0 = -34/10$ ,  $\sigma^2 = 1$ .

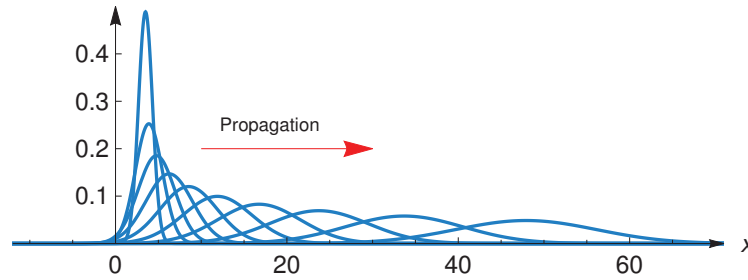


Fig. 5.9: Case (iii) with  $m_0 \geq 0$ , the solution is flattening and accelerating. The values of the parameters are  $a_0 = 3/2$ ,  $m_0 = 7/2$ ,  $\sigma^2 = 1$ .

**Remark 6.3 (On eternal Gaussian solutions)** From the proof of Proposition 6.1, we may also straightforwardly investigate on the maximal time of “backward existence” of Gaussian solutions. To do so, it suffices to take advantage of formula (5.37). We do not state all the outcomes but present those for the existence of eternal Gaussian solutions (that is valid for all  $t \in \mathbb{R}$ ). First, in case (i) of Proposition 6.1, we already know that the solution is not eternal. In case (ii), it follows from (5.37) that the Gaussian solution is eternal. Last, in case (iii), we see that  $a(t)$  provided by (5.37) is defined for all  $t \leq 0$  if and only if  $\sqrt{2} - 2a_0m_0\sqrt{\sigma} \geq 0$ . As a conclusion, the Gaussian solution is eternal if and only if

$$-\frac{1}{a_0\sqrt{2\sigma}} \leq m_0 \leq \frac{1}{a_0\sqrt{2\sigma}}.$$

## 6.2 General solutions

Here we consider a non-negative initial data  $v_0 \in L^1(\mathbb{R})$  satisfying (5.14),  $\int_{\mathbb{R}} v_0(x) dx = 1$  and  $m_0 := \int_{\mathbb{R}} xv_0(x) dx > 0$ , and investigate possible solutions  $v = v(t, x)$  of (5.3) starting from  $v_0$ . From Theorem 2.3, we are equipped with the unique solution  $u = u(t, x)$  of equation (5.1) starting from  $v_0$ . Roughly speaking, the understanding of (5.3) now reduces to that of the O.D.E. Cauchy problem

$$\begin{cases} \varphi'(t) = \bar{u}(\varphi(t)) \text{ for } t > 0, \\ \varphi(0) = 0. \end{cases} \quad (5.38)$$

Indeed, defining

$$v(t, x) := u(\varphi(t), x), \quad (5.39)$$

we have  $\bar{v}(t) = \bar{u}(\varphi(t))$  and one checks that, since  $u$  solves (5.1) (and starts from  $v_0$ ),  $v = v(t, x)$  solves (5.3) (and starts from  $v_0$ ) as long as the solution  $\varphi(t)$  of (5.38) exists.

**Lemma 6.4** *The solution  $\varphi(t)$  of the O.D.E. Cauchy problem (5.38) is global.*

*Proof.* If  $\varphi$  blows up in finite time, say at time  $T > 0$ , then we obtain from the O.D.E. that

$$\int_0^{+\infty} \frac{dy}{\bar{u}(y)} = T.$$

Hence we deduce from (5.23) that

$$\bar{u}(t) \leq \|C_0'\|_{L^\infty(0,T)} + 2\sigma^2 \int_0^t \frac{y}{\bar{u}(y)} dy.$$

But, from (5.26), we know that  $\frac{y}{\bar{u}(y)} \leq \frac{1}{\sqrt{2\sigma^2}}$  and thus

$$\bar{u}(t) \leq \|C_0'\|_{L^\infty(0,T)} + \sqrt{2\sigma^2} t,$$

which contradicts  $\frac{1}{\bar{u}} \in L^1(0, +\infty)$ . This concludes the proof of the lemma and, clearly, of estimate (5.15). ■

Since  $\bar{u}$  is smooth, so is  $\varphi$ . Also,  $\varphi'(t) \geq m_0 > 0$  and, in particular,  $\varphi(t)$  tends to  $+\infty$  as  $t \rightarrow +\infty$ . Hence  $\varphi : (0, +\infty) \rightarrow (0, +\infty)$  is a smooth diffeomorphism. In other words, (5.39) shows that there is a one-to-one correspondence between solutions to (5.3) and that of (5.1). We omit the full details but this clearly concludes the analysis of the Cauchy problem associated with (5.3), whose surprising qualitative behaviours have already been underlined in subsection 6.1.

# **Appendices**



## CHAPITRE A

# Suppléments mathématiques

---

### 1 Fonctions génératrices des moments et des cumulants

Soit  $X$  une variable aléatoire réelle définie sur un espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ . On appelle moment d'ordre  $k$ , s'il existe, le nombre

$$\mu_k := \mathbb{E}(X^k). \quad (\text{A.1})$$

Dans le cas où  $X$  est une variable aléatoire réelle, continue, de densité  $u(\cdot)$ , ce même moment s'exprime de la façon suivante :

$$\mu_k = \int_{\mathbb{R}} x^k u(x) dx. \quad (\text{A.2})$$

**Remarque 1.1** Le moment d'ordre 0 est communément appelé la masse de  $u(\cdot)$ . De même, le moment d'ordre 1 est appelé moyenne et le moment centré d'ordre deux, variance.

**Définition 1.2** La fonction génératrice des moments de la variable aléatoire  $X$  est la fonction  $G$  définie par :

$$G(z) := \mathbb{E}(e^{zX}). \quad (\text{A.3})$$

Dans le cas où  $X$  admet  $u$  comme densité,  $G$  est donnée par

$$G(z) = \int_{\mathbb{R}} u(x)e^{zx} dx.$$

Ainsi,  $G(-z)$  correspond à la transformée de Laplace bilatère de la fonction  $u$ , c'est-à-dire,

$$G(z) = \mathcal{B}[u](-z). \quad (\text{A.4})$$

où  $\mathcal{B}[u](z) := \int_{-\infty}^{+\infty} u(x)e^{-zx} dx.$

Il est bien connu que, si  $G$  est définie dans un voisinage de l'origine, alors  $X$  admet des moments de tous les ordres. De plus, le moment d'ordre  $k$  peut se retrouver en évaluant, en  $z = 0$ , la dérivée  $k$ -ème de  $G$  :

$$\mu_k = \frac{d^k G}{dz^k}(0).$$

En effet,

$$\begin{aligned} G(z) &= \int_{\mathbb{R}} u(x) e^{zx} dx \\ &= \int_{\mathbb{R}} \left(1 + zx + \frac{1}{2!} z^2 x^2 + \dots\right) u(x) dx \\ &= 1 + \mu_1 z + \frac{1}{2!} \mu_2 z^2 + \dots \end{aligned}$$

d'où le nom de la fonction.

**Remarque 1.3** Deux distributions de probabilités différentes peuvent avoir les mêmes moments, et ce, même pour une infinité d'entre eux. L'exemple bien connu de Heyde [58], basé sur la distribution log-normale (voir Figure A.1), exhibe deux distributions différentes ayant une infinité de moments identiques :

$$\begin{cases} \varphi_1(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} x} e^{-\frac{\ln(x)^2}{2}} \\ \varphi_2(x) = \varphi_1(x) (1 + \sin(2\pi \ln(x))/2). \end{cases} \quad (\text{A.5})$$

Les moments des deux distributions sont  $\mu_k = e^{k^2/2}$ .

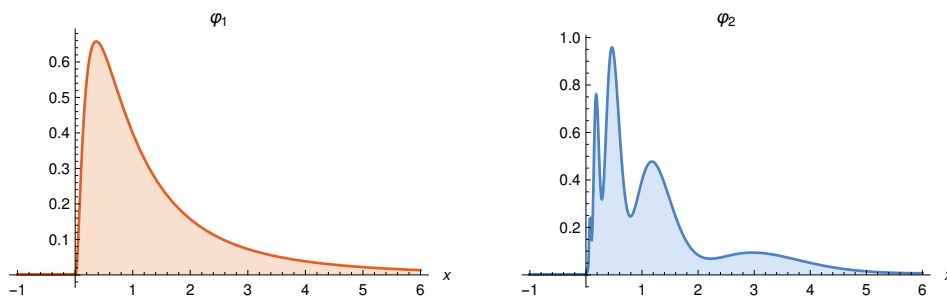


Fig. A.1: Exemple de deux distributions  $\varphi_1$  et  $\varphi_2$  définies par (A.5), ayant tous ses moments égaux. Heyde (1936).

Néanmoins, si deux distributions ont la même fonction génératrice des moments, elles sont égales presque partout.

On appelle moment centré d'ordre  $k$ , noté  $\tilde{\mu}_k$ , le nombre défini par

$$\tilde{\mu}_k := \mathbb{E}((X - \mathbb{E}(X))^k). \quad (\text{A.6})$$

Si  $X$  est une variable aléatoire continue, de densité  $u(\cdot)$ , alors ce même moment se calcule de la façon suivante :

$$\tilde{\mu}_k = \int_{\mathbb{R}} (x - \mu_1)^k u(x) dx. \quad (\text{A.7})$$

**Remarque 1.4** Les moments  $\mu_k$  peuvent être exprimés<sup>1</sup> en fonction des moments centrés  $\tilde{\mu}_k$ ,

$$\begin{cases} \mu_k = \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} \tilde{\mu}_k \mu_1^{n-k} \\ \tilde{\mu}_1 = 0 \\ \tilde{\mu}_0 = 1. \end{cases} \quad (\text{A.8})$$

Réciproquement, les moments centrés peuvent être exprimés en fonction des moments :

$$\begin{cases} \tilde{\mu}_k = \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} (-1)^{n-k} \mu_k \mu_1^{n-k} \\ \mu_0 = 1. \end{cases} \quad (\text{A.9})$$

Il est parfois plus commode de travailler avec le logarithme de la fonction génératrice des moments. Cette fonction, notée  $C$ , reçoit le nom de fonction génératrice des cumulants (CGF) :

$$C(z) = \ln(G(z)).$$

Les cumulants  $(\kappa_n)$  d'une distribution de probabilité sont un ensemble de quantités s'exprimant en fonction des moments de la distribution. Les moments déterminent les cumulants en ce sens que deux distributions de probabilités dont les moments sont identiques auront également des cumulants identiques; de même, les cumulants déterminent les moments.

