



HAL
open science

Travelling wave solutions and propagation properties for a non-local evolutionary-epidemic system

Lara Abi Rizk

► **To cite this version:**

Lara Abi Rizk. Travelling wave solutions and propagation properties for a non-local evolutionary-epidemic system. Analysis of PDEs [math.AP]. Université de Bordeaux, 2020. English. NNT : 2020BORD0244 . tel-03158763

HAL Id: tel-03158763

<https://theses.hal.science/tel-03158763>

Submitted on 4 Mar 2021

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.

THÈSE

présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR

DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

École Doctorale Mathématiques et Informatique

Spécialité Mathématiques appliquées

par **Lara Abi Rizk**

Ondes progressives et propriétés de propagation pour un problème d'épidémiologie évolutive non-local.

Soutenue le 15 décembre 2020 devant le jury composé de :

M. Matthieu ALFARO	Professeur	Université de Rouen	Rapporteur
M. Jean-Baptiste BURIE	Maître de Conférence	Université de Bordeaux	Directeur de thèse
M. Arnaud DUCROT	Professeur	Université du Havre	Co-directeur de thèse
M. Pierre MAGAL	Professeur	Université de Bordeaux	Examineur
Mme. Martine MARION	Professeure	École centrale de Lyon	Présidente du jury
Mme. Sepideh MIRRAHIMI	Chargée de Recherche	Université Paul Sabatier	Rapporteuse

Ondes progressives et propriétés de propagation pour un problème d'épidémiologie évolutive non-local.

Résumé. Dans cette thèse nous étudions l'existence d'une onde progressive pour un système d'équations intégral-différentiels provenant de l'épidémiologie évolutive. Nous utilisons des idées issues de la théorie des systèmes dynamiques couplées à des estimations sur le comportement asymptotique des profils. Nous prouvons que les ondes progressives ont une structure assez simple découplant les variables de propagation spatio-temporelle des variables de trait phénotypique. Cette analyse nous permet de réduire le système d'équations des profils d'ondes progressives à dimension infinie à un système d'EDO à quatre dimensions. Nous prouvons l'existence d'ondes progressives pour toute vitesse d'onde supérieure à une vitesse minimale c_* , pourvu que le seuil épidémique \mathcal{R}_0 , qui s'exprime en fonction de la valeur propre principale d'un certain opérateur intégral, soit strictement supérieur à 1. Cette même condition de seuil est également utilisée pour démontrer que toute onde progressive relie deux états stationnaires déterminés.

Dans une deuxième partie, nous étudions les propriétés de propagation des solutions pour le même système d'équations spatialement distribué, avec une densité initiale de plantes infectées à support compact spatialement en x . Lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$, nous prouvons que la propagation se produit avec une vitesse de propagation qui coïncide avec la vitesse minimale c_* des ondes progressives étudiées dans la première partie. De plus, la solution du problème de Cauchy converge asymptotiquement vers une fonction spécifique pour laquelle la variable x du repère mobile et celle du phénotype y sont séparées.

Mots-clés. Évolution, ondes progressives, vitesse minimale, système de réaction-diffusion non local, dynamique des populations, comportement asymptotique, épidémiologie, vitesse de propagation.

Financement. Financement de la Région Aquitaine Limousin Poitou-Charentes et la chair Idex ACIDDS de l'Université de Bordeaux de M. Tucsnak.

Laboratoire d'accueil. Institut de Mathématiques de Bordeaux, UMR CNRS, 5251.
351, cours de la Libération, 33405, Talence, France.

Travelling wave solutions and propagation properties for a non-local evolutionary-epidemic system

Abstract. In this thesis we study the existence of a travelling wave solutions for an integro-differential system of equations from evolutionary epidemiology. We use ideas from dynamical system ideas theory coupled with estimates of the asymptotic behaviour of profiles. We prove that the wave solutions have a rather simple structure. This analysis allows us to reduce the infinite dimensional travelling wave profile system of equations to a four dimensional ODE system. The latter is used to prove the existence of travelling wave solutions for any wave speed larger than a minimal wave speed c_* , provided that the epidemic threshold \mathcal{R}_0 , which is expressed as a function of the principal eigenvalue of a certain integral operator, is strictly greater than 1. This same threshold condition is also used to prove that any travelling wave connects two determined stationary states.

In the second part, we study the propagation properties of the solutions for the same spatially distributed system of equations, when the initial density of infected plants is a compactly supported function with the space variable x . When $\mathcal{R}_0 > 1$, we prove that spreading occurs with a definite spreading speed that coincides with the minimal speed c_* of the travelling wave solutions discussed in the first part. Moreover, the solution of the Cauchy problem asymptotically converges to some specific function for which the moving frame variable x and the phenotype one y are separated.

Keywords. Evolution, travelling wave solutions, minimal wave speed, non-local diffusive epidemic system, population dynamics, long time behaviour, epidemiology, spreading speed.

Funding. We received the support of Région Aquitaine Limousin Poitou-Charentes and of M. Tucsnak's Idex Chair ACIDDS of Université de Bordeaux.

Institute. Institut de Mathématiques de Bordeaux, UMR CNRS, 5251.
351, cours de la Libération, 33405, Talence, France.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier grandement mes directeurs de thèse Jean-Baptiste Burie et Arnaud Ducrot, qui m'ont soutenu et surtout supporté dans tout ce que j'ai entrepris. Je suis ravie d'avoir travaillé en leurs compagnies. Outre leurs appuis scientifiques, ils ont toujours été là pour me soutenir et me conseiller au cours de l'élaboration de cette thèse. Je les remercie aussi de m'avoir transmis leurs connaissances et leurs savoirs précieux. Je leur suis reconnaissante pour le temps qu'ils ont consacré à ma recherche, mais aussi pour leur gentillesse, leurs disponibilités permanentes et pour leurs nombreux encouragements. Enfin, ils ont toujours répondu avec calme et patience à mes questions quotidiennes.

Les rapporteurs de cette thèse, Sepideh Mirrahimi, chargée de recherche CNRS à l'Institut de mathématiques de Toulouse et Matthieu Alfato, Professeur à l'Université de Rouen. Je les remercie pour le temps consacré à la lecture de cette thèse, leurs rapports détaillés et leurs remarques.

Je remercie Professeur Martine Marion pour l'honneur qu'elle m'a fait d'être la présidente de mon jury de thèse. Je tiens à remercier également Professeur Pierre Magal pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse et particulièrement pour toutes nos discussions et ses conseils.

J'exprime ma gratitude au Professeur Frédéric Héreau, qui m'a accompagné pendant ma première année d'étude en France à l'Université de Nantes et a tout fait pour m'aider. Il m'a non seulement initié à la recherche lorsque j'étais une de ses élèves, mais il m'a aussi prodigué de nombreux conseils pour bien débiter le troisième cycle universitaire, dont cette thèse est l'accomplissement.

Hicham Gebran my favorite professor at the Lebanese University. Thank you for believing in me and thank you for being the example of a great teacher.

Merci également à toute l'équipe administrative de l'IMB, en particulier Carole, Ida, Muriel, Karine, Cathy, Estelle. Je tiens à remercier aussi l'équipe de cellule informatique en particulier Thomas.

Je remercie toutes les personnes avec qui j'ai partagé ces années de thèse qui sont de très belles rencontres inattendues: "*Les copains Bordelais.*"

Commençant par **les Aristocrates du bureau 203** : Thomas et Corentin, vous avez rendu les journées de travail et la rédaction plus facile. Merci Thomas de m'avoir toujours soutenu face aux méchants et les cochons, j'ai passé de très belles journées et soirées avec toi, merci aussi de m'avoir supporté, tu es le meilleur co-bureau. Corentin, toi tu es le synonyme du respect, merci de m'avoir encouragé à écouter toujours de la bonne musique, tu resteras le meilleur Dj de nos soirées <3 Tu manges taboulé maintenant.

Alexandre, la zbéle de la team! Merci pour les soirées inoubliables, pendant lesquelles tu

as bouffé tout mon pain et tu as hurlé "Lara, au secoure au secoure ça tourne!" Antonin le seul beau du Labri, merci pour toutes les bières cochon rose que j'adore, merci de me juger quand je bois du café soluble :| Bon courage pour les cours du chinois!

Merci Jonathan pour l'oreiller très confortable et surtout merci pour la raclette c'était très bon! Merci Nicolas pour ta gentillesse :D j'espère qu'on fera une randonnée un jour dans les montagnes pour voir les mouton(e)s. Niko, *maintenant* merci à toi de m'avoir toujours dit que je ne faisais pas des vrais Maths. Sami, merci de m'avoir permis d'ajouter plein de paillettes et de l'élégance à ton anniversaire, merci pour le Jack, le Liban et Feyrouz te remercient aussi :D Merci Guillaume et Manon pour les soirées sympas.

Merci Aurore pour les meilleurs recettes, merci d'avoir adopté Thomas, tu as ajouté ton grain de féminité dans cette équipe de gars "*Woman's Power!!*" Elsa, la merveilleuse, merci pour ta bonne humeur, ton rire et ta positivité. Merci Roxanne pour toutes les soirées, j'espère qu'on pourra bientôt utiliser ton code promo : *OthmaXanne-ServiceClient-15*. Merci Chloé de ne pas laisser Coco en vue cela nous à permis de te rencontrer! Merci Léa et Nobel pour les bons moments à la plage. Merci Marco d'être le *Méchanta* le plus gentil. Merci Vassilis pour tous les bons moments au bureau et les tips Latex. Merci Nicoletta pour la meilleur recette de Pizza. Merci aussi à Paul, Yann, Sébastian pour les pauses cafés et Merci Antoine pour les motus. Thank you Yeye for giving me your confidence and for our nice chats. Thank you Thành for being a very nice person and for the great vietnamese food we had!

And the best to the last! Mon **BB Baptiste**, la plus belle plante. Merci pour tous les jolis souvenirs ensemble, les discussions interminables, les samedis de rédactions, les piques niques sur les quais, les glaces, les kébabs, les chiches tawouks, les dimanches à la plage, le weekend au cellier, les retours de soirées. Et n'oublie pas que : ***** à Pessac c'est pas comme passer un w***** à la ******.

Camille Saglier et Thomas Auxion, je suis si ravie de vous avoir rencontré, vous êtes la preuve que tout arrive pour une raison. Merci Thomas d'être une personne qui est capable de donner sans cesse, tu es la famille. Camille, 1000 mercis pour tous se que tu as fait à la coloc pour que je rédige cette thèse. Merci de toujours me rappeler que je suis capable. Merci d'être simplement toi, vive la tisane et twilight!

Anouck, ma soeur et meilleure coloc. Merci pour toutes les séances de Crossfit sur du Aya Nakamura ainsi que toute la motivation que tu m'apportes. Merci d'être une vraie amie à qui je peux faire confiance et sur qui je compte beaucoup. Je n'oublie jamais ce que tu me dis toujours : "*Le meilleur reste à venir*". Merci Maxime de nous rejoindre dans cette coloc pour ajouter encore de la positivité, la bonne humeur et du Vin. Vive l'aspirateur :p

Merci Mathieu, c'est en partie grâce à toi que j'ai pu découvrir la conférences SSVP et des gens adorables avec qui j'ai beaucoup appris. Merci pour ton écoute, tes conseils et tes encouragements.

Thanks for my lebanese friends. Peter and Ghina, you have been throught it all with me and you were never sick! Peter, i am so happy to have you since years, thank you for reminding me that no one is perfect and that eveything happens for a reason. Thank you

Ghina for always handling my mood swings! i can't believe how lucky i am to have a friend like you.

Finally, my family in Lebanon. Mom, Dad, Zeina, Lilo thanks for your support since day one, without which i would not be here today. Thank you for believing in me. Thank you for sharing every up and down with me despite the 4.179,45 kms that seperates us. Special thanks for my brother Jean, "THE IRON MAN", thank you for teaching me that mistakes can be made and they make us who we are.

Contents

1	Introduction	3
1.1	Évolution	3
1.2	Épidémiologie mathématique	4
1.2.1	Modèle de Kermack-McKendrick	5
1.2.2	Le seuil épidémique	6
1.2.3	Dynamique de la population d'hôte	7
1.3	Présentation du problème étudié	8
1.3.1	Dispersion et équation de Fisher-KPP	9
1.3.2	Un système d'équations de réaction-diffusion non-local	10
1.4	Résultats Mathématiques	13
1.4.1	Fronts d'ondes pour des systèmes non locaux spatialement structurés en épidémiologie évolutive	13
1.4.2	Principaux résultats du chapitre 2 : ondes progressives pour un système dynamique évolutif non-local	16
1.4.3	Propriétés de propagation asymptotique	24
1.4.4	Principaux résultats du chapitre 3 : Propriétés de propagation asymptotique pour un système dynamique évolutif non-local	26
2	Travelling wave solutions for a non-local evolutionary-epidemic system	35
2.1	Introduction	35
2.2	Main results	40
2.3	Proof of Theorem 2.2.3	43
2.3.1	Preliminaries	43
2.3.2	End of the proof of Theorem 2.2.3	52
2.4	Proof of Theorem 2.2.4	53
2.4.1	Exponential decay of (V_1, W_1) as $\xi \rightarrow -\infty$	54
2.4.2	Proof of Theorem 2.2.4 (i)	59
2.4.3	End of the proof of Theorem 2.2.4	63
2.5	Proof of Theorem 2.2.5	64
2.5.1	Existence of super-critical travelling waves: $c > c_*$	65
2.5.2	Existence of critical travelling waves: $c = c_*$	67
3	Spreading speed	71
3.1	Introduction	71
3.2	Assumptions and main results	74
3.3	Preliminary results	76

3.3.1	Well-posedness of Model (3.1.4)	76
3.3.2	Compactness properties of the solutions	79
3.3.3	Spectral properties of \mathcal{L}	83
3.4	Proof of Theorem 3.2.4 (ii)	84
3.5	Proof of Theorem 3.2.4 (iii)	85
3.5.1	First step: Pointwise weak Spreading	86
3.5.2	Second step: Pointwise strong spreading	90
3.5.3	Third step: Uniform spreading	91
3.6	Proof of Theorem 3.2.4 (i)	93

Bibliography	99
---------------------	-----------

Chapter 1

Introduction

1.1 Évolution

La théorie de l'évolution n'a pas cessé de se développer depuis sa première formulation par Darwin dans son ouvrage "L'origine des espèces" en 1859. Aujourd'hui, la théorie de l'évolution se retrouve dans toutes les disciplines de la biologie, par exemple la génomique, car le décryptage d'un génome ne peut se faire qu'avec les outils de la biologie évolutive. Le scientifique français Jean-Baptiste de Lamarck a été le premier à proposer dans son livre publié en 1809 que les espèces changent au fil du temps et en engendrent de nouvelles. Cependant, c'est Charles Darwin, puis Alfred Russel Wallace, qui ont découvert le mécanisme exact de la transformation des espèces entre elles. Inspiré par l'économiste Thomas Malthus, Darwin était conscient des conséquences de la croissance exponentielle des populations au fil du temps. Il en a déduit que les individus ne peuvent survivre que si les ressources sont suffisantes. Ceci était la première étape de la sélection naturelle. L'ouvrage de Darwin expliquait clairement le mécanisme et le comportement des espèces, mais rien n'était modélisé avec une équation mathématique. Darwin était conscient du fait que les mathématiques sont la clé de l'étude de l'évolution, il a d'ailleurs fait une fois la remarque suivante : *"J'ai profondément regretté de ne pas avoir été assez loin pour au moins comprendre un petit peu les grands principes fondamentaux des mathématiques car les hommes qui les ont acquis semblent avoir un sens supplémentaire - un sixième sens."*

En 1866, Gregor Mendel a mis au point le "mécanisme de l'hérédité" qui manquait à la théorie de Darwin. Il a développé quatre hypothèses qui expliquent une forme simple d'héritage dans laquelle deux allèles d'un gène sont hérités pour donner naissance à un trait parmi plusieurs dans la descendance. Ces hypothèses sont connues sous le nom des "lois de Mendel". Le premier résultat mathématique avec un intérêt porté à la génétique de l'évolution n'est apparu que des décennies après Darwin. En 1908, Godfrey Harold Hardy [53] un mathématicien britannique et Wilhelm Weinberg [101] un médecin allemand, ont chacun de leur côté expliqué pourquoi les génotypes ne disparaissent pas. Plus précisément, ils ont donné des conditions suffisantes pour que les fréquences des gènes soient constantes d'une génération à l'autre. Dans leur modèle idéal, un équilibre est atteint en une seule génération. La connaissance de l'équilibre est le point de référence par rapport auquel nous pouvons mesurer le changement, et l'évolution est en fin de compte une théorie du changement. Leurs conditions étaient les suivantes : pas de mutation, pas

de sélection, pas de migration, accouplement aléatoire, population infinie. Le non respect de l'une de ces conditions pourrait être responsable de l'évolution.

Par la suite, de nombreux biologistes comme Ronald A. Fisher, John Haldane et Sewall Wright ont réussi à fusionner l'évolution darwinienne et la génétique mendélienne et ont commencé à travailler sur la façon d'intégrer la génétique et la sélection naturelle dans une théorie de l'évolution. C'est alors que la nécessité de rendre la théorie de l'évolution explicitement quantitative a été préconisée. Plus précisément, Ronald Fisher est allé plus loin et a quantifié le changement, en énonçant ce qui est actuellement connu sous le nom de "théorème fondamental de l'évolution" : le taux de changement de la fitness moyenne d'une population est égal à la variance de la fitness à chaque instant dans le temps. Au début des années 1960, Motoo Kimura a mis au point un modèle biologique avec une base mathématique solide. Plus tard, au milieu des années 1970, John Maynard Smith [88] a introduit la théorie des jeux évolutive en biologie. Leurs études ont joué un rôle fondamental en donnant naissance à la "dynamique darwinienne" ou à la "dynamique évolutive" comme description mathématique (voir [78, 96] et les références citées).

Tous ces scientifiques ont contribué à démontrer qu'il existe des principes mathématiques selon lesquels la vie a évolué et continue d'évoluer, ces principes sont représentés par ce qui est appelé la *Dynamique évolutive*. L'évolution est un processus qui se produit dans une population entière, et non pour chaque membre de cette population, et elle se produit sur une période très longue, des millions et de millions d'années, pour des changements même minimes. Les individus, les gènes ou les idées peuvent changer au fil du temps, bien sûr, mais seules les populations évoluent. Depuis le début de l'étude de l'évolution, on essaye de comprendre chaque système vivant et tout ce qui en découle en termes de dynamique évolutive. Il est important de savoir que les principes fondamentaux et déterminants de la dynamique de l'évolution sont la reproduction, la sélection naturelle, la mutation et le mouvement spatial et que tout organisme vivant apparaît et est continuellement modifié par ces trois principes. La mutation et la sélection peuvent être décrites par des équations mathématiques, par conséquent l'évolution est devenue une théorie mathématique et toute idée de processus ou de mécanisme évolutif peut être étudiée dans le contexte des équations mathématiques de la dynamique évolutive.

1.2 Épidémiologie mathématique

La modélisation des épidémies a deux objectifs principaux. Le premier est de mieux comprendre les mécanismes de propagation des maladies. Pour cela, une structure mathématique est importante. Par exemple, la simple constatation que le nombre de reproduction de base dépasse le plus souvent un pour qu'une épidémie se développe, n'aurait pas pu être atteinte sans une équation mathématique. Le deuxième objectif est de prédire l'évolution future de l'épidémie. Nous pouvons prédire le nombre d'individus touchés. Dans son mémoire présenté à l'Académie des sciences de Paris en 1760, Daniel Bernoulli [10] a présenté le premier modèle mathématique compartimental en épidémiologie, il a utilisé des techniques mathématiques modernes pour résoudre un problème biologique : la dynamique de la variole. Bernoulli a divisé la population en deux catégories : les susceptibles et les immunisés, ces groupes ont été modélisés à l'aide d'équations différentielles. Dans son modèle, il obtient et résout ce que nous appelons aujourd'hui une "équation logistique",

qui est un cas particulier de l'équation différentielle de Bernoulli. En examinant les états stationnaires de ces équations, il a pu prévoir la perte d'espérance de vie due à la maladie [10]. Cette étude a été reprise a posteriori par Dietz et Heesterbeek [28]. En 1840, William Farr a effectué une analyse statistique des décès dus à la variole en Angleterre et au Pays de Galles. En 1908, Ronald Ross a découvert que le paludisme était transmis par les moustiques [81], il a introduit le premier modèle d'épidémiologie moderne et l'a développé plus tard en collaboration avec Hilda P. Hudso [84, 83].

1.2.1 Modèle de Kermack-McKendrick

William Ogilvy Kermack et Anderson Gray McKendrick (1927, 1932 et 1933) [62, 63, 64], ont développé un modèle très général pour les épidémies qui a encore une influence remarquable et profonde sur l'épidémiologie théorique et a été le point de départ de nombreuses études en épidémiologie des maladies humaines, animales et végétales. Ils partent de l'hypothèse que tous les membres de la communauté sont initialement également susceptibles à la maladie. La densité au moment t des individus sains qui peuvent attraper la maladie en raison des individus infectieux sera notée $S(t)$. La densité des individus infectieux, ceux qui ont la maladie et peuvent la transmettre, sera notée $I(t)$.

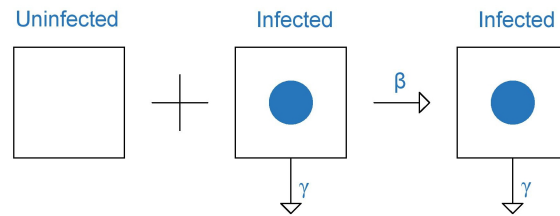
La première dynamique épidémiologique de base d'une interaction hôte-parasite peut être décrite par le système suivant d'EDO que nous appelons modèle SIR classique de Kermack-McKendrick

$$\begin{cases} \frac{dS(t)}{dt} = -\beta S(t)I(t) \\ \frac{dI(t)}{dt} = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) \end{cases} \quad (1.2.1)$$

Dans ce modèle, nous négligeons la dynamique de la population hôte : il n'y a pas de mort ou de naissance naturelle. Les taux de variation de la densité de la population saine et infectieuse sont désignés respectivement par $\frac{dS(t)}{dt}$ et $\frac{dI(t)}{dt}$.

$$\begin{cases} \frac{dS(t)}{dt} = - \left(\text{taux auquel les individus susceptibles sont infectés} \right), \\ \frac{dI(t)}{dt} = + \left(\text{taux auquel les individus susceptibles sont infectés} \right) \\ - \left(\text{taux auquel les individus infectieux atteignent la fin de la période infectieuse} \right), \end{cases}$$

Ce modèle décrit la propagation d'un parasite dans une population d'hôtes. Un hôte infecté rentre en contact avec un hôte susceptible et lui transmet l'infection, la densité d'individus migrant de non infectés à infectés est désignée par $\beta S(t)I(t)$, où β est le *taux de transmission* de la maladie. Les hôtes infectés meurent à un taux γ . Plus précisément, le paramètre γ représente la mortalité induite par la maladie.



L'une des questions importantes à laquelle il faut répondre en épidémiologie est de savoir si la fin de l'épidémie ne se produit que lorsqu'il ne reste plus d'individus susceptibles, ou si l'interaction des différents facteurs d'infection, de transmission et de mortalité peut entraîner une fin alors que de nombreux individus susceptibles sont encore présents dans la population non infectée.

1.2.2 Le seuil épidémique

Au début du 20ème siècle, Ronald Ross a publié une série de travaux consacrés à l'étude de la propagation du paludisme causé par les moustiques anophèles [80]. Il a développé un modèle mathématique qui a montré que le paludisme pouvait être éradiqué que quand le nombre de moustiques par être humain était en dessous d'une valeur seuil. C'est ainsi qu'est née le concept de seuil épidémique. En 1979, Roy Anderson et Robert May ont remis au goût du jour le modèle de Kermack-McKendrick. Ils ont formulé de nombreuses nouvelles approches pour l'épidémiologie théorique, en développant des modèles mathématiques simples afin d'expliquer les expériences de laboratoire ou les données épidémiologiques, et en analysant comment les agents infectieux régulent la taille de la population de leurs hôtes. Ils ont également rétabli cette importante "théorie du seuil" introduite par Ross : l'introduction de quelques individus infectés dans une population ne provoquera une épidémie que si la densité de sujets susceptibles est supérieure à un certain seuil épidémique.

Nous considérons maintenant qu'au stade initial de l'épidémie, la densité d'individus infectieux, $I(t)$, et que le taux de variation de la densité d'individus non infectés, $dS(t)/dt$, sont très faibles. Par conséquent, au cours de la phase initiale, le nombre d'individus en bonne santé ne changera pas beaucoup et restera proche de sa valeur initiale S_0 . Si nous approchons la densité d'individus en bonne santé par sa condition initiale, cela nous donne l'équation différentielle suivante

$$\begin{cases} \frac{dI(t)}{dt} = \beta S_0 I(t) - \gamma I(t), \\ S_0 = S(0), I_0 = I(0) \end{cases}$$

cette équation modélise la croissance exponentielle de $I(t)$, et admet la solution suivante

$$I(t) = I_0 e^{(\beta S_0 - \gamma)t},$$

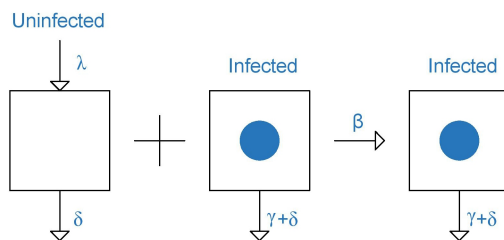
Cette équation nous permet de conclure qu'une épidémie ne se développera que lorsque $\beta S_0 - \gamma > 0$ ce qui équivaut à $\beta S_0 / \gamma > 1$. Et lorsque $\beta S_0 - \gamma < 0$ aucune épidémie ne se développera, ce qui équivaut à $\beta S_0 / \gamma < 1$. Ces inégalités ont une interprétation épidémiologique simple. Puisque la durée de vie moyenne d'un individu infecté est de $\frac{1}{\gamma}$, le taux auquel un hôte infecté produit de nouvelles infections est βS_0 . Le produit de ces deux quantités est le nombre moyen de nouvelles infections causées par un seul individu infecté pendant toute sa période infectieuse lorsqu'il est placé dans une population entièrement saine S_0 . L'interprétation de la quantité seuil $\frac{\beta S_0}{\gamma}$ mène à la définition du nombre de reproduction de base, \mathcal{R}_0 . Nous écrivons donc explicitement

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\beta S_0}{\gamma}.$$

En effet, lorsque $I(t)$ est faible, une épidémie se développe lorsque chaque individu infecté ou malade produit plus d'une infection ce qui est équivalent à écrire que $\mathcal{R}_0 > 1$. Dans ce cas il y aura une augmentation exponentielle du nombre d'hôtes infectés et après un certain temps, le nombre d'individus infectés atteindra un pic, une épidémie se déclenchera, c'est pourquoi $\mathcal{R}_0 > 1$ est connu comme le critère d'invasion. Lorsque $\mathcal{R}_0 < 1$, chaque individu infecté produit en moyenne moins d'une nouvelle infection. Par conséquent, la chaîne de transmission s'éteint, aucune épidémie ne se développera. Pour plus de précisions sur le nombre de reproduction de base, nous référons le lecteur à Diekmann (1990) [25], Anderson et May (1991) [5], Adler (1992) [2], Zawolek et al. (1992) [105], Jeger et van den Bosch (1994a) [59]. On peut également citer l'article de Van Den Driessche et Watmough [95] dans lequel les auteurs ont donné une définition et une méthode précise pour obtenir \mathcal{R}_0 pour un modèle général d'équations différentielles ordinaires compartimental épidémique.

1.2.3 Dynamique de la population d'hôte

Avant de présenter le système sur lequel nous travaillons dans le cadre de cette thèse, nous considérons une autre version du modèle de Kermack-McKendrick (1.2.1). Nous considérons maintenant qu'en l'absence de l'agent pathogène, la population d'accueil S est décrite par un processus simple d'immigration-mort. Le paramètre λ spécifie le taux d'immigration constant des hôtes non infectés et δ leur taux de mortalité naturel, et les hôtes infectés meurent avec un taux $\delta + \gamma$, où γ est le taux de mortalité additionnelle due à la maladie.



Le modèle mathématique se formule de la façon suivante

$$\begin{cases} \frac{dS(t)}{dt} = \lambda - \delta S(t) - \beta S(t)I(t), \\ \frac{dI(t)}{dt} = \beta S(t)I(t) - \delta I(t) - \gamma I(t), \end{cases} \quad (1.2.2)$$

Le produit de $1/(\delta + \gamma)$ (la durée de vie moyenne de l'hôte infecté) et de βS_0 (le taux de production d'une nouvelle infection par un hôte infecté) est le nombre moyen d'infections causées par un seul hôte infecté. Le nombre d'hôtes non infectés à l'équilibre avant l'apparition de l'infection est donné par $S_0 = \frac{\lambda}{\delta}$. Ainsi

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\beta \lambda}{(\gamma + \delta)\delta}$$

représente le nombre de reproduction de base. Si $\mathcal{R}_0 < 1$, alors l'agent pathogène ne peut pas se propager. Bien sûr, un seul cas peut provoquer quelques cas supplémentaires, mais la chaîne de transmission s'éteindra à nouveau. Un équilibre unique sans maladie sera alors atteint

$$S^* = \frac{\lambda}{\delta} \quad I^* = 0.$$

Si $\mathcal{R}_0 > 1$, le nombre d'hôtes infectés augmentera dans un premier temps de manière exponentielle et une épidémie se déclenche. Cela conduit à un équilibre stable donné par

$$S^* = \frac{\delta + \gamma}{\beta} \quad I^* = \frac{\beta \lambda - \delta(\delta + \gamma)}{\beta(\delta + \gamma)}.$$

Pour une description plus détaillée de ces modèles, nous nous référons également à Diekmann [27, 26].

1.3 Présentation du problème étudié

Dans cette thèse, nous décrivons mathématiquement l'évolution d'une interaction plante-agent pathogène. L'étude de l'évolution des interactions hôte-parasite constitue un sujet fascinant pour les biologistes expérimentaux et théoriques. Les plantes sont susceptibles

à de nombreux agents pathogènes, tels que les champignons, les bactéries, les virus. On peut trouver une liste de 13 000 pathogènes fongiques différents des plantes rien qu'aux États-Unis dans le livre de Farr et al. [43].

Au départ, en 1963, c'est Vanderplank qui, dans sa publication *Plant Diseases Epidemiology and Control*, a décrit les détails et défini les limites du sujet. Le livre faisait le lien entre l'épidémiologie et le contrôle des maladies des plantes, ce qui est appelé maintenant la gestion des maladies. En 1990, Campbell et Madden [17] ont décrit de nombreux principes et méthodes d'analyse et de gestion des épidémies de maladies des plantes (voir aussi [60]). Nous renvoyons à [70] pour plus de recherches sur les maladies des plantes et la modélisation mathématique en épidémiologie. Dans ce livre se trouve également la justification du modèle de Kermack-McKendrick et celle du modèle de Vanderplank.

Nous nous concentrerons en particulier sur la propagation des maladies fongiques à l'échelle d'une parcelle de vigne. Par exemple, l'oïdium est la maladie fongique de la vigne la plus répandue dans la région bordelaise, voire dans le monde entier, et elle est la principale cible des traitements fongicides pour la vigne. Les maladies fongiques ont un impact important sur la vigne, provoquant même des pertes de récolte dans les cas extrêmes. Des pulvérisations de fongicides préventifs avant l'infection et de fongicides curatifs après l'infection sont appliquées pour obtenir une protection maximale et éviter le démarrage rapide de la maladie. Les agents pathogènes réagissent à l'utilisation de fongicides en développant une résistance, et l'utilisation massive de fongicides en agriculture entraîne des problèmes environnementaux et sanitaires. Pour diminuer le nombre de fongicides pulvérisés, une solution possible étudiée actuellement par les agronomes consiste à créer des variétés résistantes aux maladies.

1.3.1 Dispersion et équation de Fisher-KPP

Les épidémies sont des processus qui se produisent dans le temps et l'espace. Les maladies des plantes se propagent dans l'espace au fur et à mesure qu'elles évoluent dans le temps, ce processus est appelé *Dispersion*. Par conséquent, l'une des composantes importante dans l'étude des épidémies est la composante spatiale. Une équation de réaction-diffusion a été introduite en 1937 par le statisticien et biologiste Ronald Fisher dans le contexte de la dynamique des populations pour décrire la propagation spatiale des gènes favorables dans une population [45]. La même année, les mathématiciens Kolmogorov, Petrovski et Piscounov [65] se sont également intéressés à cette équation. C'est ainsi que l'équation de Fisher-KPP est née. Cette équation s'écrit ainsi

$$\partial_t N(t, x) - D \partial_x^2 N(t, x) = f(N), \quad (1.3.3)$$

La constante D est un coefficient de diffusion. La fonction f est appelée fonction de Fisher, elle est définie par

$$f(N) = rN(1 - N).$$

Fisher a recherché une solution particulière de cette équation sous la forme d'une onde progressive reliant les deux états d'équilibre donnés par les solutions de l'équation $f(N) = 0$, soient $N = 0$ et $N = 1$. Ces ondes progressives se déplacent à une vitesse constante sans changer de forme et sont de la forme $N(x, t) = N(\xi)$ avec $\xi = x - ct$, où c est la

vitesse de l'onde. On note c_* la vitesse minimale des ondes progressives

$$c_* := 2\sqrt{rD}.$$

Une onde progressive de vitesse c existe si et seulement si $c \geq c_*$.