Comme précédemment, dans le cas d'une variable admettant  $u(\cdot)$  comme densité, cette dernière s'exprime

$$C(z) = \ln \left( \int_{\mathbb{R}} u(x) e^{zx} dx \right). \quad (\text{A.10})$$

De plus, en dérivant  $C$  par rapport à  $z$  nous obtenons,

$$\partial_z C(z) = \frac{\int_{\mathbb{R}} x u(x) e^{zx} dx}{\int_{\mathbb{R}} u(x) e^{zx} dx}. \quad (\text{A.11})$$

<sup>1</sup> Grâce à la transformée binomiale inverse.

Le  $n$ -ème cumulant  $\kappa_n$  peut être obtenu suite à l'évaluation en  $z = 0$  de la dérivée  $n$ -ème de  $C$  :

$$\kappa_n := \frac{d^n C}{dz^n}(0),$$

de plus, le cumulant  $\kappa_n$  est un polynôme de degré  $n$  dans les  $n$  premiers moments  $\mu_k$ .

$$\begin{cases} C(0) & = \kappa_0 = 0 \\ C'(0) & = \kappa_1 = \mu_1 \\ C''(0) & = \kappa_2 = \mu_2 - \mu_1^2 \\ C'''(0) & = \kappa_3 = \mu_3 - 3\mu_2\mu_1 + 2\mu_1^3 \\ C^{(4)}(0) & = \kappa_4 = \mu_4 - 4\mu_3\mu_1 + 12\mu_1^2\mu_2 - 3\mu_2^2 - 6\mu_1^4 \\ & \vdots = \quad \quad \quad \vdots \end{cases}$$

**Remarque 1.5** *Le premier cumulant est la moyenne, le deuxième cumulant est la variance et le troisième cumulant est le même que le troisième moment central. Mais les cumulants d'ordre 4 et supérieur ne sont pas égaux aux moments centraux. Les cumulants sont liés aux moments par :*

$$\begin{aligned} \mu_1 &= \kappa_1 \\ \mu_2 &= \kappa_2 + \kappa_1^2 \\ \mu_3 &= \kappa_3 + 3\kappa_2\kappa_1 + \kappa_1^3 \\ \mu_4 &= \kappa_4 + 4\kappa_3\kappa_1 + 3\kappa_2^2 + 6\kappa_2\kappa_1^2 + \kappa_1^4 \\ \mu_5 &= \kappa_5 + 5\kappa_4\kappa_1 + 10\kappa_3\kappa_2 + 10\kappa_3\kappa_1^2 + 15\kappa_2^2\kappa_1 + 10\kappa_2\kappa_1^3 + \kappa_1^5. \end{aligned}$$

## 2 Équation de transport non homogène

Nous rappelons<sup>2</sup> brièvement la résolution des équations de transport non homogènes par la méthode des caractéristiques, que nous présentons dans un cas particulier, adapté à nos besoins.

Nous cherchons à résoudre le problème de transport à vitesse constante  $b$ , profil initial  $g(\cdot)$  et terme source  $f(t, \cdot)$  suivant

$$\begin{cases} \partial_t C + b \partial_z C = f(t, z) \\ C(0, z) = g(z). \end{cases} \quad (\text{A.12})$$

Posons  $\psi(s) := C(t + s, z + bs)$ , en dérivant par rapport à  $s$ , nous obtenons

<sup>2</sup> Voir par exemple [43].

$$\begin{aligned}\psi'(s) &= \partial_t C(t+s, z+bs) + b \partial_z C(t+s, z+bs) \\ &= f(t+s, z+bs).\end{aligned}$$

Il s'en suit que :

$$\begin{aligned}C(t, z) - C(0, z - bt) &= C(t, z) - g(z - bt) \\ &= \psi(0) - \psi(-t) \\ &= \int_{-t}^0 \psi'(s) ds \\ &= \int_{-t}^0 f(t+s, z+bs) ds \\ &= \int_0^t f(\tau, z + b(\tau - t)) d\tau.\end{aligned}$$

Ainsi, la solution de (A.12) est donnée par

$$C(t, z) = g(z - bt) + \int_0^t f(\tau, z + b(\tau - t)) d\tau. \quad (\text{A.13})$$



## CHAPITRE B

# Une nouvelle preuve du principe d'exclusion compétitive dans le chémostat

---

*The equation was very complicated but the professor, being a tactful and modest man, used the word “ordinary” to describe it.*

Ce travail, réalisé en collaboration avec Alain Rapaport\*, est publié dans *Discrete & Continuous Dynamical Systems-B* [88].

\*MISTEA , Univ. Montpellier, INRA, Montpellier SupAgro, France.

## 1 Introduction

The Competitive Exclusion Principle (CEP) has a long history in the scientific literature. Since the thirties, the Russian botanist Gause conducted experiments on the growth of yeasts and paramecia in mixed cultures, and reported that the most competitive species systematically eliminated the other [47]. In his book “The struggle for existence”, he showed that competitive exclusion had indeed a more universal scope: two similar living organisms evolving in the same environment and competing for a shared resource cannot coexist for ever, one of them having always a slight advantage over the other one, or being more adapted to the ecosystem [48]. In the 1960s, this statement has become quite popular in ecology but also in economics: the CEP applies to many kinds of ecosystems, and not only for micro-organisms, since there are consumers and resources [52]. It is also commonly taught as “Gause’s law” in theoretical ecology.

However, it was not until the 1970s that the first statement of a mathematical theorem was found in the literature, along with its proof [62], for the *chemostat* model. It refers to the mathematical result that establishes conditions under which almost all solutions converge toward a steady-state of the system having at most one species. The chemostat model is widely used in microbiology and ecology as a mathematical representation of growth of micro-organisms in ecosystems that are continuously fed with nutrients. Several textbooks on the mathematical analysis of this model with one and more species are available [2, 53, 99]. The chemostat model can be also considered as a quite general resource/consumers model [77]. The CEP has also a long history in the literature of bio-mathematics. Hsu, Hubbell and Waltman have proposed a first proof in 1977 for Monod's functions as particular growth rates [62]. Hsu generalized this result in 1978 for different removal rates [61]. These two contributions use explicit Lyapunov functions to demonstrate the overall convergence. In 1980, Armstrong and McGehee have given a simple proof for any monotonic growth functions but for particular initial conditions belonging to an invariant set [8]. In 1985, Butler and Wolkowicz proposed a proof for any monotonic growth function [24]. One of the difficulties to prove the global stability originates from the fact that the graphs of any growth function can intersect one another at several points. During the transients a species could dominate the competition without being the final winner of the competition on the long run. Finally, it was in 1992 that Wolkowicz and Lu proposed a proof, based on a Lyapunov function, for growth functions more general than Monod functions (but under additional technical assumptions) and different removal rates [109]. This result has been later extended or complemented [68, 86, 87, 94, 95]. However, the proof of global stability for any monotonic growth functions and removal rates remains today an open mathematical problem [35].

In the present paper, we propose a new proof of the CEP for any monotonic growth functions but under identical removal rates. The existing proofs rely on relatively sophisticated tools, such as  $\omega$ -limit sets [24], Lyapunov functions and LaSalle Invariance Principle [62, 109] and the theory of asymptotically autonomous systems (e.g. Appendix F in [99]). We show here that it is possible to obtain a proof with elementary analysis, based on single comparisons of solutions of ordinary differential equations. While species are sorted in ascending break even concentrations, the key of the proof relies on the observation of the time evolution of the proportions  $r_i$  of the density of species  $i$  over the density of the first

species. Whatever is the initial condition and how the transients could exhibit an alternation of dominance among species or not, there always exists a finite time at the end of which the proportion  $r_N$  is decreasing exponentially for any future time. We show that this property is due to the level of the resource that reaches in finite time an interval which is unfavourable for the  $N$ -th species, and belongs to this interval for ever. We show that these two properties hold for the other species by induction on the index set  $\{N, N - 1, \dots, 2\}$ : this is our main result (Proposition 3.3 given in Section 3.4). This proves that the only winner of the competition is the first species.

## 2 Competitive exclusion principle for the chemostat

The classical chemostat model for  $N \in \mathbb{N}^*$  species competing for a single resource is given by the system of differential equations

$$\begin{cases} \dot{s} = D(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^N \mu_i(s)x_i \\ \dot{x}_i = \mu_i(s)x_i - Dx_i \quad (1 \leq i \leq N) \end{cases}, \quad (\text{B.1})$$

where the operating parameters  $D > 0$ ,  $S_{\text{in}} > 0$  are the removal rate and the incoming density of resource (or input substrate concentration). The variable  $s(t)$  denotes the density of resource (or substrate concentration) at time  $t$ . For  $1 \leq i \leq N$ ,  $x_i(t)$  represents the density of the  $i$ -th species and  $\mu_i(\cdot)$  is the specific growth rate function of species  $i$ . In this writing we have assumed, without any loss of generality, that the yield coefficients of resource  $s$  transformed in  $x_i$  are all identically equal to 1. In microbial ecology, the growth function  $\mu_i$  often takes the form of a Monod's function  $\mu(s) = \mu_{\text{max}} s / (k + s)$ , but we consider here more general ecosystems without particularising the expression of the growth function. We make the following assumption.

**Assumption 2.1 (Growth function)** *For each  $1 \leq i \leq N$ , we assume that*

1.  $\mu_i \in C^1(\mathbb{R}^+)$ .
2.  $\mu_i(0) = 0$ .
3.  $\mu_i(\cdot)$  is an increasing function.

One can straightforwardly check that the positive orthant of  $\mathbb{R}^{N+1}$  is invariant by the dynamics (B.1).

As often considered in the literature, we associate to each growth function the *break-even concentration* defined as follows.

**Definition 2.2 (Break-even concentration)** *Under Assumption 2.1, for a given number  $D > 0$ , the break-even concentration  $\lambda_i = \lambda_i(D)$  for the  $i$ -th species is defined as the unique solution of the equation  $\mu_i(s) = D$ , when it exists. When there is no solution to this equation, we set  $\lambda_i = \infty$ .*

One can notice that under Assumption 2.1, the growth functions are indeed more general than Monod type ones. They could for example change their concavity, be unbounded, or having isolated zeros for their derivatives, even for  $s = \lambda_i$ .

**Assumption 2.3** *Species have distinct finite break-even concentrations, and without loss of generality are enumerated by indices such that*

$$\lambda_1 < \lambda_2 < \dots < \lambda_N. \quad (\text{B.2})$$

We do not consider here species with  $\lambda_i = \infty$ , as one can straightforwardly check on equations (B.1) that this implies that the variable  $x_i$  converges to zero.

In Figure B.1, we have represented several growth functions and the removal rate (in dashed line).

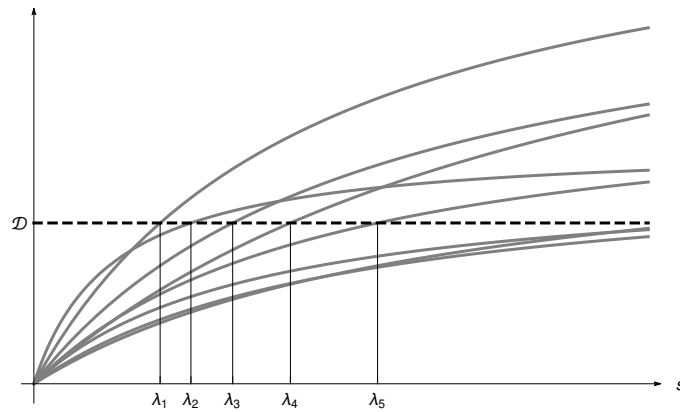


Fig. B.1: Growth functions and their break-even concentrations.

We shall see further how the particular cases when some numbers  $\lambda_i$  are identical can be tackled, packing the corresponding species (see Section 3.5 below). We first do not consider these non generic situations for sake of simplicity of the presentation.

We recall the statement of the Competitive Exclusion Principle.

**Proposition 2.4 (Competitive Exclusion Principle)**

Assume one has  $\lambda_1 < S_{\text{in}}$  with Assumptions 2.1 and 2.3 fulfilled. For any non-negative initial condition with  $x_1(0) > 0$ , the solution of the system (B.1) converges to the equilibrium point

$$(\lambda_1, S_{\text{in}} - \lambda_1, 0, \dots, 0).$$

### 3 Proof of Proposition 2.4

The proof is based on a backward inductive argument: we show that the proportion, with respect to the density of the total biomass, of the density of each species goes to 0 when  $t$  tends to  $+\infty$  excepted for the species with minimal break-even concentration.

#### 3.1 Change of coordinates

We introduce the variable  $b$ , as the density of the total biomass, and the proportion's vector  $p := (p_i)_{1 \leq i \leq N}$  where:

$$b := \sum_{i=1}^N x_i \quad \text{and} \quad p_i := \frac{x_i}{b}. \quad (\text{B.3})$$

Additionally, we define the function  $\bar{\mu}(s, p) := \sum_{i=1}^N p_i \mu_i(s)$ . In those new variables, one can easily check that the system (B.1) writes:

$$\begin{cases} \dot{s} = D(S_{\text{in}} - s) - \bar{\mu}(s, p)b \\ \dot{b} = \bar{\mu}(s, p)b - Db \\ \dot{p}_i = p_i(\mu_i(s) - \bar{\mu}(s, p)) \quad (1 \leq i \leq N). \end{cases} \quad (\text{B.4})$$

#### 3.2 Non extinction of the biomass

We first give a necessary and sufficient condition for the persistence of the biomass, of interest in itself.

**Lemma 3.1** Consider that Assumptions 2.1 and 2.3 are fulfilled.

1. For any non-negative initial condition of (B.1), the solution verifies

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (b(t) + s(t)) = S_{\text{in}}.$$

2. Any species  $j$  with  $\lambda_j \geq S_{\text{in}}$  satisfies  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_j(t) = 0$ , whatever is the initial condition of (B.1).

3. When  $\lambda_1 < S_{\text{in}}$ , for any non-negative initial condition such that there exists  $i \in \{1, \dots, N\}$  with  $x_i(0) > 0$  and  $\lambda_i < S_{\text{in}}$ , the variable  $b(t)$  is bounded from below by a positive number for any  $t > 0$ .

*Proof.* 1. Consider the variable  $m := b + s$ . Then  $m$  solves the linear differential equation  $\dot{m} = D(S_{\text{in}} - m)$ , which posses a unique equilibrium  $m^* = S_{\text{in}}$ , that is moreover globally asymptotically stable.

2. Consider first species  $j$  such that  $\lambda_j \geq S_{\text{in}}$  (if it exists). Fix  $\epsilon > 0$ . Then  $\eta = D - \mu_j(S_{\text{in}} - \epsilon/2)$  is a positive number. As  $m(\cdot)$  converges to  $S_{\text{in}}$ , there exists  $T > 0$  such that  $s(t) + x_j(t) \leq m(t) < S_{\text{in}} + \epsilon/2$  for any  $t > T$ . This implies that the dynamics of species  $j$  satisfies

$$\dot{x}_j(t) \leq (\mu_j(S_{\text{in}} - x_j(t) + \epsilon/2) - D) x_j(t) =: \phi_j(x_j(t))$$

for any  $t > T$ . The function  $\phi_j$  has the property

$$x_j \geq \epsilon \Rightarrow \phi_j(x_j) \leq (\mu_j(S_{\text{in}} - \epsilon/2) - D) x_j \leq -\eta\epsilon < 0.$$

Therefore, the variable  $x_j(t)$  exits the domain  $\{x_j \geq \epsilon\}$  in finite time and stays outside for any future time, *i.e.* there exists  $T' > T$  such that  $x_j(t) < \epsilon$  for any  $t > T'$ . This statement is obtained for any arbitrary  $\epsilon$ , which proves the convergence of the  $x_j(\cdot)$  towards 0.

3. Let  $k$  be the maximal index such that  $\lambda_k < S_{\text{in}}$  (which exists by Assumption 2.3) and denote  $b_0 := x_1 + \dots + x_k$ . For any  $i \leq k$ , notice that one has

$$\mu_i(s)x_i \geq \min_{1 \leq j \leq k} \mu_j(s)x_i$$

for any  $s$  and  $x_i$ , and by simple addition,

$$\sum_{i=1}^k \mu_i(s)x_i \geq \left( \min_{1 \leq i \leq k} \mu_i(s) \right) \left( \sum_{i=1}^k x_i \right) = \min_{1 \leq i \leq k} \mu_i(s)b_0. \quad (\text{B.5})$$

The dynamics of  $b_0$  writes

$$\dot{b}_0 = \sum_{i=1}^k \dot{x}_i = \sum_{i=1}^k \mu_i(s)x_i - D \sum_{i=1}^k x_i$$

and by inequality (B.5), one has  $\dot{b}_0(t) \geq \Psi(t, b_0(t))$  for any  $t > 0$ , where  $\Psi$  is defined as follows

$$\Psi(t, b_0) := \left( \min_{1 \leq i \leq k} \mu_i(s(t)) - D \right) b_0. \quad (\text{B.6})$$

As the inequality  $\mu_i(S_{\text{in}}) > D$  is fulfilled for any  $i \leq k$ , and the functions  $\mu_i$  are continuous, there exist  $\epsilon > 0$  and  $\eta > 0$  such that

$$\min_{1 \leq i \leq k} \mu_i(\sigma) - D > \epsilon \text{ for any } \sigma > S_{\text{in}} - \eta. \quad (\text{B.7})$$

Since  $m(t)$  converges to  $S_{\text{in}}$  and  $x_j(t)$  converges to 0 for any  $j > k$ , there is a time  $T^* \geq 0$  such that

$$s(t) = m(t) - b_0(t) - \sum_{j \geq k} x_j(t) > S_{\text{in}} - b_0(t) - \frac{\eta}{2} \text{ for any } t > T^*.$$

Then, by inequality (B.7), the function  $\Psi$  defined in (B.6) fulfills the following property :

$$t > T^*, b_0 \leq \frac{\eta}{2} \Rightarrow \Psi(t, b_0) \geq \left( \min_{1 \leq i \leq k} \mu_i(S_{\text{in}} - \eta) - D \right) b_0 \geq \epsilon b_0.$$

As one has  $b_0(0) > 0$  by hypothesis,  $b_0(t)$  is strictly positive for any  $t > T^*$ . Let us show that  $b_0$  cannot stay into or enter the interval  $[0, \frac{\eta}{2}]$  for times larger than  $T^*$ . Notice first that for any  $t > T^*$  such that  $b_0(t) = \frac{\eta}{2}$ , one has  $\dot{b}_0(t) > 0$ . Therefore, if there exists  $\bar{t} > T^*$  such that  $b_0(\bar{t}) = \frac{\eta}{2}$ , one has  $b_0(t) > \frac{\eta}{2}$  for any  $t > \bar{t}$ . If there exists  $t_1 > T^*$  such that  $b_0(t_1) < \frac{\eta}{2}$ , then one can use the comparison principle of scalar o.d.e. as follows. Let  $\underline{b}_0(\cdot)$  be the solution of the Cauchy problem :

$$\dot{\underline{b}}_0 = \epsilon \underline{b}_0, \quad \underline{b}_0(t_1) = b_0(t_1) > 0 \quad \Rightarrow \quad \underline{b}_0(t) = b_0(t_1) e^{\epsilon(t-t_1)}.$$

Then, one has  $b_0(t) \geq \underline{b}_0(t)$  for any  $t > t_1$  such that  $b_0(t) < \frac{\eta}{2}$ . As  $\underline{b}_0$  reaches  $\frac{\eta}{2}$  in finite time, we deduce that there exists  $\bar{t} > t_1$  such that  $b_0(\bar{t}) = \frac{\eta}{2}$  and one concludes as before. Finally, the variable  $b_0(t) \geq b_0(t)$  is bounded from below by  $\frac{\eta}{2}$  in finite time.  $\blacksquare$

### 3.3 Frame on the substrate's dynamics

By Assumption 2.3, growth functions are ordered on each interval  $[\lambda_i, \lambda_{i+1}]$  (see Figure B.1) in the sense that, for all  $i \in \{1 \dots N - 1\}$ , one has

$$\mu_i(s) > \mu_j(s), \quad \forall j > i, \quad \forall s \in [\lambda_i, \lambda_{i+1}].$$

By continuity of  $\mu_i(\cdot)$ , there are numbers  $\nu > 0$ ,  $s_i^- < \lambda_i$  and  $s_i^+ > \lambda_{i+1}$  such that

$$\mu_i(s) > \mu_j(s) + \nu, \quad \forall s \in [s_i^-, s_i^+], \quad \forall j > i. \quad (\text{B.8})$$