L'équation de Fisher-KPP a fait l'objet d'études approfondies (voir [44, 52, 97] et les références citées dans ces travaux). Les modèles de réaction-diffusion comme (1.3.3) permettent de prédire l'étendue spatiale d'une épidémie, notamment à travers les fronts de propagation ou les fronts progressifs associés, comme nous le verrons dans le chapitre 2.

Dans ce travail, nous considérons le gradient de maladie causé par la dispersion des spores. La description mathématique de la dispersion des spores en suspension dans l'air a été essentiellement inspirée par Van den Bosch et al. [38, 39, 40], les auteurs ont utilisé un modèle integro-différentiel de type Kermack-McKendrick. En outre, Jeger 1983 [58], Mafia et Berger 1998 [71], Minogue 1986 [66], et Van den Bosch 1998 [38], ont représenté le dépôt de spores, les infections et l'intensité des maladies à l'aide de modèles non linéaires simples. Fin 1990, Campbell et Madden [17] ont donné une description détaillée du processus de dispersion, et ont résumé ce processus par le *gradient de maladie*. L'objectif de l'utilisation de ces modèles est de comprendre la propagation des maladies fongiques, virales et bactériennes dans une population de plantes afin de déterminer les méthodes de contrôle de la propagation de l'infection.

1.3.2 Un système d'équations de réaction-diffusion non-local

Dans cette thèse, nous nous concentrons sur l'étude d'un système d'équations integro-différentielles non-local modélisant la propagation spatio-temporelle des épidémies dans le vignoble. L'objectif est de modéliser la dynamique épidémiologique et évolutive des agents pathogènes producteurs de spores. Plus précisément, le modèle s'écrit ainsi :

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - \mu u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \delta\beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = \delta\beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \eta \frac{\partial w(t, x, y)}{\partial t} + \left(\delta - D \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy', \end{cases} \quad (1.3.4)$$

pour le temps $t \in \mathbb{R}$, la position spatiale $x \in \mathbb{R}$ et la valeur du trait phénotypique $y \in \mathbb{R}^M$, avec un entier donné $M \geq 1$. La fonction $u = u(t, x)$ désigne la densité de la surface de plantes saines, $v = v(t, x, y)$ désigne la densité de la surface de plantes infectées (c'est-à-dire les colonies de spores sur la surface de la plante), et $w = w(t, x, y)$ désigne la population de spores produites dans l'environnement.

Cycle de la maladie

Dans cette partie nous décrivons en détail chaque équation du modèle afin de comprendre le mécanisme biologique sous-jacent.

Variation de $u(t, x)$ par rapport au temps

La première équation représente la variation de la densité de surface de feuille non infectée $u(t, x)$ par rapport au temps

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - \mu u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \delta\beta(z) w(t, x, z) dz, \quad (1.3.5)$$

Dans cette équation le paramètre $\Lambda > \mathbf{0}$ est le flux entrant de la densité de population saine et $\mu > \mathbf{0}$ est le taux de mortalité naturelle des plantes.

Une surface de feuille saine peut être contaminée après un contact avec les spores déposées sur celle-ci. Ces spores sont susceptibles de créer une colonie fongique. La densité de la surface nouvellement infectée est représentée par le terme suivant

$$u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \delta\beta(z) w(t, x, z) dz,$$

où β est le taux de transmission de l'infection, tandis que le paramètre $\delta > \mathbf{0}$ est le taux de dépôt des spores sur la surface foliaire.

Variation de $v(t, x, y)$ par rapport au temps

La deuxième équation représente la variation temporelle de la densité de la surface infectée $v(t, x, y)$:

$$\frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = \delta\beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y).$$

Ici $\mu_v v(t, x)$ décrit la densité de la plante infectée qui meurt et $\delta\beta(y) u(t, x) w(t, x, y)$ est la densité de la surface nouvellement contaminée.

Variation de $w(t, x, y)$ par rapport au temps et la dispersion spatiale

La troisième équation représente la variation temporelle et la dispersion spatiale de $w(t, x, y)$.

$$\eta \frac{\partial w(t, x, y)}{\partial t} + \delta w(t, x, y) - D \frac{\partial^2}{\partial x^2} w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy$$

Dans notre travail nous supposons que le processus de dispersion des spores se produit sur une échelle de temps beaucoup plus rapide que les échelles épidémiologiques et évolutives. Par conséquent nous pouvons supposer que la population de spores est à l'équilibre, de sorte que nous négligeons la dérivée temporelle de w dans la dernière équation en fixant $\eta = 0$. On réécrit cette équation comme suit

$$\delta w(t, x, y) - \frac{\partial^2}{\partial x^2} w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy.$$

La dispersion spatiale de la maladie dans l'espace physique est due aux spores et est décrite par un opérateur de diffusion

$$D \frac{\partial^2}{\partial x^2} w(t, x, y),$$

D est le coefficient de diffusion pour la dispersion des spores dans l'environnement, et $\delta w(t, x, y)$ est la nouvelle densité de spores déposées sur les feuilles. Dans la partie droite de l'équation, le processus de mutation est représenté par

$$\int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy.$$

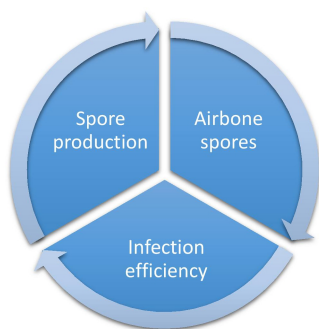


Figure 1.1: Cycle de reproduction de spores

Les spores sont produites par les colonies sur la surface des plantes infectées de valeur de trait y' avec le taux $r(y')$. La population de spores mute du trait y' au trait y proportionnellement à la valeur du noyau $J(y - y')$. La surface foliaire infectée produit des spores dans l'environnement qui se déposent à nouveau sur la surface foliaire saine, entraînant une colonie de spores, et le cycle se poursuit, voir figure 1.1.

Nous renvoyons à [105, 74], et aux références qui y figurent, pour des modèles similaires où la dispersion spatiale est décrite par un opérateur de diffusion. Nous pouvons mentionner le modèle représentant l'invasion d'une maladie fongique sur la vigne, étudié par [13], les auteurs prennent en compte la dispersion des spores à courte et longue distance, et présentent des résultats des simulations numériques.

Le modèle que nous avons considéré entre dans la classe des modèles de mutation sélection dans lesquels la population est structurée par rapport à un trait phénotypique évolutif continu, voir [72, 15, 16] et les références citées pour une description générale de ces modèles.

Dans le contexte de ce travail, seule la population d'agents pathogènes est susceptible d'évoluer. Contrairement à la dynamique adaptative classique (voir par exemple [22]) et

suivant une approche suggérée dans [89, 68], les processus évolutifs et épidémiologiques ne sont pas séparés dans le modèle. Cette approche présente de multiples avantages et permet notamment de décrire des dynamiques transitoires hors équilibre comme dans le travail récent [14]. L'existence et les propriétés de concentration des solutions en régime permanent ont été réalisées dans [29] pour un modèle similaire sans structure spatiale, et nous renvoyons à ce travail pour des références supplémentaires.

1.4 Résultats Mathématiques

Cette thèse est divisée en deux parties. Dans la première partie, présentée dans le chapitre 2, nous étudions l'existence d'une onde progressive pour le système d'équations (1.3.5). Nous utilisons des idées issues de la théorie des systèmes dynamiques couplées à des estimations sur le comportement asymptotique des profils. Nous prouvons que les ondes progressives ont une structure assez simple découplant les variables de propagation spatio-temporelle des variables de trait phénotypique. Cette analyse nous permet de réduire le système d'équations des profils d'ondes progressives à dimension infinie à un système d'ODE à quatre dimensions. Nous prouvons l'existence d'ondes progressives pour toute vitesse d'onde supérieure à une vitesse minimale c_* , pourvu que le seuil épidémique \mathcal{R}_0 , qui s'exprime en fonction de la valeur propre principale d'un certain opérateur intégral, soit strictement supérieur à 1. Cette même condition de seuil est également utilisée pour démontrer que toute onde progressive relie deux états stationnaires déterminés. Dans la deuxième partie, présentée dans le chapitre 3, nous nous intéressons au comportement asymptotique des solutions. Nous étudions les propriétés de propagation des solutions pour le système d'équations spatialement distribué (1.3.5), avec une densité initiale de plantes infectées à support compact spatialement en x . Lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$, nous prouvons que la propagation se produit avec une vitesse de propagation qui coïncide avec la vitesse minimale c_* des ondes progressives étudiées dans la première partie. De plus, la solution du problème de Cauchy converge asymptotiquement vers une fonction spécifique pour laquelle la variable x du repère mobile et celle du phénotype y sont séparées.

1.4.1 Fronts d'ondes pour des systèmes non locaux spatialement structurés en épidémiologie évolutive

L'étude des ondes progressives pour les systèmes épidémiques spatialement structurés a attiré l'attention de nombreux chercheurs depuis les dernières décennies, c'est pourquoi la littérature sur ce sujet est très riche. Le mathématicien David George Kendall a introduit un modèle non-local en 1957. Ce modèle intégro-différentiel est une version spatialisée du modèle de Kermack-McKendrick (1.2.1). Il s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} S(t, x) = -\beta S(t, x) \int_{-\infty}^{+\infty} I(t, x') M(x - x') dx' \\ \frac{\partial}{\partial t} I(t, x) = \beta S(t, x) \int_{-\infty}^{+\infty} I(t, x') M(x - x') dx' - \gamma I(t, x) \\ \frac{\partial}{\partial t} R(t, x) = \gamma I(t, x) \end{cases} \quad (1.4.6)$$

$M(x - x')$ est le noyau qui mesure l'influence des individus infectés à l'emplacement x' dans l'espace sur l'infection des individus sains et susceptibles à l'emplacement x dans l'espace, de sorte que $\int_{-\infty}^{+\infty} M(x') dx' = 1$. Kendall souhaitait démontrer l'existence d'une onde progressive. En 1965 [61], il a prouvé que pour $\mathcal{R}_0 = \frac{\beta S_0}{\gamma} > 1$ et constante, il existe $c_\star > 0$ tel que le système (1.4.6) admet des ondes progressives non triviales pour tout $c \geq c_\star$, de la forme

$$(S(x - ct, t), I(x - ct, t), R(x - ct, t)), \text{ où } c \text{ est la vitesse de l'onde.}$$

Il a démontré que de telles solutions n'existent pas pour $c < c_\star$.

En 1977, Aronson [6] observe que le problème (1.4.6) est équivalent au problème scalaire

$$\frac{\partial}{\partial t} R(t, x) = -\frac{1}{\mathcal{R}_0} R(t, x) + \frac{1}{\mathcal{R}_0} \left[1 - \exp \left(-\mathcal{R}_0 \int_{-\infty}^{+\infty} R(t, x') M(x - x') dx' \right) \right] + \frac{1}{\mathcal{R}_0} I_0,$$

où $R \rightarrow \left[1 - \exp \left(-\mathcal{R}_0 \int_{-\infty}^{+\infty} R(t, x') M(x - x') dx' \right) \right]$ définit un opérateur intégral non linéaire, invariant par translation et préservant l'ordre. Cette propriété a permis à l'auteur d'utiliser des méthodes de comparaison. Ainsi, en faisant une hypothèse ad hoc sur le noyau M et les conditions initiales du problème, il a montré l'existence d'une vitesse de propagation asymptotique c_\star quand $\mathcal{R}_0 > 1$: si $S_0 \equiv 1$, $I_0(x) = 0$ pour tout x suffisamment grand et $R_0 \equiv 0$, alors on a

- $\lim_{t \rightarrow +\infty} R(t, x + ct) = 0$, si $c > c_\star$, localement uniformément en x ,
- $\lim_{t \rightarrow +\infty} R(t, x + ct) = \alpha$ si $c \in (0, c_\star)$, localement uniformément en x , avec α est la solution positive de l'équation $1 - \alpha = \exp(-\alpha \mathcal{R}_0)$.

Quand $\mathcal{R}_0 \leq 1$, $R(t, x + ct)$ s'approche de zéro pour tous les c positifs, de sorte qu'il n'y a pas de propagation.

Diekmann [23, 24] et Thieme [90, 92], ont considéré des simplifications similaires et ont étudié l'existence de solutions d'ondes progressives (voir aussi [91]) et la vitesse asymptotique de propagation.

Afin d'étudier la dispersion dans l'espace, De Mottoni et al. 1979 [21] ont ajouté des termes de diffusion au modèle de Kendall

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} S(t, x) = \Delta S(t, x) + \mu - \sigma S(t, x) - S(t, x) \int_{\Omega} I(t, x') M(x', x) dx' \\ \frac{\partial}{\partial t} I(t, x) = D \Delta I(t, x) + S(t, x) \int_{\Omega} I(t, x') M(x, x') dx' - \gamma I(t, x), \end{cases} \quad (1.4.7)$$

De Mottoni et al. (1979) ont étudié le comportement asymptotique et la propagation spatiale de l'infection, ils ont montré la stabilité locale et l'attractivité globale de l'état d'équilibre sans maladie $(\frac{\mu}{\sigma}, 0)$.

Hosono et Ilyas 1994 [54] ont considéré l'équation suivante, c'est une version réduite du modèle (1.4.7)

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} S(t, x) = D_1 \Delta S(t, x) - \beta S(t, x) I(t, x) \\ \frac{\partial}{\partial t} I(t, x) = D_2 \Delta I(t, x) + \beta S(t, x) I(t, x) - \gamma I(t, x). \end{cases} \quad (1.4.8)$$

où D_1 et D_2 sont les taux de diffusion des individus susceptibles et infectieux respectivement. Les auteurs ont étudié l'existence d'ondes progressives de la forme

$$(S(x - ct), I(x - ct)) \text{ avec } S(+\infty) = S_0, S(-\infty) = a \in (0, S_0), I(+\infty) = I(-\infty) = 0,$$

où a est une constante. Ils ont en particulier montré que :

si $D_1 > 0$ et $D_2 > 0$, si $\mathcal{R}_0 > 1$ alors pour tous $c \geq c_* = 2\sqrt{(\beta S_0 - \gamma)D_2}$ il existe une constante $a = a^* \in (0, S_0)$ telle qu'une onde progressive existe. Aucune onde progressive n'existe quand $\mathcal{R}_0 \leq 1$ ou $c < c_*$.

L'existence et la non-existence de solutions non triviales en matière d'ondes progressives ont été rigoureusement étudiées par Ducrot et Magal 2009 [35] pour le modèle de réaction-diffusion épidémique suivant, structuré dans l'espace et en âge d'infection

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} S(t, x) = D_1 \Delta_x S(t, x) - S(t, x) \int_0^{a^+} \beta(a) i(t, a, x) da, \\ \frac{\partial}{\partial t} i(t, a, x) + \frac{\partial}{\partial a} i(t, a, x) = D_2 \Delta_x i(t, a, x) - \gamma(a) i(t, a, x), \quad a \in (0, a_+) \\ i(t, 0, x) = S(t, x) \int_0^{a^+} \beta(a) i(t, a, x) da, \quad x \in \mathbb{R}, t \geq 0 \\ S(0, x) = S_0(x), \quad i(0, a, x) = i_0(a, x) \end{cases} \quad (1.4.9)$$

Ducrot et Magal ont surmonté l'absence de principe de comparaison en construisant un ensemble convexe invariant pour un opérateur approprié. Ils ont transformé le problème en un problème de point fixe sur des intervalles finis, afin d'obtenir des estimations a priori indépendantes de la longueur de l'intervalle et faire tendre la longueur de l'intervalle

vers l'infini. Nous renvoyons le lecteur à Ducrot et al. [36, 37] pour plus de détails sur les modèles d'épidémie structurés en âge. Ces travaux ont été suivis par Wang et al. [100, 104], qui ont étudié une version incluant la dispersion non-locale, la structure en âge et le retard temporel. Dans ce contexte, on peut mentionner également [55, 67, 86]. Pour une étude des ondes progressives pour un modèle non-local de type Kermack-McKendrick (cf. section 1.2.1), nous renvoyons à l'article [20]. Nous renvoyons également à la revue bibliographique de Ruan [85] et aux références qu'elle contient.

La propagation spatiale pour les problèmes de mutation-sélection a également été prise en compte dans la littérature récente. On peut, par exemple, se référer à Alfaro, Coville et Raoul [4] pour l'existence d'ondes progressives pour certains modèles écologiques, et à Alfaro, Berestycki et Raoul [3] pour l'étude de la propagation spatiale et de l'adaptation pour une population en couplant l'évolution spatiale avec les changements climatiques. Nous renvoyons également à [12, 11, 76] pour d'autres aspects de la propagation des fronts (concentration, propagation spatiale) dans les problèmes écologiques couplant la structure spatiale avec la structure continue des traits phénotypiques en utilisant le cadre de Hamilton-Jacobi.

Il existe peu de travaux sur la propagation spatiale dans les problèmes d'épidémiologie évolutive que nous étudierons au chapitre 3. Et nous renvoyons le lecteur aux travaux récents de Griette et Raoul [49] et Girardin [47, 46] où la partie évolutive est modélisée par des structures discrètes.

1.4.2 Principaux résultats du chapitre 2 : ondes progressives pour un système dynamique évolutif non-local

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication en collaboration avec mes directeurs Jean-Baptiste Burie et Arnaud Ducrot dans le Journal of Differential Equations [1].

Nous considérons le système (1.3.4), mais pour plus de simplicité, nous adimensionnons les paramètres en choisissant $\mu = 1$, $D = 1$, et $\delta = 1$.

Ainsi, après simplification, le modèle (1.3.4) devient

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu v(t, x, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy'. \end{cases} \quad (1.4.10)$$

Afin de simplifier le système d'équations ci-dessus, nous le réécrivons d'abord sous une forme plus adaptée en posant

$$\tilde{v}(t, x, y) := \sqrt{\frac{r(y)}{\beta(y)}} v(t, x, y) \text{ et } \tilde{w}(t, x, y) := \sqrt{r(y)\beta(y)} w(t, x, y),$$

Ensuite, en notant

$$\Theta(y) = \sqrt{r(y)\beta(y)} \text{ et } \tilde{\beta}(y) := \sqrt{\frac{\beta(y)}{r(y)}}, \quad (1.4.11)$$

et en omettant le tilde pour simplifier la notation, le problème (1.4.10) se réécrit de la façon suivante :

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z)w(t, x, z)dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = u(t, x)w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} \Theta(y)\Theta(y')J(y - y') v(t, x, y') dy', \end{cases} \quad (1.4.12)$$

pour $t \in \mathbb{R}$, $x \in \mathbb{R}$ et $y \in \mathbb{R}^M$. Nous appelons Θ fonction de fitness.

Étude de l'opérateur intégral L

Nous introduisons maintenant l'opérateur L sur $L^p(\mathbb{R}^N)$ pour $p \in [1, \infty)$ qui est défini par

$$L[\varphi](y) = \Theta(y) \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y')\Theta(y')\varphi(y')dy', \quad y \in \mathbb{R}^M, \quad (1.4.13)$$

Cet opérateur modélise l'évolution dans l'espace des valeurs phénotypiques. Le noyau J décrit les mutations d'une souche d'agent pathogène ayant une valeur phénotypique $y' \in \mathbb{R}^N$ à un autre avec une valeur phénotypique $y \in \mathbb{R}^N$. Le but de ce travail est d'étudier l'existence et les propriétés qualitatives des ondes progressives pour le problème (1.4.12) reliant l'équilibre dit "sans maladie" (équilibre spatialement homogène)

$$(U, V(\cdot), W(\cdot)) = (\Lambda, 0, 0) \in \mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}^M) \times L^1(\mathbb{R}^M). \quad (1.4.14)$$

à l'équilibre positif et non trivial, l'équilibre endémique, lorsqu'il existe. Pour cela, une description de l'état d'équilibre endémique est nécessaire, elle est basée sur une description des propriétés spectrales de l'opérateur de mutation non-local L .

Nous supposons donc que $\Theta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ est positive, à support compact et continue. Nous désignons par $\Omega \subset \mathbb{R}^M$ l'ensemble ouvert défini par

$$\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M : \Theta(y) > 0\}.$$

Nous supposons également que $\beta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ avec $\beta \not\equiv 0$ est une fonction continue positive avec un support compact et qu'il existe une certaine constante $K > 0$ telle que

$$0 \leq \beta(y) \leq K\Theta(y), \quad \forall y \in \mathbb{R}^M.$$

En outre, nous supposons que le noyau de mutation J est continu et satisfait $J(-y) = J(y)$ pour tous les $y \in \mathbb{R}^M$, et que

$$J \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M), \quad J > 0 \text{ et } \int_{\mathbb{R}^M} J(y)dy = 1.$$

En utilisant les hypothèses ci-dessus, nous en déduisons que L est un opérateur linéaire positif borné, compact sur $L^p(\mathbb{R}^M)$ et qu'il est également un opérateur auto-adjoint dans $L^2(\mathbb{R}^M)$. Il est en outre irréductible sur les ensembles invariants $L^p(\Omega) \subset L^p(\mathbb{R}^M)$, pour tout $p \in [1, \infty]$. Nous écrivons ici $L^p(\Omega) \subset L^p(\mathbb{R}^M)$ en étendant par zéro les fonctions en dehors de Ω . En conséquence, l'opérateur L admet une décomposition spectrale avec des valeurs propres positives $\{\lambda_n\}_{n \geq 1}$ telle que

$$\lambda_1 > \lambda_2 \geq \lambda_3 \geq \dots \geq \lambda_n \text{ avec } \lim_{n \rightarrow \infty} \lambda_n = 0.$$

L'ensemble correspondant de vecteurs propres $\{\varphi_n\}_{n \geq 1}$ forme une base hilbertienne de $L^2(\Omega)$ et

$$\varphi_1 > 0 \text{ sur } \Omega \text{ et } \lambda_1 = \rho(L) \text{ le rayon spectral de l'opérateur } L. \quad (1.4.15)$$

Notons que $\|\varphi_n\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1, \forall n$. De plus, rappelons que le rayon spectral, $\rho(L)$, ainsi que les vecteurs propres $\varphi_n \in L^1(\Omega) \cap L^\infty(\Omega)$ ne dépendent pas de $p \in [1, \infty)$, pour tout $n \geq 1$.

R. Djidjou-Demasse et al. [29], ont également modélisé les mutations dans l'espace des traits phénotypiques en utilisant un opérateur intégral. Nous renvoyons à leur travail et aux références citées dans celui-ci pour plus de détails sur les propriétés spectrales de L .

Seuil et équilibre épidémique

Comme nous l'avons expliqué précédemment, le nombre de reproduction de base \mathcal{R}_0 joue un rôle très important dans l'existence de l'équilibre endémique et par conséquent dans celui d'une onde progressive reliant l'équilibre sans maladie à l'équilibre endémique, ce nombre est donné ici par \mathcal{R}_0 défini par

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v}. \quad (1.4.16)$$

Lorsque \mathcal{R}_0 est inférieur ou égal à 1, alors le système n'admet pas d'état stationnaire non trivial positif alors que lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$, il possède un équilibre endémique unique, donné par

$$(U, V(\cdot), W(\cdot)) = (U^*, V^* \varphi_1(\cdot), W^* \varphi_1(\cdot)),$$

où

$$\begin{cases} (U^*, V^*, W^*) = \left(\frac{\Lambda}{\mathcal{R}_0}, \frac{\mathcal{R}_0 - 1}{\lambda_1 \beta_1}, \frac{\mathcal{R}_0 - 1}{\beta_1} \right) \in \mathbb{R}^3, \\ \beta_1 = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_1(y) dy > 0. \end{cases} \quad (1.4.17)$$

Nous introduisons également

$$(U_*, V_*, W_*) = (\Lambda, 0, 0) \in \mathbb{R}^3, \quad (1.4.18)$$

de sorte que l'équilibre sans maladie défini dans (1.4.14) devient

$$(U_*, V_* \varphi_1(\cdot), W_* \varphi_1(\cdot)).$$

Ondes progressives

Nous sommes maintenant en mesure de définir une onde progressive dans le sens suivant :

Definition 1.4.1. *Onde progressive.*

Une solution entière $(u(t, x), v(t, x, y), w(t, x, y))$ de (1.4.12) est une onde progressive avec une vitesse $c > 0$ si elle a la forme suivante

$$(u(t, x), v(t, x, y), w(t, x, y)) \equiv (U(\xi), V(\xi, y), W(\xi, y)) \text{ avec } \xi = x + ct,$$

où (U, V, W) est appelé profil de l'onde, et si (U, V, W) satisfait en outre les propriétés suivantes

(i) $U \in C^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$, $(V, W) \in C^1(\mathbb{R}; L^1(\mathbb{R}^M)) \times C^2(\mathbb{R}; L^1(\mathbb{R}^M))$ et

$$\sup_{\xi \in \mathbb{R}} [\|V(\xi, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} + \|W(\xi, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)}] < \infty;$$

(ii) $U > 0$ sur \mathbb{R} , $V > 0$ et $W > 0$ sur $\mathbb{R} \times \Omega$;

(iii) le profil (U, V, W) satisfait

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ V(\xi, y) \\ W(\xi, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U_* \\ V_* \varphi_1(\cdot) \\ W_* \varphi_1(\cdot) \end{pmatrix} \text{ dans } \mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}^M) \times L^1(\mathbb{R}^M),$$

où (U_*, V_*, W_*) est défini dans (1.4.18).

Remarque 1.4.2. Dans cette définition des ondes progressives nous ne prescrivons pas le comportement du profil quand $\xi \rightarrow \infty$. En gros, nous montrerons dans la suite que si une telle onde progressive existe, alors $\mathcal{R}_0 > 1$ et cette solution converge vers l'équilibre endémique unique quand $\xi \rightarrow \infty$.

Système d'équations du profil de l'onde progressive :

Un profil d'onde progressive avec une vitesse $c > 0$ est une solution du problème suivant

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - U(\xi) \int_{\Omega} \beta(z) W(\xi, z) dz, \\ c \frac{\partial}{\partial \xi} V(\xi, y) = U(\xi) W(\xi, y) - \mu_v V(\xi, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial \xi^2}\right) W(\xi, y) = L[V(\xi, \cdot)](y), \end{cases} \quad (1.4.19)$$

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ V(\xi, y) \\ W(\xi, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U_* \\ V_* \varphi_1(\cdot) \\ W_* \varphi_1(\cdot) \end{pmatrix} \text{ dans } \mathbb{R} \times L^1(\Omega) \times L^1(\Omega), \quad \xi \in \mathbb{R}, y \in \Omega, \quad (1.4.20)$$

où $\Omega \subset \mathbb{R}^M$ est l'ensemble ouvert défini par

$$\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M : \Theta(y) > 0\}.$$

Ce système d'équations intégré-différentiel est complété par les propriétés de régularité, de positivité et de caractère borné des solutions telles qu'elles sont indiquées dans la définition 1.4.1.

Dans notre analyse, nous pouvons réécrire la troisième équation du modèle (1.4.19) de la façon suivante

$$W(\xi, y) = \int_{\mathbb{R}} K(\xi - \xi') L[V(\xi', \cdot)](y) d\xi' \text{ avec } K(\xi) = \frac{1}{2} e^{-|\xi|}.$$

Vitesse minimale des ondes

Nos principaux résultats sur l'existence et l'unicité des ondes progressives ne dépendent pas seulement du seuil \mathcal{R}_0 , mais aussi de la vitesse des ondes.

Pour définir la vitesse minimale des ondes, nous utilisons un argument heuristique habituel. Soit (U, V, W) un profil d'onde avec une vitesse $c > 0$. Nous supposons que $(V, W) \rightarrow (0, 0)$ exponentiellement quand $\xi \rightarrow -\infty$ et nous utilisons l'antsatz

$$V(\xi, y) \approx e^{\lambda\xi} \phi(y) \text{ et } W(\xi, y) \approx e^{\lambda\xi} \psi(y) \text{ quand } \xi \rightarrow -\infty,$$

avec le taux de décroissance exponentielle $\lambda > 0$, tandis que $U(\xi) \approx \Lambda$ pour $\xi \ll 1$. Ici, ϕ et ψ sont deux fonctions positives données dans $L^1(\Omega)$. En utilisant cet antsatz dans le sous-système (V, W) de (1.4.19) et en rappelant l'expression (1.4.16) de \mathcal{R}_0 , cela nous permet de définir la fonction $\mathcal{K} = \mathcal{K}(c, \lambda)$ pour $(c, \lambda) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$ de la façon suivante :

$$\mathcal{K}(c, \lambda) := (1 - \lambda^2)(c\lambda + \mu_v) - \mu_v \mathcal{R}_0. \quad (1.4.21)$$

Cette équation nous permet de définir ce que nous appellerons la vitesse minimale de l'onde progressive lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$ comme étant la borne inférieure de tous les $c > 0$ tels qu'il existe un $\lambda > 0$ solution de l'équation caractéristique $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$.

Definition 1.4.3. *Vitesse minimale c_**

Lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$ nous définissons $c_ > 0$ par*

$$c_* = \inf \{c > 0 : \exists \lambda > 0, \mathcal{K}(c, \lambda) = 0\} = \inf_{\lambda \in (0,1)} \frac{\mu_v (\mathcal{R}_0 - 1 + \lambda^2)}{\lambda(1 - \lambda^2)}.$$

Dans la suite, cette quantité $c_ > 0$ est appelée la vitesse minimale.*

Avant d'énoncer les principaux résultats du chapitre 2, il est important de mentionner que la preuve de tous les résultats est basée sur la projection du profil (V, W) sur les vecteurs propres (φ_n) de l'opérateur linéaire L . Ainsi, nous considérons pour chaque $n \geq 1$ les fonctions V_n et W_n définies par

$$(V_n, W_n)(\xi) = \int_{\Omega} (V, W)(\xi, y) \varphi_n(y) dy, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}, \quad (1.4.22)$$

de sorte que (U, V_n, W_n) satisfont le système infini d'EDO's suivant pour $n \geq 1$.

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - U(\xi) \sum_{n=1}^{\infty} \beta_n W_n(\xi), \\ c \frac{d}{d\xi} V_n(\xi) = U(\xi) W_n(\xi) - \mu_v V_n(\xi), \\ \left(1 - \frac{d^2}{d\xi^2}\right) W_n(\xi) = \lambda_n V_n(\xi), \end{cases} \quad (1.4.23)$$

et $\beta_n = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_n(y) dy$.

Lorsque $\beta_n \geq 0$, $V_n \geq 0$ et $W_n \geq 0$, ce système d'équations peut être considéré comme un problème de ressource-consommateur. Ici, U représente l'unique ressource tandis que les composantes V_n représentent les consommateurs en compétition pour cette ressource unique U . En ce sens, la structure simple des ondes progressives qui sera énoncée dans le Théorème 1.4.2 n'est pas surprenante puisque la composante V_1 correspond au plus fort compétiteur ($\lambda_1 > \lambda_n$ pour tous les $n \geq 2$). Ce comportement écologique est généralement appelé le principe d'exclusion compétitive. Nous nous référons à [57] et aux références qui y figurent pour l'étude d'un tel phénomène pour une large classe de systèmes d'EDO issus de la biologie.

Cependant, dans le contexte de ce travail, la situation est quelque peu différente puisque les composantes (V_n, W_n) ne correspondent pas à des densités de population. En effet, elles peuvent changer de signe puisque les vecteurs propres φ_n , pour $n \geq 2$, n'ont pas de signe constant. Pour la même raison, les coefficients β_n , avec $n \geq 2$, ne sont pas nécessairement positifs. Le manque de positivité des composantes implique des difficultés nouvelles qui ont été surmontées dans ce travail.

Non-existence des ondes progressives

Nous commençons par exprimer les conditions sur le seuil épidémique \mathcal{R}_0 et sur la vitesse c pour lesquelles il n'existe pas d'ondes progressives. Notre résultat est le suivant

Théorème 1.4.1. (Non existence)

- (i) Si $\mathcal{R}_0 \leq 1$ alors le problème (1.4.12) n'a pas de solution d'ondes progressives.
- (ii) Si $\mathcal{R}_0 > 1$ alors le problème (1.4.12) n'admet aucune solution d'ondes progressives pour une vitesse $c \in (0, c_*)$.

Afin de démontrer théorème 1.4.1, nous commençons par quelques préliminaires sur les propriétés générales du profil d'ondes progressives (U, V, W) , en particulier, nous décrivons quelques résultats de régularité et de compacité. L'utilisation des propriétés de régularité et de compacité sera utile pour démontrer l'importante propriété de persistance forte pour (V_1, W_1) dans un repère mobile. Plus précisément, nous supposons $\mathcal{R}_0 > 1$. Soit $c_0 > 0$ et soit (U, V, W) un profil d'onde progressive associé à la vitesse $c_0 > 0$, nous montrons que pour tous les $c \in (0, c_*)$

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c_0 - c)t) > 0 \text{ et } \liminf_{t \rightarrow \infty} W_1((c_0 - c)t) > 0.$$

La preuve de la propriété de persistance forte est basée sur la construction d'une sous-solution inspirée de [69] pour une équation parabolique, ainsi que sur des arguments de persistance.