By monotonicity of  $\mu_i$ , we have  $\mu_i(s_i^-) < D$  and  $\mu_i(s_i^+) > D$ . Moreover, one has

$$\begin{aligned} j < i &\Rightarrow \mu_j(s_i^+) > \mu_j(\lambda_i) > \mu_j(\lambda_j) = D \\ s_i^+ > \lambda_{i+1} &\Rightarrow \mu_{i+1}(s_i^+) > D \end{aligned}$$

Therefore, the numbers

$$\begin{cases} \gamma^- := D - \mu_1(s_1^-) \\ \gamma^+ := \min_{2 \leq i \leq N} \min_{j < i} \mu_j(s_{i-1}^+) - D \end{cases} \quad (\text{B.9})$$

are positive. We define also the following numbers :

$$D^- := D - \frac{\gamma^-}{2}, \quad D^+ := D + \frac{\gamma^+}{2}. \quad (\text{B.10})$$

**Lemma 3.2** *Assume one has  $\lambda_1 < S_{\text{in}}$  with Assumptions 2.1 and 2.3. For any non-negative initial condition with  $x_1(0) > 0$ , there exists  $T > 0$  such that  $\dot{s}(t) \in [\Phi^-(t, s(t)), \Phi^+(t, s(t))]$  for any  $t > T$ , where*

$$\begin{cases} \Phi^-(t, s) := [D^- - \bar{\mu}(s, p(t))] b(t) \\ \Phi^+(t, s) := [D^+ - \bar{\mu}(s, p(t))] b(t). \end{cases} \quad (\text{B.11})$$

*Proof.* From Lemma 3.1, we know that  $b(\cdot)$  is bounded from below by a positive number. Consider the function

$$z := \frac{S_{\text{in}} - s}{b} = 1 + \frac{S_{\text{in}} - m}{b}.$$

Since  $m(\cdot)$  converges to  $S_{\text{in}}$  and  $b(\cdot)$  is bounded from below by a positive number (see Lemma 3.1),  $z(t)$  converges to 1 when  $t$  tends to  $+\infty$ . Furthermore, for  $t > T$  with  $T$  large enough, one has  $Dz(t) \in [D^-, D^+]$ . Remark that the substrate dynamics can be written as follows

$$\dot{s} = \Phi(t, s) := b(t) [Dz(t) - \bar{\mu}(s, p(t))],$$

and one then obtains the inequalities  $\Phi^-(t, s) \leq \Phi(t, s) \leq \Phi^+(t, s)$  for any  $t > T$ . ■

### 3.4 Extinction of the species by induction

**Proposition 3.3** *Assume one has  $\lambda_1 < S_{\text{in}}$  with Assumptions 2.1 and 2.3. For any non-negative initial condition with  $x_1(0) > 0$ , the solution of system (B.1) satisfies*

- i. There exists  $T_1 > 0$  s.t.  $s(t) \in [s_1^-, s_1^+]$ ,  $\forall t > T_1$*
- ii.  $\lim_{t \rightarrow +\infty} p_j(t) = 0$ ,  $\forall j > 1$ .*

*Proof.* We shall proceed by backward induction. Let us define the property

$$(\mathcal{P}_i) : \begin{cases} \text{i. There exists } T_i > 0 \text{ s.t. } s(t) \in I_i := [s_1^-, s_i^+], \forall t > T_i \\ \text{ii. } \lim_{t \rightarrow +\infty} p_j(t) = 0, \forall j > i. \end{cases}$$

for  $i \in \{1, \dots, N-1\}$ .

As  $x_1(0) > 0$ , the variable  $x_1$  stays positive for any time and one can consider variables  $r_i := \frac{x_i}{x_1}$  for  $i \in \{2, \dots, N\}$ , whose dynamics is

$$\dot{r}_i = [\mu_i(s(t)) - \mu_1(s(t))]r_i. \quad (\text{B.12})$$

By monotonicity of functions  $\mu_i(\cdot)$  and property (B.8), we can write

$$s < s_1^- \Rightarrow \max_i \mu_i(s) < \max_i \mu_i(s_1^-) = \mu_1(s_1^-) \leq D^- - \frac{\gamma^-}{2} \quad (\text{B.13})$$

where  $\gamma^-$ ,  $D^-$  are defined in (B.9), (B.10). Similarly, one has

$$s > s_{N-1}^+ \Rightarrow \min_i \mu_i(s) > \min_i \mu_i(s_{N-1}^+) \geq D^+ + \frac{\gamma^+}{2} \quad (\text{B.14})$$

where  $\gamma^+$ ,  $D^+$  are defined in (B.9), (B.10).

Consider a number  $T > 0$  given by Lemma 3.2. From Lemma 3.1, there exists a number  $\eta > 0$  such that  $b(t) \geq \frac{\eta}{2}$  for any  $t > T$ . It then follows from (B.13) and (B.14) that the functions  $\Phi^\pm$  defined in (B.11) fulfill the following inequalities:

$$\begin{aligned} s < s_1^-, t > T &\Rightarrow \Phi^-(t, s) \geq b(t) \left( D^- - \max_i \mu_i(s) \right) > \frac{\eta \gamma^-}{4} > 0 \\ s > s_{N-1}^+, t > T &\Rightarrow \Phi^+(t, s) \leq b(t) \left( D^+ - \min_i \mu_i(s) \right) < -\frac{\eta \gamma^+}{4} < 0. \end{aligned}$$

Therefore the variable  $s$  enters the interval  $I_{N-1}$  in a finite time  $T_{N-1} > T$  and belongs to it for any future time. Furthermore, the inequalities

(B.8) ensure to have  $\mu_N(s) - \mu_1(s) < -\nu$  for any  $s$  in the interval  $I_{N-1}$ , and then the dynamics of  $r_N$  satisfies  $\dot{r}_N \leq -\nu r_N$  for  $t > T_{N-1}$ . Thus  $r_N$  converges to 0, and  $x_N$  converges as well. Property  $\mathcal{P}_{N-1}$  is then satisfied.

Assume that  $\mathcal{P}_i$  is satisfied for an index  $i \in \{2, \dots, N-1\}$  and let us show that  $\mathcal{P}_{i-1}$  is fulfilled. Figure B.2 illustrates the sets  $I_i$ . Since the

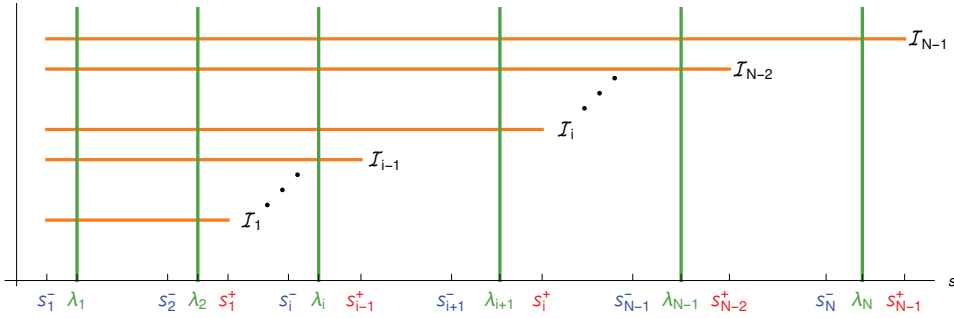


Fig. B.2: Illustration of the intervals  $I_i = [s_1^-, s_i^+]$  for  $i \in \{1, \dots, N-1\}$  (in green, the values of the break-even concentrations  $\lambda_i$ , in orange, the nested intervals  $I_i$ )

functions  $p_j$  converge to 0 for all  $j > i$ , there is  $T' > T_i$  such that

$$\sum_{j>i} p_j(t) < \varepsilon := \frac{\gamma^+/4}{D^+ + \gamma^+/2}, \quad \forall t > T'.$$

Then, for  $s > s_{i-1}^+$  and  $t > T'$ , the following inequality holds

$$\begin{aligned} \bar{\mu}(s, p(t)) &\geq \sum_{j \leq i} \mu_j(s) p_j(t) \\ &\geq \min_{j \leq i} \mu_j(s_{i-1}^+) (1 - \varepsilon) \\ &\geq (D^+ + \frac{\gamma^+}{2})(1 - \varepsilon) = D^+ + \frac{\gamma^+}{4} \end{aligned}$$

which provides the property of the function  $\Phi^+$ :

$$s > s_{i-1}^+, t > T' \Rightarrow \Phi^+(t, s) \leq -\frac{\eta \gamma^+}{8} < 0.$$

Thus, in a finite time  $T_{i-1} > T'$ ,  $s$  enters into the interval  $I_{i-1}$  and stays inside it for any future time. Furthermore, inequalities (B.8) lead to write  $\dot{r}_i \leq -\nu r_i$  for  $t > T_{i-1}$ , which shows that  $x_i$  converges to zero. Property  $\mathcal{P}_{i-1}$  is then satisfied. ■

### 3.5 The case of identical break-even concentration

We relax Assumption 2.3 allowing some  $\lambda_i$  with  $i > 1$  to be identical and show that Proposition 2.4 is also satisfied.

If there exist  $i$  and  $\ell \geq 1$  such that  $\lambda_1 < \lambda_{i-\ell} = \dots = \lambda_i < S_{\text{in}}$ , at step  $i$  in the induction of the proof, we replace species  $i$  by the sum of species  $i - \ell, \dots, i$  and show property  $\mathcal{P}_i$ , that is  $\lim_{t \rightarrow +\infty} p_j(t) = 0$  for all  $j > i - \ell + 1$ .

This can be done considering  $\bar{r}_i := \sum_{j=i-\ell}^i r_j$  instead of  $r_i$ , and remark that we have also  $s_{i-1}^+ = \dots = s_{i-1-\ell}^+$ . Then, one has

$$\dot{\bar{r}}_i = \left[ \sum_{j=i-\ell}^i \alpha_j(t) \mu_j(s(t)) - \mu_1(s(t)) \right] \bar{r}_i$$

where  $\alpha_j(t) = \frac{r_j(t)}{\bar{r}_i(t)} > 0$  with  $\sum_{j=i-1}^i \alpha_j(t) = 1$ . By (B.8), we have

$$\sum_{j=i-1}^i \alpha_j(t) \mu_j(s) < \mu_1(s) - \nu, \quad \forall s \in [s_1^-, s_i^+]$$

and then  $\dot{\bar{r}}_i(t) < -\eta \bar{r}_i(t)$ . Thus  $\dot{\bar{r}}_i \leq \eta \bar{r}_i$  for  $t > T$  which shows that  $\bar{r}_i$  converges to zero as well as every  $x_j$  with  $i \leq j \leq i + \ell$ . The rest of the proof is identical.