Le Théorème 1.4.1 (ii) est une conséquence directe de la propriété de persistance forte. En effet, nous argumentons par contradiction en supposant qu'il existe un profil d'onde (U, V, W) avec une vitesse $c \in (0, c_*)$. D'une part, rappelons qu'en raison de la définition d'une onde progressive énoncée précédemment, on a

$$V_1(\xi) := \int_{\Omega} V(\xi, y) \varphi_1(y) dy \rightarrow 0 \text{ as } \xi \rightarrow -\infty.$$

D'autre part, choisissons $c' \in (c, c_*)$. La propriété de persistance forte assure que

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c - c')t) = \liminf_{\xi \rightarrow -\infty} V_1(\xi) > 0,$$

une contradiction qui conclut la preuve du Théorème 1.4.1 (ii).

Pour démontrer le Théorème 1.4.1 (i), nous supposons que $\mathcal{R}_0 \leq 1$, nous devons montrer que pour $c > 0$ on a $(U, V, W) = (\Lambda, 0, 0)$. Pour cela, nous considérons la suite $(\xi_n)_{n \geq 0}$ telle que les limites suivantes

$$\begin{cases} \lim_{n \rightarrow \infty} U(\xi_n + \xi) = U_{\infty}(\xi), \\ \lim_{n \rightarrow \infty} V_1^n(\xi_n + \xi) = V_{1,\infty}(\xi) \text{ et } V_{1,\infty}(0) = \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty}. \end{cases}$$

La fonction $V_{1,\infty}$ vérifie l'équation suivante

$$\mathcal{R}_0 \int_{\mathbb{R}} K(\xi') \left[\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} - V_{1,\infty}(\xi') \right] d\xi' + (1 - \mathcal{R}_0) \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} \leq 0.$$

En utilisant cette équation, nous pourrions conclure la preuve après avoir discuté de plusieurs cas :

- 1) Si $\mathcal{R}_0 < 1$ alors $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} = 0$, par conséquent $\sup_{\mathbb{R}} V = 0$ ce qui assure que $W(\xi) \equiv 0$ and $U(\xi) \equiv \Lambda$. La preuve est complétée dans ce cas.
- 2) Si $\mathcal{R}_0 = 1$. Dans cette situation, on obtient que $V_{1,\infty}(\xi) \equiv \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty}$ est une fonction constante, ce qui nous ramène au premier cas si $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} = 0$. Par conséquent, la preuve se termine par l'absurde en supposons que $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} > 0$.

Propriétés qualitatives des ondes progressives

Notre deuxième résultat principal concerne certaines propriétés qualitatives des ondes progressives pour (1.4.12), lorsqu'elles existent, dans le cas restant $\mathcal{R}_0 > 1$ et quand $c \geq c_*$.

Théorème 1.4.2 (Propriétés qualitatives). *Supposons que $\mathcal{R}_0 > 1$. Soit (U, V, W) un profil d'ondes progressives pour une certaine vitesse $c \geq c_*$ selon la définition 1.4.1. Il existe alors deux fonctions réelles régulières $\hat{V} = \hat{V}(\xi) > 0$ et $\hat{W} = \hat{W}(\xi) > 0$ telles que*

$$(i) \quad (V(\xi, y), W(\xi, y)) \equiv (\hat{V}(\xi) \varphi_1(y), \hat{W}(\xi) \varphi_1(y))$$

(ii) La fonction $(U(\xi), \hat{V}(\xi), \hat{W}(\xi))$ vérifie le système d'équations suivant

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - \beta_1 U(\xi) \hat{W}(\xi), \\ c \frac{d}{d\xi} \hat{V}(\xi) = U(\xi) \hat{W}(\xi) - \mu_v \hat{V}(\xi), \\ \lambda_1 \hat{V}(\xi) + \left(\frac{d^2}{d\xi^2} - 1 \right) \hat{W}(\xi) = 0, \end{cases} \quad \xi \in \mathbb{R}, \quad (1.4.24)$$

et le comportement à l'infini

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ \hat{V}(\xi) \\ \hat{W}(\xi) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Lambda \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \lim_{\xi \rightarrow \infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ \hat{V}(\xi) \\ \hat{W}(\xi) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U^* \\ V^* \\ W^* \end{pmatrix}, \quad (1.4.25)$$

où l'état stable positif (U^*, V^*, W^*) est défini dans l'équation (1.4.17), de plus $\lambda_1 = \rho(L)$ et $\beta_1 = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_1(y) dy > 0$.

Pour démontrer ce théorème, nous supposons que $\mathcal{R}_0 > 1$ et nous considérons (U, V, W) un profil d'ondes progressives associé une vitesse $c \geq c_*$.

Notre stratégie pour démontrer le théorème 1.4.2 est de montrer que

$$|V_n(\xi)| = O(V_1(\xi)) \quad \text{as } \xi \rightarrow \pm\infty, \quad \text{pour tout } n \geq 2.$$

Plus précisément, nous étudions d'abord la décroissance exponentielle de $V_1(\xi)$ et $W_1(\xi)$ quand $\xi \rightarrow -\infty$. Ensuite, en utilisant un argument de comparaison ad hoc nous comparons V_n avec V_1 quand $\xi \rightarrow \pm\infty$. Ces étapes nous permettrons de compléter la preuve de la première partie du théorème, à savoir $(V_n, W_n) \equiv (0, 0)$ pour tout $n \geq 2$. Enfin, nous utilisons des arguments de type Lyapunov pour en déduire le comportement asymptotique du profil d'onde quand $\xi \rightarrow \infty$, c'est-à-dire la convergence des profils d'ondes vers l'état d'équilibre endémique à $\xi = \infty$.

La preuve de ce résultat est basée sur une application appropriée d'un théorème d'analyse complexe dû à Ikehara. Un tel théorème a été appliqué avec succès par Carr et Chmaj dans [18] pour décrire le taux de décroissance exponentielle des ondes progressives de divers problèmes. Nous renvoyons également à [51] où cette méthodologie a ainsi été appliquée.

Sur la figure 1.4.2, on peut voir la population infectée s'étendre spatialement avec un profil concentré autour de la valeur du trait phénotypique $y = 0,5$, qui est le maximum de la fonction fitness Θ . Les valeurs des paramètres sont : $\Lambda = 1, \mu = 1, \mu_v = 1.1, \beta(y) = 1. u_0(x) = \frac{\Lambda}{\mu}, v_0(x, y) = e^{-(y-0.1)^2} e^{-(x-0.3)^2}$ et $w_0(x, y) = 0$. La fonction fitness $\Theta(y) = \max(0, (y - 0.4)(0.6 - y))$. Le noyau de mutation $J(y) = \frac{e^{-\frac{|y|}{2\varepsilon}}}{2\varepsilon}, \varepsilon = 0.1$. La solution est affichée pour un temps t assez grand.

Existence d'ondes progressives pour $c \geq c_*$

Le résultat précédent (Théorème 1.4.25) permet de montrer que les profils d'ondes de (1.4.12) ont une forme simple et que l'étude de l'existence des ondes progressives se réduit à l'étude du problème (1.4.24)-(1.4.25) avec $\mathcal{R}_0 > 1$ et pour la vitesse d'onde $c \geq c_*$.

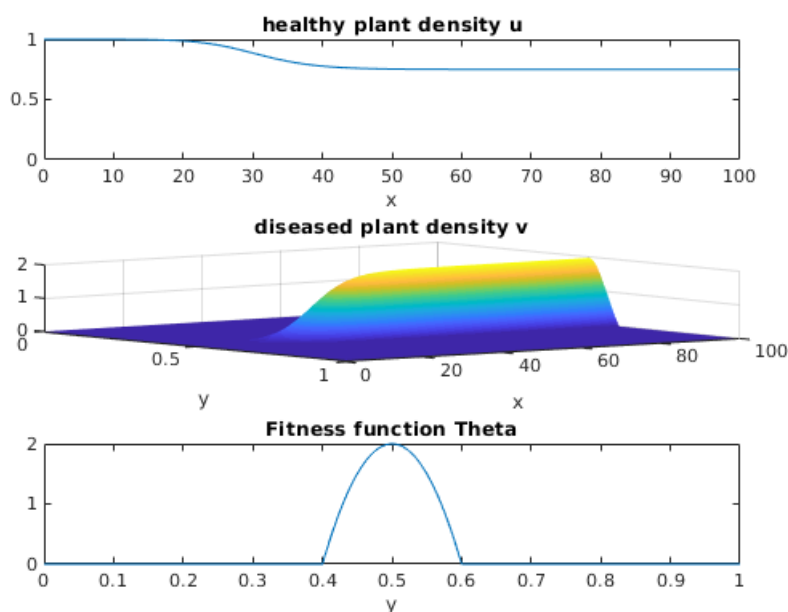


Figure 1.2: Onde progressive

Théorème 1.4.3 (Existence d’ondes progressives pour $c \geq c_*$). *Supposons que $\mathcal{R}_0 > 1$. Pour chaque vitesse $c \geq c_*$, le problème (1.4.24)-(1.4.25) admet – au moins – une solution positive.*

Nous divisons la preuve en deux parties. Nous étudions d’abord l’existence des ondes progressives pour des vitesses sur-critiques, à savoir $c > c_*$, puis nous considérons le cas critique $c = c_*$.

Pour le cas sur-critique, nous utilisons une méthodologie assez standard basée sur la construction de sur et sous-solutions appropriées. Ensuite, nous utilisons le théorème du point fixe de Schauder pour obtenir l’existence de solutions pour un problème similaire posé sur un intervalle borné et enfin nous faisons tendre la longueur de cet intervalle vers l’infini pour obtenir la solution.

Pour le cas critique, à savoir pour la vitesse d’onde minimale $c = c_*$, nous considérons une suite (c_n) de vitesses strictement supérieures à c_* que nous faisons tendre vers c_* . En utilisant des translations ad hoc couplées à des arguments de type Lyapunov dans l’esprit de ceux utilisés dans la preuve du théorème 1.4.2 (ii), nous sommes en mesure de compléter la preuve du théorème 1.4.3.

1.4.3 Propriétés de propagation asymptotique

Après avoir établi l’existence des ondes progressives dans la première partie de cette thèse, nous introduisons la deuxième partie. Nous étudions certaines propriétés dynamiques, et étudions les propriétés de propagation asymptotique pour le système de réaction-diffusion épidémique (1.4.10).

La notion de vitesse de propagation a été introduite par Aronson et Weinberger [7,

8] dans les années 70 pour l'équation scalaire de réaction-diffusion. Suivant la même approche, Thieme [93] a étudié le comportement asymptotique de la solution de l'équation intégrale non linéaire suivante

$$v(t, x) = v_0(t, x) + \int_0^t \int_{\mathbb{R}^N} g(v(t-s, x+y))K(s, |y|)dsdy, \quad (1.4.26)$$

où $v(t, x)$ est la densité de la population infectée, pour $t \geq 0$, $x \in \mathbb{R}^N$, g non linéaire et K représente le noyau de l'opérateur intégral. L'auteur a prouvé un résultat de persistance important en trouvant une constante $c^* > 0$ considérée comme une vitesse asymptotique de la propagation de la population et un intervalle $[v_*, v^*]$ avec $0 < v_* \leq v^* < \infty$ tel que,

- 1) pour tout $c \in (0, c^*)$, $v(t, x) \in [v_*, v^*]$ pour tout $t > 0$ suffisamment grand et $|x| \leq ct$,
- 2) pour tout $c > c^*$, la densité $v(t, x)$ de la population infectée tend vers zéro quand $t \rightarrow \infty$, pour $|x| \geq ct$.

On trouve également dans cette publication, les conditions pour lesquelles la densité de population se stabilise asymptotiquement, c'est-à-dire $v_* = v^*$. Thieme et Zhao [91] ont établi l'existence des vitesses asymptotiques de propagation, ainsi que l'existence des ondes progressives de l'étude de l'équation (1.4.26), ils ont montré que la vitesse de propagation de coïncide avec la vitesse minimale des ondes progressives monotones, dans le cas où la fonction $g(v, s, y)$ est monotone en v (voir aussi Fang et Zhao [42]). Fang et al. [41] pour des équations à retard sur des lattices et Hsu et Zhao [56], Wang et Castillo-Chavez [99] pour des équations et systèmes intégro-différentiels. On peut également mentionner les travaux récents de Wang dans [98] qui étudie une classe de systèmes de réaction-diffusion non coopératifs et les travaux de Ducrot [30] pour une étude d'une classe spécifique de systèmes de réaction-diffusion prédateurs-proies.

A. Ducrot [31] a étudié de manière approfondie la propagation spatiale pour le système de réaction-diffusion à deux composantes suivant

$$\begin{cases} (\partial_t - d\Delta)S(t, x) = \Lambda - \gamma S(t, x) - \beta S(t, x)I(t, x), \\ (\partial_t - \Delta)I(t, x) = [\beta S(t, x) - (\gamma + \mu)]I(t, x) \end{cases} \quad (1.4.27)$$

pour $t > 0$ et $x \in \mathbb{R}^N$ pour les entiers $N \geq 1$ et complétés avec des données initiales $S(0, x) = S_0(x)$, $I(0, x) = I_0(x)$. Il a d'abord démontré que la solution est uniformément bornée. Ensuite il a montré que l'infection se propage à la même vitesse que celle obtenue à partir de l'équation linéarisée à l'équilibre sans maladie et l'état de la population après l'épidémie a été étudié de manière exhaustive. Suivant des arguments similaires, d'autres travaux ont été réalisés par A. Ducrot, T. Giletti et H. Matano [33] pour l'étude du comportement asymptotique des solutions.

Dans cette partie de la thèse, nous étudions le comportement asymptotique et la vitesse asymptotique de propagation pour le système (1.4.10), lorsque la quantité initiale d'infectieux, $v_0 = v_0(x, y) \geq 0$, est une fonction à support compact par rapport à la variable x . En gros, dans ce cas et lorsque $\mathcal{R}_0 > 1$, nous montrerons que l'infection se propage à la vitesse c_* , la vitesse minimale des ondes progressives du Chapitre 2. En outre, le profil de l'infection, $v = v(t, x, y)$, sépare asymptotiquement les variables spatio-temporelles de la variable du trait phénotypique, $y \in \mathbb{R}^M$.

Pour analyser la répartition spatiale, il faut surmonter le principe de l'absence de comparaison. Une telle difficulté survient généralement lors de l'étude de l'interaction prédateur-proie et pour les systèmes épidémiques comme celui que nous considérons dans ce travail. Notre analyse étend certaines idées de systèmes dynamiques tirées de [31, 33] à la diffusion non-locale, pour surmonter le principe du manque de comparaison, tandis que la forme asymptotique (séparation des variables) quand $t \rightarrow \infty$ de la solution du problème de Cauchy que nous étudions dans le chapitre 2 ((3.1.2)-(3.1.4)) est obtenue par une comparaison minutieuse des projections de la solution dans l'ensemble des modes propres de l'opérateur lié au noyau de mutation.

La dynamique de propagation pour de tels problèmes non monotones a été peu étudiée dans la littérature et aucune méthode générale n'a été développée. Assez récemment, une analyse des propriétés de propagation pour les solutions de systèmes non coopératifs et non compétitifs (du type épidémie et proie-prédateur) a été réalisée. Nous renvoyons le lecteur à [34, 47, 50, 67, 77, 79, 103, 107].

1.4.4 Principaux résultats du chapitre 3 : Propriétés de propagation asymptotique pour un système dynamique évolutif non-local

Dans cette partie, nous considérons le même système d'équations que celui du chapitre 2

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \Lambda - \mu u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x, y) = \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \delta w(t, x, y) - D \frac{\partial^2 w}{\partial x^2}(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x', y') dy', \end{cases} \quad (1.4.28)$$

Ensuite, nous simplifions à nouveau ce modèle en fixant $\delta = D = \mu = 1$. Soit $K = K(x)$, la solution fondamentale de l'opérateur elliptique $\left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right)$, c'est à dire

$$K(x) = \frac{1}{2} e^{-|x|}, \quad x \in \mathbb{R}, \quad (1.4.29)$$

alors le système (1.4.28) se réécrit comme le système non-local suivant

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x, y) = \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \end{cases} \quad (1.4.30)$$

avec pour conditions initiales

$$u(0, x) = u_0(x), \quad v(0, x, y) = v_0(x, y), \quad (1.4.31)$$

et où nous avons fixé

$$w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}^M} K(x - x') J(y - y') r(y') v(t, x', y') dx' dy'. \quad (1.4.32)$$

Nous réintroduisons également le numéro de reproduction de base \mathcal{R}_0 donné par

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v}, \quad (1.4.33)$$

Où $\lambda_1 = \rho(\mathcal{L})$ est le rayon spectral d'un opérateur \mathcal{L} linéaire lié au noyau de mutation J . Avant de présenter notre résultat principal énoncé dans le Théorème 1.4.4 ci-dessous, nous avons d'abord formulé quelques hypothèses importantes sur les fonctions qui dépendent du trait phénotypique, J , r et β .

Hypothèses 1.4.4. *Nous supposons que*

- a) *le noyau de mutation J est positif, continu et $J \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M)$. De plus, J est symétrique par rapport à l'origine, c'est-à-dire $J(-y) = J(y)$ pour tout $y \in \mathbb{R}^M$, et il vérifie $\int_{\mathbb{R}^M} J(y) dy = 1$.*

Enfin, pour chaque $R > 0$, la fonction $y \mapsto \sup_{\|y'\| \leq R} J(y+y')$ appartient à $L^1(\mathbb{R}^M)$.

- b) *Les fonctions $r, \beta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ sont continues, positives et bornées. Elles présentent le comportement suivant $(r(y), \beta(y)) \rightarrow (0, 0)$ quand $\|y\| \rightarrow \infty$. La fonction produit $y \mapsto r(y)\beta(y)$ appartient à $L^1(\mathbb{R}^M)$ et n'est pas identiquement nulle.*

Nous imposons également des hypothèses pour les données initiales (u_0, v_0) .

Hypothèses 1.4.5. *Nous supposons que $(u_0, v_0) \in C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$ satisfait*

- (i) $0 \leq u_0(x) \leq \Lambda$ pour tout $x \in \mathbb{R}$;

- (ii) *la fonction $x \mapsto \int_{\mathbb{R}^M} v_0(x, y) dy$ est à support compact, $\int_{\mathbb{R}^M} r(y) v_0(x, y) dy \not\equiv 0$ et il existe une constante $c_0 > 0$ telle que*

$$0 \leq v_0(x, y) \leq c_0 \beta(y) \text{ pour } y \in \mathbb{R}^M \text{ p.p. et pour tout } x \in \mathbb{R}.$$

Nous montrons que pour tout $(u_0, v_0) \in C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$, le système (1.4.30) admet une solution unique positive et définie globalement $t \mapsto (u(t), v(t))$ qui est continuellement différentiable de $[0, \infty)$ à valeurs dans $C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$.

Soit $\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M, r(y)\beta(y) > 0\} \subset \mathbb{R}^M$, c'est un ensemble ouvert non vide.

Nous définissons également la fonction positive $\gamma : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}^+$ comme

$$\gamma(y) = \frac{r(y)}{\beta(y)} \text{ si } \beta(y) > 0, \text{ et } 0 \text{ ailleurs.}$$

Grâce à la fonction γ , nous pouvons définir l'espace à poids $L_\gamma^2(\mathbb{R}^M)$ comme étant l'ensemble des fonctions mesurables sur \mathbb{R}^M tel que $\int_{\mathbb{R}^M} f^2(y) \gamma(y) dy < \infty$. En particulier, nous avons

$$f \in L_\gamma^2(\mathbb{R}^M) \text{ si } f \text{ est mesurable et } f\sqrt{\gamma} \in L^2(\mathbb{R}^M).$$

La norme de $L^2_\gamma(\mathbb{R}^M)$, désignée par $\|\cdot\|_{2,\gamma}$, est donnée par

$$\|f\|_{2,\gamma} = \left(\int_{\mathbb{R}^M} f^2(y)\gamma(y)dy \right)^{1/2}, \quad \forall f \in L^2_\gamma(\mathbb{R}^M).$$

Nous définissons également l'opérateur de mutation linéaire borné $\mathcal{L} \in \mathcal{L}(L^1(\mathbb{R}^M))$ de la façon suivante

$$\mathcal{L}[\varphi](y) = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y)J(y-y')r(y')\varphi(y')dy', \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M), \quad (1.4.34)$$

ainsi que son opérateur adjoint formel, $\mathcal{L}^* \in \mathcal{L}(L^1(\mathbb{R}^M))$, donné par

$$\mathcal{L}^*[\varphi](y) = \int_{\mathbb{R}^M} r(y)\beta(y')J(y-y')\varphi(y')dy', \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M). \quad (1.4.35)$$

Ces deux opérateurs positifs jouissent de la propriété Perron-Frobenius suivante.

Proposition 1.4.6. *Soit $\lambda_1 = \rho(\mathcal{L})$ qui désigne le rayon spectral de l'opérateur \mathcal{L} . Les affirmations suivantes sont alors vraies*

- (i) $\rho(\mathcal{L}) > 0$ et il existe une fonction propre positive $\varphi_1 \in C_b(\mathbb{R}^M) \cap L^2_\gamma(\mathbb{R}^M) \cap L^p_+(\mathbb{R}^M)$, pour tous les $p \in [1, \infty]$, associée à λ_1 . Dans la suite, il est normalisé de sorte que $\|\varphi_1\|_{2,\gamma} = 1$. De plus, φ_1 est positif sur Ω .
- (ii) $\rho(\mathcal{L}^*) = \rho(\mathcal{L})$ et la fonction positive $\varphi_1^* := \gamma\varphi_1 \in L^p_+(\mathbb{R}^M)$ pour tout $p \in [1, \infty]$ est une fonction propre de \mathcal{L}^* associée à $\rho(\mathcal{L})$. De plus, elle est positive sur Ω .

En utilisant la notation ci-dessus, nous introduisons P_1 la projection orthogonale formelle de $v \in L^1(\mathbb{R}^M)$ sur le sous-espace propre $\ker(\rho(\mathcal{L}) - \mathcal{L})$ engendré par φ_1 , le vecteur propre principal de \mathcal{L} , c'est-à-dire

$$P_1\varphi = \left(\int_{\mathbb{R}^M} \varphi(y)\varphi_1^*(y)dy \right) \varphi_1, \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M).$$

Remarque 1.4.7. *L'opérateur intégral \mathcal{L} est maintenant symétrique lorsqu'il est défini sur l'espace avec poids $L^2_\gamma(\mathbb{R}^M)$.*

Nous définissons maintenant la vitesse minimale de l'onde c_\star comme dans le Chapitre 2 par

$$c_\star := \inf_{0 < \lambda < 1} \frac{\mu_v}{\lambda} \left(\frac{\mathcal{R}_0}{1 - \lambda^2} - 1 \right). \quad (1.4.36)$$

Théorème principal

Notre résultat principal se présente de la façon suivante

Théorème 1.4.4. *Supposons que les hypothèses 1.4.4 et 1.4.5 sont satisfaites. La solution (u, v) de (1.4.30) pour les conditions initiales (u_0, v_0) vérifie les propriétés suivantes.*

(i) **Séparation des variables en temps grand**

La fonction v appartient à $C_b([0, \infty) \times \mathbb{R}; L_\gamma^2(\mathbb{R}^M))$ et quand t tend vers l'infini, la composante v de la solution converge vers sa projection sur l'espace propre engendré par φ_1 dans le sens suivant

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup_{x \in \mathbb{R}} \|v(t, x, \cdot) - P_1 v(t, x, \cdot)\|_{2, \gamma} = 0.$$

Soit $v_1 = v_1(t, x)$ défini par

$$v_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \quad (1.4.37)$$

de sorte que $P_1 v(t, x, \cdot)(y) = v_1(t, x) \varphi_1(y)$, alors v_1 bénéficie de la propriété de propagation asymptotique suivante :

(ii) **Propriété de propagation extérieure**

Pour tous les $c > c_*$, on a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup_{|x| \geq ct} v_1(t, x) = 0.$$

(iii) **Propriété de propagation intérieure**

Pour tous les $0 \leq c < c_*$ on a

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{|x| \leq ct} v_1(t, x) > 0.$$

Le résultat ci-dessus montre que les épidémies se propagent à la vitesse c_* quand le temps t tend vers l'infini. De plus, dans l'espace des traits phénotypiques, la distribution de la population infectée prend la forme du vecteur propre principal $\varphi_1 = \varphi_1(y)$. Cette forme dépend des trois fonctions J , r et β . Les conditions pour que cette fonction propre soit uni-modale, et pour que la population infectée soit monomorphe, ont été discutées dans [29] dans le cas où le noyau de mutation a un support étroit.

Etapas de la preuve du résultat principal

Propriété de propagation extérieure, Théorème 1.4.4 (ii).

Pour cette démonstration nous utilisons une sur-solution ad hoc

$$\bar{v}_1(t, x) = \phi_0 e^{-\lambda_0(x-ct)}, \quad \forall x \in \mathbb{R}, t \geq 0,$$

pour l'équation suivante

$$\partial_t v_1(t, x) \leq \lambda_1 \Lambda K * v_1(t, \cdot)(x) - \mu_v v_1(t, x), \quad \forall t \geq 0, \forall x \in \mathbb{R}. \quad (1.4.38)$$

soit c_1 un réel tel que $c_1 > c > c_*$. Ensuite,

$$\sup_{x \geq c_1 t} \bar{v}_1(t, x) = \phi_0 e^{-\lambda_0(c_1 - c)t} \rightarrow 0, \quad \text{as } t \rightarrow \infty,$$

Propriété de propagation intérieure, Théorème 1.4.4 (iii).

La preuve de cette section décrira le comportement pour $t \gg 1$ de la solution dans la région $|x| \leq ct$, pour les vitesses c telles que $0 \leq c < c_*$. On peut se restreindre à la région $0 \leq x \leq ct$ pour $c \in [0, c_*)$ puisque le cas $-ct \leq x \leq 0$ s'en déduit par symétrie du problème. L'objectif principal de cette section est de démontrer que $v_1 = v_1(t, x)$ (voir (3.2.12)) reste uniformément positif dans le temps, dans ces régions.

Pour cette preuve, nous définissons $\mathcal{T} \subset C_b^0(\mathbb{R}^2; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}^2; L_+^1(\mathbb{R}^M))$ l'ensemble des limites des translations de l'orbite (u, v) par

$$\begin{aligned}
 (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T} &\iff \text{il existe une suite } (t_n)_{n \geq 0} \text{ avec } t_n \rightarrow \infty \\
 &\text{et une suite } (x_n)_{n \geq 0} \subset \mathbb{R} \text{ telle que} \\
 (\tilde{u}(t, x), \tilde{v}(t, x, \cdot)) &= \lim_{n \rightarrow \infty} (u(t + t_n, x + x_n), v(t + t_n, x + x_n, \cdot)), \\
 &\text{pour la topologie de } C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M)).
 \end{aligned}$$

Nous obtenons alors la propriété de séparation suivante : pour tout $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}$, on a

$$\text{soit } (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T} \equiv (\Lambda, 0), \text{ soit, } \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(\cdot, \cdot, y) \varphi_1^*(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R} \times \mathbb{R}.$$

Cette propriété de séparation nous permet de partitionner l'ensemble \mathcal{T} comme suit

$$\mathcal{T} = \partial\mathcal{T} \cup \overset{\circ}{\mathcal{T}} \text{ and } \partial\mathcal{T} \cap \overset{\circ}{\mathcal{T}} = \emptyset,$$

dans laquelle nous avons noté $\partial\mathcal{T} = \{(\Lambda, 0)\}$ et

$$\overset{\circ}{\mathcal{T}} = \{(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}, \tilde{v} \not\equiv 0\} = \left\{ (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}, \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(\cdot, \cdot, y) \varphi_1^*(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R} \times \mathbb{R} \right\}.$$

A présent, pour démontrer le théorème 1.4.4 (iii), nous suivons la méthodologie développée dans [33] et nous divisons notre argumentation en trois étapes. Nous étudions d'abord la propriété de propagation ponctuelle faible avant de traiter la propriété de propagation ponctuelle forte, pour finalement conclure avec celle de propagation uniforme.

Lemme 1.4.8. Propriété de propagation ponctuelle faible.

Soit $\eta \in (0, c_*)$. Il existe alors $\varepsilon = \varepsilon(\eta) > 0$ tel que pour tout $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$, on a

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \tilde{v}_1(t, ct) \geq \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_* - \eta].$$

Ici $\tilde{v}_1 = \tilde{v}_1(t, x)$ est donné par

$$\tilde{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

Ce lemme montre que \tilde{v}_1 ne converge pas vers 0 uniformément quand $t \rightarrow \infty$ pour $x = ct$. Pour le démontrer, nous utilisons un argument de comparaison pour un problème non-local sur un repère mobile. Plus précisément, nous raisonnons par contradiction en

supposant qu'il existe une suite $(\tilde{u}^n, \tilde{v}^n) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$, une suite $(t_n)_{n \geq 1}$, avec $t_n \rightarrow +\infty$ as $n \rightarrow +\infty$ et une suite $(c_n)_{n \geq 1}$ avec $0 \leq c_n \leq c_\star - \eta$, $\forall n \geq 1$ telle que

$$\forall n \in \mathbb{N}^*, \forall t \geq 0, \tilde{v}_1^n(t_n + t, c_n(t_n + t)) \leq \frac{1}{n}.$$

Pour cela, nous montrons d'abord que, à une sous-suite près, on a

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \tilde{u}^n(t + t_n, x + c_n(t + t_n)) = \Lambda,$$

uniformément pour $t \geq 0$ et localement uniformément pour $x \in \mathbb{R}$. Cette limite nous permet d'obtenir pour $c_{n_0} \in (c_0 - \delta, c_0 + \delta)$ et pour $(\tilde{u}^{n_0}, \tilde{v}^{n_0}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$ l'inégalité suivante, pour tout $t \geq t_{n_0}$ et $x \in [-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t]$:

$$\partial_t \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) \geq \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) K * \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) - \mu_v \tilde{v}_1^{n_0}(t, x).$$

Nous construisons ensuite une sous-solution de $\tilde{v}_1^{n_0}(t, x)$ sur l'intervalle borné $[-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t]$. Nous montrons que la sous-solution est non-bornée, et par conséquent ceci contredit le caractère borné de la solution $\tilde{v}_1^{n_0}$ et termine la preuve de ce Lemme.

Lemme 1.4.9. *Propriété de propagation ponctuelle forte.*

Soit $\eta \in (0, c_\star)$. Il existe alors $\varepsilon = \varepsilon(\eta)$ tel que pour tous les $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$, nous avons

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \tilde{v}_1(t, ct) > \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_\star - \eta]. \quad (1.4.39)$$

Ici, comme précédemment, \tilde{v}_1 est donné par $\tilde{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy$.

Ce lemme montre que la solution \tilde{v}_1 reste loin de zéro quand $t \rightarrow \infty$ le long de la trajectoire $x = ct$, pour $c < c_\star$. La preuve s'inspire de certaines idées de la théorie des systèmes dynamiques et plus spécifiquement de la théorie de la persistance uniforme.

Lemme 1.4.10. *Propriété de propagation uniforme.*

Soit $\eta \in (0, c_\star)$, alors il existe $\varepsilon(\eta) > 0$ tel que

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{0 \leq x < (c_\star - \eta)t} \tilde{v}_1(t, x) \geq \varepsilon(\eta).$$

Enfin, dans la troisième étape de la preuve, nous prouvons maintenant que cette propagation est uniforme pour $0 \leq x < ct$, avec $0 < c < c_\star$. La preuve est inspirée de celle de Lemma 5.7 dans [33]. Nous démontrons le lemme en trouvant une contradiction à la propriété de propagation ponctuelle forte énoncée dans le lemme précédent.

Séparation asymptotiques des variables, Théorème 1.4.4 (i).

Dans la section 3.6 nous prouvons le résultat de séparation asymptotiques des variables. Tout d'abord, pour cette preuve, nous considérons que les hypothèses 1.4.4 et 1.4.5 sont satisfaites. Ensuite, nous définissons la fonction $\theta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}_+$ par

$$\theta = \sqrt{r\beta} \in L^2(\mathbb{R}^M).$$

Nous définissons également la fonction

$$\hat{v} := \sqrt{\gamma}v \in C^1([0, \infty), C_b^0(\mathbb{R}, L^2(\mathbb{R}^M))),$$

Ensuite, nous définissons l'opérateur linéaire $\mathcal{M}_2 \in \mathcal{L}(L^2(\Omega))$ par

$$\mathcal{M}_2[f](y) = \theta(y) \int_{\Omega} J(y - y')\theta(y')f(y')dy', \quad \forall f \in L^2(\Omega).$$

Nous pouvons démontrer que l'opérateur \mathcal{M}_2 est irréductible et compact sur $L^2(\Omega)$. De plus, comme J est symétrique, \mathcal{M}_2 est auto-adjoint. Elle admet donc une décomposition spectrale avec des valeurs propres positives $\{\lambda_k\}_{k \geq 1}$ telles que $\lambda_1 = \rho(\mathcal{M}) = \rho(\mathcal{M}_2)$ et

$$\lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_k \geq \dots \geq 0 \text{ avec } \lim_{k \rightarrow \infty} \lambda_k = 0,$$

Dans [1, 29], les auteurs ont donné plus de détails sur ces opérateurs intégraux non-locaux. Les vecteurs propres correspondants $\{\phi_k\}_{k \geq 1}$ forment une base Hilbert de $L^2(\Omega)$. Nous savons également que la fonction propre $\varphi_1^* = \gamma\varphi_1$ de l'opérateur \mathcal{L}^* satisfait $\varphi_1^* = \gamma^{1/2}\phi_1$ sur Ω .