### 3.6 Conclusion

Now that we know that the variables  $x_j$  converge to 0 for any  $j > 1$ , we can easily show that  $s$  tends to  $\lambda_1$  as follows.

Accordingly to Proposition 3.3, there exists  $T_1 > 0$  such that  $s(t) \in [s_1^-, s_1^+]$  for any  $t > T_1$ . By Lemma 3.1,  $b(t) + s(t)$  tends to  $S_{\text{in}}$  and the variable  $b$  is bounded from below by a positive number, say  $\zeta > 0$ . Then, there exists  $\bar{T}_1 > T_1$  such that  $s(t) \in [s_1^-, S_{\text{in}} - \frac{\zeta}{2}]$  for any  $t > \bar{T}_1$ . We then consider the variable

$$r(t) = \frac{\bar{\mu}(s(t), p(t))b(t)}{\mu_1(s(t))(S_{\text{in}} - s(t))}, \quad t > \bar{T}_1$$

which tends to 1 when  $t$  tends to  $+\infty$ , and write the dynamics of  $s$  as

$$\dot{s} = \Gamma(t, s) := (S_{\text{in}} - s)(D - \mu_1(s)r(t)) \quad (\text{B.15})$$

Take any  $\epsilon > 0$  sufficiently small to have  $[\lambda_1 - \epsilon, \lambda_1 + \epsilon] \subset (s_1^-, S_{\text{in}} - \frac{\zeta}{2})$ . Define then  $\eta = 2 \min(\mu_1(\lambda_1 + \epsilon) - D, D - \mu_1(\lambda_1 - \epsilon))$ . The function  $\mu_1(\cdot)$  being increasing such that  $\mu_1(\lambda_1) = D$ , one has  $\eta > 0$  and can write

$$s > \lambda_1 + \epsilon \Rightarrow \mu_1(s) > D + \frac{\eta}{2}, \quad s < \lambda_1 - \epsilon \Rightarrow \mu_1(s) < D - \frac{\eta}{2}.$$

As  $r$  tends to 1, there exists  $T_2 > \bar{T}_1$  such that

$$\begin{aligned} t > T_2, \quad s > \lambda_1 + \epsilon &\Rightarrow \mu_1(s)r(t) > D + \eta \\ t > T_2, \quad s < \lambda_1 - \epsilon &\Rightarrow \mu_1(s)r(t) < D - \eta \end{aligned}$$

Then, the function  $\Gamma$  fulfills the following properties

$$\begin{aligned} t > T_2, \quad s \in [\lambda_1 + \epsilon, S_{\text{in}} - \frac{\zeta}{2}] &\Rightarrow \Gamma(t, s) < -\eta \frac{\zeta}{2} < 0 \\ t > T_2, \quad s \in [s_1^-, \lambda_1 - \epsilon] &\Rightarrow \Gamma(t, s) > \eta(S_{\text{in}} - s_1^-) > 0 \end{aligned}$$

which allows to conclude that the variable  $s$  converges to the interval

$$[\lambda_1 - \epsilon, \lambda_1 + \epsilon],$$

and this can be obtained for any arbitrarily small  $\epsilon > 0$ .

# Acronymes

**ADN** acide désoxyribonucléique. 9

**ARN** acide ribonucléique. 9

**CEP** Competitive Exclusion Principle. 18, 107

**SES** stratégie évolutionnairement stable. 16



# Glossaire

**allèle** Désigne les différentes versions d'un même gène. Chaque allèle se différencie par une ou plusieurs différences de la séquence de nucléotides. Ces différences apparaissent par mutation au cours de l'histoire de l'espèce ou par recombinaison génétique. Tous les allèles d'un gène occupent le même locus sur un même chromosome. 9

**caractère phénotypique** Pour un organisme vivant, est un de ses aspects anatomique, physiologique, moléculaire ou comportemental, qui peut-être mesuré. 11

**chemostat** (chémostat) Appareil traversé par un flux régulier de nutriments en quantité limitante, de façon à maintenir dans un équilibre dynamique constant à la fois le taux de croissance et la densité d'une population. En changeant soit le volume, soit le débit, il est possible de modifier de manière fine la taille de la population hébergée ou son taux de croissance. La population peut donc évoluer sur une période de temps longue dans des conditions stables. Le chemostat, qui permet de maintenir la dynamique de croissance d'une population dans sa phase exponentielle, est un outil clé pour les expériences d'évolution expérimentale utilisant des micro-organismes. 108

**compétition intraspécifique** Une compétition intraspécifique est une concurrence au sein d'une même population pour la même ressource. 14

**fitness** (valeur sélective) Elle peut être définie soit par rapport à un génotype, soit par rapport à un phénotype dans un environnement donné. Dans un cas comme dans l'autre, elle décrit le succès de reproduction individuel et est égal à la contribution moyenne au patrimoine génétique de la génération suivante apportée par des individus du génotype ou du phénotype spécifié. L'aptitude d'un génotype se manifeste par son phénotype, qui est également affecté par l'environnement de développement. L'aptitude d'un phénotype donné peut également être différente dans différents environnements sélectifs. 15, 44

**génotype** Est l'information portée par le génome d'un organisme, contenu dans chaque cellule sous forme d'acide désoxyribonucléique l'ADN. Porté par les chromosomes, il est localisé à l'intérieur du noyau chez les eucaryotes et dans le cytoplasme chez les procaryotes. Dans la molécule d'ADN, c'est la séquence des nucléotides qui constitue l'information génétique. . 11

**phénotype** Est l'ensemble des traits observables d'un organisme. 11

**trait phénotypique** Désigne une variation d'un caractère phénotypique.  
11

# Bibliographie

Dans la lettre d'Hermite du 27 janvier 1887, adressée à Stieltjes, il est écrit:

«... Il est bien difficile d'avoir tout ce qui se publie à notre époque si féconde, présent à l'esprit, et cette difficulté s'augmente pour moi de mon ignorance de l'allemand, ce qui vous explique pourquoi j'ai attribué à Markov, qui a écrit son article en français, ce qu'avait déjà fait M. Bruns dans le Journal de Borchardt.»

E. Picard, dans sa lettre adressée au directeur de la revue *Rendiconti del Circolo matematico di Palermo*, du 28 juin 1913, déclare:

«... Cette remarque, comme vous pensez bien, n'a pas pour objet une ridicule réclamation de priorité. Je veux seulement remarquer combien il est difficile aujourd'hui de faire une bibliographie ayant quelque valeur historique. Il serait peut-être exact de dire que la moitié des attributions sont fausses, et que bien souvent on ne cite pas le premier inventeur. L'histoire des sciences deviendra de plus en plus difficile à écrire, je ne compte guère, pour remonter le courant, sur les encyclopédies où l'historien risque de se noyer dans un flot de citation au milieu desquelles disparaît celui qui a eu la première idée. Vous rendez, cher Ami, grand service dans les *Rendiconti* en faisant réviser et compléter souvent les citations des auteurs, en partie peut être responsables de cet état des choses par le peu de soin qu'ils apportent aux indications bibliographiques.»

Le professeur Michael Berry a formulé les deux principes suivants :

1. Principe d'Arnold : Si une notion porte un nom propre, ce n'est pas celui de son créateur.
2. Principe de Berry : Le principe d'Arnold s'applique à lui-même.

- [1] S. AGMON, *Lectures on Exponential Decay of Solutions of Second-Order Elliptic Equations: Bounds on Eigenfunctions of N-Body Schrodinger Operations. (MN-29)*, Princeton University Press, 1982.
- [2] A. AJBAR AND K. ALHUMAIZI, *Dynamics of the Chemostat: a Bifurcation Theory Approach*, Chapman and Hall, 2011.
- [3] M. ALFARO AND R. CARLES, *Explicit solutions for replicator-mutator equations: extinction versus acceleration*, SIAM J. Appl. Math., 74 (2014), pp. 1919–1934.
- [4] M. ALFARO AND R. CARLES, *Replicator-mutator equations with quadratic fitness*, Proc. Amer. Math. Soc., 145 (2017), pp. 5315–5327.
- [5] M. ALFARO AND R. CARLES, *Superexponential growth or decay in the heat equation with a logarithmic nonlinearity*, Dyn. Partial Differ. Equ., 14 (2017), pp. 343–358.

- [6] M. ALFARO AND M. VERUETE, *Evolutionary branching via replicator–mutator equations*, *J. Dynam. Differential Equations*, (2018).
- [7] M. ALFARO AND M. VERUETE, *Density dependent replicator–mutator models in directed evolution*, *arxiv:1901.07848.*, 2019.
- [8] R. ARMSTRONG AND R. MCGEHEE, *Competitive exclusion*, *American Naturalist*, 115 (1980), pp. 151–170.
- [9] J. S. (AUTH.), *Shock Waves and Reaction—Diffusion Equations*, *Grundlehren der mathematischen Wissenschaften 258*, Springer US, 1983.
- [10] I. S. S. B. M. LEVITAN, *Introduction to Spectral Theory: Selfadjoint Ordinary Differential Operators*, *Translations of Mathematical Monographs 39*, American Mathematical Society, 1975.
- [11] A. BERTHIER, *Spectral Theory and Wave Operators for the Schrödinger Equation*, *Research Notes in Mathematics*, Pitman Publishing, 1982.
- [12] I. BIAŁYNICKI-BIRULA AND J. MYCIELSKI, *Nonlinear wave mechanics*, *Ann. Physics*, 100 (1976), pp. 62–93.
- [13] V. N. BIKTASHEV, *A simple mathematical model of gradual darwinian evolution: emergence of a gaussian trait distribution in adaptation along a fitness gradient*, *J. Math. Biol.*, 68 (2014), pp. 1225–1248.
- [14] I. BOMZE AND R. BURGER, *Stability by mutation in evolutionary games*, *Games Econom. Behav.*, 11 (1995), pp. 146–172.
- [15] M. BOSSE, L. G. SPURGIN, V. N. LAINE, E. F. COLE, J. A. FIRTH, P. GIENAPP, A. G. GOSLER, K. MCMAHON, J. POISSANT, I. VERHAGEN, M. A. M. GROENEN, K. VAN OERS, B. C. SHELDON, M. E. VISSER, AND J. SLATE, *Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait.*, *Science (New York, N.Y.)*, 358 (2017), pp. 365–368.
- [16] D. BRANDON AND S. NASSER, *Exact and approximate solutions to Schrödinger’s equation with decaic potentials*, *Cent. Eur. J. Phys.*, 11 (2013), pp. 279–290.
- [17] H. J. BRASCAMP AND E. H. LIEB, *On extensions of the Brunn–Minkowski and Prékopa–Leindler theorems, including inequalities for log-concave functions, and with an application to the diffusion equation*, *J. Funct. Anal.*, 22 (1976), pp. 366–389.
- [18] H. BREZIS, *Functional Analysis, Sobolev Spaces and Partial Differential Equations*, Springer-Verlag New York, 2011.