Soit maintenant \hat{v}_k la projection de \hat{v} par rapport au vecteur propre ϕ_k , c'est-à-dire

$$\hat{v}_k(t, x) = \int_{\Omega} \hat{v}(t, x, y)\phi_k(y)dy.$$

Puisque $\hat{v} = \gamma^{1/2}v$ et $\varphi_1^* = \gamma^{1/2}\phi_1$ sur Ω , nous avons l'égalité suivante

$$\hat{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y)\varphi_1^*(y)dy = v_1(t, x).$$

En projetant l'équation en v du problème (1.4.30), nous obtenons le système infini suivant d'EDOs pour $k \geq 1$ et $(t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$

$$\partial_t \hat{v}_k(t, x) = \lambda_k u(t, x)K * \hat{v}_k(t, x) - \mu_v \hat{v}_k(t, x).$$

Soit $(U, V) \in \mathcal{T}$, l'orbite complète obtenue comme limite des translations des solutions (u, v) du problème (1.4.30). Soit $\hat{V} = \gamma^{1/2}V$. L'orbite limite (U, \hat{V}) vérifie pour tout $k \geq 1$ et tout pour $(t, x) \in \mathbb{R}^2$ l'équation suivante.

$$\partial_t \hat{V}_k(t, x) = \lambda_k U(t, x)K * \hat{V}_k(t, x) - \mu_v \hat{V}_k(t, x),$$

où nous avons posé $\hat{V}_k(t, x) = \int_{\Omega} \hat{V}(t, x, y)\phi_k(y)dy$.

Pour démontrer le théorème 1.4.4 (i), nous montrons que

$$\hat{V}_k(t, x) \equiv 0 \text{ on } \mathbb{R}^2, \quad \forall k \geq 2.$$

Pour cela, et puisque $\lambda_k \rightarrow 0$ quand $k \rightarrow \infty$ et puisque $\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v} > 1$, nous définissons l'entier $k_0 \geq 2$ par

$$k_0 := \min\{k \geq 2 : \mu_v - \lambda_k \Lambda > 0\}. \quad (1.4.40)$$

Nous montrons d'abord que pour tout $k \geq k_0$, on a bien $\hat{V}_k(t, x) \equiv 0, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2$.

Si $k_0 = 2$, la preuve du Théorème 1.4.4 (i) est alors terminée.

Sinon, dans le cas où $k_0 \geq 3$, nous prouvons que pour $k \in \{2, \dots, k_0 - 1\}$, nous avons

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{x \in \mathbb{R}} |\hat{v}_k(t, x)| = 0.$$

Pour cela, nous définissons

$$\mathcal{R}_1 = \frac{\lambda_2 \Lambda}{\mu_v} < \mathcal{R}_0,$$

et comme $k_0 \geq 3$ on a

$$1 \leq \mathcal{R}_1 < \mathcal{R}_0.$$

De façon analogue à c_* , nous définissons $c_{**} \in (0, c_*)$ par

$$c_{**} := \inf_{0 < \lambda < 1} \frac{\mu_v}{\lambda} \left(\frac{\mathcal{R}_1}{1 - \lambda^2} - 1 \right).$$

Nous avons alors divisé notre argumentation en deux parties.

Nous nous intéressons d'abord au comportement de \hat{v}_k pour $|x| \geq ct$ où $c > c_{**}$ et prouvons par comparaison que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{|x| \geq ct} |\hat{v}_k(t, x)| = 0.$$

Puis, dans la région $|x| \leq ct$ pour une certaine vitesse $c \in [0, c_*)$, nous avons

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{|x| \leq ct} |\hat{v}_k(t, x)| = 0.$$

Cette dernière propriété se prouve par comparaison avec une sur-solution qui dépend de l'orbite complète projetée sur le premier mode, c'est à dire \hat{V}_1 .

Ceci conclut la démonstration du théorème 1.4.4 (i)

Chapter 2

Travelling wave solutions for a non-local evolutionary-epidemic system

In this work we study the travelling wave solutions for a spatially distributed system of equations modelling the evolutionary epidemiology of plant-pathogen interaction. Here the mutation process is described using a non-local convolution operator in the phenotype space. Using dynamical system ideas coupled with refined estimates on the asymptotic behaviour of the profiles, we prove that the wave solutions have a rather simple structure. This analysis allows us to reduce the infinite dimensional travelling wave profile system of equations to a fourth dimensional ode system. The latter is used to prove the existence of travelling wave solutions for any wave speed larger than a minimal wave speed c_* , provided some parameters condition expressed using the principle eigenvalue of some integral operator. It is also used to prove that any travelling wave solution connects two determined stationary states.

2.1 Introduction

In this manuscript we investigate the existence and some properties of the travelling wave solutions for a non-local integro-differential system of equations that describes the spatial evolutionary epidemiology of a fungal disease of plants.

From the evolutionary point of view, the model we considered enters the class of selection mutation models in which the population is structured with respect to a continuous phenotypic evolutionary trait, see [15, 16, 72] and references therein for a general description of these models.

In the context of this work only the pathogen population is susceptible to evolve. Contrary to classical adaptive dynamics (see e.g. [22]) and following an approach suggested in [68, 89], the evolutionary and epidemiological processes are not separated in the model. This approach has multiple advantages and in particular it allows to describe non-equilibrium transient dynamics as in the recent work [14]. The existence and concentration properties of steady state solutions has been carried out in [29] for a similar model without spatial structure, and we refer to this work for additional references.

In this note, the spatial dispersion of the disease is due to the spores and is described

thanks to a diffusion operator as in [74, 105]. More precisely, the model reads as follows

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - \mu u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \delta \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = \delta \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \frac{\partial w(t, x, y)}{\partial t} + \left(\delta - D \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy', \end{cases} \quad (2.1.1)$$

posed for time $t \in \mathbb{R}$, spatial position $x \in \mathbb{R}$ and phenotypic trait value $y \in \mathbb{R}^M$, with some given integer $M \geq 1$. The functions $u = u(t, x)$, $v = v(t, x, y)$ and $w = w(t, x, y)$ denote the densities of the healthy plant population, the infected plant population (i.e. the plant surface bearing spore colonies), and the population of spores produced in the environment, respectively.

Here, $\Lambda > 0$ is the influx of new healthy population density, $\mu > 0$ and $\mu_v > 0$ are the natural and infected plant death rates respectively. The healthy population becomes contaminated by contact with the spores falling on the foliar surface that create a fungal colony with the transmission rate β , the parameter $\delta > 0$ is the spores deposition rate, D is the diffusion coefficient for the spores dispersal in the environment. The spores are produced by the colonies on the infected plant population of trait value y' with rate $r(y')$. The spores population mutates from trait y' to trait y proportionally to the kernel value $J(y - y')$.

Using parameter rescaling we choose $\mu = 1$, $D = 1$, and $\delta = 1$ for simplicity. Moreover, we assume that the spores dispersal process occurs on a much faster time scale than the epidemiology and evolutionary ones, and consequently we may assume that the spore population is at equilibrium so that we neglect the time derivative of w in the last equation of (2.1.1). Thus after simplification model (2.1.1) becomes

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x, y') dy'. \end{cases} \quad (2.1.2)$$

In order to handle the above system of equations, we first rewrite it under a more suitable form by setting

$$\tilde{v}(t, x, y) := \sqrt{\frac{r(y)}{\beta(y)}} v(t, x, y) \text{ and } \tilde{w}(t, x, y) := \sqrt{r(y)\beta(y)} w(t, x, y),$$

Next by setting

$$\Theta(y) = \sqrt{r(y)\beta(y)} \text{ and } \tilde{\beta}(y) := \sqrt{\frac{\beta(y)}{r(y)}}, \quad (2.1.3)$$

and omitting the tilde for notational simplicity, Problem (2.1.2) rewrites as follows:

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v(t, x, y)}{\partial t} = u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right) w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} \Theta(y) \Theta(y') J(y - y') v(t, x, y') dy', \end{cases} \quad (2.1.4)$$

for $t \in \mathbb{R}$, $x \in \mathbb{R}$ and $y \in \mathbb{R}^M$.

The aim of this note is to investigate the existence and qualitative properties of the travelling wave solutions for the above problem (2.1.4) connecting the so-called disease free equilibrium to a non-negative and non trivial equilibrium, the endemic one, when it exists. Here the disease free equilibrium corresponds to the spatially homogeneous equilibrium

$$(U, V(\cdot), W(\cdot)) = (\Lambda, 0, 0) \in \mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}^M) \times L^1(\mathbb{R}^M). \quad (2.1.5)$$

In order to go further in the description of the endemic steady state, we assume here and throughout this note that the following properties hold true

Assumption 2.1.1. *We assume:*

a) *The mutation kernel J is continuous and satisfies $J(-y) = J(y)$ for all $y \in \mathbb{R}^M$,*

$$J \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M), \quad J > 0 \text{ and } \int_{\mathbb{R}^M} J(y) dy = 1.$$

b) *The fitness function $\Theta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ is non-negative, compactly supported and continuous. We denote by $\Omega \subset \mathbb{R}^M$ the open set defined by*

$$\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M : \Theta(y) > 0\}.$$

c) *We also assume that $\beta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ with $\beta \not\equiv 0$ is a non-negative continuous function with compact support and there exists some constant $K > 0$ such that*

$$0 \leq \beta(y) \leq K\Theta(y), \quad \forall y \in \mathbb{R}^M.$$

Remark 2.1.2. *Coming back to the original system (2.1.2) and recalling the change of notation (2.1.3), one may notice that the estimate in Assumption 2.1.1 c) is satisfied as soon as $r(y) > 0$ for all $y \in \mathbb{R}^M$.*

Under the above assumption and more particularly using a) and b), the bounded linear operator L , on $L^p(\mathbb{R}^N)$ for $p \in [1, \infty)$, defined by

$$L[\varphi](y) = \Theta(y) \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') \Theta(y') \varphi(y') dy', \quad y \in \mathbb{R}^M, \quad (2.1.6)$$

is positive, compact on $L^p(\mathbb{R}^M)$ and it is also a self-adjoint operator in $L^2(\mathbb{R}^M)$. It is furthermore irreducible on the invariant sets $L^p(\Omega) \subset L^p(\mathbb{R}^M)$, for any $p \in [1, \infty)$. Here we understand $L^p(\Omega) \subset L^p(\mathbb{R}^M)$ by extending by zero the functions outside Ω .

As a consequence the operator L admits a spectral decomposition with positive eigenvalues $\{\lambda_n\}_{n \geq 1}$ such that

$$\lambda_1 > \lambda_2 \geq \lambda_3 \geq \dots \geq \lambda_n \text{ with } \lim_{n \rightarrow \infty} \lambda_n = 0.$$

The corresponding set of eigenvectors $\{\varphi_n\}_{n \geq 1}$ forms a Hilbert basis of $L^2(\Omega)$ and

$$\varphi_1 > 0 \text{ on } \Omega \text{ and } \lambda_1 = \rho(L) \text{ the spectral radius of } L. \quad (2.1.7)$$

Note that in particular $\|\varphi_n\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1, \forall n$. Also, recall that the spectral radius, $\rho(L)$, does not depend on $p \in [1, \infty)$ as well as the eigenvectors $\varphi_n \in L^1(\Omega) \cap L^\infty(\Omega)$, for any $n \geq 1$. We refer to [29] for more details on the spectral properties of L .

Next, the existence of the endemic equilibrium, and consequently of a travelling wave connecting the disease free equilibrium to the endemic one, is related to the epidemic threshold \mathcal{R}_0 given by

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v}. \quad (2.1.8)$$

When $\mathcal{R}_0 \leq 1$ then the system does not admit non-trivial non-negative stationary state while when $\mathcal{R}_0 > 1$ it possesses a unique endemic equilibrium, given by

$$(U, V(\cdot), W(\cdot)) = (U^*, V^* \varphi_1(\cdot), W^* \varphi_1(\cdot)),$$

where

$$(U^*, V^*, W^*) = \left(\frac{\Lambda}{\mathcal{R}_0}, \frac{\mathcal{R}_0 - 1}{\lambda_1 \beta_1}, \frac{\mathcal{R}_0 - 1}{\beta_1} \right) \in \mathbb{R}^3, \quad (2.1.9)$$

and $\beta_1 = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_1(y) dy > 0$.

We also introduce

$$(U_*, V_*, W_*) = (\Lambda, 0, 0) \in \mathbb{R}^3, \quad (2.1.10)$$

so that the disease free equilibrium defined in (2.1.5) becomes $(U_*, V_* \varphi_1(\cdot), W_* \varphi_1(\cdot))$.

In order to investigate travelling wave solution for (2.1.4), we define a travelling wave, in a rather weak sense, as follows.

Definition 2.1.3. *An entire solution $(u(t, x), v(t, x, y), w(t, x, y))$ of (2.1.4) is said to be a travelling wave with speed $c > 0$ if it has the following form*

$$(u(t, x), v(t, x, y), w(t, x, y)) \equiv (U(\xi), V(\xi, y), W(\xi, y)) \text{ with } \xi = x + ct,$$

wherein (U, V, W) is referred to as the wave profile, and if (U, V, W) furthermore satisfies the following properties

(i) $U \in C^1(\mathbb{R}) \cap L^\infty(\mathbb{R})$, $(V, W) \in C^1(\mathbb{R}; L^1(\mathbb{R}^M)) \times C^2(\mathbb{R}; L^1(\mathbb{R}^M))$ and

$$\sup_{\xi \in \mathbb{R}} \left[\|V(\xi, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} + \|W(\xi, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} \right] < \infty;$$

(ii) $U > 0$ on \mathbb{R} , $V > 0$ and $W > 0$ on $\mathbb{R} \times \Omega$;

(iii) the profile (U, V, W) satisfies

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ V(\xi, y) \\ W(\xi, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U_* \\ V_* \varphi_1(\cdot) \\ W_* \varphi_1(\cdot) \end{pmatrix} \text{ in } \mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}^M) \times L^1(\mathbb{R}^M),$$

wherein (U_*, V_*, W_*) is defined in (2.1.10).

The above definition of travelling wave solutions is rather mild in the sense that we do not prescribe the behaviour of the profile as $\xi \rightarrow \infty$. Roughly speaking we will show in the sequel that if such a travelling wave does exist then $\mathcal{R}_0 > 1$ (see (2.1.8)) and it converges to the unique endemic equilibrium as $\xi \rightarrow \infty$. Here it is easy to check that any travelling profile (U, V, W) satisfies

$$V(\xi, y) = W(\xi, y) = 0, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}, \quad y \notin \Omega.$$

Hence in the above definition, one may consider $(U, W) \in C^1(\mathbb{R}; L^1(\Omega)) \times C^2(\mathbb{R}; L^1(\Omega))$ and replace \mathbb{R}^M by Ω .

Now according to the above definition, a travelling wave profile with speed $c > 0$ becomes a solution of the following problem

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - U(\xi) \int_{\Omega} \beta(z) W(\xi, z) dz, \\ c \frac{\partial}{\partial \xi} V(\xi, y) = U(\xi) W(\xi, y) - \mu_v V(\xi, y), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial \xi^2}\right) W(\xi, y) = L[V(\xi, \cdot)](y). \end{cases} \quad (2.1.11)$$

This integro-differential system of equations is posed for $\xi \in \mathbb{R}$, $y \in \Omega$ and supplemented together with the regularity, positivity and boundedness properties as stated in Definition 2.1.3 as well as the limit behaviour at $\xi = -\infty$:

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ V(\xi, y) \\ W(\xi, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U_* \\ V_* \varphi_1(\cdot) \\ W_* \varphi_1(\cdot) \end{pmatrix} \text{ in } \mathbb{R} \times L^1(\Omega) \times L^1(\Omega), \quad (2.1.12)$$

Note that the last equation in (2.1.11) also rewrites as follows

$$W(\xi, y) = \int_{\mathbb{R}} K(\xi - \xi') L[V(\xi', \cdot)](y) d\xi' \text{ with } K(\xi) = \frac{1}{2} e^{-|\xi|}. \quad (2.1.13)$$

In our analysis we shall make use of both formulations, either as the third equation in (2.1.11) or as the latter integral equation.

The study of travelling waves, and more generally spatial propagation, for spatially structured epidemic systems is an active interest subject since the last decades. The literature on this topic is very rich. Here we do not intend to provide an exhaustive

bibliography on the topic. We only give few references and, one may refer for instance to the work of Hosono and Ilyas [54] for the existence of wave solutions for a diffusive model without vital dynamics. We also refer to [20, 36, 55, 67, 100, 86] for studies of non-local versions (including non-local dispersal, age structure, time delay) for this model. We also refer to the survey paper of Ruan [85] and the references cited therein.

Spatial propagation for mutation selection problems have also been considered in the recent literature. One may for instance refer to Alfaro, Coville and Raoul [4] for the existence of travelling waves for some ecological models, and to Alfaro, Berestycki and Raoul [3] for the study of the spatial spread and adaptation for ecological population coupling spatial evolutionary with climate changes. We also refer to [11, 12, 76] for other aspects of front propagation (concentration, spatial spread) in ecological problems coupling spatial structure together with continuous phenotypic trait structure by using Hamilton-Jacobi framework.

There are also few works on spatial propagation in evolutionary epidemiology problems. And we refer the readers to the recent works of Griette and Raoul [49] and Girardin [46, 47] where the evolutionary part is modelled by discrete structures.

As mentioned above, in this work we study travelling wave solutions for (2.1.11)-(2.1.12). Here the mutation part is modelled by a continuous structure so that the system is infinite dimensional. In order to study travelling wave solutions for the above problem, one our main result, detailed in the next section, relies on a finite dimensional reduction. Roughly speaking, we shall show that any wave solution have a very simple shape so that the above infinite dimensional problem reduces to a fourth-dimensional ode system. This specific reduction allows us to obtain refined information on the wave profiles and it is used to study both the existence of solutions as well as the behaviour of the epidemic waves at $\xi = \infty$.

2.2 Main results

In this section we state and discuss the main results that will be proved in this manuscript. To that aim we first define the so-called minimal wave speed that will be denoted by c_* in the sequel. Its definition relies on a usual linear heuristic argument. Let (U, V, W) be a wave profile with speed $c > 0$. We assume that $(V, W) \rightarrow (0, 0)$ exponentially as $\xi \rightarrow -\infty$ and we use the ansatz

$$V(\xi, y) \approx e^{\lambda\xi}\phi(y) \text{ and } W(\xi, y) \approx e^{\lambda\xi}\psi(y) \text{ as } \xi \rightarrow -\infty,$$

with the exponential decay rate $\lambda > 0$ while $U(\xi) \approx \Lambda$ for $\xi \ll -1$. Here ϕ and ψ are two given positive function in $L^1(\Omega)$. Plugging this ansatz into the (V, W) -subsystem in (2.1.11) yields

$$\begin{cases} (c\lambda + \mu_v)\phi = \Lambda\psi, \\ (1 - \lambda^2)\psi = L\phi, \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} (c\lambda + \mu_v)\phi = \Lambda\psi, \\ \frac{1}{\Lambda}(1 - \lambda^2)(c\lambda + \mu_v)\phi = L\phi. \end{cases}$$

Since $\phi > 0$, Perron Frobenius theorem for compact, positive and irreducible operators in Banach lattice (see [75]) implies that

$$\phi = k\varphi_1 \text{ for some } k > 0 \text{ and } \frac{1}{\Lambda}(1 - \lambda^2)(c\lambda + \mu_v) = \lambda_1 = \rho(L).$$

Recalling the expression (2.1.8) of \mathcal{R}_0 , this allows us to define the function $\mathcal{K} = \mathcal{K}(c, \lambda)$ for $(c, \lambda) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$ as follows:

$$\mathcal{K}(c, \lambda) := (1 - \lambda^2)(c\lambda + \mu_v) - \mu_v \mathcal{R}_0. \quad (2.2.14)$$

Lemma 2.2.1. *The function \mathcal{K} enjoys the following properties when $\mathcal{R}_0 > 1$:*

- (i) *The function $\lambda \mapsto \mathcal{K}(c, \lambda)$ is concave on $[0, +\infty)$ for any $c > 0$ and reaches its maximum for $\lambda \in (0, 1)$.*
- (ii) *For all $c \in \mathbb{R}$, $\mathcal{K}(c, 0) < 0$ and $\mathcal{K}(c, 1) < 0$.*
- (iii) *The function $c \mapsto \mathcal{K}(c, \lambda)$ is strictly increasing for any $\lambda \in (0, 1)$. Moreover $\forall \lambda \geq 0$, $\mathcal{K}(0, \lambda) < 0$ and for any $\lambda \in (0, 1)$, $\lim_{c \rightarrow +\infty} \mathcal{K}(c, \lambda) = +\infty$.*

Proof. We have $\partial_\lambda^2 \mathcal{K}(c, \lambda) = -6c\lambda - 2\mu_v$ and

$$\forall c > 0, \partial_\lambda \mathcal{K}(c, 0) = c > 0 \text{ and } \partial_\lambda \mathcal{K}(c, 1) = -2c - 2\mu_v < 0,$$

then (i) follows. Properties (ii) and (iii) are straightforward. ■

This lemma allows us to define what we shall call the minimal wave speed when $\mathcal{R}_0 > 1$ as follows.

Definition 2.2.2 (Minimal wave speed c_\star). *When $\mathcal{R}_0 > 1$ we define $c_\star > 0$ by*

$$c_\star = \inf \{c > 0 : \exists \lambda > 0, \mathcal{K}(c, \lambda) = 0\} = \inf_{\lambda \in (0, 1)} \frac{\mu_v (\mathcal{R}_0 - 1 + \lambda^2)}{\lambda(1 - \lambda^2)}.$$

*In the sequel, this quantity $c_\star > 0$ is referred to as the **minimal wave speed**.*

Using the above definition we are now ready to state our main results. To that aim recall that the set of hypothesis 2.1.1 is satisfied throughout this note.

We start by expressing conditions on the epidemic threshold \mathcal{R}_0 and on the speed c for which no travelling wave solution exists.

Theorem 2.2.3 (Non existence). *The following non existence results hold true:*

- (i) *If $\mathcal{R}_0 \leq 1$ then Problem (2.1.4) does not have any travelling wave solution.*
- (ii) *If $\mathcal{R}_0 > 1$ then Problem (2.1.4) does not admit any travelling wave solution with wave speed $c \in (0, c_\star)$.*

Our next result is concerned with some qualitative properties of the travelling wave solutions for (2.1.4), when they exist, in the remaining case $\mathcal{R}_0 > 1$ with wave speed $c \geq c_\star$.

Theorem 2.2.4 (Qualitative properties). *Assume that $\mathcal{R}_0 > 1$. Let (U, V, W) be a travelling wave profile for some speed $c \geq c_\star$ according to Definition 2.1.3. Then there exist two smooth real functions $\hat{V} = \hat{V}(\xi) > 0$ and $\hat{W} = \hat{W}(\xi) > 0$ such that*

$$(i) \quad (V(\xi, y), W(\xi, y)) \equiv (\hat{V}(\xi)\varphi_1(y), \hat{W}(\xi)\varphi_1(y))$$

(ii) The function $(U(\xi), \hat{V}(\xi), \hat{W}(\xi))$ satisfies the following system of equations

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - \beta_1 U(\xi) \hat{W}(\xi), \\ c \frac{d}{d\xi} \hat{V}(\xi) = U(\xi) \hat{W}(\xi) - \mu_v \hat{V}(\xi), \\ \lambda_1 \hat{V}(\xi) + \left(\frac{d^2}{d\xi^2} - 1 \right) \hat{W}(\xi) = 0, \end{cases} \quad \xi \in \mathbb{R}, \quad (2.2.15)$$

and the limit behaviours at $\xi = \pm\infty$:

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ \hat{V}(\xi) \\ \hat{W}(\xi) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Lambda \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad \lim_{\xi \rightarrow \infty} \begin{pmatrix} U(\xi) \\ \hat{V}(\xi) \\ \hat{W}(\xi) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} U^* \\ V^* \\ W^* \end{pmatrix}, \quad (2.2.16)$$

wherein the positive steady state (U^*, V^*, W^*) is defined in (2.1.9). In (2.2.15) above, $\lambda_1 = \rho(L)$ and we have set $\beta_1 = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_1(y) dy > 0$.

The above result shows that the wave profiles of (2.1.4) have a simple shape and that the investigation of such special solutions reduces to the study of Problem (2.2.15)-(2.2.16) with $\mathcal{R}_0 > 1$ and for wave speed $c \geq c_*$. The existence of solutions for this reduced system of equations is ensured by our next result.

Theorem 2.2.5 (Existence of travelling wave solutions for $c \geq c_*$). *Assume that $\mathcal{R}_0 > 1$. Then for each wave speed $c \geq c_*$, Problem (2.2.15)-(2.2.16) admits – at least – a positive solution.*

The proof of these results is based on the projection of the travelling profile (V, W) on the eigenvectors (φ_n) of the linear operator L . Thus, we consider for each $n \geq 1$ the functions V_n and W_n defined by

$$(V_n, W_n)(\xi) = \int_{\Omega} (V, W)(\xi, y) \varphi_n(y) dy, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}, \quad (2.2.17)$$

then (U, V_n, W_n) satisfy the following infinite system of ode's for $n \geq 1$

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - U(\xi) \sum_{n=1}^{\infty} \beta_n W_n(\xi), \\ c \frac{d}{d\xi} V_n(\xi) = U(\xi) W_n(\xi) - \mu_v V_n(\xi), \\ \left(1 - \frac{d^2}{d\xi^2} \right) W_n(\xi) = \lambda_n V_n(\xi), \end{cases} \quad (2.2.18)$$

and $\beta_n = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) \varphi_n(y) dy$.

When $\beta_n \geq 0$, $V_n \geq 0$ and $W_n \geq 0$, this system of equations can be viewed as a consumer-resources problem. Here U stands for the single resource while the V_n -components

stand for the consumers competing for the single resource U . In that sense, the simple structure for the wave solutions stated in Theorem 2.2.4 is not surprising since the V_1 -component corresponds to the strongest one ($\lambda_1 > \lambda_n$ for all $n \geq 2$). This ecological behaviour is usually referred to as the competitive exclusion principle. We refer to [57] and the references therein for the studies of such a phenomenon for a large class of ode systems arising in biology.

However, in the context of this work, the situation is somehow different since the (V_n, W_n) -components do not correspond to populations' densities and they may change sign since the eigenvectors φ_n , for $n \geq 2$, do not have a constant sign. For the same reason, the coefficients β_n , with $n \geq 2$, are not necessarily non-negative. The lack of positivity for the components implies new difficulties that are, in particular, overcome in this work.

This article is organized as follows. We start with some preliminaries followed by the proof of Theorem 2.2.3 in Section 3. In particular we state and prove a key property that will be used throughout the article, see Theorem 2.3.3 hereafter, for the persistence behaviour of the component (V_1, W_1) in suitable "moving frames".

Next, Section 4 is devoted to the proof of Theorem 2.2.4. For this, we describe the asymptotic behaviour of (V_1, W_1) near $-\infty$. This allows to prove that $(V_n, W_n) \equiv (0, 0)$ for $n \geq 2$ by using suitable comparison arguments, which implies Theorem 2.2.4 (i). Next, Theorem 2.2.4 (ii) is proved by using Theorem 2.3.3 and a Lyapunov like argument.

Finally in Section 5 we prove Theorem 2.2.5. This proof follows from a suitable fixed point argument in the case $c > c_*$, while the case $c = c_*$ is handled by using a limiting procedure, letting $c \rightarrow c_*$, and Lyapunov like arguments again.

2.3 Proof of Theorem 2.2.3

This section is devoted to the proof of the non existence result stated in Theorem 2.2.3. In section 3.1 we start with some preliminaries on the general properties of the travelling wave solutions and we prove an important persistence like property stated in Theorem 2.3.3 that will be used again for the proof of Theorem 2.2.4, in particular Theorem 2.2.3 (ii) is a direct consequence of Theorem 2.3.3. Then in section 3.2 we prove Theorem 2.2.3 (i).

2.3.1 Preliminaries

We start this section with some general properties stated in Lemma 2.3.1 for the travelling wave profile (U, V, W) . In particular we prove regularity and compactness results.

Next, using this lemma we are able to prove Theorem 2.3.3 which is a strong persistence property for (V_1, W_1) in some moving frames. The proof is based on the construction of a subsolution inspired by [69] for some parabolic equation, see Lemma 2.3.7, together with persistence arguments and a separation property on the set of profile translates defined in (2.3.21).

Lemma 2.3.1. *Let $c > 0$ be given and (U, V, W) be a travelling wave profile – according to Definition 2.1.3 – with wave speed c . Then the following holds true:*

- (i) *there exists $\varepsilon > 0$ such that the function U satisfies $\varepsilon \leq U(\xi) \leq \Lambda$ for all $\xi \in \mathbb{R}$;*

(ii) the functions V and W satisfy

$$\begin{aligned} V &\in C^1(\mathbb{R}; L^p(\mathbb{R}^M)) \cap L^\infty(\mathbb{R}; L^\infty(\mathbb{R}^M)) \text{ for all } p \in [1, \infty), \\ W &\in C^2(\mathbb{R}; L^p(\mathbb{R}^M)) \cap L^\infty(\mathbb{R}; L^\infty(\mathbb{R}^M)) \text{ for all } p \in [1, \infty); \end{aligned}$$

(iii) for each $p \in [1, \infty)$ the sets $\{y \mapsto V(\xi, y), \xi \in \mathbb{R}\}$ and $\{y \mapsto W(\xi, y), \xi \in \mathbb{R}\}$ are relatively compact in $L^p(\Omega)$.

Proof. We first prove (i). To do so note that, since $W \geq 0$, U satisfies

$$c \frac{d}{d\xi} U(\xi) \leq \Lambda - U(\xi), \quad \forall \xi \in \mathbb{R}.$$

Hence it readily follows that $U(\xi) \leq \Lambda$ for any $\xi \in \mathbb{R}$. Next U satisfies

$$c \frac{d}{d\xi} U(\xi) \geq \Lambda - U(\xi) [1 + M] \text{ with } M := \|\beta\|_\infty \sup_{\xi \in \mathbb{R}} \|W(\xi, \cdot)\|_{L^1(\Omega)}.$$

Thus $U(\xi) \geq \varepsilon := \frac{\Lambda}{1+M}$ for all $\xi \in \mathbb{R}$.

For (ii), note that since $V \in C^1(\mathbb{R}; L^1(\Omega)) \cap L^\infty(\mathbb{R}; L^1(\Omega))$ then, since $J \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M)$, $\xi \mapsto L[V(\xi, \cdot)]$ belongs to $C^1(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ and $L^\infty(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$. Next from (2.1.13), it follows that W belongs to $C^2(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ and $L^\infty(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$. From the V -equation of (2.1.11) we furthermore obtain

$$\frac{\partial}{\partial \xi} \left[V(\xi, y) e^{\frac{\mu v \xi}{c}} \right] = \frac{U(\xi)}{c} W(\xi, y) e^{\frac{\mu v \xi}{c}}$$

and integrating the latter equation from $-\infty$ to ξ yields

$$V(\xi, y) = \int_{-\infty}^{\xi} \frac{U(\xi')}{c} W(\xi', y) e^{\frac{\mu v (\xi' - \xi)}{c}} d\xi'. \quad (2.3.19)$$

and it follows that V belongs to $C^1(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ and $L^\infty(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$.

To prove (iii) we apply Frechet-Kolmogorov theorem. To that aim fix $p \in [1, \infty)$ and let us first show that $\{L[V(\xi, \cdot)], \xi \in \mathbb{R}\}$ is relatively compact in $L^p(\mathbb{R}^M)$. Note first that since $L[V(\xi, \cdot)](y) = 0$ for $y \notin \Omega$ and Ω is bounded, it is sufficient to show that

$$\lim_{h \rightarrow 0} \|L[V(\xi, \cdot)](\cdot + h) - L[V(\xi, \cdot)]\|_{L^p(\mathbb{R}^M)} = 0 \text{ uniformly for } \xi \in \mathbb{R}. \quad (2.3.20)$$

To see this, note that one has, for all $\xi \in \mathbb{R}$ and $y \in \mathbb{R}^M$,

$$\begin{aligned} &L[V(\xi, \cdot)](y + h) - L[V(\xi, \cdot)](y) \\ &= [\Theta(y + h) - \Theta(y)] \int_{\mathbb{R}^M} J(y + h - y') \Theta(y') V(\xi, y') dy' \\ &\quad - \Theta(y) \int_{\mathbb{R}^M} [J(y - y') - J(y + h - y')] \Theta(y') V(\xi, y') dy'. \end{aligned}$$

Hence, using Young inequality, one obtains

$$\begin{aligned} &\|L[V(\xi, \cdot)](\cdot + h) - L[V(\xi, \cdot)]\|_{L^p(\mathbb{R}^M)} \\ &\leq \|\Theta(\cdot + h) - \Theta(\cdot)\|_{L^p} \|\Theta\|_{L^\infty} \|J\|_{L^\infty} \sup_{\xi \in \mathbb{R}} \|V(\xi, \cdot)\|_{L^1} \\ &\quad + \|\Theta\|_{L^\infty}^2 \|J(\cdot) - J(\cdot + h)\|_{L^p} \sup_{\xi \in \mathbb{R}} \|V(\xi, \cdot)\|_{L^1}. \end{aligned}$$

Because of the continuity of translation in $L^p(\mathbb{R}^M)$, (2.3.20) follows and the family $\{L[V(\xi, \cdot)], \xi \in \mathbb{R}\}$ is relatively compact in $L^p(\mathbb{R}^M)$. From this, it readily follows, using (2.1.13), that $\{W(\xi, \cdot), \xi \in \mathbb{R}\}$ is relatively compact in $L^p(\mathbb{R}^M)$ and thus in $L^p(\Omega)$. Formula (2.3.19) allows us to conclude the same compactness property for the family $\{V(\xi, \cdot), \xi \in \mathbb{R}\}$. This completes the proof of the lemma. \blacksquare

Remark 2.3.2. *Because of the above lemma and since the family of functions $\{\xi \mapsto (V(\xi + s, \cdot), W(\xi + s, \cdot)), s \in \mathbb{R}\}$ is equi-continuous on the compact sets with values in $L^p(\Omega) \times L^p(\Omega)$, for any $p \in [1, \infty)$, it follows from Arzela-Ascoli theorem that the family $\{\xi \mapsto (U(\xi + s), V(\xi + s, \cdot), W(\xi + s, \cdot)), s \in \mathbb{R}\}$ is relatively compact in $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega)) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$.*

The regularity and compactness properties described in the above lemma and remark will be useful for proving our main key theorem below.

Theorem 2.3.3. *Assume that $\mathcal{R}_0 > 1$. Let $c_0 > 0$ be given and let (U, V, W) be a travelling wave profile with speed $c_0 > 0$. Define $V_1 = V_1(\xi) > 0$ and $W_1 = W_1(\xi)$ by*

$$V_1(\xi) := \int_{\mathbb{R}^M} V(\xi, y) \varphi_1(y) dy \text{ and } W_1(\xi) := \int_{\mathbb{R}^M} W(\xi, y) \varphi_1(y) dy.$$

Then, for all $c \in (0, c_*)$, one has

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c_0 - c)t) > 0 \text{ and } \liminf_{t \rightarrow \infty} W_1((c_0 - c)t) > 0.$$

Remark 2.3.4. *As it will be clear from our proof below, the above theorem remains valid when (U, V, W) is a travelling wave profile according to Definition 2.1.3 (i)–(ii). Property (iii) is not needed for this theorem.*

Theorem 2.3.3 has the following corollary

Corollary 2.3.5. *Assume that $\mathcal{R}_0 > 1$, then*

- (a) *Theorem 2.1.11 (ii) holds true: there is no travelling wave solution with wave speed $c \in (0, c_*)$.*
- (b) *If $c > c_*$, then the travelling wave profile satisfies*

$$\liminf_{\xi \rightarrow \infty} V_1(\xi) > 0 \text{ and } \liminf_{\xi \rightarrow \infty} W_1(\xi) > 0.$$

Proof of Corollary 2.3.5. To prove (a), let us argue by contradiction by assuming that there exists a wave profile (U, V, W) with a speed $c \in (0, c_*)$. On the one hand, recall that due to Definition 2.1.3, one has

$$V_1(\xi) := \int_{\Omega} V(\xi, y) \varphi_1(y) dy \rightarrow 0 \text{ as } \xi \rightarrow -\infty.$$

On the other hand, choose $c' \in (c, c_*)$. Then Theorem 2.3.3 ensures that

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c - c')t) = \liminf_{\xi \rightarrow -\infty} V_1(\xi) > 0,$$

a contradiction that completes the proof of (a).

Next to prove (b), we choose $c' \in (0, c_*)$ and applying Theorem 2.3.3 we get as $c > c_* > c'$,

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c - c')t) > 0 \text{ and } \liminf_{t \rightarrow \infty} W_1((c - c')t) > 0,$$

and the result follows. \blacksquare

We now prove Theorem 2.3.3.

Proof of Theorem 2.3.3. As the theorem is obvious for $c = c_0$, we assume in the sequel that $c \neq c_0$.

Before going to the proof of this theorem let us introduce some useful notations and remarks that will be used along this proof. According to Remark 2.3.2 we define the set of the translates of (U, V, W) as follows

$$\mathcal{T} = \text{cl} \{ (U(s + \cdot), V(s + \cdot, \cdot), W(s + \cdot, \cdot)) : s \in \mathbb{R} \}, \quad (2.3.21)$$

where cl denotes the closure with respect to the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^1(\Omega)) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^1(\Omega))$. Recall that this set is also compact for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega)) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$. In other words one has

$(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T} \iff$ there exists a sequence $(\xi_n)_{n \geq 0}$ such that

$$(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) = \lim_{n \rightarrow \infty} (U(\xi_n + \cdot), V(\xi_n + \cdot, \cdot), W(\xi_n + \cdot, \cdot)),$$

for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega)) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$.

Now it is easy to check that the above convergence also holds true for the stronger topology of $C_{\text{loc}}^1(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}^1(\mathbb{R}; L^p(\Omega)) \times C_{\text{loc}}^2(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$ for any $p \in [1, \infty)$. Furthermore, any limit point $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T}$ is a non-negative solution of (2.1.11) in which we have set $c = c_0$.

As a consequence we obtain that, for any $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T}$, it holds that:

$$\begin{aligned} & \text{either } (\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \equiv (\Lambda, 0, 0), \\ & \text{or, } \int_{\Omega} \tilde{V}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy > 0 \text{ and } \int_{\Omega} \tilde{W}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R}. \end{aligned} \quad (2.3.22)$$

The above separation property readily follows from the fact that the non-negative functions

$$\tilde{V}_1 := \int_{\Omega} \tilde{V}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy \text{ and } \tilde{W}_1 := \int_{\Omega} \tilde{W}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy,$$

satisfy the following system of equations

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} \tilde{V}_1(\xi) = \tilde{U}(\xi) \tilde{W}_1(\xi) - \mu_v \tilde{V}_1(\xi), \\ \lambda_1 \tilde{V}_1(\xi) + \left(\frac{d^2}{d\xi^2} - 1 \right) \tilde{W}_1(\xi) = 0, \end{cases} \quad \xi \in \mathbb{R},$$

with $\inf\{\tilde{U}(\xi), \xi \in \mathbb{R}\} > 0$.

Hence one gets $\mathcal{T} = \{(\Lambda, 0, 0)\} \cup \mathcal{H}$ where the set \mathcal{H} denotes the set of non-trivial (positive) limit points, that is

$$\begin{aligned} \mathcal{H} &= \{ (\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T}, (\tilde{V}, \tilde{W}) \neq (0, 0) \} \\ &= \left\{ (\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T}, \int_{\Omega} \tilde{V}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy > 0 \text{ and } \int_{\Omega} \tilde{W}(\cdot, y) \varphi_1(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R} \right\}. \end{aligned}$$

We now turn to the proof of Theorem 2.3.3. This proof will follow different steps and we start with a technical lemma that will be used in the sequel to construct a suitable estimate from below. Recall that K , the fundamental solution of the second order operator $(1 - \frac{d^2}{dx^2})$, is given by

$$K(x) = \frac{1}{2}e^{-|x|}, \quad \forall x \in \mathbb{R}.$$

Now we fix $c \in (0, c_*)$. And recall that $\mathcal{R}_0 > 1$. Hence, due to Lemma 2.2.1, as $c < c_*$ we have $\sup_{\lambda \geq 0} \mathcal{K}(\lambda, c) < 0$. Then fix $\varepsilon > 0$ small enough such that

$$\max_{\lambda \in [0, 1]} \left((1 - \lambda^2) (c\lambda + \mu_v) - \mu_v \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \right) < 0, \quad (2.3.23)$$

Define for $R > 0$ the operator

$$Q_R[\varphi](x) := -c\varphi'(x) + \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R}^R K(x - y)\varphi(y)dy - \mu_v \varphi(x).$$

Then the following lemma holds true:

Lemma 2.3.6. *For $\alpha \in (-1, 1)$ define*

$$\varphi_{R, \alpha}(x) := e^{\alpha x} \cos\left(\frac{\pi x}{2R}\right), \quad \forall x \in (-R, R).$$

There exist some positive constants M_0 and R_0 such that

$$\forall R > R_0, \exists \alpha_R > 0, \forall x \in (-R, R), Q_R[\varphi_{R, \alpha_R}](x) \geq M_0 \varphi_{R, \alpha_R}(x). \quad (2.3.24)$$

The proof of this lemma is inspired from [69].

Proof. Let $\lambda_R = \alpha + i\frac{\pi}{2R}$ and $\Lambda_\varepsilon = (1 - \varepsilon)\Lambda$ then

$$Q_R[\varphi_{R, \alpha}](x) = \operatorname{Re} \left\{ e^{\lambda_R x} (-c\lambda_R - \mu_v) + \lambda_1 \Lambda_\varepsilon \int_{\mathbb{R}} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy \right. \\ \left. - \lambda_1 \Lambda_\varepsilon \int_{|y| > R} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy \right\},$$

and as $\int_{\mathbb{R}} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy = (1 - \lambda_R^2)^{-1} e^{\lambda_R x}$, we have

$$Q_R[\varphi_{R, \alpha}](x) = \operatorname{Re} \left\{ e^{\lambda_R x} \left(-c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right) - \lambda_1 \Lambda_\varepsilon \int_{|y| > R} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy \right\}$$

Now we explicitly compute the last term in the brackets above, firstly

$$\begin{aligned} \operatorname{Re} \left\{ \int_R^{+\infty} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy \right\} &= \frac{e^x}{2} \operatorname{Re} \left\{ \int_R^{+\infty} e^{(\lambda_R - 1)y} dy \right\} \\ &= \frac{e^x}{2} \operatorname{Re} \left\{ \frac{e^{R(\lambda_R - 1)}}{1 - \lambda_R} \right\} \\ &= \frac{e^{x + (\alpha - 1)R}}{2} \operatorname{Re} \left\{ \frac{i}{1 - \lambda_R} \right\}, \end{aligned}$$

hence

$$\operatorname{Re} \left\{ \frac{i}{1 - \lambda_R} \right\} = -\frac{2\pi R}{4R^2(1 - \alpha)^2 + \pi^2} < 0$$

Next we similarly have

$$\operatorname{Re} \left\{ \int_{-\infty}^{-R} K(x - y)e^{\lambda_R y} dy \right\} = -\frac{2\pi R}{4R^2(1 + \alpha)^2 + \pi^2} < 0$$

Therefore

$$\begin{aligned} Q_R[\varphi_{R,\alpha}](x) &\geq \operatorname{Re} \left\{ e^{\lambda_R x} \left(-c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right) \right\} \\ &= e^{\alpha x} \cos\left(\frac{\pi x}{2R}\right) \operatorname{Re} \left\{ -c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right\} \\ &\quad - e^{\alpha x} \sin\left(\frac{\pi x}{2R}\right) \operatorname{Im} \left\{ -c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right\} \end{aligned}$$

Now we claim that there exists $\alpha_0 \in (0, 1)$ such that for all R large enough, there exists $\alpha_R \in (0, 1)$ such that $\lim_{R \rightarrow +\infty} \alpha_R = \alpha_0$ and

$$\operatorname{Im} \left\{ -c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right\} = 0.$$

Indeed, one readily computes that

$$\operatorname{Im} \left\{ -c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right\} = -\frac{c\pi}{2R} + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon \pi}{R} \frac{\alpha}{(1 - \alpha^2 + \frac{\pi^2}{4R^2})^2 + \frac{\pi^2 \alpha^2}{R^2}}$$

Next let $y = \frac{\pi}{2R}$ and $F(\alpha, y) := -c + \frac{2\lambda_1 \Lambda_\varepsilon \alpha}{(1 - \alpha^2 + y^2)^2 + 4y^2 \alpha^2}$, then

$$\operatorname{Im} \left\{ -c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right\} = \frac{\pi}{2R} F(\alpha, y)$$

The equation $F(\alpha, 0) = 0$ possesses a unique solution $\alpha_0 \in (0, 1)$. It is easy to check that $\partial_\alpha F(\alpha_0, 0) \neq 0$ so that, thanks to the implicit function theorem, there is a branch of solutions $\alpha(y) \in (0, 1)$ close to α_0 for all y small enough. We set $\alpha_R = \alpha(1/R)$ and the claim is proved.

Finally let $G(\alpha_R, R) := \operatorname{Re} \left\{ \left(-c\lambda_R - \mu_v + \frac{\lambda_1 \Lambda_\varepsilon}{1 - \lambda_R^2} \right) \right\}$, then due to (2.3.23)

$$\lim_{R \rightarrow +\infty} G(\alpha_R, R) = -\frac{1}{1 - \alpha_0^2} \left((c\alpha_0 + \mu_v)(1 - \alpha_0^2) - \lambda_1 \Lambda_\varepsilon \right) > 0,$$

and this leads to (2.3.24) for R large enough and concludes the Lemma 2.3.6. \blacksquare

Now we continue this section with the following important lemma.

Lemma 2.3.7. *For any $c \in (0, c_*)$ there exists $\varepsilon > 0$ such that for any $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$ it holds that*

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \tilde{V}_1((c_0 - c)t) \geq \varepsilon, \quad \text{and} \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} \tilde{W}_1((c_0 - c)t) \geq \varepsilon,$$

wherein we have set, for $\xi \in \mathbb{R}$,

$$\tilde{V}_1(\xi) = \int_{\Omega} \tilde{V}(\xi, y) \varphi_1(y) dy \quad \text{and} \quad \tilde{W}_1(\xi) = \int_{\Omega} \tilde{W}(\xi, y) \varphi_1(y) dy.$$

Proof. To prove this lemma fix $c \in (0, c_*)$ and we split our arguments into two parts. In a first step, we shall show that the above statement holds for \tilde{W}_1 and, in the second, we shall prove it for \tilde{V}_1 .

First step: As mentioned above, in this first step, let us prove that there exists $\varepsilon > 0$ such that for any $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$ it holds that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \tilde{W}_1((c_0 - c)t) \geq \varepsilon.$$

To do so, we argue by contradiction by assuming that there exists a sequence $(U^n, V^n, W^n) \in \mathcal{H}$ such that

$$\forall n \in \mathbb{N}^*, \limsup_{t \rightarrow +\infty} W_1^n((c_0 - c)t) \leq \varepsilon_n, \text{ with } 0 < \varepsilon_n < \frac{1}{n}. \quad (2.3.25)$$

Here the sequence of functions V_1^n and W_1^n are defined, for any $n \geq 0$ and for $\xi \in \mathbb{R}$, by

$$V_1^n(\xi) = \int_{\Omega} V^n(\xi, y) \varphi_1(y) dy \text{ and } W_1^n(\xi) = \int_{\Omega} W^n(\xi, y) \varphi_1(y) dy.$$

In particular, the above condition means that there exists a sequence $(t_n)_{n \geq 1}$ with $t_n \rightarrow \infty$ as $n \rightarrow \infty$ such that

$$\forall n \in \mathbb{N}^*, \forall t \geq 0, W_1^n((c_0 - c)(t_n + t)) \leq \varepsilon_n. \quad (2.3.26)$$

Now let us show that, up a sub-sequence, one has

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (V_1^n, W_1^n)(x + (c_0 - c)(t_n + t)) = (0, 0), \quad (2.3.27)$$

uniformly for $t \geq 0$ and locally uniformly for $x \in \mathbb{R}$.

To do so, we argue by contradiction by assuming that there exist a bounded sequence $(x_n)_{n \geq 1} \subset \mathbb{R}$ with $x_n \rightarrow x_\infty \in \mathbb{R}$ as $n \rightarrow \infty$ and a sequence of positive number $(s_n)_{n \geq 1}$ such that

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} [V_1^n(\xi_n + x_n) + W_1^n(\xi_n + x_n)] > 0 \text{ with } \xi_n = (c_0 - c)(t_n + s_n). \quad (2.3.28)$$

Set

$$(\tilde{U}^n(x), \tilde{V}^n(x, \cdot), \tilde{W}^n(x, \cdot)) := (U^n(\xi_n + x), V^n(\xi_n + x, \cdot), W^n(\xi_n + x, \cdot)),$$

so that $(\tilde{U}^n, \tilde{V}^n, \tilde{W}^n) \in \mathcal{H} \subset \mathcal{T}$, $\forall n \geq 1$. Since \mathcal{T} is compact, one may assume that, for any $p \geq 1$,

$$(\tilde{U}^n, \tilde{V}^n, \tilde{W}^n) \rightarrow (\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T},$$

for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega)) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}; L^p(\Omega))$. Next, on the one hand, (2.3.26) ensures that

$$\int_{\Omega} \tilde{W}(0, y) \varphi_1(y) dy = 0.$$

Since $\varphi_1(y) > 0$ on Ω this means that $\tilde{W}(0, y) = 0$ on Ω and thus that $(\tilde{V}, \tilde{W}) \equiv (0, 0)$. On the other hand, (2.3.28) ensures that

$$\int_{\Omega} \tilde{W}(x_\infty, y) \varphi_1(y) dy + \int_{\Omega} \tilde{V}(x_\infty, y) \varphi_1(y) dy > 0,$$

a contradiction and (2.3.27) follows.

Using the same argument we also obtain that, possibly along a sub-sequence, one has

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (V^n, W^n)(x + (c_0 - c)(t_n + t), y) = (0, 0),$$

uniformly for $t \geq 0$ and locally uniformly for $x \in \mathbb{R}$ with values in $L^p(\Omega)$ for any $p \geq 1$ while

$$\lim_{n \rightarrow \infty} U^n(x + (c_0 - c)(t_n + t)) = \Lambda, \quad (2.3.29)$$

uniformly for $t \geq 0$ and locally uniformly for $x \in \mathbb{R}$.

With this last estimate and equipped with Lemma 2.3.6 we are able to complete the proof of Lemma 2.3.7. Fix $\varepsilon > 0$ as in (2.3.23). Fix $R > R_0$ large enough where R_0 is the value provided by Lemma 2.3.6. Using (2.3.29), there exists n_0 large enough such that, setting $\xi_0 := (c_0 - c)t_{n_0}$,

$$U^{n_0}(x + (c_0 - c)t + \xi_0) \geq \Lambda(1 - \varepsilon), \quad \forall t \geq 0, x \in [-R, R]. \quad (2.3.30)$$

Now set

$$\begin{aligned} v(t, x) &:= \int_{\Omega} V^{n_0}(x + (c_0 - c)t + \xi_0, y) \varphi_1(y) dy, \\ w(t, x) &= \int_{\Omega} W^{n_0}(x + (c_0 - c)t + \xi_0, y) \varphi_1(y) dy, \end{aligned}$$

and let us observe that $v > 0$ and $w > 0$ satisfies the system of equations

$$\begin{cases} \left(\frac{\partial}{\partial t} + c \frac{\partial}{\partial x} \right) v(t, x) = U_{n_0}(x + (c_0 - c)t + \xi_0) w(t, x) - \mu_v v(t, x), \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2} \right) w(t, x) = \lambda_1 v(t, x) \Leftrightarrow w(t, \cdot) = \lambda_1 K * v(t, \cdot). \end{cases}$$

As a consequence of (2.3.30), we obtain that the function $v > 0$ satisfies

$$\partial_t v(t, x) - Q_R[v(t, \cdot)](x) \geq 0, \quad \forall t \geq 0, x \in [-R, R], \quad (2.3.31)$$

where Q_R is defined in Lemma 2.3.6. On the other hand, since $v(0, x) > 0$, there exists η small enough such that

$$\forall x \in (-R, R), v(0, x) \geq \eta \psi(0, x),$$

wherein we have set (see Lemma 2.3.6)

$$\psi_R(t, x) = \begin{cases} e^{M_0 t} \varphi_{R, \alpha(R)}(x), & \text{if } x \in (-R, R), \\ 0, & \text{otherwise.} \end{cases}$$

Thanks to Lemma 2.3.6 and (2.3.31), we readily obtain, due to the comparison principle, that

$$\forall x \in \mathbb{R}, \forall t \geq 0, \tilde{v}(t, x) \geq \eta \psi_R(t, x),$$

and it follows that $v(t, 0) \rightarrow \infty$ as $t \rightarrow \infty$. This contradicts the boundedness of the travelling wave profile (U, V, W) . This completes the proof of the first step.

Second step: Now we establish that the property for \tilde{W}_1 proved in the first step also holds for \tilde{V}_1 , namely there exists $\varepsilon > 0$ such that for any $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$ it holds that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \tilde{V}_1((c_0 - c)t) \geq \varepsilon.$$

The proof of this statement is similar to the one of the first step and it is thus omitted. This completes the proof of the lemma. \blacksquare

Equipped with Lemma 2.3.7 we are able to complete the proof of the theorem.

Here again we split the argument into two parts. We first start with V_1 . The proof for W_1 is similar and thus will be omitted.

To consider the uniform positivity for V_1 , we again argue by contradiction by assuming that

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} V_1((c - c_0)t) = 0.$$

Thanks to Lemma 2.3.7, there exists $\varepsilon > 0$ such that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} V_1((c - c_0)t) \geq \varepsilon, \quad (2.3.32)$$

therefore there exist a sequence $(t_n)_{n \geq 1}$, that tends to ∞ as $n \rightarrow \infty$, and a sequence $(h_n)_{n \geq 1} \subset (0, \infty)$ such that, for any $n \geq 1$,

$$\begin{cases} V_1((c_0 - c)t_n) = \frac{\varepsilon}{2}, \\ V_1((c_0 - c)t) \leq \frac{\varepsilon}{2}, \quad \forall t \in [t_n, t_n + h_n], \\ V_1((c_0 - c)(t_n + h_n)) \leq \frac{1}{n}, \end{cases} \quad (2.3.33)$$

next, let us define, setting $\xi_n = (c - c_0)t_n$, the sequence of functions

$$U^n(\xi) = U(\xi_n + \xi), \quad V^n(\xi, y) = V(\xi_n + \xi, y), \quad W^n(\xi, y) = W(\xi_n + \xi, y),$$

as well as $V_1^n = V_1^n(\xi)$ and $W_1^n = W_1^n(\xi)$ by

$$(V_1^n, W_1^n)(\xi) = \int_{\Omega} (V^n, W^n)(\xi, y) \varphi_1(y) dy.$$

Due to the compactness properties derived in Lemma 2.3.1, possibly along a sub-sequence, one has

$$\begin{aligned} (U^n, V^n, W^n) &\rightarrow (\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{T}, \text{ locally uniformly,} \\ (V_1^n, W_1^n) &\rightarrow (\tilde{V}_1, \tilde{W}_1), \text{ locally uniformly,} \end{aligned}$$

with \tilde{V}_1 and \tilde{W}_1 defined similarly as V_1^n and W_1^n with \tilde{V} and \tilde{W} respectively. Observe the first condition in (2.3.33) ensures that $\tilde{V}_1(0) = \varepsilon/2$ so that $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$.

One may also observe that the sequence of positive number (h_n) arising in (2.3.33) is unbounded. Indeed, if (h_n) were bounded then $h_n \rightarrow h_\infty \geq 0$ along a suitable sub-sequence and the last condition in (2.3.33) ensures that $\tilde{V}_1((c - c_0)h_\infty) = 0$, a contradiction

with $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$.

As a consequence, one may assume, possibly along a sub-sequence, that $h_n \rightarrow \infty$ as $n \rightarrow \infty$ and the second condition in (2.3.33) implies that

$$\tilde{V}_1((c - c_0)t) \leq \frac{\varepsilon}{2}, \quad \forall t \geq 0.$$

And, since $(\tilde{U}, \tilde{V}, \tilde{W}) \in \mathcal{H}$, this contradicts Lemma 2.3.7 and completes the proof of the theorem for the V -component.

As mentioned above, the proof of the property for the W -component is similar and omitted. This completes the proof of Theorem 2.3.3. ■

2.3.2 End of the proof of Theorem 2.2.3

Theorem 2.2.3 (ii) has already been proved thanks to Corollary 2.3.5. It remains to prove Theorem 2.2.3 (i).

We assume that $\mathcal{R}_0 \leq 1$. Let (U, V, W) be a wave profile with speed $c > 0$. Let us show that the profile is trivial, namely $(U, V, W) = (\Lambda, 0, 0)$. To do so, set

$$(V_1, W_1)(\xi) := \int_{\Omega} (V, W)(\xi, y) \varphi_1(y) dy, \quad \xi \in \mathbb{R},$$

and recall that V_1 satisfies

$$c \frac{d}{d\xi} V_1(\xi) = \lambda_1 U(\xi) \int_{\mathbb{R}} K(\xi - \xi') V_1(\xi') d\xi' - \mu_v V_1(\xi),$$

with K defined in (2.1.13) and that $U(\xi) \leq \Lambda$. Consider a sequence $(\xi_n)_{n \geq 0}$ such that

$$V_1(\xi_n) \rightarrow \sup_{\mathbb{R}} V_1 \text{ as } n \rightarrow \infty,$$

as well as the shifted functions $U^n(\xi) := U(\xi + \xi_n)$, $V_1^n(\xi) := V_1(\xi_n + \xi)$, and $(V^n, W^n)(\xi, y) := (V, W)(\xi + \xi_n, y)$. Possibly along a sub-sequence, one may assume that

$$U^n(\xi) \rightarrow U_{\infty}(\xi) \text{ and } V_1^n(\xi) \rightarrow V_{1,\infty}(\xi),$$

for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R})$ and $C_{\text{loc}}(\mathbb{R})$ while

$$(V^n, W^n)(\xi, y) \rightarrow (V_{\infty}, W_{\infty})(\xi, y) \text{ in } C_{\text{loc}}(\mathbb{R}, L^p(\Omega)) \text{ for } p \geq 1.$$

Now note that the function $V_{1,\infty}$ satisfies the equation

$$c \frac{d}{d\xi} V_{1,\infty}(\xi) = \lambda_1 U_{\infty}(\xi) \int_{\mathbb{R}} K(\xi - \xi') V_{1,\infty}(\xi') d\xi' - \mu_v V_{1,\infty}(\xi), \quad (2.3.34)$$

together with $U_{\infty} \leq \Lambda$ and $V_{1,\infty}(0) = \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty}$. Taking $\xi = 0$ into the above limit equation yields

$$\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} = \frac{\lambda_1}{\mu_v} U_{\infty}(0) \int_{\mathbb{R}} K(\xi') V_{1,\infty}(\xi') d\xi' \leq \mathcal{R}_0 \int_{\mathbb{R}} K(\xi') V_{1,\infty}(\xi') d\xi',$$

that also rewrites, since $\int_{\mathbb{R}} K(\xi') d\xi' = 1$, as

$$\mathcal{R}_0 \int_{\mathbb{R}} K(\xi') \left[\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} - V_{1,\infty}(\xi') \right] d\xi' + (1 - \mathcal{R}_0) \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} \leq 0.$$

If $\mathcal{R}_0 < 1$ then $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} = 0$ and then $\sup_{\mathbb{R}} V = 0$ and $V(\xi) \equiv 0$. And, this ensures that $W(\xi) \equiv 0$ and $U(\xi) \equiv \Lambda$. Thus the proof of (i) is over in that case.

Consider now the limit case $\mathcal{R}_0 = 1$. In this situation, one obtains that $V_{1,\infty}(\xi) \equiv \sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty}$ is a constant function. As above, if $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} = 0$, the proof of (i) is over. Hence, assume by contradiction that $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} > 0$. Then, we infer from (2.3.34) that $U_{\infty}(\xi) = \Lambda$ since $\mathcal{R}_0 = 1$. Now to reach a contradiction, we need to investigate the equations (see (2.1.11)) for $U_{\infty} \equiv \Lambda$ and W_{∞} . Note that they satisfy

$$\begin{cases} 0 = \int_{\Omega} \beta(z) W_{\infty}(\xi, z) dz, \quad \forall \xi \in \mathbb{R} \\ \left(1 - \frac{\partial^2}{\partial \xi^2} \right) W_{\infty}(\xi, y) = L[V_{\infty}(\xi, \cdot)](y). \end{cases}$$

Multiplying the W_{∞} -equation by $\beta(y)$ and integrating over Ω yields:

$$\int_{\Omega} \left[\int_{\Omega} \beta(y) \Theta(y) J(y - y') dy \right] \Theta(y') V_{\infty}(\xi, y') dy' = 0, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}.$$

Since $\beta\Theta \not\equiv 0$ and $J > 0$ (see Assumption 2.1.1) then $V_{\infty} \equiv 0$ and therefore, since $V_{1,\infty}(\xi) = \int_{\Omega} V_{\infty}(\xi, y) \varphi_1(y) dy$, one obtains that $V_{1,\infty} \equiv 0$, a contradiction with $\sup_{\mathbb{R}} V_{1,\infty} > 0$, that completes the proof of Theorem 2.2.3 (i).

2.4 Proof of Theorem 2.2.4

In this section, we are concerned with the proof of Theorem 2.2.4. Throughout this section we assume that $\mathcal{R}_0 > 1$ and we fix (U, V, W) a travelling wave profile with a speed $c \geq c_*$. Recall that we denote by V_1 and W_1 the functions

$$(V_1, W_1)(\xi) = \int_{\Omega} (V, W)(\xi, y) \varphi_1(y) dy, \quad \forall \xi \in \mathbb{R},$$

and more generally, for $n \geq 2$, we set

$$(V_n, W_n)(\xi) = \int_{\Omega} (V, W)(\xi, y) \varphi_n(y) dy, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}.$$

Our strategy to prove Theorem 2.2.4 is to show that

$$|V_n(\xi)| = O(V_1(\xi)) \quad \text{as } \xi \rightarrow \pm\infty, \quad \text{for any } n \geq 2.$$

Next we show that $V_n(\xi) \equiv 0$, for any $n \geq 2$, by using a refined comparison argument. Here let us mention that Assumption 2.1.1 c) will be crucially used. These steps will allow us to complete the proof of the first part of Theorem 2.2.4, namely $(V_n, W_n) \equiv (0, 0)$ for all $n \geq 2$. Finally, we make use of suitable Lyapunov like arguments to prove the second part of the theorem, that is the convergence of wave profiles to the endemic steady state at $\xi = \infty$.

This section is split into three parts. We first investigate the exponential decay of $V_1(\xi)$ and $W_1(\xi)$ as $\xi \rightarrow -\infty$. Next we compare V_n with V_1 as $\xi \rightarrow \pm\infty$ and prove the first part of the theorem. Finally we derive the asymptotic behaviour of the wave profile as $\xi \rightarrow \infty$.

2.4.1 Exponential decay of (V_1, W_1) as $\xi \rightarrow -\infty$

In this section we derive a precise exponential decay property for (V_1, W_1) near $-\infty$. It is related to the positive roots, λ , of the characteristic equation $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$ defined in (2.2.14). Before stating the main result of this section, recall that we assume $\mathcal{R}_0 > 1$. And, according to the formula of c_* in Definition 2.2.2 and the properties of the function \mathcal{K} stated in Lemma 2.2.1, it holds that

- (i) When $c > c_*$, the equation $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$ has two real positive roots $0 < \lambda_* < \lambda_{**} < 1$ and no other complex root with non-negative real part.
- (ii) When $c = c_*$, the equation $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$ has a single positive root with multiplicity two $0 < \lambda_* < 1$ and no other complex root with non-negative real part.

With these notations, the main result of this section reads as follows:

Proposition 2.4.1 (Exponential decay as $\xi \rightarrow -\infty$). *There exist two positive constants $k_V > 0$ and $k_W > 0$ such that*

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} e^{-\lambda_* \xi} (V_1(\xi), W_1(\xi)) = (k_V, k_W) \text{ if } c > c_*;$$

and

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} |\xi|^{-1} e^{-\lambda_* \xi} (V_1(\xi), W_1(\xi)) = (k_V, k_W) \text{ if } c = c_*.$$

Here λ_* is introduced above and corresponds to the smallest positive root of the equation $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$.

The proof of this result is based on a suitable application of Ikehara's Theorem in complex analysis. Such a theorem has been successfully applied by Carr and Chmaj in [18] to describe the decay rate of travelling waves for some different problem. We also refer to [51] where this methodology has been applied to study other travelling wave problems. In the sequel, we extend the methodology developed in [18] to our specific travelling wave system.

Firstly we prove the following lemma

Lemma 2.4.2. *Let $c \geq c_*$, there exists $\gamma \in (0, 1)$ such that*

$$V_1(\xi) = O(e^{\gamma \xi}) \text{ and } W_1(\xi) = O(e^{\gamma \xi}) \text{ as } \xi \rightarrow -\infty.$$

Proof. As in [18], the idea of the proof is to first show that $\int_{-\infty}^{\xi} V_1(s) ds = O(e^{\lambda \xi})$ and $\int_{-\infty}^{\xi} W_1(s) ds = O(e^{\lambda \xi})$ as $\xi \rightarrow -\infty$ for some $\lambda > 0$, and then that it implies $V_1(\xi) = O(e^{\lambda \xi})$ and $W_1(\xi) = O(e^{\lambda \xi})$ as $\xi \rightarrow -\infty$.