- [19] J. A. BRIGHT, J. MARUGÁN-LOBÓN, S. N. COBB, AND E. J. RAYFIELD, *The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors.*, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113 (2016), pp. 5352–7.
- [20] R. BÜRGER, *On the maintenance of genetic variation: global analysis of Kimura’s continuum-of-alleles model*, J. Math. Biol., 24 (1986), pp. 341–351.
- [21] —, *Mutation-selection balance and continuum-of-alleles models*, Math. Biosci., 91 (1988), pp. 67–83.
- [22] —, *Perturbations of positive semigroups and applications to population genetics*, Math. Z., 197 (1988), pp. 259–272.
- [23] —, *The mathematical theory of selection, recombination, and mutation*, Wiley Series in Mathematical and Computational Biology, John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, 2000.
- [24] G. BUTLER, , AND G. WOLKOWICZ, *A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake*, SIAM J. Appl. Math., 45 (1985), pp. 137–151.
- [25] A. CALSINA, S. CUADRADO, L. DESVILLETES, AND G. RAOUL, *Asymptotic profile in selection-mutation equations: Gauss versus Cauchy distributions*, J. Math. Anal. Appl., 444 (2016), pp. 1515–1541.
- [26] R. CARLES, *Nonlinear schrödinger equation with time dependent potential*, Communications in Mathematical Sciences, 9 (2011), p. 937 – 964.
- [27] R. CARLES AND I. GALLAGHER, *Universal dynamics for the defocusing logarithmic schrödinger equation*, Duke Math. J., 167 (2018), pp. 1761–1801.
- [28] R. N. CHAUDHURI AND M. MONDAL, *Improved hill determinant method: General approach to the solution of quantum anharmonic oscillators*, Phys. Rev. A, 43 (1991), pp. 3241–3246.
- [29] C. R. COONEY, J. A. BRIGHT, E. J. R. CAPP, A. M. CHIRA, E. C. HUGHES, C. J. A. MOODY, L. O. NOURI, Z. K. VARLEY, AND G. H. THOMAS, *Mega-evolutionary dynamics of the adaptive radiation of birds*, Nature, 542 (2017), pp. 344–347.
- [30] R. CRESSMAN, *Dynamic stability of the replicator equation with continuous strategy space*, iiasa interim report, IIASA, Laxenburg, Austria, March 2004.
- [31] R. CRESSMAN AND Y. TAO, *The replicator equation and other game dynamics*, Proceedings of the National Academy of Sciences, 111 (2014), pp. 10810–10817.

- [32] J. F. CROW AND M. KIMURA, *An Introduction to Population Genetics Theory*, The Blackburn Press, 2009.
- [33] C. DARWIN, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*, Murray, London, 1859.
- [34] R. DAWKINS, *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, UK, 1976.
- [35] P. DE LEENHEER, B. LI, AND H. SMITH, *Competition in the chemostat: Some remarks*, *Can. Appl. Math. Q.*, 11 (2003), pp. 229–248.
- [36] U. DIECKMANN AND R. LAW, *The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes*, *J. Math. Biol.*, 34 (1996), pp. 579–612.
- [37] O. DIEKMANN, *A beginner's guide to adaptive dynamics*, in *Mathematical modelling of population dynamics*, vol. 63 of Banach Center Publ., Polish Acad. Sci., Warsaw, 2004, pp. 47–86.
- [38] O. DIEKMANN, P.-E. JABIN, S. MISCHLER, AND B. PERTHAME, *The dynamics of adaptation: an illuminating example and a Hamilton-Jacobi approach*, *Theoret. Population Biology*, 67 (2005), pp. 257–271.
- [39] R. DJIDJOU-DEMASSE, A. DUCROT, AND F. FABRE, *Steady state concentration for a phenotypic structured problem modeling the evolutionary epidemiology of spore producing pathogens*, *Math. Models Methods Appl. Sci.*, 27 (2017), pp. 385–426.
- [40] M. EASTHAM AND H. KALF, *Schrodinger Type Operators with Continuous Spectra*, Chapman & Hall/CRC Research Notes in Mathematics Series, Pitman Publishing, 1982.
- [41] A. EREMENKO, A. GABRIELOV, AND B. SHAPIRO, *High energy eigenfunctions of one-dimensional Schrödinger operators with polynomial potentials*, *Comput. Methods Funct. Theory*, 8 (2008), pp. 513–529.
- [42] ———, *Zeros of eigenfunctions of some anharmonic oscillators*, *Ann. Inst. Fourier*, 58 (2008), pp. 603–624.
- [43] L. C. EVANS, *Partial Differential Equations*, Graduate Studies in Mathematics, V. 19 GSM/19, American Mathematical Society, 1998.
- [44] W. H. FLEMING, *Equilibrium distributions of continuous polygenic traits*, *SIAM J. Appl. Math.*, 36 (1979), pp. 148–168.
- [45] J. FLINT, V. RACANIELLO, G. RALL, AND A. M. SKALKA, *Principles of Virology*, vol. 1 - 2, ASM Press, 4th ed., 2015.
- [46] J. GAGELMAN AND H. YSERENTANT, *A spectral method for Schrödinger equations with smooth confinement potentials*, *Numer.*

- Math., 122 (2012), pp. 383–398.
- [47] G. GAUSE, *Experimental studies on the struggle for existence*, Journal of Experimental Biology, 9 (1932), pp. 389–402.
- [48] ———, *The struggle for existence*, Dover, 1934. translated from Russian in 1971.
- [49] M.-E. GIL, F. HAMEL, G. MARTIN, AND L. ROQUES, *Mathematical properties of a class of integro-differential models from population genetics*, SIAM J. Appl. Math., 77 (2017), pp. 1536–1561.
- [50] M.-E. GIL, F. HAMEL, G. MARTIN, AND L. ROQUES, *Dynamics of fitness distributions in the presence of a phenotypic optimum: an integro-differential approach*, HAL preprint, (2018).
- [51] K. HADELER, *Stable polymorphisms in a selection model with mutation*, SIAM J. Appl. Math., 41 (1981), pp. 1–7.
- [52] G. HARDIN, *The competitive exclusion principle*, Science, 131 (1960), pp. 1292–1297.
- [53] J. HARMAND, C. LOBRY, A. RAPAPORT, AND T. SARI, *The Chemostat: Mathematical Theory of Microorganism Cultures*, ISTE-Wiley, 2017.
- [54] B. HELFFER, *Semi-classical analysis for the Schrödinger operator and applications*, vol. 1336 of Lecture Notes in Mathematics, Springer-Verlag, Berlin, 1988.
- [55] B. HELFFER AND D. ROBERT, *Asymptotique des niveaux d'énergie pour des hamiltoniens à un degré de liberté*, Duke Math. J., 49 (1982), pp. 853–868.
- [56] B. HELFFER AND J. SJÖSTRAND, *Puits multiples en limite semi-classique. II. Interaction moléculaire. Symétries. Perturbation*, Ann. Inst. H. Poincaré Phys. Théor., 42 (1985), pp. 127–212.
- [57] B. HELFFER AND J. SJÖSTRAND, *On the correlation for Kac-like models in the convex case*, J. Statist. Phys., 74 (1994), pp. 349–409.
- [58] C. HEYDE, *On a property of the lognormal distribution*, Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological), 25 (1963), pp. 392–393.
- [59] P. D. HISLOP AND I. M. SIGAL, *Introduction to Spectral Theory: With Applications to Schrödinger Operators*, Applied Mathematical Sciences 113, Springer-Verlag New York, 1 ed., 1996.
- [60] J. HOFBAUER AND K. SIGMUND, *The Theory of Evolution and Dynamical Systems: Mathematical Aspects of Selection*, London Mathematical Society Student Texts, Cambridge University Press, 1988.

- [61] S. HSU, *Limiting behavior for competing species*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 34 (1978), pp. 760–763.
- [62] S. HSU, S. HUBBELL, AND P. WALTMAN, *A mathematical theory for single-nutrient competition in continuous cultures of microorganisms*, SIAM J. Appl. Math., 32 (1977), pp. 366–383.
- [63] C. HUI, P. LANDI, H. O. MINOARIVÉLO, AND A. RAMANANTOANINA, *Ecological and Evolutionary Modelling*, SpringerBriefs in Ecology, Springer International Publishing, Cham, 2018.
- [64] H. ITO AND A. SASAKI, *Evolutionary branching under multidimensional evolutionary constraints*, J. Theoret. Biol., 407 (2016), pp. 409–428.
- [65] M. KIMURA, *A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters.*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 54 (1965), pp. 731–736.
- [66] R. LANDE, *The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci*, Genetics Research, 26 (1975), pp. 221–235.
- [67] H. LEMAN, S. MÉLÉARD, AND S. MIRRAHIMI, *Influence of a spatial structure on the long time behavior of a competitive Lotka-Volterra type system*, Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B, 20 (2015), pp. 469–493.
- [68] B. LI, *Global asymptotic behavior of the chemostat: General response functions and differential removal rates*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 59 (1998), pp. 411–422.
- [69] J. L. LIONS AND E. MAGENES, *Problemes aux limites non homogenes et applications. Vol. 1. Vol. 1.*, Dunod, 1968.
- [70] A. LORZ, S. MIRRAHIMI, AND B. T. PERTHAME, *Dirac mass dynamics in multidimensional nonlocal parabolic equations*, Comm. Partial Differential Equations, 36 (2011), pp. 1071–1098.
- [71] T. F. C. MACKAY AND D. S. FALCONER, *Introduction to quantitative genetics*, Pearson, Prentice Hall, 4. ed., 16. print. ed., 2009.
- [72] G. MARTIN AND L. ROQUES, *The nonstationary dynamics of fitness distributions: Asexual model with epistasis and standing variation*, Genetics, 204 (2016), pp. 1541–1558.
- [73] G. MARTIN AND L. ROQUES, *The nonstationary dynamics of fitness distributions: Asexual model with epistasis and standing variation*, Genetics, 204 (2016), pp. 1541–1558.
- [74] J. MAYNARD SMITH AND G. R. PRICE, *The Logic of Animal Conflict*, Nature, 246 (1973), pp. 15–18.