Due to the definition (2.1.8) of $\mathcal{R}_0 > 1$, we have $\lambda_1(\Lambda - \varepsilon) = \mu_v \mathcal{R}_0 - \lambda_1 \varepsilon$. Thus we are able to choose $\varepsilon > 0$ small enough such that

$$\lambda_1(\Lambda - \varepsilon) = \mu_v + \mathcal{N} \text{ with } \mathcal{N} > 0,$$

and since $\lim_{\xi \rightarrow -\infty} U(\xi) = \Lambda$ there exists ξ_0 such that $U(\xi) \geq \Lambda - \varepsilon$ for $\xi < \xi_0$, and the equation for V_1 , namely,

$$cV_1'(\xi) = \lambda_1 U(\xi) K * V_1(\xi) - \mu_v V_1(\xi), \tag{2.4.35}$$

leads to

$$cV_1'(\xi) \geq (\mu_v + \mathcal{N})(K * V_1)(\xi) - \mu_v V_1(\xi), \quad \forall \xi < \xi_0.$$

We first show that $W_1 = \lambda_1 K * V_1$ is integrable on $(-\infty, \xi)$. By integrating (2.4.35) from y to ξ we get

$$c \int_y^\xi V_1'(s) ds \geq (\mu_v + \mathcal{N}) \int_y^\xi K * V_1(s) ds - \mu_v \int_y^\xi V_1(s) ds, \quad \forall \xi < \xi_0,$$

then

$$\begin{aligned} c(V_1(\xi) - V_1(y)) &\geq (\mathcal{N} + \mu_v) \int_y^\xi K * V_1(s) ds - \mu_v \int_y^\xi V_1(s) ds, \\ c(V_1(\xi) - V_1(y)) &\geq \mu_v \int_y^\xi \int_{\mathbb{R}} (K(s-x)V_1(x) dx - V_1(s)) ds + \mathcal{N} \int_y^\xi K * V_1(s) ds, \\ c(V_1(\xi) - V_1(y)) &\geq \mu_v \int_y^\xi \int_{\mathbb{R}} K(s') \int_0^1 s' V_1'(s + ts') dt ds' ds + \mathcal{N} \int_y^\xi K * V_1(s) ds \end{aligned}$$

therefore by applying Fubini's theorem we obtain

$$c(V_1(\xi) - V_1(y)) \geq \mu_v \int_{\mathbb{R}} s' K(s') \int_0^1 (V_1(\xi + ts') - V_1(y + ts')) dt ds' + \mathcal{N} \int_y^\xi K * V_1(s) ds,$$

thus since $\lim_{y \rightarrow -\infty} V_1(y) = 0$, we have

$$\mu_v \int_{\mathbb{R}} s' K(s') \int_0^1 (V_1(\xi + ts') - V_1(y + ts')) dt ds' \longrightarrow \mu_v \int_{\mathbb{R}} s' K(s') \int_0^1 V_1(\xi + ts') dt ds',$$

as $y \rightarrow -\infty$ by Fubini's Theorem and Lebesgue's Dominated Convergence Theorem. Thus $K * V_1$ and $W_1 = \lambda_1 K * V_1$ are integrable on $(-\infty, \xi)$ and

$$\mathcal{N} \int_{-\infty}^\xi K * V_1(s) ds \leq cV_1(\xi) - \mu_v \int_{\mathbb{R}} s' K(s') \int_0^1 V_1(\xi + ts') dt ds'.$$

It readily follows that V_1 is also integrable on $(-\infty, \xi)$ using equation (2.4.35), indeed since $\forall \xi \in \mathbb{R}$, $U(\xi) \leq \Lambda$, we have

$$\begin{aligned} c \int_{-\infty}^\xi V_1'(s) ds &\leq \lambda_1 \Lambda \int_{-\infty}^\xi K * V_1(s) ds - \mu_v \int_{-\infty}^\xi V_1(s) ds, \\ \int_{-\infty}^\xi V_1(s) ds &\leq \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v} \int_{-\infty}^\xi K * V_1(s) ds - \frac{c}{\mu_v} V_1(\xi). \end{aligned}$$

Now let

$$\tilde{V}_1(\xi) = \int_{-\infty}^\xi V_1(s) ds,$$

Thus (2.4.35) can be written as

$$cV_1(\xi) \geq (\mathcal{N} + \mu_v) K * \tilde{V}_1(\xi) - \mu_v \tilde{V}_1(\xi). \quad (2.4.36)$$

Then, as for $K * V_1$ and V_1 above, we prove that $K * \tilde{V}_1$ and \tilde{V}_1 are integrable on $(-\infty, \xi)$.

Let $Q(\xi) = \int_{\xi}^{+\infty} K(s)ds$. Note that since $K(s) = K(-s)$, $\forall s$, then we have

$$\int_{-\infty}^{\xi} K * \tilde{V}_1(s)ds = \int_{\mathbb{R}} \tilde{V}_1(t)Q(t - \xi)dt = \int_{\mathbb{R}} \tilde{V}_1(s + \xi)Q(s)ds.$$

Nest by integrating (2.4.36) we obtain

$$c\tilde{V}_1(\xi) \geq (\mu_v + \mathcal{N}) \int_{\mathbb{R}} \tilde{V}_1(s + \xi)Q(s)ds - \mu_v \int_{-\infty}^{\xi} \tilde{V}_1(s)ds, \quad (2.4.37)$$

since \tilde{V}_1 is increasing we have the estimate

$$\int_0^{\infty} \tilde{V}_1(s + \xi)Q(s)ds \geq \int_0^{\infty} \tilde{V}_1(\xi - s)Q(s)ds,$$

and the following identities hold true

$$\int_0^{\infty} \tilde{V}_1(\xi - s)Q(s)ds = \int_{-\infty}^0 \tilde{V}_1(s + \xi)Q(-s)ds = \int_{-\infty}^0 \tilde{V}_1(s + \xi)[1 - Q(s)]ds.$$

Thus $\int_{\mathbb{R}} \tilde{V}_1(s + \xi)Q(s)ds \geq \int_{-\infty}^0 \tilde{V}_1(s + \xi)ds$ and we get from inequality (2.4.37)

$$\frac{c}{\mu_v + \mathcal{N}} \tilde{V}_1(\xi) \geq \int_{-\infty}^{\xi} \tilde{V}_1(s)ds \geq \int_{\xi-r}^{\xi} \tilde{V}_1(s)ds \geq r\tilde{V}_1(\xi - r),$$

therefore

$$\frac{c}{r(\mu_v + \mathcal{N})} \tilde{V}_1(\xi) \geq \tilde{V}_1(\xi - r), \text{ for } r > 0 \text{ and } \xi < 0.$$

This implies that for all r large enough and $\gamma > 0$ there is some $\mathcal{P} < 1$ such that $\tilde{V}_1(\xi - r) \leq \mathcal{P}\tilde{V}_1(\xi)$.

Let $h(\xi) \equiv \tilde{V}_1(\xi)e^{\gamma\xi}$, where $\gamma = \frac{1}{r} \ln \frac{1}{\mathcal{P}} > 0$. Then $h(\xi - r) = \tilde{V}_1(\xi - r)e^{\gamma(\xi - r)} \leq \tilde{V}_1(\xi)e^{\gamma\xi} = h(\xi)$, and thus h is bounded. We recover that $\tilde{V}_1(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$ as $\xi \rightarrow -\infty$.

Now we choose $\gamma < 1$ and prove that $K * \tilde{V}_1 = O(e^{\gamma\xi})$. Recall that $K(\xi) = \frac{1}{2}e^{-|\xi|}$. Then as V_1 is bounded on \mathbb{R} and as $\tilde{V}_1(\xi) \leq Me^{\gamma\xi}$ for ξ small enough, then straightforward computations lead to

$$K * \tilde{V}_1(\xi) \leq \frac{M}{2}e^{\gamma\xi} + \frac{M}{2(1-\gamma)}e^{\xi} + \frac{\kappa}{2}e^{\xi},$$

where κ is some constant, hence the desired result.

Using again equation (2.4.35), and $U \leq \Lambda$, we have

$$cV_1'(\xi) \leq \lambda_1\Lambda(K * V_1)(\xi) - \mu_v V_1(\xi),$$

by integrating this inequality on $(-\infty, \xi)$ we readily obtain that $V_1(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$, then as above it follows that $W_1(\xi) = \lambda_1 K * V_1(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$ as well. This concludes the proof of Lemma 2.4.2. \blacksquare

Next to prove Property 2.4.1 we also need the following result

Lemma 2.4.3. *Let $\gamma \in (0, 1)$. As $\xi \rightarrow -\infty$, if $W_1(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$, then $\Lambda - U(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$ as well.*

Proof. Let us recall that

$$cU(\xi)' = \Lambda - U(\xi) - U(\xi) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z)W(\xi, z)dz, \quad (2.4.38)$$

and let $Z(\xi) = \Lambda - U(\xi) \geq 0$, we have $\lim_{\xi \rightarrow -\infty} Z(\xi) = 0$. Then (2.4.38) reads

$$cZ'(\xi) = -(1 + b(\xi))Z(\xi) + \Lambda b(\xi),$$

where

$$b(\xi) = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z)W(\xi, z)dz.$$

Next to estimate the above quantity we make use of Assumption 2.1.1 b) and c). To that aim, recall that φ_1 , the principal eigenvector of L is defined by

$$\lambda_1 \varphi_1(y) = \Theta(y) \int_{\Omega} J(y - y') \Theta(y') \varphi_1(y') dy', \quad y \in \Omega.$$

Hence, since $J > 0$, one obtains that

$$\varphi_1(y) \geq m \Theta(y), \quad \forall y \in \Omega,$$

wherein, recalling that $\bar{\Omega}$ is compact, the positive constant m is defined by

$$m = \frac{1}{\lambda_1} \inf_{y \in \Omega} \int_{\Omega} J(y - y') \Theta(y') \varphi_1(y') dy' > 0.$$

Next, using Assumption 2.1.1 c), one gets

$$\beta(y) \leq \frac{K}{m} \varphi_1(y), \quad \forall y \in \Omega,$$

and

$$b(\xi) \leq \frac{K}{m} W_1(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$$

Next, straightforward computations lead to

$$Z(\xi) = Z(a) e^{\frac{a-\xi}{c}} e^{\frac{1}{c} \int_{\xi}^a b(y) dy} + \Lambda \int_a^{\xi} b(y) e^{\frac{y-\xi}{c} + \frac{1}{c} \int_{\xi}^y b(s) ds} dy,$$

so that letting $a \rightarrow -\infty$, we obtain

$$Z(\xi) = \Lambda \int_{-\infty}^{\xi} b(y) e^{-\frac{\xi-y}{c}} e^{-\frac{1}{c} \int_y^{\xi} b(s) ds} dy \leq \Lambda \int_{-\infty}^{\xi} b(y) dy = O(e^{\gamma\xi}),$$

then $Z(\xi) = O(e^{\gamma\xi})$, which concludes the proof of the Lemma. ■

We resume the proof of Proposition 2.4.1. Thanks to Lemma 2.4.2 we can now define the two-sided Laplace transforms of V_1 and W_1 for $\lambda \in \mathbb{C}$ such that $0 < \text{Re } \lambda < \gamma$ as

$$\mathcal{L}\{V_1\}(\lambda) = \int_{\mathbb{R}} e^{-\lambda x} V_1(x) dx, \quad \mathcal{L}\{W_1\}(\lambda) = \int_{\mathbb{R}} e^{-\lambda x} W_1(x) dx.$$

Recall that we chose $\gamma < 1$. Then, as we have $-W_1'' + W_1 = \lambda_1 V_1$, then

$$\mathcal{L}\{W_1\}(\lambda) = \frac{\lambda_1}{1 - \lambda^2} \mathcal{L}\{V_1\}(\lambda), \quad (2.4.39)$$

applying the Laplace transform to equation (2.4.35), we have

$$(c\lambda + \mu_v) \mathcal{L}\{V_1\}(\lambda) - \Lambda \mathcal{L}\{W_1\}(\lambda) + \mathcal{L}\{(\Lambda - U)W_1\}(\lambda) = 0$$

so that combined with (2.4.39) and the expression (2.1.8) of \mathcal{R}_0 we readily obtain the following identity

$$- \mathcal{K}(c, \lambda) \mathcal{L}\{W_1\}(\lambda) = \lambda_1 \mathcal{L}\{(\Lambda - U)W_1\}(\lambda), \quad (2.4.40)$$

where $\mathcal{K}(c, \lambda)$ is given by the characteristic equation (2.2.14).

We are now able to use a property of Laplace transforms, see [102]. The two-sided Laplace transform of a positive function is analytic in a strip $\{\lambda \in \mathbb{C}, 0 < \operatorname{Re} \lambda < A\}$ for some positive real A , and it has a singularity at $\lambda = A$.

Let $c \geq c_*$ be fixed. Recall that $\lambda_* < 1$ denotes the smallest positive solution of the equation $\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$.

Then, thanks to Lemma 2.4.3 one has $(\Lambda - U(\xi)) = O(e^{\gamma\xi})$, as $\xi \rightarrow -\infty$. Therefore, we get $(\Lambda - U)W_1 = O(e^{2\gamma\xi})$ and $\mathcal{L}\{(\Lambda - U)W_1\}$ is analytic on the strip $\{\lambda \in \mathbb{C} : 0 \leq \operatorname{Re} \lambda < 2\gamma\}$. Using identity (2.4.40) and repeating the previous argument, one obtains that $\mathcal{L}\{W_1\}$ is analytic on the strip $\{0 < \operatorname{Re} \lambda < \lambda_*\}$ with a singularity at $\lambda = \lambda_* < 1$. Thanks to (2.4.39), $\mathcal{L}\{V_1\}$ satisfies the same property.

To conclude the proof of Proposition 2.4.1 we use a version of Ikehara's Theorem for one-sided Laplace transforms (again, see [18, 102]):

Proposition 2.4.4. *Let $\mathcal{F}(\lambda) = \int_{-\infty}^0 F(s)e^{-\lambda s} ds$ with F being a positive increasing function, assume that \mathcal{F} has the representation*

$$\mathcal{F}(\lambda) = \frac{H(\lambda)}{(\lambda_* - \lambda)^{k+1}},$$

where $k > -1$ and H is analytic in the strip $0 < \operatorname{Re} \lambda < \lambda_*$. Then

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \frac{F(\xi)}{|\xi|^k e^{\lambda_* \xi}} = \frac{H(\lambda_*)}{\Gamma(1 - \lambda_*)},$$

where Γ denotes the usual Gamma function.

To apply this Proposition, we can rewrite (2.4.39), (2.4.40) as

$$\int_{-\infty}^0 V_1(s)e^{-\lambda s} ds = -(1 - \lambda^2) \frac{\mathcal{L}\{(\Lambda - U)W_1\}(\lambda)}{\mathcal{K}(c, \lambda)} - \int_0^{\infty} V_1(s)e^{-\lambda s} ds.$$

Note that since V_1 is bounded, $\int_0^{\infty} V_1(s)e^{-\lambda s} ds$ is analytic for $\operatorname{Re} \lambda > 0$, and we proved that $\mathcal{L}\{(\Lambda - U)W_1\}(\lambda)$ is analytic for $0 < \operatorname{Re} \lambda < 2\lambda_*$. Also the characteristic equation

$\mathcal{K}(c, \lambda) = 0$ does not have any zeroes with $\operatorname{Re} \lambda = \lambda_*$ other than $\lambda = \lambda_*$. Therefore, $\mathcal{V}_1(\lambda) = \int_{-\infty}^0 V_1(s) e^{-\lambda s} ds$ writes

$$\begin{cases} \mathcal{V}_1(\lambda) = \frac{H_1(\lambda)}{\lambda_* - \lambda} & \text{if } c > c_* \\ \mathcal{V}_1(\lambda) = \frac{H_1(\lambda)}{(\lambda_* - \lambda)^2} & \text{if } c = c_*, \end{cases}$$

with H_1 analytic in the strip $0 < \operatorname{Re} \lambda < \lambda_*$.

Next, from the equation

$$cV_1'(\xi) = U(\xi)W_1(\xi) - \mu_v V_1(\xi), \quad (2.4.41)$$

we notice that $(V_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}})' = e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} U(\xi)W_1(\xi) \geq 0$, so that $\xi \rightarrow V_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}}$ is increasing.

Let $p = \frac{\mu_v}{c}$, and $\bar{V}_1(\xi) := e^{p\xi} V_1(\xi)$, we apply Proposition 2.4.4 to \bar{V}_1 . As we have $\bar{\mathcal{V}}_1(\lambda) = \mathcal{V}_1(\lambda - p)$, this shows that there exists $k_V > 0$ such that

$$\begin{cases} \lim_{\xi \rightarrow -\infty} \frac{\bar{V}_1(\xi)}{e^{(p+\lambda_*)\xi}} = k_V, & \text{if } c > c_* \\ \lim_{\xi \rightarrow -\infty} \frac{\bar{V}_1(\xi)}{|\xi|e^{(p+\lambda_*)\xi}} = k_V, & \text{if } c = c_*, \end{cases}$$

which implies the result of Proposition 2.4.1 for V_1 .

The same arguments apply to W_1 . In particular, $\xi \rightarrow W_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}}$ is increasing since

$$\begin{aligned} (W_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}})' &= W_1'(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} + \frac{\mu_v}{c} W_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}}, \\ &= \lambda_1 e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} \int_{\mathbb{R}} K(y) V_1'(\xi - y) dy + \lambda_1 \frac{\mu_v}{c} e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} \int_{\mathbb{R}} K(y) V_1(\xi - y) dy, \\ &= \lambda_1 e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} \int_{\mathbb{R}} K(y) \left(V_1'(\xi - y) + \frac{\mu_v}{c} V_1(\xi - y) \right) dy, \\ &= \lambda_1 K * \left(\left(V_1(\xi)e^{\frac{\mu_v \xi}{c}} \right)' \right). \end{aligned}$$

This concludes the proof of Proposition 2.4.1.

2.4.2 Proof of Theorem 2.2.4 (i)

To prove Theorem 2.2.4 (i) we show that the following proposition holds true.

Proposition 2.4.5. *It holds that*

$$\forall n \geq 2, V_n \equiv 0, W_n \equiv 0. \quad (2.4.42)$$

Proof. The proof of this Proposition is divided into three steps. In the first step we show that (V_n, W_n) is dominated by (V_1, W_1) as $\xi \rightarrow -\infty$ for n large enough. In the second step we state a Lemma that implies $V_n \equiv 0, W_n \equiv 0$ for these values of n . In the third step we prove that the result of the first step is also valid for the remaining finite number of values n , then we apply again the second step Lemma to conclude.

First step: In this first step we show that there exists $N_0 \geq 2$ such that for all $n \geq N_0 + 1$ we have

$$V_n(\xi) = O(V_1(\xi)), \quad W_n(\xi) = O(W_1(\xi)), \quad \text{as } \xi \rightarrow -\infty.$$

To prove this we show that (V_n, W_n) decreases exponentially to 0 faster than (V_1, W_1) as $\xi \rightarrow -\infty$ thanks to a perturbation argument.

Indeed, let

$$Y_n(\xi) = \begin{pmatrix} V_n(\xi) \\ W_n(\xi) \\ W_n'(\xi) \end{pmatrix},$$

then Y_n satisfies an asymptotically autonomous equation of the form

$$Y_n'(\xi) = L_n Y_n(\xi) + M(\xi) Y_n(\xi), \quad (2.4.43)$$

where L_n , a constant matrix, and $M(\xi)$ are given by

$$L_n = \begin{pmatrix} \frac{-\mu_v}{c} & \frac{\Lambda}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ -\lambda_n & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad M(\xi) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{U(\xi)-\Lambda}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix},$$

with $M(\xi) \rightarrow 0$ as $\xi \rightarrow \infty$.

Moreover, thanks to Proposition 2.4.1 and Lemma 2.4.3, we have as $\xi \rightarrow -\infty$

$$\forall k \in (0, \lambda_\star), \quad V_1(\xi) = O(e^{k\xi}), \quad W_1(\xi) = O(e^{k\xi}), \quad \|M(\xi)\| = O(e^{k\xi}),$$

while the characteristic polynomial of L_n reads

$$-c\lambda^3 - \mu_v\lambda^2 + c\lambda_n + (\mu_v - \lambda_n\Lambda) = 0.$$

For a fix $c > 0$, $\lambda_n \rightarrow 0$ as $n \rightarrow +\infty$, and this characteristic polynomial with $\lambda_n = 0$ simplifies to

$$-c\lambda^3 - \mu_v\lambda^2 + c\lambda_n + \mu_v = 0,$$

whose roots are $\left\{1, -1, -\frac{\mu_v}{c}\right\}$. Recall also that $\lambda_\star < 1$. As a consequence, there exists some N_0 large enough and k close enough to λ_\star such that for all $n \geq N_0$, L_n has a unique eigenvalue γ_n with a non-negative real part, moreover γ_n is real and $\gamma_n > k$.

Next, we know by definition of the travelling wave that V_n and W_n are bounded on \mathbb{R} as well as their derivatives. Therefore

$$Y_n(\xi) = O(e^{a\xi}) \quad \text{with } a = 0, \quad \text{as } \xi \rightarrow -\infty,$$

We are ready to apply a perturbation argument for the asymptotically autonomous equation (2.4.43). We use a result of [73] stated in the more general framework of differential difference equations of mixed type. Thus we deduce from proposition 7.2, p. 31 in [73] that for some $\varepsilon > 0$ we have

$$Y_n(\xi) = K_n e^{\gamma_n \xi} + O\left(e^{(\gamma_n + \varepsilon)\xi}\right), \quad \text{as } \xi \rightarrow -\infty,$$

where $K_n \in \mathbb{R}^3$ is a constant. As we chose $\gamma_n > k$, we have the following result

$$Y_n(\xi) = O(Y_1(\xi)), \quad \forall n \geq N_0,$$

which concludes the first step of the proof.

Second step: In this step we prove the following Lemma which implies (2.4.42) for all $n \geq N_0$, where N_0 has been defined in the previous step.

Lemma 2.4.6. *Let $n \geq 2$ be given. If $V_n(\xi) = O(V_1(\xi))$ as $\xi \rightarrow -\infty$, then*

$$\forall \xi \in \mathbb{R}, V_n(\xi) = W_n(\xi) = 0.$$

Proof. From (2.2.18), V_n satisfies

$$cV_n'(\xi) = \lambda_n U(\xi)K * V_n(\xi) - \mu_v V_n(\xi), \quad \forall \xi \in \mathbb{R}.$$

Let us set $\xi = x + ct$, $\tilde{V}_n(t, x) := V_n(x + ct)$, and define

$$F_n(\tilde{V})(t, x) = \lambda_n U(x + ct)K * \tilde{V}(t, x) - \mu_v \tilde{V}(t, x),$$

so that we have

$$\partial_t \tilde{V}_n(t, x) - F_n(\tilde{V}_n(t, x)) = 0, \quad \forall t, x \in \mathbb{R}.$$

Next, since $V_n(\xi) = O(V_1(\xi))$ as $\xi \rightarrow -\infty$ and since, thanks to Corollary 2.3.5 (b), we have $\liminf_{\xi \rightarrow \infty} V_1(\xi) > 0$, we know that there exists $c_n > 0$ such that

$$|\tilde{V}_n(0, x)| \leq c_n \tilde{V}_1(0, x), \quad \forall x \in \mathbb{R}. \quad (2.4.44)$$

Now we readily compute, for any parameter α , that

$$\begin{aligned} & \partial_t \left(c_n e^{-\alpha t} \tilde{V}_1(t, x) \right) - F_n \left(c_n e^{-\alpha t} \tilde{V}_1(t, x) \right) \\ &= c_n e^{-\alpha t} \left(-\alpha \tilde{V}_1(t, x) + (\lambda_1 - \lambda_n) U(x + ct) K * \tilde{V}_1(t, x) \right). \end{aligned} \quad (2.4.45)$$

Recall that $K * \tilde{V}_1 = \lambda_1 \tilde{W}_1$. Due to Corollary 2.3.5 (b), $\liminf_{\xi \rightarrow \infty} V_1(\xi)$ and $\liminf_{\xi \rightarrow \infty} W_1(\xi)$ are positive and thanks to Proposition 2.4.1, we readily prove that there exists some constant $k_1 > 0$ such that

$$K * \tilde{V}_1(t, x) \geq k_1 \tilde{V}_1(t, x), \quad \forall t, x \in \mathbb{R}.$$

Moreover, $\lambda_1 > \lambda_n$ and recalling Lemma 2.3.1 (i), there exists $\varepsilon > 0$ such that $\forall \xi \in \mathbb{R}$, $U(\xi) \geq \varepsilon$, hence for $\alpha > 0$ small enough,

$$\partial_t \left(c_n e^{-\alpha t} \tilde{V}_1(t, x) \right) - F_n \left(c_n e^{-\alpha t} \tilde{V}_1(t, x) \right) \geq 0.$$

Hence, by the comparison principle, we recover that for some $\alpha > 0$

$$|V_n(x + ct)| \leq c_n e^{-\alpha t} V_1(x + ct), \quad \forall t, x \in \mathbb{R}. \quad (2.4.46)$$

Letting $t \rightarrow \infty$, this implies that $V_n(\xi) = 0$, $\forall \xi \in \mathbb{R}$, and consequently that $W_n(\xi) = \frac{1}{\lambda_n} (K * V_n)(\xi) = 0$ for all $\xi \in \mathbb{R}$. \blacksquare

Third step: In this last step we prove that

$$\max_{n=2, \dots, N_0} |V_n(\xi)| = O(V_1(\xi)), \quad \text{as } \xi \rightarrow -\infty. \quad (2.4.47)$$

Then, (2.4.42) for $n = 2, \dots, N_0$ is a consequence of Lemma 2.4.6 and this concludes the proof of Proposition 2.4.5.

To prove (2.4.47) we proceed by contradiction. Thus we assume that there exists $\xi_m \rightarrow -\infty$ and $c_m \rightarrow \infty$ such that

$$\max_{n \in \{2, \dots, N_0\}} |V_n(\xi_m)| \geq c_m V_1(\xi_m),$$

then this shows that there exists $n_1 \in \{2, \dots, N_0\}$ such that, up to a subsequence, $|V_{n_1}(\xi_m)| = \max_{n \in \{2, \dots, N_0\}} |V_n(\xi_m)|$ with

$$\lim_{m \rightarrow +\infty} \frac{V_1(\xi_m)}{|V_{n_1}(\xi_m)|} = 0.$$

Now we introduce the non-negative function v as follows

$$v(\xi_m, y) = \frac{1}{|V_{n_1}(\xi_m)|} V(\xi_m, y),$$

i.e.

$$v(\xi_m, y) = \sum_{n=1}^{N_0} \frac{V_n(\xi_m)}{|V_{n_1}(\xi_m)|} \varphi_n(y),$$

and we define, up to a subsequence,

$$\alpha_n = \lim_{m \rightarrow +\infty} \frac{V_n(\xi_m)}{|V_{n_1}(\xi_m)|},$$

In particular we have

$$\alpha_1 = 0 \text{ and } \alpha_{n_1} = -1 \text{ or } 1,$$

moreover

$$\lim_{m \rightarrow +\infty} v(\xi_m, y) = \sum_{n=2}^{N_0} \alpha_n \varphi_n(y) \geq 0 \text{ in } L^1(\Omega),$$

we claim that the non-negativeness of this limit implies that $\alpha_n = 0$, $\forall n \in \{2, \dots, N_0\}$, which contradicts $|\alpha_{n_1}| = 1$, so that (2.4.47) holds true.

Indeed, to prove our claim we define

$$\Phi(t) = \sum_{n=2}^{N_0} \alpha_n e^{\lambda_n t} \varphi_n \in L^1(\Omega),$$

Φ is the solution of the Cauchy problem

$$\frac{d\Phi(t)}{dt} = L\Phi(t), \quad \Phi(0) = \sum_{n=2}^{N_0} \alpha_n \varphi_n \geq 0 \text{ a.e.},$$

with the positive operator L defined in (2.1.6). Therefore

$$\Phi(t) = \sum_{n=2}^{N_0} \alpha_n e^{\lambda_n t} \varphi_n \geq 0 \text{ a.e.}$$

Firstly, assume that λ_2 is a simple eigenvalue of the operator L , then as $t \rightarrow \infty$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} e^{-\lambda_2 t} \Phi(t) = \alpha_2 \varphi_2 \geq 0 \text{ a.e.},$$

since φ_2 changes sign on Ω , this implies $\alpha_2 = 0$. Next, if λ_2 is a multiple value of multiplicity k , then the same argument proves that

$$\tilde{\varphi}_2 = \sum_{n=2}^{k+1} \alpha_n \varphi_n \geq 0 \text{ a.e.},$$

and that $L(\tilde{\varphi}_2) = \lambda_2 \tilde{\varphi}_2$, which is impossible as only the first eigenvector, φ_1 , of L does not change sign on Ω . Then again $\alpha_2 = 0$, and by repeating the same process, we get $\alpha_n = 0, \forall n \in \{2, \dots, N_0\}$. ■

2.4.3 End of the proof of Theorem 2.2.4

In this section we complete the proof of Theorem 2.2.4 (ii). From the previous section, we have already obtained that if (U, V, W) is a solution of (2.1.11) then

$$V(\xi, y) = V_1(\xi)\varphi_1(y) \text{ and } W(\xi, y) = W_1(\xi)\varphi_1(y),$$

and therefore (U, V_1, W_1) becomes a solution of (2.2.15), namely it satisfies the system of equations defined for $\xi \in \mathbb{R}$

$$\begin{cases} c \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - \beta_1 U(\xi) W_1(\xi), \\ c \frac{d}{d\xi} V_1(\xi) = U(\xi) W_1(\xi) - \mu_v V_1(\xi), \\ \lambda_1 V_1(\xi) + \left(\frac{d^2}{d\xi^2} - 1 \right) W_1(\xi) = 0. \end{cases}$$

To complete the proof of the theorem, it is sufficient to investigate the behaviour of (U, V_1, W_1) as $\xi \rightarrow \infty$ and show that (2.2.16) holds true. Recall that thanks to Corollary 2.3.5 (b) we have

$$\liminf_{\xi \rightarrow \infty} V_1(\xi) > 0 \text{ and } \liminf_{\xi \rightarrow \infty} W_1(\xi) > 0. \quad (2.4.48)$$

Now to complete our proof we shall make use of a Lyapunov like argument. Consider the function

$$\mathcal{V}[U, V_1, W_1] = aU^*g\left(\frac{U}{U^*}\right) + bV^*g\left(\frac{V_1}{V^*}\right) - dW^*g'\left(\frac{W_1}{W^*}\right)W_1'(\xi),$$

where g is the function defined as $g(s) = s - 1 - \ln s$ and the coefficient a, b, d are defined by

$$a = \lambda_1, b = \lambda_1 \beta_1 \text{ and } d = \mu_v \beta_1.$$

Straightforward algebra yields

$$\frac{d}{d\xi} \mathcal{V}[U, V_1, W_1](\xi) \leq -\lambda_1 \frac{(U - U^*)^2}{U} - \mu_v \beta_1 W^* \left(\frac{W_1'}{W_1} \right)^2 \leq 0. \quad (2.4.49)$$

Because of (2.4.48) and Lemma 2.3.1, the function $\mathcal{V}[U, V_1, W_1](\xi)$ is bounded when $\xi \rightarrow \infty$. we denote by $L \in \mathbb{R}$ its limit as $\xi \rightarrow \infty$.

Next, consider an increasing sequence of real numbers $\{\xi_n\}_{n \geq 0}$, such that $\xi_n \rightarrow \infty$

as $n \rightarrow +\infty$ and consider the sequences $\{U^n(\xi) = U(\xi + \xi_n)\}_{n \geq 0}$, $\{V^n(\xi) = V_1(\xi + \xi_n)\}_{n \geq 0}$ and $\{W^n(\xi) = W_1(\xi + \xi_n)\}_{n \geq 0}$. Then, due to Arzela-Ascoli theorem and elliptic regularity, possibly along a sub-sequence one may assume that U^n, V^n and W^n converge respectively towards some non-negative functions U_∞, V_∞ and W_∞ , locally uniformly for $\xi \in \mathbb{R}$. Furthermore $(U_\infty, V_\infty, W_\infty)$ is a bounded solution of (2.2.15), thus (2.4.48) and Lemma 2.3.1 ensure that

$$\inf_{\mathbb{R}} U_\infty > 0, \quad \inf_{\mathbb{R}} V_\infty > 0 \quad \text{and} \quad \inf_{\mathbb{R}} W_\infty > 0.$$

Since

$$\mathcal{V}[U^n, V^n, W^n](\xi) = \mathcal{V}[U, V_1, W_1](\xi_n + \xi),$$

one obtains that $\mathcal{V}[U^n, V^n, W^n](\xi) \rightarrow L \equiv \mathcal{V}[U_\infty, V_\infty, W_\infty](\xi)$ locally uniformly for $\xi \in \mathbb{R}$ as $n \rightarrow \infty$. Hence (2.4.49) implies that, for all $\xi \in \mathbb{R}$,

$$0 = \frac{d}{d\xi} \mathcal{V}[U_\infty, V_\infty, W_\infty](\xi) \leq -\lambda_1 \frac{(U_\infty - U^*)^2}{U_\infty} - \mu_v \beta_1 W^* \left(\frac{W'_\infty}{W_\infty} \right)^2 \leq 0.$$

This yields

$$U_\infty(\xi) \equiv U^* \quad \text{and} \quad W'_\infty(\xi) \equiv 0.$$

Since $(U_\infty, V_\infty, W_\infty)$ is a solution of (2.2.15), it follows that

$$(U_\infty, V_\infty, W_\infty)(\xi) \equiv (U^*, V^*, W^*),$$

and, since the sequence $\{\xi_n\}$ is arbitrary, it follows that

$$\lim_{\xi \rightarrow \infty} (U, V_1, W_1)(\xi) = (U^*, V^*, W^*),$$

and this completes the proof of Theorem 2.2.4 (ii).