- [75] G. MENDEL, *Versuche über Pflanzen-Hybriden*, Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, 42 (1866), pp. 3–47.
- [76] S. MIRRAHIMI, B. PERTHAME, AND J. Y. WAKANO, *Evolution of species trait through resource competition*, J. Math. Biol., 64 (2012), pp. 1189–1223.
- [77] W. MURDOCH, C. BRIGGS, AND R. NISBET, *Consumer-Resource Dynamics*, Princeton University Press, 2003.
- [78] S. MÉLÉARD, *Modèles aléatoires en Ecologie et Evolution*, Mathématiques et Applications 77, Springer, 1st ed., 2016.
- [79] M. NOWAK, *Supercooperators*, Canongate Books Ltd, 2011.
- [80] M. NOWAK, N. KOMAROVA, AND P. NIYOGI, *Evolution of universal grammar*, Science, 291 (2001), pp. 114–118.
- [81] M. A. NOWAK, *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*, Belknap Press of Harvard University Press, 2006.
- [82] M. A. NOWAK AND S. COAKLEY, *Evolution, Games, and God: The Principle of Cooperation*, Harvard University Press, 2013.
- [83] J. OECHSSLER AND F. RIEDEL, *Evolutionary dynamics on infinite strategy spaces*, Economic Theory, 17 (2001), pp. 141–162.
- [84] K. M. PAGE AND M. A. NOWAK, *Unifying evolutionary dynamics*, Journal of Theoretical Biology, 219 (2002), pp. 93 – 98.
- [85] J. E. RAKOTOSON AND J. M. RAKOTOSON, *Analyse fonctionnelle appliquée aux équations aux dérivées partielles*, Presses Universitaires de France, 1999.
- [86] A. RAPAPORT, D. DOCHAIN, AND J. HARMAND, *Long run coexistence in the chemostat with multiple species*, J. Theoret. Biol., 257 (2009), pp. 252–259.
- [87] A. RAPAPORT AND J. HARMAND, *Biological control of the chemostat with nonmonotonic response and different removal rates*, Math. Biosci. Eng., 5 (2008), pp. 539–547.
- [88] A. RAPAPORT AND M. VERUETE, *A new proof of the competitive exclusion principle in the chemostat*, Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B, 22 (2017), p. 1.
- [89] M. REED AND B. SIMON, *Methods of Modern Mathematical Physics (vol IV): Analysis of Operators*, Academic Press, 1978.
- [90] M. RIDLEY, *Évolution biologique*, Boeck Université, 1997.
- [91] I. M. ROUZINE, E. BRUNET, AND C. O. WILKE, *The traveling-wave approach to asexual evolution: Muller’s ratchet and speed of adaptation*, Theor. Popul. Biol., 73 (2008), pp. 24–46.

- [92] I. M. ROUZINE, J. WAKEKEY, AND J. M. COFFIN, *The solitary wave of asexual evolution*, Proc. Natl. Acad. USA, 100 (2003), pp. 587–592.
- [93] G. P. RÉDEI, *Encyclopedia of Genetics, Genomics, Proteomics and Informatics*, Springer Netherlands, 3 ed., 2008.
- [94] T. SARI, *Competitive exclusion for chemostat equations with variable yields*, Acta Applicandae Mathematicae, 123 (2013), pp. 201–219.
- [95] T. SARI AND F. MAZENC, *Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields*, Math. Biosci. Eng., 8 (2011), pp. 827–840.
- [96] P. SCHUSTER AND K. SIGMUND, *Replicator dynamics*, J. Theoret. Biol., 100 (1983), pp. 533–538.
- [97] J. A. SHOCHAT, *The problem of moments*, Mathematical Surveys and Monographs, American Mathematical Society, 4th ed., 1943.
- [98] B. SIMON, *Semiclassical analysis of low lying eigenvalues. I: Non-degenerate minima: Asymptotic expansions.*, Ann. Inst. Henri Poincaré, Nouv. Sér., Sect. A, 38 (1983), pp. 295–308.
- [99] H. SMITH AND P. WALTMAN, *The Theory of the Chemostat: Dynamics of Microbial Competition*, Cambridge, 1995.
- [100] J. M. SMITH, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, 1982.
- [101] P. D. SNIEGOWSKI AND P. J. GERRISH, *Beneficial mutations and the dynamics of adaptation in asexual populations*, Phil. Trans. R. Soc. B, 365 (2010), pp. 1255–1263.
- [102] P. STADLER AND P. SCHUSTER, *Mutation in autocatalytic reaction networks*, J. Math. Biol., 30 (1992), pp. 597–632.
- [103] L. A. TAKHTAJAN, *Quantum Mechanics for Mathematicians*, Graduate Studies in Mathematics, American Mathematical Society, 2008.
- [104] P. TAYLOR AND L. JONKER, *Evolutionary stable strategies and game dynamics*, Math. Biosci., 40 (1978), pp. 145 – 156.
- [105] E. C. TITCHMARSH, *Eigenfunction expansions associated with second order differential equations*, Oxford At The Clarendon Press, 1946.
- [106] L. TSIMRING, H. LEVINE, AND D. KESSLER, *RNA virus evolution via a fitness-space model*, Phys. Rev. Lett., 76 (1996), pp. 4440–4443.
- [107] J. Y. WAKANO, T. FUNAKI, AND S. YOKOYAMA, *Derivation of replicator-mutator equations from a model in population genetics*, Jpn. J. Ind. Appl. Math., 34 (2017), pp. 473–488.

- [108] J. Y. WAKANO AND Y. IWASA, *Evolutionary Branching in a Finite Population: Deterministic Branching vs. Stochastic Branching*, *Genetics*, 193 (2013), pp. 229–241.
- [109] G. WOLKOWICZ AND Z. LU, *Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat: General response functions and differential death rates*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 52 (1992), pp. 222–233.
- [110] Q. XIE, L. WANG, AND J. FU, *Analytical solutions for a class of double-well potentials*, *Physica Scripta*, 90 (2015), p. 045204.
- [111] A. ZADORIN AND Y. RONDELEZ, *Natural selection in compartmentalized environment with reshuffling*, arXiv preprint arXiv:1707.07461, (2017).
- [112] O. ZASLAVSKII AND V. UI'YANOV, *New classes of exact solutions of the schrodinger equation and potential-field description of spin systems*, *J. Exp. Theor. Phys.*, 87 (1984), p. 991.

# Liste des figures

1.1	<i>Histogramme lissé montrant la fréquence d'apparition de certains mots clefs le long du livre "On the Origin of Species" [33]. L'axe des abscisses représente la position dans le texte, l'extrémité gauche correspond au début du livre et l'extrémité droite à la fin.</i> . . . . .	6
1.2	<i>Bref aperçu historique des moments clefs de la biologie évolutive.</i>	7
1.3	<i>Les virus sont des exemples de répliqueurs. Lors de la réplication virale, le virus commence par s'attacher à sa cible cellulaire, puis fait pénétrer son génome qui sera par la suite intégré à celui de la cellule. Cette dernière sera exploitée à ses propres frais afin de produire les nouveaux virions, libérés par la suite, prêts à perpétuer le cycle de réplication.</i> . . . . .	10
2.1	<i>Portrait des phases de <math>g'_1 = (w_1 - w_2)g_1(1 - g_1)</math>. La stabilité (rouge instable, bleu stable) des points d'équilibre 0 et 1 dépend du signe de <math>w_1 - w_2</math>.</i> . . . . .	17
2.2	<i>Simulation du modèle du répliqueur avec valeur sélective constante, montrant la survie du type le « plus apte ».</i> . . . . .	18
2.3	<i>Solution du système (2.6) avec matrice de gain (2.5) et conditions initiales <math>\mathbf{g}(0) = (0.3, 0.18, 0.52)</math>.</i> . . . . .	19
2.4	<i>Le simplexe <math>S_3</math> est invariant par la dynamique de (2.6), nous avons représenté la solution du système avec matrice de gain (2.5) et conditions initiales <math>\mathbf{g}(0) = (0.3, 0.18, 0.52)</math>.</i> . . . . .	20
2.5	<i>Propagation vers la droite du soliton Gaussien, initialement centré en <math>m_0 = -6</math> (à gauche pour <math>a_0 = 1</math> et à droite <math>a_0 = 3</math>). La vitesse <math>c</math> de propagation est une fonction croissante de la variance.</i> . . . . .	25
2.6	<i>Solution de (2.8) avec donnée initiale <math>u_0(x) = \mathbb{1}_{[-\frac{1}{2}, \frac{1}{2}]}(x)</math>.</i> . . . . .	26
2.7	<i>Solution du problème de Cauchy partant de <math>u_0 = \max(0, 1 -  x )</math>. En rouge nous avons représenté la valeur de la solution au point <math>x = \bar{u}(t)</math>.</i> . . . . .	27
2.8	<i>Solution Gaussienne du modèle (2.18).</i> . . . . .	29
4.1	<i>Example of a confining fitness function.</i> . . . . .	47

4.2	<i>First four eigenvalues and eigenfunctions of the potential (in red)</i> $-\mathcal{W}(x) = -\frac{1}{16}x^2(x - 12/10)^2$ . . . . .	49
4.3	<i>Ground state <math>\phi_0(\sigma)</math>, increasing parameter <math>\sigma</math>, in the case <math>-\mathcal{W}(x) = \frac{299}{2520}x^4 - \frac{233}{1260}x^3 - \frac{2971}{2520}x^2 + \frac{139}{420}x + \text{constant}</math>. The ground state remains uni-modal, and the global maximum is shifted towards left, asymptotically reaching 0. . . . .</i>	66
4.4	<i>Ground state <math>\phi_0(\sigma)</math>, decreasing parameter <math>\sigma</math>, in the case <math>-\mathcal{W}(x) = \frac{1}{12}(x^2 - 2)^2</math>. Top left : for large <math>\sigma</math> the ground state is uni-modal. Bottom right : for small <math>\sigma</math> the ground state tends to concentrate into the wells of <math>-\mathcal{W}</math>. . . . .</i>	67
4.5	<i>Numerical solution of the Cauchy problem (4.1) exhibiting a branching phenomenon. Here <math>\sigma = 10^{-3}</math>, fitness is as in (4.18) and the initial data is centered. . . . .</i>	68
4.6	<i>Numerical solution of the Cauchy problem (4.1) exhibiting a branching phenomenon. Here <math>\sigma = 10^{-3}</math>, fitness is as in (4.18) and the initial data is off-centered. . . . .</i>	68
4.7	<i>Ground state <math>\phi_0(\sigma)</math>, increasing parameter <math>\sigma</math>, in the case of a “narrow-wide-narrow” potential. . . . .</i>	69
4.8	<i>Ground state <math>\phi_0(\sigma)</math>, increasing parameter <math>\sigma</math>, in the case of a “wide-narrow-wide” potential. . . . .</i>	70
5.1	<i>Airy functions <math>\text{Ai}(x)</math> and <math>\text{Bi}(x)</math>. . . . .</i>	82
5.2	<i>Evolution of Gaussian solutions for <math>\sigma^2 = 1</math>, <math>a_0 = 1</math> and <math>m_0 = -4</math>, <math>m_0 = 0</math> and <math>m_0 = 4</math>. . . . .</i>	84
5.3	<i>The first four approximations of the nonlocal term <math>\bar{u}(t)</math> computed via the fixed point iteration (5.30) with initial datum (5.32). Note the fast convergence to the fixed point <math>\bar{u}</math>. . . . .</i>	90
5.4	<i>Numerical solution obtained by the method described in Section 5, starting from <math>u_0 = \mathbb{1}_{[1/2, 3/2]}</math>, with <math>\sigma^2 = 1</math>. The red points are the points on the graph <math>u(t, \cdot)</math> with abscissa <math>x = \bar{u}(t)</math>. The green points are the maxima of <math>u(t, \cdot)</math>. This reveals the dissymmetry of the solution. . . . .</i>	92