2.5 Proof of Theorem 2.2.5

In this section we prove the existence of travelling wave solution and complete the proof of Theorem 2.2.5. To that aim we split this section into two parts. We first investigate the existence of travelling wave solutions for the super-critical wave speed, namely $c > c_*$ and then we consider the critical case $c = c_*$. For the super-critical case, we use a rather standard methodology based on the construction of suitable lower and upper solutions. Then we make use of Schauder fixed point theorem to obtain the existence of solutions for a similar problem posed on a bounded interval and finally we let the length of this interval going to infinity to obtain a suitable solution in the super-critical case. This methodology has been widely used in the literature in particular in the last decade, see e.g. [9, 19, 35]. Therefore in the sequel we only give a sketch of this construction. In the second part we construct a solution for the critical case, namely for the minimal wave speed $c = c_*$. To that aim, we make use of a suitable limiting argument $c_n \searrow c_*$. And, using suitable normalization conditions coupled with Lyapunov like arguments in the spirit of the ones used in the proof of Theorem 2.2.4 (ii), we are able to complete the proof of Theorem 2.2.5.

2.5.1 Existence of super-critical travelling waves: $c > c_*$

Throughout this section we assume $\mathcal{R}_0 > 1$ and we fix $c > c_*$. Recall also that the characteristic equation $\mathcal{K}(c, \lambda)$ has two positive roots $0 < \lambda_* < \lambda_{**} < 1$ and that

$$\mathcal{K}(c, \lambda) \begin{cases} > 0 & \text{if } \lambda_* < \lambda < \lambda_{**}, \\ < 0 & \text{if } \lambda \in (0, \lambda_*) \cup (\lambda_{**}, \infty). \end{cases}$$

Now to prove Theorem 2.2.5 for the super-critical speed c , we consider the following problem: find positive functions (U, V, W) satisfying the system

$$\begin{cases} c \frac{dU}{d\xi} = \Lambda - \mu U(\xi) - U(\xi) \beta_1 W(\xi), \\ c \frac{dV}{d\xi} = U(\xi) W(\xi) - \mu_v V(\xi), \\ \lambda_1 V(\xi) + (\Delta_\xi - 1) W(\xi) = 0, \end{cases} \quad \xi \in \mathbb{R}, \quad (2.5.50)$$

together with the behaviour $(U, V, W)(\xi) \rightarrow (\Lambda, 0, 0)$ as $\xi \rightarrow -\infty$. To do so, one will make use of the construction of suitable sub and super-solution pairs that is summarized in the next computational lemma.

Lemma 2.5.1. *There exist $\alpha > 0$, $k > 0$, $k_1, k_2 > 0$, and $\eta > 0$ small enough such that the functions*

$$\begin{aligned} \bar{U}(\xi) &= \Lambda, \quad \underline{U}(\xi) = \Lambda - \alpha e^{\lambda_* \xi}, \\ \bar{V}(\xi) &= k e^{\lambda_* \xi}, \quad \underline{V}(\xi) = \bar{V}(\xi) (1 - k_1 e^{\eta \xi}), \\ \bar{W}(\xi) &= e^{\lambda_* \xi}, \quad \underline{W}(\xi) = \bar{W}(\xi) (1 - k_2 e^{\eta \xi}), \end{aligned}$$

satisfy the following differential inequalities

$$c \bar{U}' = \Lambda - \bar{U}, \quad c \underline{U}' \leq \Lambda - \underline{U} - \beta_1 \underline{U} \bar{W} \quad \text{on } \mathbb{R}, \quad (2.5.51)$$

$$c \bar{V}' \geq \bar{U} \bar{W} - \mu_v \bar{V}, \quad (1 - \partial_\xi^2) \bar{W} \geq \lambda_1 \bar{V}, \quad \text{on } \mathbb{R}, \quad (2.5.52)$$

$$c \underline{V}' \leq \underline{U} \underline{W} - \mu_v \underline{V}, \quad (1 - \partial_\xi^2) \underline{W} \leq \lambda_1 \underline{V}, \quad \text{on } \mathbb{R}. \quad (2.5.53)$$

The proof of this computation lemma follows from straightforward algebra. In particular, since $\mathcal{K}(c, \lambda_*) = 0$ we can set

$$k = \frac{\Lambda}{c \lambda_* + \mu_v} = \frac{1 - \lambda_*^2}{\lambda_1}$$

so that inequalities (2.5.52) actually are equalities.

Using the above lemma, one may consider a fixed point problem to handle (2.5.50) on a bounded interval $(-a, a)$ for some $a > 0$ large enough. To that aim, fix $a > 0$ and consider the set

$$\mathcal{C}_a = \{\tilde{W} \in C([-a, a]); \max(0, \underline{W}) \leq \tilde{W} \leq \bar{W}\}.$$

Note that it is a closed and convex subset of $C([-a, a])$, endowed with the uniform convergence topology. Next consider the map $\mathcal{F}_a : \mathcal{C}_a \rightarrow C([-a, a])$ defined by

$$\mathcal{F}(\tilde{W}) = W,$$

wherein W is obtained by the resolution of the following system of equations:

$$\begin{cases} c \frac{dU}{d\xi} = \Lambda - U(\xi) - \beta_1 U(\xi) \tilde{W}(\xi), & \xi \in (-a, a), \\ U(-a) = \max(0, \underline{U}(-a)), \\ c \frac{dV}{d\xi} = U(\xi) \tilde{W}(\xi) - \mu_v V(\xi), & \xi \in (-a, a], \\ V(-a) = \max(0, \underline{V}(-a)), \\ \lambda_1 V(\xi) = \left(1 - \frac{d^2}{d\xi^2}\right) W(\xi), & \xi \in (-a, a), \\ W(\pm a) = \max(0, \underline{W}(\pm a)). \end{cases}$$

Note that from the U -equation, one obtains that $\underline{U} \leq U \leq \bar{U}$. Using this estimate for U one obtains, from the V -equation, that $\max(0, \underline{V}) \leq V \leq \bar{V}$ and finally the W -equation yields $\max(0, \underline{W}) \leq W \leq \bar{W}$. To summarize, this means that

$$\mathcal{F}_a(\mathcal{C}_a) \subset \mathcal{C}_a,$$

and since \mathcal{F}_a is a completely continuous operator on the Banach space $C([-a, a])$, the Schauder fixed point theorem applies and ensures the existence of a fixed point $W = W_a \in \mathcal{C}_a$ for the map \mathcal{F}_a .

This argument ensures, for each $a > 0$, the existence of functions (U_a, V_a, W_a) , defined in $[-a, a]$, with

$$\underline{U} \leq U_a \leq \bar{U}, \quad \max(0, \underline{V}) \leq V_a \leq \bar{V}, \quad \max(0, \underline{W}) \leq W_a \leq \bar{W},$$

and satisfying the problem

$$\begin{cases} c \frac{dU_a}{d\xi}(\xi) = \Lambda - U_a(\xi) - \beta_1 U_a(\xi) W_a(\xi), & \xi \in (-a, a), \\ U_a(-a) = \max(0, \underline{U}(-a)), \\ c \frac{dV_a}{d\xi}(\xi) = U_a(\xi) W_a(\xi) - \mu_v V_a(\xi), & \xi \in (-a, a], \\ V_a(-a) = \max(0, \underline{V}(-a)), \\ \lambda_1 V_a(\xi) = \left(1 - \frac{d^2}{d\xi^2}\right) W_a(\xi), & \xi \in (-a, a), \\ W_a(\pm a) = \max(0, \underline{W}(\pm a)). \end{cases} \quad (2.5.54)$$

Before completing the sketch of the proof of Theorem 2.2.5, we claim that there exist some constants $M, M', M'' > 0$ such that for all $a > 0$ large enough one has

$$U_a(\xi) \leq M, \quad V_a(\xi) \leq M', \quad W_a(\xi) \leq M'', \quad \forall \xi \in [-a, a]. \quad (2.5.55)$$

To see this, let $P_a := U_a + \beta_1 V_a$, from (2.5.54) we readily infer that

$$c \frac{dP_a}{d\xi}(\xi) = \Lambda - U_a(\xi) - \mu_v \beta_1 V_a(\xi), \quad \xi \in (-a, a)$$

with $P_a(-a) = \max(0, \underline{U}(-a)) + \beta_1 \max(0, \underline{V}(-a))$ that converges to 0 as $a \rightarrow \infty$. Then, there exists a constant $\kappa > 0$ possibly depending on μ_v and β_1 such that

$$c \frac{dP_a}{d\xi}(\xi) \leq \Lambda - \kappa P_a(\xi), \quad \xi \in (-a, a),$$

hence

$$\frac{dP_a}{d\xi}(\xi) \leq \max\left(\frac{\Lambda}{\kappa}, P_a(-a)\right), \quad \xi \in (-a, a),$$

and (2.5.55) follows for U_a and V_a . Next, thanks to the strong maximum principle applied to the two last equations of (2.5.54), we have

$$W_a(\xi) \leq \max(\underline{W}(-a), \underline{W}(a), \lambda_1 M'),$$

and since $\underline{W}(-a) \rightarrow 0$, $\underline{W}(a) \rightarrow -\infty$ as $a \rightarrow \infty$, the result follows for W_a .

Equipped with the uniform bound, one may complete the proof of Theorem 2.2.5. Indeed take a sequence $\{a_n\}_{n \geq 0}$ tending to ∞ as $n \rightarrow \infty$. Consider the sequence of functions:

$$(U^n, V^n, W^n) = (U_{a_n}, V_{a_n}, W_{a_n}).$$

Because of (2.5.55), Arzela-Ascoli theorem and elliptic regularity, one may assume, possibly along a sub-sequence, that

$$(U^n, V^n, W^n) \rightarrow (U, V, W) \text{ locally uniformly for } \xi \in \mathbb{R},$$

the limit function (U, V, W) is bounded (see (2.5.55)), is a solution of (2.5.50) and satisfies on \mathbb{R}

$$\underline{U} \leq U \leq \bar{U}, \quad \max(0, \underline{V}) \leq V \leq \bar{V}, \quad \max(0, \underline{W}) \leq W \leq \bar{W}.$$

These last inequalities ensure that $V \not\equiv 0$ and $W \not\equiv 0$ and

$$(U, V, W)(\xi) \rightarrow (\Lambda, 0, 0) \text{ as } \xi \rightarrow -\infty.$$

Finally, since (U, V, W) is uniformly bounded, Theorem 2.2.4 (ii) applies and shows that (U, V, W) converges to (U^*, V^*, W^*) at $\xi = \infty$ and this completes the proof of Theorem 2.2.5 for $c > c_*$.

Remark 2.5.2. *In the above construction, one may observe that the uniform bound for the solutions (U, V, W) is independent of the wave speed $c > c_*$. This fact will be used in the next section to handle the critical case $c = c_*$ using a suitable limiting argument.*

2.5.2 Existence of critical travelling waves: $c = c_*$

In this section we discuss the existence of travelling wave profile for the critical wave speed $c = c_*$. To do so, we make use of section 2.5.1 and we consider a sequence of wave speeds $c_n > c_*$ such that $c_n \searrow c_*$ as $n \rightarrow \infty$ and an associated sequence of travelling wave profiles (U^n, V^n, W^n) with wave speed c_n . Next, since for all $n \geq 0$, one has

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} (U^n, V^n, W^n)(\xi) = (U_*, V_*, W_*) \text{ and } \lim_{\xi \rightarrow \infty} (U^n, V^n, W^n)(\xi) = (U^*, V^*, W^*),$$

we select a sequence $(\xi_n)_n$ such that $V^n(\xi_n) = \frac{V^*+V_*}{2}$ for all $n \geq 0$, and we normalize the sequence of solutions such that $V^n(0) = \frac{V^*+V_*}{2}$ for all $n \geq 0$. This is possible due to the translation invariance of the system up to the change (U^n, V^n, W^n) by $(U^n, V^n, W^n)(\cdot + \xi_n)$. Next due to Remark 2.5.2 and the proof of Lemma 2.3.1, there exists some constant $K > 0$ independent of c such that

$$U^n + V^n + W^n \leq K \text{ and } U^n \geq K^{-1}, \forall n \geq 0. \quad (2.5.56)$$

Hence due to Arzela-Ascoli theorem and elliptic regularity, possibly along a sub-sequence not re-labelled, one may assume that

$$(U^n, V^n, W^n) \rightarrow (U, V, W) \text{ locally uniformly on } \mathbb{R} \text{ as } n \rightarrow \infty.$$

This limit function (U, V, W) becomes a bounded non-negative solution of the system

$$\begin{cases} c_* \frac{d}{d\xi} U(\xi) = \Lambda - U(\xi) - \beta_1 U(\xi) W(\xi), \\ c_* \frac{d}{d\xi} V(\xi) = U(\xi) W(\xi) - \mu_v V(\xi), \\ \lambda_1 V(\xi) + \left(\frac{d^2}{d\xi^2} - 1 \right) W(\xi) = 0, \end{cases} \quad \xi \in \mathbb{R}.$$

together with the normalisation condition $V(0) = \frac{V^*+V_*}{2}$, and with $U + V + W \leq K$ and $U \geq K^{-1}$ (see (2.5.56)).

Now to complete the proof of the theorem for the critical wave speed, it is sufficient to show that

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} (U, V, W)(\xi) = (U_*, V_*, W_*), \quad (2.5.57)$$

and

$$\lim_{\xi \rightarrow \infty} (U, V, W)(\xi) = (U^*, V^*, W^*). \quad (2.5.58)$$

To achieve this let us observe that the normalisation condition ensures that $V > 0$ and $W > 0$. Then Theorem 2.3.3 and subsequent Remark 2.3.4 imply

$$\liminf_{\xi \rightarrow \infty} V(\xi) > 0 \text{ and } \liminf_{\xi \rightarrow \infty} W(\xi) > 0.$$

Hence the same argument as the Lyapunov like one we used in section 2.4.3 ensures (2.5.58). And setting

$$\mathcal{V}[U, V, W](\xi) := aU^* g\left(\frac{U}{U^*}\right) + bV^* g\left(\frac{V}{V^*}\right) - dW^* g'\left(\frac{W}{W^*}\right) W_1'(\xi),$$

one recalls that $\xi \mapsto \mathcal{V}[U, V, W](\xi)$ is decreasing and goes to zero as $\xi \rightarrow \infty$. A similar argument as the one developed for $\xi = \infty$ in section 2.4.3 shows that if

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \mathcal{V}[U, V, W](\xi) < \infty,$$

then $(U, V, W)(\xi) \rightarrow (U^*, V^*, W^*)$ as $\xi \rightarrow -\infty$ and then $\mathcal{V}[U, V, W](\xi) \rightarrow 0$ as $\xi \rightarrow -\infty$. Hence, in that case one obtains that $\mathcal{V}[U, V, W](\xi) \equiv 0$ so that $(U, V, W)(\xi) \equiv$

(U^*, V^*, W^*) that contradicts the normalisation condition $V(0) < V^*$. As a consequence, one obtains that

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} \mathcal{V}[U, V, W](\xi) = \infty.$$

Now take a decreasing sequence $\{\xi_n\}$ going to $-\infty$ as $n \rightarrow \infty$. And consider the sequence of function $(U^n, V^n, W^n) = (U, V, W)(\cdot + \xi_n)$ and assume, due to Arzela-Ascoli theorem and elliptic estimates, that $(U^n, V^n, W^n)(\xi) \rightarrow (U_\infty, V_\infty, W_\infty)(\xi)$ locally uniformly. Let us show that $(V_\infty, W_\infty)(\xi) \equiv (0, 0)$. Assume by contradiction that $(V_\infty, W_\infty)(\xi) \not\equiv (0, 0)$. Due to the separation property (2.3.22) this means that $V_\infty > 0$ and $W_\infty > 0$. On the other hand, one has

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathcal{V}[U^n, V^n, W^n](\xi) = \mathcal{V}[U_\infty, V_\infty, W_\infty](\xi) \text{ locally uniformly on } \mathbb{R},$$

and, locally uniformly for $\xi \in \mathbb{R}$,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathcal{V}[U^n, V^n, W^n](\xi) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathcal{V}[U, V, W](\xi_n + \xi) = \infty.$$

Therefore one gets

$$\mathcal{V}[U_\infty, V_\infty, W_\infty](\xi) = \infty, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}.$$

Therefore, due to the definition of the function g , this contradicts $V_\infty > 0$ and $W_\infty > 0$. This proves that $(V_\infty, W_\infty) \equiv (0, 0)$. As a consequence, since $\{\xi_n\}$ is arbitrary, this implies that

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} (V, W)(\xi) = (0, 0),$$

and then $U(\xi) \rightarrow \Lambda$ as $\xi \rightarrow -\infty$. This completes the proof of Theorem 2.2.5.

Chapter 3

Spreading Speed for a non-local evolutionary epidemic system

We investigate spreading properties of solutions for a spatially distributed system of equations modelling the evolutionary epidemiology of plant-pathogen interactions. In this work the mutation process is described using a non-local convolution operator in the phenotype space. We prove that spreading occurs with a definite spreading speed that coincides with the minimal speed of the travelling wave solutions discussed in [1]. Moreover, the solution of the Cauchy problem asymptotically converges to some specific function for which the moving frame variable and the phenotype one are separated.

Key words Population dynamics, long time behaviour, epidemiology, spreading speed, minimal speed, diffusive epidemic system.

3.1 Introduction

In this note we investigate the long time behaviour and asymptotic speed of spread for the following spatially structured epidemic system of equations

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \Lambda - \mu u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z) w(t, x, z) dz, \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x, y) = \beta(y) u(t, x) w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \\ \delta w(t, x, y) - D \frac{\partial^2 w}{\partial x^2}(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}^M} J(y - y') r(y') v(t, x', y') dy', \end{cases} \quad (3.1.1)$$

posed for time $t \in \mathbb{R}^+$, spatial location $x \in \mathbb{R}$ and phenotypic trait value $y \in \mathbb{R}^M$, for some fixed integer $M \geq 1$. The above system is supplemented with some non negative initial conditions

$$u(0, x) = u_0(x), \quad v(0, x, y) = v_0(x, y), \quad (3.1.2)$$

whose specific properties are detailed in Section 2 below.

The above system of equations describes the spatial evolutionary epidemiology of a fungal disease within a spatially distributed plant population.

In [48], a similar non spatial but more detailed model has been introduced to investigate the gain achieved by the deployment of a crop variety resistant to the disease before this resistance is overcome. The model makes it possible to predict the evolution of some phenotypic traits of the pathogen such as the spore infection efficiency in response to the resistance of the plant host. More recently, a spatially explicit stochastic simulation model has been devised to achieve the same study in [82] allowing various deployment strategies in space and time and taking into account realistic landscapes.

Model (3.1.1)-(3.1.2) describes the evolution in time of healthy plant density $u(t, x)$ with respect to the spatial location $x \in \mathbb{R}$, of infected plant density $v(t, x, y)$ (i.e. the plant surface density bearing spore colonies) where y is the phenotypic trait of the disease variant, and of density of spores produced in the environment $w(t, x, y)$.

The parameters of the model are the following. The vital dynamics parameters are $\Lambda > 0$ the influx of healthy plant density while $\mu > 0$ and $\mu_v > 0$ are the healthy and infected plant death rates respectively. The disease transmission rate depends on the trait value y and is denoted by β . Contamination of the plant occurs due to the deposition on the foliar surface of the spores released in the environment by the fungal colonies. The production rate of spores by the colonies denoted by r is the second parameter that depends on the phenotypic trait. Spores produced by a colony associated to a trait value y' may mutate to trait y with respect to the probability kernel J . We have assumed that the spores dispersal obeys a rapid diffusion process of coefficient D before settling on the plant surface with deposition rate δ .

Before going further, we simplify this model using parameter rescaling by setting $\delta = D = \mu = 1$. Let $K = K(x)$ denotes the fundamental solution of the elliptic operator $\left(1 - \frac{\partial^2}{\partial x^2}\right)$, that is

$$K(x) = \frac{1}{2}e^{-|x|}, \quad x \in \mathbb{R}, \quad (3.1.3)$$

then system (3.1.1) rewrites as the following non-local system

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(z)w(t, x, z)dz, \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x, y) = \beta(y)u(t, x)w(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y), \end{cases} \quad (3.1.4)$$

wherein we have set

$$w(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}^M} K(x - x')J(y - y')r(y')v(t, x', y') dx' dy'. \quad (3.1.5)$$

In a previous work, see [1], the authors studied the existence of travelling solutions for the above system of equations, namely (3.1.1) or equivalently (3.1.4). Introducing the so-called basic reproduction number \mathcal{R}_0 given by

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v}, \quad (3.1.6)$$

where $\lambda_1 > 0$ is the principal eigenvalue of some non-linear operator related to the mutation kernel J , the authors proved the existence of a unique endemic steady state if and

only if $\mathcal{R}_0 > 1$ as well as the existence of travelling wave solutions connecting the disease free steady state $(u, v) = (\Lambda, 0)$ and this unique endemic steady state, for any wave speed c greater than some minimal speed $c_* > 0$. Furthermore, the authors also proved that any travelling wave solutions (with speed c) exhibit a simple shape, separating the moving frame spatial variable, $x - ct$, from the phenotype trait variable, $y \in \mathbb{R}^M$.

As mentioned above, the aim of the work is to study the long time behaviour of (3.1.2)-(3.1.4) as well as the asymptotic speed of spread of infection, when the initial amount of infection, $v_0 = v_0(x, y) \geq 0$, is a compactly supported function with respect to the x -variable. Roughly speaking in that case and when $\mathcal{R}_0 > 1$, we shall show that the infection spreads with the speed c_* , the minimal wave speed of the travelling waves. Furthermore the profile of infection, $v = v(t, x, y)$, asymptotically separates the spatio-temporal variables from the phenotype trait variable, $y \in \mathbb{R}^M$.

To analyse the spatial spread for System (3.1.4), one has to overcome the lack of comparison principle. Such a difficulty typically arises when studying predator-prey interaction and epidemic systems, such as the one we consider in this work.

The description of spatial propagation for diffusive predator-prey systems and epidemic problems has a long history. In particular, travelling wave solutions have been exhibited for a wide range of systems. For epidemic problems, we refer for instance to [85] for a survey, and to [46, 49] and the references therein for results on reaction-diffusion systems with mutations.

The spreading dynamics for such non-monotone problems has been scarcely studied in the literature and as far as we know no general method has been developed. Quite recently analysis of the spreading properties for the solutions of non-cooperative and non-competitive systems (of epidemic and predator-prey type) has been performed. We refer the reader to [31, 33, 47, 50, 67, 77, 79] for system with local diffusion, to [34, 107] for non-monotone systems with nonlocal diffusion. We also refer to [32, 103] for studies of the spreading behaviour for three interacting (competitive coupled with predator-prey interactions) species.

In this note, our analysis extends some dynamical system ideas taken from [31, 33] to non-local diffusion, to overcome the lack of comparison principle, while the asymptotic shape (separation of the variables) as $t \rightarrow \infty$ of the solution of the Cauchy Problem (3.1.2)-(3.1.4) is obtained by a careful comparison of the projections of the solution over all the eigenmodes of the mutation kernel operator.

This work is organized as follows: Section 2 is devoted to the Assumptions and to the main result of this work, namely Theorem 3.2.4. We also briefly state some results on the spectral properties of some non-local operator involved in the modelling of the mutations. Section 3 deals with preliminary results needed for the proof of Theorem 3.2.4. In particular we prove the well-posedness and asymptotic compactness properties of the solutions of Model (3.1.4). The next sections contain the proofs of our main result. In Section 4, we prove the outer spreading property while the inner spreading one is handled in Section 5. Finally, Section 6 is concerned with the proof of the asymptotic variables separation result.

3.2 Assumptions and main results

In this section we state and discuss the main results that will be proved in this manuscript. Before going to our main spreading result, Theorem 3.2.4 below, we first need to introduce our main assumptions, preliminary materials and useful notations.

We first deal with the phenotype trait specific functions, J , r and β . Along this note we assume the following set of hypothesis

Assumption 3.2.1. *We assume that*

- a) *the mutation kernel J is positive, continuous and $J \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M)$. Also J symmetric with respect to the origin, that is $J(-y) = J(y)$ for all $y \in \mathbb{R}^M$, and it has a unit mass that is $\int_{\mathbb{R}^M} J(y)dy = 1$.*

Moreover for every $R > 0$, the function $y \mapsto \sup_{\|y'\| \leq R} J(y+y')$ belongs to $L^1(\mathbb{R}^M)$.

- b) *Functions $r, \beta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}$ are both continuous, non-negative and bounded. They enjoy the following behaviour $(r(y), \beta(y)) \rightarrow (0, 0)$ as $\|y\| \rightarrow \infty$.*

The product function $y \mapsto r(y)\beta(y)$ belongs to $L^1(\mathbb{R}^M)$ and is not identically zero.

We now turn to the assumptions we shall impose for the initial data (u_0, v_0) arising in (3.1.2). To do so, for each ordered Banach space X , with positive cone X^+ , we denote by $C_b^0(I; X)$ and $C_b^0(I; X^+)$ the space of bounded continuous functions on the non empty set I into X and X^+ , respectively.

We now make the following assumption on the initial conditions of problem system (3.1.4).

Assumption 3.2.2. *We assume that $(u_0, v_0) \in C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$ satisfies*

- (i) $0 \leq u_0(x) \leq \Lambda$ for all $x \in \mathbb{R}$;

- (ii) *the function $x \mapsto \int_{\mathbb{R}^M} v_0(x, y)dy$ is compactly supported, $\int_{\mathbb{R}^M} r(y)v_0(x, y)dy \not\equiv 0$ and there exists some constant $c_0 > 0$ such that*

$$0 \leq v_0(x, y) \leq c_0\beta(y) \text{ a.e. for } y \in \mathbb{R}^M \text{ and for all } x \in \mathbb{R}.$$

First note that for any $(u_0, v_0) \in C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$, System (3.1.4) admits a unique non negative and globally defined solution $t \mapsto (u(t), v(t))$ that is continuously differentiable from $[0, \infty)$ into $C_b^0(\mathbb{R}; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}; L_+^1(\mathbb{R}^M))$ (see Proposition 3.3.1 in the next section).

Now, let us consider $\Omega \subset \mathbb{R}^M$ the non empty open set (see Assumption 3.2.1 (b)) defined as

$$\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M, r(y)\beta(y) > 0\}.$$

Let $\gamma : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}^+$ be the non negative function defined as

$$\gamma(y) = \frac{r(y)}{\beta(y)} \text{ if } \beta(y) > 0, \text{ and } 0 \text{ elsewhere.}$$

Note that the support of the continuous function γ is the closure of Ω . Now let $L_\gamma^2(\mathbb{R}^M)$ be the weighted L^2 -space defined as the set of measurable functions on \mathbb{R}^M such that $\int_{\mathbb{R}^M} f^2(y)\gamma(y)dy < \infty$. In particular we have

$$f \in L_\gamma^2(\mathbb{R}^M) \text{ if } f \text{ is measurable and } f\sqrt{\gamma} \in L^2(\mathbb{R}^M).$$

The norm of $L_\gamma^2(\mathbb{R}^M)$, denoted by $\|\cdot\|_{2,\gamma}$, is given

$$\|f\|_{2,\gamma} = \left(\int_{\mathbb{R}^M} f^2(y)\gamma(y)dy \right)^{1/2}, \quad \forall f \in L_\gamma^2(\mathbb{R}^M).$$

Before going to our main spreading result, we need to introduce the mutation operator and some spectral properties. Consider the bounded linear mutation operator $\mathcal{L} \in \mathcal{L}(L^1(\mathbb{R}^M))$ defined as follows

$$\mathcal{L}[\varphi](y) = \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y)J(y-y')r(y')\varphi(y')dy', \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M), \quad (3.2.7)$$

as well as its formal adjoint operator, $\mathcal{L}^* \in \mathcal{L}(L^1(\mathbb{R}^M))$, given by

$$\mathcal{L}^*[\varphi](y) = \int_{\mathbb{R}^M} r(y)\beta(y')J(y-y')\varphi(y')dy', \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M). \quad (3.2.8)$$

Then these two positive operators enjoy the following Perron-Frobenius property.

Proposition 3.2.3. *Let $\lambda_1 = \rho(\mathcal{L})$ denote the spectral radius of the operator \mathcal{L} . Then the following assertions hold true*

- (i) $\rho(\mathcal{L}) > 0$ and there exists a non negative eigenfunction $\varphi_1 \in C_b(\mathbb{R}^M) \cap L_\gamma^2(\mathbb{R}^M) \cap L_+^p(\mathbb{R}^M)$, for all $p \in [1, \infty]$, associated to λ_1 . In the sequel it is normalized so that $\|\varphi_1\|_{2,\gamma} = 1$. Moreover, φ_1 is positive on Ω .
- (ii) $\rho(\mathcal{L}^*) = \rho(\mathcal{L})$ and the non negative function $\varphi_1^* := \gamma\varphi_1 \in L_+^p(\mathbb{R}^M)$ for all $p \in [1, \infty]$ is an eigenfunction of \mathcal{L}^* associated to $\rho(\mathcal{L})$. Moreover it is positive on Ω .

Using the above notation, let us introduce P_1 the formal orthogonal projection of $v \in L^1(\mathbb{R}^M)$ on the eigenspace $\ker(\rho(\mathcal{L}) - \mathcal{L})$ spanned by φ_1 , the principal eigenvector of \mathcal{L} , that is

$$P_1\varphi = \left(\int_{\mathbb{R}^M} \varphi(y)\varphi_1^*(y)dy \right) \varphi_1, \quad \forall \varphi \in L^1(\mathbb{R}^M).$$

As recalled in the introduction, we define \mathcal{R}_0 as in (3.1.6) where $\lambda_1 = \rho(\mathcal{L})$ and throughout that work that

$$\mathcal{R}_0 > 1.$$

This condition is always assumed and not recalled. Now we define the minimal wave speed c_\star as in [1] by

$$c_\star := \inf_{0 < \lambda < 1} \frac{\mu_v}{\lambda} \left(\frac{\mathcal{R}_0}{1 - \lambda^2} - 1 \right), \quad (3.2.9)$$

Note that c_\star is related to the function $\mathcal{K}(c, \lambda)$ defined by

$$\mathcal{K}(c, \lambda) := (1 - \lambda^2)(c\lambda + \mu_v) - \mu_v\mathcal{R}_0. \quad (3.2.10)$$

Through the following characterisation: c_* satisfies the following assertions

$$\begin{cases} \forall c \in (0, c_*), \mathcal{K}(c, \lambda) < 0, \forall \lambda \in (0, 1), \\ \mathcal{K}(c_*, \lambda) = 0 \text{ has a unique solution in } (0, 1), \\ \forall c > c_*, \mathcal{K}(c, \lambda) = 0 \text{ has two solutions in } (0, 1). \end{cases} \quad (3.2.11)$$

This property will also be used in our analysis.

We are now able to state the main spreading result we shall prove in this note. It reads as follows.

Theorem 3.2.4. *Let Assumptions 3.2.1 and 3.2.2 be satisfied. Then the solution (u, v) of (3.1.4) with initial conditions (u_0, v_0) satisfies the following properties.*

- (i) **Separation of variables for large times:** *The function v belongs to $C_b([0, \infty) \times \mathbb{R}; L^2_\gamma(\mathbb{R}^M))$ and as t goes to infinity, the v -component of the solution converges towards its projection on the eigenspace spanned by φ_1 in the following sense*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{x \in \mathbb{R}} \|v(t, x, \cdot) - P_1 v(t, x, \cdot)\|_{2, \gamma} = 0.$$

Let $v_1 = v_1(t, x)$ be defined as

$$v_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \quad (3.2.12)$$

so that $P_1 v(t, x, \cdot)(y) = v_1(t, x) \varphi_1(y)$. Then v_1 enjoys the following asymptotic speed of spread:

- (ii) **Outer spreading property:** *For all $c > c_*$ it holds that*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \sup_{|x| \geq ct} v_1(t, x) = 0.$$

- (iii) **Inner spreading property:** *For all $0 \leq c < c_*$ it holds that*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{|x| \leq ct} v_1(t, x) > 0.$$

Note that the above result shows that the epidemics propagates with the spreading speed c_* as time goes to infinity. Moreover in the phenotype trait space, the distribution of the persistent variants of the disease follows the shape of the principle eigenvector $\varphi_1 = \varphi_1(y)$. This shape strongly depends on the three functions J , r and β . Conditions for this eigenfunction to be unimodal, and thus for the population to be roughly monomorphic, has been discussed in [29] in the case where the mutation kernel is narrow.