5.5	<i>Vector field defined by the differential system (5.35) with <math>\sigma = 1</math>, describing the dynamics of Gaussian solutions. In yellow, the set of initial conditions for which <math>a</math> blows up in finite time <math>T^*</math> and in red, dark blue and light blue those for which both <math>a</math> and <math>m</math> are globally defined. The red dashed curve is the set of values defined by <math>m_0 = -1/(a_0\sqrt{2\sigma})</math>, for which <math>a</math> tends to infinity and <math>m</math> tends to zero as time goes to infinity. The dark blue region corresponds to the values leading to an anti-diffusion / diffusion behaviour. The light blue region corresponds to the values leading to a pure diffusion behaviour. . . . .</i>	94
5.6	<i>Case (i) concentration in finite time. The values of the parameters are <math>a_0 = 5/64</math>, <math>m_0 = -585/64</math>, <math>\sigma^2 = 1</math>. It follows that <math>T^* \approx 1.878</math> and <math>m(T^*) \approx -1.277 &lt; 0</math>. . . . .</i>	96
5.7	<i>Case (ii) concentration in infinite time: the solution converges to a Dirac mass at zero. The values of the parameters are <math>a_0 = 3/16</math>, <math>m_0 = -8\sqrt{2}/3</math>, <math>\sigma^2 = 1</math>. . . . .</i>	96
5.8	<i>Case (iii) with <math>m_0 &lt; 0</math>, anti-diffusion / diffusion behaviour. The values of the parameters are <math>a_0 = 2/10</math>, <math>m_0 = -34/10</math>, <math>\sigma^2 = 1</math>. . . . .</i>	96
5.9	<i>Case (iii) with <math>m_0 \geq 0</math>, the solution is flattening and accelerating. The values of the parameters are <math>a_0 = 3/2</math>, <math>m_0 = 7/2</math>, <math>\sigma^2 = 1</math>. . . . .</i>	97
A.1	<i>Exemple de deux distributions <math>\varphi_1</math> et <math>\varphi_2</math> définies par (A.5), ayant tous ses moments égaux. Heyde (1936). . . . .</i>	102
B.1	<i>Growth functions and their break-even concentrations. . .</i>	110
B.2	<i>Illustration of the intervals <math>I_i = [s_1^-, s_i^+]</math> for <math>i \in \{1, \dots, N-1\}</math> (in green, the values of the break-even concentrations <math>\lambda_i</math>, in orange, the nested intervals <math>I_i</math>) . . . . .</i>	116





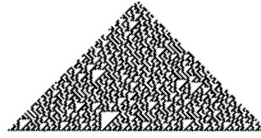
# Table des matières

<b>I</b>	<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b>	<b>1</b>
<b>1</b>	<b>L'évolution</b>	<b>2</b>
1	Biologie évolutive . . . . .	5
2	Réplicateurs comme unités biologiques . . . . .	9
3	Génotype et phénotype . . . . .	11
<b>2</b>	<b>Mathématiques de l'évolution</b>	<b>13</b>
1	Dynamique évolutive . . . . .	13
2	Modèles de sélection . . . . .	15
2.1	La survie du « plus apte » . . . . .	15
2.2	La dynamique du réplicateur . . . . .	17
2.3	Réplication en espaces de trait continu . . . . .	21
2.4	Valeur sélective densité-indépendante . . . . .	21
2.5	Sélection linéaire dans le trait . . . . .	22
3	Modèles de mutation et sélection . . . . .	28
3.1	La dynamique du réplicateur-mutateur . . . . .	28
3.2	Valeur sélective linéaire et terme de mutation local . . . . .	29
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>31</b>
1	Réplicateur-mutateur avec fonction de sélection confinante	31
2	Deux modèles densité-dépendants . . . . .	35
<b>II</b>	<b>MODÈLES NON-LOCAUX EN DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE</b>	<b>41</b>
<b>4</b>	<b>Replicator-mutator model with confining fitness</b>	<b>43</b>
1	Introduction . . . . .	44
2	Some spectral properties . . . . .	47
2.1	Confining fitness functions and eigenvalues properties	47
2.2	$L^1$ , $L^\infty$ and weighted $L^1$ norms of the eigenfunctions	51
3	Well-posedness and long time behaviour . . . . .	55
3.1	Functional framework . . . . .	55

## TABLE DES MATIÈRES

3.2	Main results . . . . .	56
3.3	Linear parabolic equation . . . . .	61
4	Branching or not . . . . .	63
4.1	Some explicit ground states . . . . .	64
4.2	Obstacles to branching . . . . .	65
4.3	The typical situation leading to branching . . . . .	66
4.4	The number of modes . . . . .	69
5	Discussion . . . . .	71
<b>5</b>	<b>Density-dependent models in directed evolution</b>	<b>73</b>
1	Introduction . . . . .	74
2	Main results . . . . .	78
3	Special solutions . . . . .	81
3.1	Steady states . . . . .	81
3.2	Gaussian solutions . . . . .	82
4	The CGF approach . . . . .	84
5	The solution implicitly/explicitly . . . . .	87
6	When the mutation coefficient is socially determined . . . . .	92
6.1	Gaussian solutions: concentration vs. extinction . . . . .	93
6.2	General solutions . . . . .	97
	<b>Appendices</b>	<b>99</b>
<b>A</b>	<b>Suppléments mathématiques</b>	<b>101</b>
1	Fonctions génératrices des moments et des cumulants . . . . .	101
2	Équation de transport non homogène . . . . .	104
<b>B</b>	<b>Exclusion compétitive dans le chémostat</b>	<b>107</b>
1	Introduction . . . . .	107
2	Competitive exclusion principle for the chemostat . . . . .	109
3	Proof . . . . .	111
3.1	Change of coordinates . . . . .	111
3.2	Non extinction of the biomass . . . . .	111
3.3	Frame on the substrate's dynamics . . . . .	113
3.4	Extinction of the species by induction . . . . .	115
3.5	The case of identical break-even concentration . . . . .	117
3.6	Conclusion . . . . .	117
	<b>Acronymes</b>	<b>119</b>
	<b>Glossaire</b>	<b>121</b>





## SERMENT

*En qualité de membre de la profession mathématique, je prends l'engagement solennel de consacrer ma vie au service de l'humanité. Je ne permettrai pas que des considérations d'âge, de maladie ou d'infirmité, de croyance, d'origine ethnique, de genre, de nationalité, d'orientation ou tout autre facteur s'interposent entre mon devoir et moi. J'exercerai ma profession avec conscience et dignité, dans le respect des bonnes pratiques mathématiques. Je n'utiliserai pas mes connaissances pour enfreindre les droits humains et les libertés civiles, même sous la contrainte. Je veillerai au respect absolu de la vie et perpétuerai l'honneur des nobles traditions mathématiques. Je témoignerai à mes professeurs, à mes collègues et à mes étudiants le respect et la reconnaissance qui leur sont dus. Je partagerai mes connaissances au bénéfice de la liberté, la vérité, la justice et le progrès. Je veillerai au maintien de ma formation afin de contribuer au développement de la société libre au mieux de mes capacités. Que les humains et mes collègues m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses; que je sois déshonoré et méprisé si j'y manque. Je fais ce serment sur mon honneur, solennellement, librement.*



*Mario Veruete*





# ÉTUDE D'ÉQUATIONS DE RÉPLICATION-MUTATION NON LOCALES EN DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE

---

**Résumé :** Nous analysons trois modèles non-locaux décrivant la dynamique évolutive d'un trait phénotypique continu soumis à l'action conjointe des mutations et de la sélection. Nous établissons l'existence et l'unicité des solutions du problème de Cauchy, et donnons la description du comportement en temps long de la solution.

Dans le premier travail nous étudions l'équation du réplicateur-mutateur en domaine non borné et généralisons aux cas des valeurs sélectives confinantes les résultats connus dans le cas harmonique. À savoir, l'existence d'une unique solution globale, régulière, convergeant en temps long vers un profil universel ; pour cela, nous employons des techniques de décomposition spectrale d'opérateurs de Schrödinger.

Le deuxième travail traite d'un modèle dont la valeur sélective est *densité-dépendante*. Afin de montrer le caractère bien posé de l'équation, nous combinons deux approches. La première est basée sur l'étude de la fonction génératrice des cumulants, satisfaisant une équation de transport non locale et permettant d'obtenir implicitement le trait moyen. La deuxième exploite un changement de variable (formule d'Avron-Herbst), permettant d'écrire la solution en termes du trait moyen et de la solution de l'équation de la chaleur avec même donnée initiale.

Finalement, nous étudions un modèle dont le taux de mutation est proportionnel à la valeur moyenne du trait. Nous établissons un lien bijectif entre ce dernier modèle et le deuxième, permettant ainsi de décrire finement la dynamique de la solution. Nous montrons en particulier la croissance exponentielle du trait moyen.

**Mots clefs :** Réplicateur-mutateur, équations de réaction-diffusion non-locales, opérateurs de Schrödinger, fonction génératrice des cumulants.

**Classification AMS :** 35B09, 35B40, 35K57, 35P20, 35Q40, 35Q92.