3.3 Preliminary results

3.3.1 Well-posedness of Model (3.1.4)

To prove the existence of the solutions of the Cauchy Problem (3.1.2)-(3.1.4), we rewrite the system as an abstract ODE. To that aim, let us recall the definition of \mathcal{L} in (3.2.7)

and of the spatial kernel K in (3.1.3). Next, let us consider the bounded linear operator $\widehat{\mathcal{L}} : C_b^0(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}^M)) \rightarrow C_b^0(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}^M))$ be defined as

$$\widehat{\mathcal{L}}[\psi](x, \cdot) = \beta(\cdot) \int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}^M} K(x - x') J(\cdot - y') r(y') \psi(x', y') dx' dy', \quad (3.3.13)$$

as well as $\widetilde{\mathcal{L}} \in \mathcal{L}(C_b^0(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}^M)); C_b^0(\mathbb{R}))$ by

$$\widetilde{\mathcal{L}}[\psi](\cdot) = \int_{\mathbb{R}^M} \widehat{\mathcal{L}}[\psi](\cdot, y) dy. \quad (3.3.14)$$

Using the above bounded operators, we now turn to the well posedness of the Cauchy problem associated to (3.1.4). To do so consider the Banach space $E = C_b^0(\mathbb{R}) \times C_b^0(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}^M))$ and its positive cone $E_+ = C_b^0(\mathbb{R}, \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}, L_+^1(\mathbb{R}^M))$. Consider the map $F : E \rightarrow E$ given by

$$F(X) = \begin{pmatrix} \Lambda - u - u\widetilde{\mathcal{L}}[v] \\ u\widehat{\mathcal{L}}[v] - \mu_v v \end{pmatrix}, \quad \forall X = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \in E.$$

Hence, setting $X(t) = (u(t, \cdot), v(t, \cdot, \cdot))^T \in E$, Problem (3.1.2)-(3.1.4) rewrites as the following ODE on the Banach space E :

$$\frac{dX(t)}{dt} = F(X(t)), \quad t \geq 0 \text{ with } X(0) = (u_0, v_0)^T \in E_+. \quad (3.3.15)$$

Next the following well posedness result holds.

Proposition 3.3.1. *The following assertions hold*

- (i) *Let $X(0) = (u_0, v_0)^T \in E_+$ be given. Then System (3.1.4) with initial data (u_0, v_0) (or equivalently (3.3.15)) admits a unique globally defined solution $X(t) = (u(t), v(t)) \in C^1([0, \infty), E_+)$, that is furthermore uniformly bounded in E while u satisfies*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{x \in \mathbb{R}} u(t, x) > 0.$$

- (ii) *Let $(u_0, v_0) \in E_+$ be some initial data satisfying Assumption 3.2.2. Then the associated solution (u, v) satisfies*

$$0 \leq u(t, x) \leq \Lambda, \quad \forall t \geq 0, x \in \mathbb{R},$$

and there exists some constant $M > 0$ such that

$$0 < v(t, x, y) \leq M\beta(y), \quad \text{for } (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R} \text{ and a.e. } y \in \mathbb{R}^M.$$

Proof. First note that the map F is locally Lipschitz continuous on E so that (3.3.15) admits a unique maximal solution in $X \in C^0([0, T_{max}), E)$ for some $T_{max} > 0$.

Now let $M > 0$ be given. Then $\lambda \geq \max(\mu_v, 1 + \|\beta\|_\infty \|r\|_\infty M)$ we have $F(X) + \lambda X \in E_+$ for all $X \in E_+$ with $\|X\|_E \leq M$. As a consequence the local solution X belongs to $C^0([0, T_{max}), E_+)$ for all initial data $X_0 \in E_+$.

Next to prove the boundedness of the solution, let $X_0 = (u_0, v_0)^T \in E_+$ be given and let (u, v) denotes the corresponding maximal solution. First note that since $v \geq 0$ then u satisfies

$$\partial_t u \leq \Lambda - u(t, x),$$

that is, for all t and x

$$u(t, x) \leq \Lambda + (u_0(x) - \Lambda)e^{-t}. \quad (3.3.16)$$

This shows that u is bounded. Now set

$$n(t, x) = u(t, x) + \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, z) dz.$$

Then, integrating the v -equation in (3.1.4) with respect to the variable y and adding-up the u -equation yields

$$\partial_t v(t, x) = \Lambda - u(t, x) - \mu_v \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, z) dz,$$

that implies

$$\partial_t n(t, x) \leq \Lambda - \min(1, \mu_v) n(t, x).$$

This yields

$$n(t, x) \leq n(0, x) e^{-t \min(1, \mu_v)} + \frac{\Lambda}{\min(1, \mu_v)} \left(1 - e^{-t \min(1, \mu_v)}\right), \quad \forall t \geq 0, \quad \forall x \in \mathbb{R}.$$

This ensures that the positive solutions of (3.3.15) are globally bounded in time, and thus globally defined.

Now since $v(t)$ is uniformly bounded in $C_b^0(\mathbb{R}; L^1(\mathbb{R}^M))$, there exists some constant $N > 0$ such that

$$\tilde{\mathcal{L}}[v(t, \cdot, \cdot)](x) \leq N, \quad \forall t \geq 0, \quad \forall x \in \mathbb{R}.$$

We now infer from the u -equation that

$$\partial_t u(t, x) \geq \Lambda - (1 + N)u(t, x),$$

so that, for all $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$, we get

$$u(t, x) \geq \frac{\Lambda}{1 + N} + \left(u_0(x) - \frac{\Lambda}{1 + N}\right) e^{-(1+N)t},$$

and (i) follows.

To check (ii), first note that the estimate for u directly follows from (3.3.16). Let us now complete the proof for the v -estimate. To see this recall that Problem (3.1.4) writes for the non-negative v -component

$$\partial_t v(t, x, y) = \beta(y)u(t, x)K * J * (rv)(t, x, y) - \mu_v v(t, x, y). \quad (3.3.17)$$

Next since $0 \leq u \leq \Lambda$ and $J * (rv)$ is bounded uniformly for $t \in \mathbb{R}^+$, $x \in \mathbb{R}$ and $y \in \mathbb{R}^M$, here exists some constant $M_1 > 0$ such that

$$\forall (t, x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}^M, \quad \partial_t v(t, x, y) \leq M_1 \beta(y) - \mu_v v(t, x, y),$$

hence we get

$$0 \leq v(t, x, y) \leq \frac{M_1}{\mu_v} \beta(y) + e^{-\mu_v t} v_0(x, y).$$

Finally since, $v_0(x, y)$ is bounded by $c_0 \beta(y)$ (see Assumption 3.2.2 (ii), the estimate for v follows which concludes the proof of the proposition. \blacksquare

Remark 3.3.2. Under Assumption 3.2.2 and more precisely recalling that $x \mapsto \int_{\mathbb{R}^M} r(y) v_0(x, y) dy \neq 0$ and since $J > 0$ and $K > 0$ one readily obtains that the solution (u, v) satisfies

$$v(t, x, y) > 0, \text{ for all } t > 0, x \in \mathbb{R} \text{ and a.e. for } y \in \{\beta > 0\}.$$

Hence $v > 0$ on $(0, \infty) \times \mathbb{R} \times \Omega$.

On the other hand when the function $x \mapsto \int_{\mathbb{R}^M} r(y) v_0(x, y) dy \equiv 0$ then $\int_{\mathbb{R}^M} r(y) v(t, x, y) dy \equiv 0$ on $[0, \infty) \times \mathbb{R}$ and thus $v(t, x, y) = 0$ for all $(t, x) \in (0, \infty) \times \mathbb{R}$ and a.e. for $y \in \Omega$.

3.3.2 Compactness properties of the solutions

In this section, we investigate asymptotic compactness for the positive solutions of (3.1.4), provided by Proposition 3.3.1. We start by deriving some estimates for the operator \mathcal{L} , defined in (3.2.7).

Lemma 3.3.3. Under assumption 3.2.1 the linear bounded operator \mathcal{L} is compact in $L^1(\mathbb{R}^M)$. It indeed enjoys the following estimates:

(i) For all $\varphi \in L^1(\mathbb{R}^M)$ and $h \in \mathbb{R}^M$ one has

$$\|\tau_h \mathcal{L}[\varphi] - \mathcal{L}[\varphi]\|_1 \leq \|r\|_\infty \|\tau_h \beta - \beta\|_\infty \|\varphi\|_1 + \|\beta\|_\infty \|r\|_\infty \|\tau_h J - J\|_1 \|\varphi\|_1,$$

wherein τ_h denotes the translation operator in $L^1(\mathbb{R}^M)$, $\tau_h f(\cdot) = f(\cdot + h)$ for $h \in \mathbb{R}^M$ and $f \in L^1(\mathbb{R}^M)$.

(ii) Let $R, R' > 0$ be given. Then for all $\varphi \in L^1(\mathbb{R}^M)$ one has

$$\|\mathcal{L}[\varphi]\|_{L^1(\|\cdot\| \geq R)} \leq \sup_{\|\cdot\| \geq R} \beta(y) \left(\|r\|_\infty \int_{\|\cdot\| \geq R} \sup_{\|\cdot\| \leq R'+1} J(y + y') dy + \sup_{\|\cdot\| \geq R'} r(y') \right) \|\varphi\|_1.$$

Proof. All assertions but (ii) are straightforward using Young inequality for convolution products. For assertion (ii) we consider a smooth and non-negative function $\chi_{R'} \leq 1$ defined as follows

$$\chi_{R'}(y) = \begin{cases} 1, & \text{if } \|y'\| \leq R', \\ 0, & \text{if } \|y'\| \geq R' + 1. \end{cases}$$

Then, for $\varphi \in L^1(\mathbb{R}^M)$ one has

$$\|\mathcal{L}[\varphi]\|_{L^1(\|\cdot\| \geq R)} = \int_{\|\cdot\| > R} \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) J(y - y') r(y') |\varphi(y')| (\chi_{R'}(y') + (1 - \chi_{R'}(y'))) dy' dy.$$

On the one hand we have

$$\begin{aligned} & \int_{\|\cdot\| > R} \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) J(y - y') r(y') |\varphi(y')| \chi_{R'}(y') dy' dy \\ & \leq \sup_{\|\cdot\| \geq R} \beta(y) \|r\|_\infty \int_{\|\cdot\| \geq R} \sup_{\|\cdot\| \leq R'+1} J(y + y') dy \|\varphi\|_1, \end{aligned}$$

while on the second hand

$$\begin{aligned}
 & \int_{\|y\|>R} \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y) J(y-y') r(y') |\varphi(y')| (1 - \chi_{R'}(y')) dy' dy, \\
 & \leq \sup_{\|y\|\geq R} \beta(y) \sup_{\|y'\|\geq R'} r(y') \int_{\mathbb{R}^M} \int_{\mathbb{R}^M} J(y-y') |\varphi(y')| dy' dy, \\
 & \leq \sup_{\|y\|\geq R} \beta(y) \sup_{\|y'\|\geq R'} r(y') \|\varphi\|_1,
 \end{aligned}$$

and (ii) follows. ■

Lemma 3.3.4 (Regularity estimates). *Let $(u_0, v_0) \in E_+$ be given. such that $u_0 \leq \Lambda$. Let $(u(t), v(t))$ denote the corresponding solution for $t \geq 0$. Then there exists some constant $M > 0$ such that for all $t \geq 0$, for all $x, h \in \mathbb{R}$ we have*

$$\begin{aligned}
 |u(t, x+h) - u(t, x)| & \leq |u_0(x+h) - u_0(x)| e^{-\frac{1}{2}t} + M \|K(h+\cdot) - K(\cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})}, \\
 \|v(t, x+h, \cdot) - v(t, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} & \leq \|v_0(x+h, \cdot) - v_0(x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} e^{-\mu_v t} \\
 & \quad + \alpha(t) M |u_0(x+h) - u_0(x)| + M \|K(h+\cdot) - K(\cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})},
 \end{aligned} \tag{3.3.18}$$

where $\alpha(t)$ is a positive function tending to 0 as $t \rightarrow \infty$.

Moreover there exists some constant M' such that for all $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$

$$|\partial_t u(t, x)| \leq M' \text{ and } \|\partial_t v(t, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} \leq M'.$$

Remark 3.3.5. *If we assume that u_0 and v_0 are furthermore uniformly continuous on \mathbb{R} into \mathbb{R} and $L^1(\mathbb{R}^M)$, respectively, then the functions u and v are uniformly continuous from $[0, \infty) \times \mathbb{R}$ into \mathbb{R} and $L^1(\mathbb{R}^M)$, respectively.*

Corollary 3.3.6 (Asymptotic compactness of the orbits). *Let $(u_0, v_0) \in E_+$ be given such that $u_0 \leq \Lambda$. Let $(u(t), v(t))$ denotes the corresponding solution for $t \geq 0$. Let $(t_j)_{j \geq 0}$ be a sequence of positive numbers tending to ∞ as $j \rightarrow \infty$ and $(x_j)_{j \geq 0} \subset \mathbb{R}$ be a given sequence. Then the sequence of function $(u_j, v_j) \subset E$ given for $t \geq -t_j$ and $x \in \mathbb{R}$ by*

$$u_j(t, x) = u(t + t_j, x + x_j) \text{ and } v_j(t, x, \cdot) = v(t + t_j, x + x_j, \cdot),$$

is relatively compact in $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2, L^1(\mathbb{R}^M))$.

Proof of Lemma 3.3.4 . To prove the lemma, we make use of a ideas developed in [94] (see Theorem 4.2 in this paper). First recall that $\widehat{\mathcal{L}}$ and $\widetilde{\mathcal{L}}$ are defined in (3.3.13) and (3.3.14), respectively. Let $(u_0, v_0) \in E_+$ be given with $u_0 \leq \Lambda$, and let $(u(t), v(t))$ denote the corresponding solution of (3.1.4). Since $t \mapsto (u(t), v(t))$ is uniformly bounded in E , we readily obtain the following preliminary regularity estimate: there exists some constant $M_1 > 0$ such that for all $t \geq 0$, $x, z \in \mathbb{R}$, one has

$$\|\widehat{\mathcal{L}}[v](t, z, \cdot) - \widehat{\mathcal{L}}[v](t, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} \leq M_1 \|K(z+\cdot) - K(x+\cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})}. \tag{3.3.19}$$

Next the function $u = u(t, x)$ satisfies the following equation

$$\partial_t u(t, x) = \Lambda - u(t, x) - u(t, x) \widetilde{\mathcal{L}}[v](t, x).$$

Then, for any $t \geq 0$ and $x, z \in \mathbb{R}$ one has

$$\begin{aligned} & \partial_t \left((u(t, z) - u(t, x))^2 \right) \\ &= 2(u(t, z) - u(t, x)) \left(-u(t, z) + u(t, x) - u(t, z) \tilde{\mathcal{L}}[v](t, z) + u(t, x) \tilde{\mathcal{L}}[v](t, x) \right), \end{aligned}$$

that rewrites as

$$\begin{aligned} \partial_t \left((u(t, z) - u(t, x))^2 \right) &= -2(u(t, z) - u(t, x))^2 - 2(u(t, z) - u(t, x))^2 \tilde{\mathcal{L}}[v](t, x) \\ &\quad - 2u(t, z)(u(t, z) - u(t, x)) \left(\tilde{\mathcal{L}}[v](t, z) - \tilde{\mathcal{L}}[v](t, x) \right). \end{aligned}$$

Since $\tilde{\mathcal{L}}[v] \geq 0$, this implies

$$\begin{aligned} \partial_t \left((u(t, z) - u(t, x))^2 \right) &\leq -2(u(t, z) - u(t, x))^2 \\ &\quad - 2u(t, z)(u(t, z) - u(t, x)) \left(\tilde{\mathcal{L}}[v](t, z) - \tilde{\mathcal{L}}[v](t, x) \right). \end{aligned}$$

Now since $u_0 \leq \Lambda$ one has $u \leq \Lambda$ and Young inequality ensures that

$$\partial_t (u(t, z) - u(t, x))^2 \leq -(u(t, z) - u(t, x))^2 + \Lambda^2 \left(\tilde{\mathcal{L}}[v](t, z) - \tilde{\mathcal{L}}[v](t, x) \right)^2.$$

Next integrating this inequality with respect to time between 0 to t for some $t \geq 0$ leads us to

$$(u(t, z) - u(t, x))^2 \leq (u_0(z) - u_0(x))^2 e^{-t} + \Lambda^2 \sup_{0 \leq \tau \leq t} \left(\tilde{\mathcal{L}}[v](\tau, z) - \tilde{\mathcal{L}}[v](\tau, x) \right)^2,$$

combined with (3.3.19), it yields the first estimate in (3.3.18).

Next we similarly prove that functions $v(t, x, \cdot)$ satisfies the second estimate in (3.3.18). To that aim, recall that for $t \geq 0$, $x, z \in \mathbb{R}$ and $y \in \mathbb{R}^M$ one has

$$\begin{aligned} \partial_t (v(t, x, y) - v(t, z, y)) &= -\mu_v (v(t, x, y) - v(t, z, y)) \\ &\quad + u(t, x) \hat{\mathcal{L}}[v](t, x, y) - u(t, z) \hat{\mathcal{L}}[v](t, z, y). \end{aligned}$$

Hence, integrating the above equation from 0 to $t \geq 0$ yields

$$\begin{aligned} v(t, x, y) - v(t, z, y) &= (v_0(x, y) - v_0(z, y)) e^{-\mu_v t} \\ &\quad + \int_0^t e^{-\mu_v(t-s)} \left[u(s, x) \hat{\mathcal{L}}[v](s, x, y) - u(s, z) \hat{\mathcal{L}}[v](s, z, y) \right] ds. \end{aligned}$$

Then taking the $L^1(\mathbb{R}^M)$ -norm with respect to y leads to

$$\begin{aligned} \|v(t, x, \cdot) - v(t, z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} &\leq \|v_0(x, \cdot) - v_0(z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} e^{-\mu_v t} \\ &\quad + \int_0^t e^{-\mu_v(t-s)} \int_{\mathbb{R}^M} \left| u(s, x) \hat{\mathcal{L}}[v](s, x, y) - u(s, z) \hat{\mathcal{L}}[v](s, z, y) \right| dy \\ &\leq \|v_0(x, \cdot) - v_0(z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} e^{-\mu_v t} \\ &\quad + \int_0^t e^{-\mu_v(t-s)} |u(s, x) - u(s, z)| \|\hat{\mathcal{L}}[v](s, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} ds \\ &\quad + \frac{\Lambda}{\mu_v} \left\| \hat{\mathcal{L}}[v](s, x, \cdot) - \hat{\mathcal{L}}[v](s, z, \cdot) \right\|_{L^1(\mathbb{R}^M)}. \end{aligned}$$

By coupling (3.3.19) with first estimate in (3.3.18) we obtain

$$\begin{aligned} \|v(t, x, \cdot) - v(t, z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} &\leq \|v_0(x, \cdot) - v_0(z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} e^{-\mu_v t} \\ &\quad + |u_0(x) - u_0(z)| \int_0^t e^{-\mu_v(t-s)} e^{-\frac{1}{2}s} \|\widehat{\mathcal{L}}[v](s, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} ds \\ &\quad + M \|K(z + \cdot) - K(x + \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})} \int_0^t e^{-\mu_v(t-s)} \|\widehat{\mathcal{L}}[v](s, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} ds \\ &\quad + \frac{\Lambda}{\mu_v} M_1 \|K(z + \cdot) - K(x + \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})}. \end{aligned}$$

Finally thanks to the uniform bound for v provided in Proposition 3.3.1, $\|\widehat{\mathcal{L}}[v](t, x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)}$ is also uniformly bounded for $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$. Hence we readily obtain that there exist some constants $M_2 > 0$ and $M_3 > 0$ such that for all $t \geq 0$, x and $z \in \mathbb{R}$ we have

$$\begin{aligned} \|v(t, x, \cdot) - v(t, z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} &\leq \|v_0(x, \cdot) - v_0(z, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R}^M)} e^{-\mu_v t} \\ &\quad + \alpha(t) M_2 |u_0(x) - u_0(z)| + M_3 \|K(z + \cdot) - K(x + \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})} \end{aligned}$$

with $\alpha(t) := \int_0^t e^{-\mu_v(t-s) - \frac{1}{2}s} ds$, satisfying $\alpha(t) \rightarrow 0$ as $t \rightarrow +\infty$.

Finally note that the bound for the time derivatives directly follows from the equations for u and v together with the uniform bound provided in Proposition 3.3.1. The lemma is proved. \blacksquare

Proof of Corollary 3.3.6. We apply Arzelà-Ascoli theorem. Let $A > 0$ be given and $j_0 \geq 0$ large enough such that $t_j \geq A$, for all $j \geq j_0$. Next, since $t_j \rightarrow \infty$ as $j \rightarrow \infty$, we infer from Lemma 3.3.4 that the sequence $(u_j, v_j)_{j \geq j_0}$ is equi-continuous for $(t, x) \in [-A, A]^2$ in $\mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}^M)$. Hence, to complete the proof of the corollary, it is sufficient to show that for all $(t, x) \in [-A, A]^2$, the sequence $(v_j(t, x, \cdot))_{j \geq j_0}$ is relatively compact in $L^1(\mathbb{R}^M)$. By integrating the v -equation, we obtain

$$\begin{aligned} v_j(t, x, y) &= v_0(x + x_j, y) e^{-\mu_v(t+t_j)} + K_j(t, x, y), \\ \text{with } K_j(t, x, y) &:= \int_{-t_j}^t e^{-\mu_v(t-s)} u(s, x + x_j) \mathcal{L}[v_j(s, x, \cdot)](y) ds. \end{aligned}$$

For any $(t, x) \in [-A, A]^2$, since $v_0(x, y) e^{-\mu_v(t+t_j)} \rightarrow 0$ as $j \rightarrow \infty$ in $L^1(\mathbb{R}^M)$ it is sufficient to show that the sequence $(K_j(t, x, \cdot))_{j \geq j_0}$ is relatively compact in $L^1(\mathbb{R}^M)$ applying Fréchet-Kolmogorov theorem. Thanks to the boundedness property of the solutions (Proposition 3.3.1) and the operator estimate of Lemma 3.3.3 (ii) we firstly have, for any $R, R' > 0$

$$\begin{aligned} \int_{\|y\| \geq R} K_j(t, x, y) dy &\leq \Lambda \int_{-t_j}^t e^{-\mu_v(t-s)} \int_{\|y\| \geq R} \mathcal{L}[v_j(s, x, \cdot)](y) dy ds \\ &\leq M \sup_{\|y\| \geq R} \beta(y) \left(\|r\|_\infty \int_{\|y\| \geq R} \sup_{\|y'\| \leq R'+1} J(y + y') dy + \sup_{\|y'\| \geq R'} r(y') \right), \end{aligned}$$

for some constant $M > 0$ independent of $j \geq j_0$. This implies thanks to Assumption 3.2.1 that

$$\lim_{R \rightarrow \infty} \int_{\|y\| \geq R} K_j(t, x, y) dy = 0 \text{ uniformly with respect to } j \geq 0.$$

Next, let $h \in \mathbb{R}^M$ be given. Due to Lemma 3.3.3 (i) and the boundedness property of the solutions, there exists some constant M' such that, for all $j \geq j_0$ one has

$$\|\tau_h K_j(t, x, \cdot) - K_j(t, x, \cdot)\|_1 \leq M' \|r\|_\infty (\|\tau_h \beta - \beta\|_\infty + \|\beta\|_\infty \|\tau_h J - J\|_1),$$

which implies thanks to Assumption 3.2.1 as $J \in L^1(\mathbb{R}^M)$ and β is uniformly continuous that

$$\lim_{h \rightarrow 0} \|\tau_h K_j(t, x, \cdot) - K_j(t, x, \cdot)\|_1 = 0.$$

The proof of the Corollary is complete. \blacksquare

3.3.3 Spectral properties of \mathcal{L}

In this subsection, we prove Proposition 3.2.3. Thanks to Lemma 3.3.3 the operator \mathcal{L} is compact. Let us recall that $\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M, r(y)\beta(y) > 0\}$. Let \mathcal{M} the compact operator defined as the restriction of \mathcal{L} to $L^1(\Omega)$, that is

$$\mathcal{M}[f](y) = \int_{\Omega} \beta(y)J(y - y')r(y')f(y')dy', \quad f \in L^1(\Omega).$$

We have $\beta(y)J(y - y')r(y') > 0, \forall y, y' \in \Omega$. Therefore, thanks to Theorem 6.6 in [87], \mathcal{M} is irreducible and admits a principal eigenpair $(\lambda_1, \psi_1) \in \mathbb{R}^+ \times L^1_+(\Omega)$ with $\lambda_1 = r(\mathcal{M}) > 0$ and $\psi_1(y) > 0, a.e.$ in Ω .

Next, the function $\varphi_1 \in L^1_+(\mathbb{R}^M)$ defined as

$$\varphi_1(y) = \begin{cases} \psi_1(y) & \text{if } y \in \Omega, \\ \frac{\beta(y)}{\lambda_1} \int_{\Omega} J(y - y')r(y')\psi_1(y')y' & \text{if } y \in \mathbb{R}^M \setminus \Omega. \end{cases}$$

satisfies $\mathcal{L}\varphi_1 = \lambda_1\varphi_1$. Moreover, as $r \in L^\infty(\mathbb{R}^M), J \in C_b^0(\mathbb{R}^M) \cap L^1_+(\mathbb{R}^M)$ and $\beta \in C_b^0(\mathbb{R}^M)$, $\varphi_1 = \frac{1}{\lambda_1}\beta J * (r\varphi_1)$ implies that $\varphi_1 \in C_b^0(\mathbb{R}^M) \cap L^p_+(\mathbb{R}^M)$ for all $p \geq 1$ and $\varphi_1 > 0$ on Ω . Then, since $\varphi_1^2\gamma = \frac{r\beta}{\lambda_1^2}(J * (r\varphi_1))^2$, we readily prove that $\varphi_1 \in L^2_\gamma(\mathbb{R}^M)$ and we choose φ_1 to satisfy $\|\varphi_1\|_{2,\gamma} = 1$.

Let us now prove that $r(\mathcal{L}) = r(\mathcal{M})$. We first have that $r(\mathcal{L}) \geq r(\mathcal{M}) > 0$. Next, using compactness of \mathcal{L} (cf. Lemma 4.2.10 in [75]), \mathcal{L} has a positive eigenfunction $\phi \in L^1_+(\Omega)$ associated to $r(\mathcal{L})$, i.e. $\mathcal{L}\phi = r(\mathcal{L})\phi$. Then, the restriction of ϕ to $L^1(\Omega)$ is a positive eigenfunction of \mathcal{M} , hence $r(\mathcal{L})$ is a positive eigenvalue of \mathcal{M} associated to a positive eigenfunction. However Corollary 4.2.15 (Frobenius Theorem) in [75] implies that for any eigenvalue μ of \mathcal{M} with $|\mu| < r(\mathcal{M})$, the corresponding eigenfunction ψ does not have a constant sign, therefore $r(\mathcal{L}) = r(\mathcal{M})$.

Recall that $\mathcal{L}^* : L^1_+(\mathbb{R}^M) \rightarrow L^1_+(\mathbb{R}^M)$, the formal adjoint of \mathcal{L} , is defined in (3.2.8). Exchanging r and β , we readily prove that this operator is compact as for the proof of Lemma 3.3.3. Moreover, as J is symmetric, the following identity holds

$$\int_{\mathbb{R}^M} f(y)\mathcal{L}[g](y)dy = \int_{\mathbb{R}^M} \mathcal{L}^*[f](y)g(y)dy, \quad \forall f, g \in L^1(\mathbb{R}^M) \cap L^\infty(\mathbb{R}^M). \quad (3.3.20)$$

Next define $\varphi_1^* = \gamma\varphi_1$. Then from the above identity one has

$$\gamma\varphi_1 = \chi_{\{\beta > 0\}} \frac{r}{\lambda_1} J * (r\varphi_1),$$

we notice that $\varphi_1^* \in L^\infty(\mathbb{R}^M) \cap L^1_+(\mathbb{R}^M)$, and as $\lambda_1 \varphi_1 = \beta J^*(r\varphi_1)$, the identity $\chi_{\{\beta>0\}} \varphi_1 = \varphi_1$ holds on \mathbb{R}^M and we have for all $y \in \mathbb{R}^M$

$$\begin{aligned} \beta(y) \mathcal{L}^* \varphi_1^*(y) &= r(y) \beta(y) \int_{\mathbb{R}^M} \beta(y') J(y-y') \chi_{\{\beta>0\}}(y') \frac{r(y')}{\beta(y')} \varphi_1(y') dy', \\ &= r(y) \beta(y) \int_{\mathbb{R}^M} r(y') J(y-y') \varphi_1(y') dy', \\ &= r(y) \mathcal{L} \varphi_1(y) = \lambda_1 r(y) \varphi_1(y), \end{aligned}$$

which implies $\mathcal{L}^* \varphi_1^* = \lambda_1 \varphi_1^*$.

Next, as above the restriction of the operator \mathcal{L}^* to $L^1(\Omega)$ is also irreducible and since φ_1^* is non negative, we obtain that (λ_1, φ_1^*) is a principal eigenpair of \mathcal{L}^* with $\lambda_1 = r(\mathcal{L}) = r(\mathcal{L}^*)$.

3.4 Proof of Theorem 3.2.4 (ii)

To prove Theorem 3.2.4 (ii), we construct a suitable super-solution \bar{v}_1 .

First notice that due to the symmetry of the kernel K (see (3.1.3) and (3.1.5)) if $(u(t, x), v(t, x, y))$ is some solution of (3.1.4) then $(u(t, -x), v(t, -x, y))$ is also solution of (3.1.4) for the initial condition $(u_0(-x), v_0(-x, y))$. Therefore, in this proof it suffices to consider the case $x \geq ct$, for some $c > c_*$, the case where $x \leq -ct$ can be handled similarly.

Here let (u, v) be a solution of (3.1.4) with initial data (u_0, v_0) satisfying Assumption 3.2.2.

Next let us recall that the operator \mathcal{L} is defined in (3.2.7). Now recalling that $u_0 \leq \Lambda$ (see Assumption 3.2.2) using assertion (ii) of Proposition 3.3.1 ensures that $u(t, x) \leq \Lambda$ for all $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$. As a consequence we have

$$\begin{aligned} \partial_t v(t, x, y) &= u(t, x) K * \mathcal{L}[v(t, x, \cdot)](y) - \mu_v v(t, x, y), \\ &\leq \Lambda K * \mathcal{L}[v(t, x, \cdot)](y) - \mu_v v(t, x, y). \end{aligned}$$

Recalling the definition of $v_1 = v(t, x)$ in (3.2.12), multiplying this inequality by $\varphi_1^*(y) \geq 0$ and integrating over \mathbb{R}^M we readily find

$$\partial_t v_1(t, x) \leq \Lambda K * \left(\int_{\mathbb{R}^M} \mathcal{L}[v(t, x, \cdot)](y) \varphi_1^*(y) dy \right) - \mu_v v_1(t, x), \quad \forall t \geq 0, x \in \mathbb{R}.$$

Then due to (3.3.20) we get

$$\partial_t v_1(t, x) \leq \Lambda K * \left(\int_{\mathbb{R}^M} \mathcal{L}^*[\varphi_1^*](y) v(t, x, y) dy \right) - \mu_v v_1(t, x),$$

then it follows that

$$\partial_t v_1(t, x) \leq \lambda_1 \Lambda K * v_1(t, \cdot)(x) - \mu_v v_1(t, x), \quad \forall t \geq 0, \forall x \in \mathbb{R}. \quad (3.4.21)$$

Let us recall that K (defined in (3.1.3)) is non-negative. Let $c > c_*$ be given and fixed. We now look for a super-solution of (3.4.21) of the form $\bar{v}_1(t, x) = \phi_0 e^{-\lambda(x-ct)}$, for some

positive constant $\phi_0 > 0$ and $\lambda \in (0, 1)$, to be chosen later. Note that, for all $t \in \mathbb{R}$ and $x \in \mathbb{R}$ one has

$$\begin{aligned} & \partial_t \bar{v}_1(t, x) - \lambda_1 \Lambda K * \bar{v}_1(t, \cdot)(x) + \mu_v \bar{v}_1(t, x) \\ &= \phi_0 e^{-\lambda(x-ct)} \left[c\lambda + \mu_v - \frac{\lambda_1 \Lambda}{(1-\lambda^2)} \right]. \end{aligned}$$

Now recall that $\mathcal{K}(c, \lambda) = (1-\lambda^2)(c\lambda + \mu_v) - \mu_v \mathcal{R}_0$ with $\mu_v \mathcal{R}_0 = \lambda_1 \Lambda$ (see (2.2.14)). Hence, since $c > c_*$, due to (3.2.11) there exists $\lambda_0 \in (0, 1)$ such that $\mathcal{K}(c, \lambda_0) = 0$. We now choose $\lambda = \lambda_0$ so that the function \bar{v}_1 satisfies

$$\partial_t \bar{v}_1(t, x) - \lambda_1 \Lambda K * \bar{v}_1(t, \cdot)(x) + \mu_v \bar{v}_1(t, x) = 0, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

Finally as v_0 is compactly supported, the function $x \mapsto v_1(0, x)$ is also compactly supported, and we choose ϕ_0 large enough such that

$$\bar{v}_1(0, x) = \phi_0 e^{-\lambda_0 x} \geq v_1(0, x), \quad \forall x \in \mathbb{R}.$$

Hence \bar{v}_1 becomes a super-solution and we end up with the following upper-bound

$$v_1(t, x) \leq \bar{v}_1(t, x) = \phi_0 e^{-\lambda_0(x-ct)}, \quad \forall x \in \mathbb{R}, t \geq 0.$$

Now let c_1 be any real such that $c_1 > c > c_*$. Then,

$$\sup_{x \geq c_1 t} \bar{v}_1(t, x) = \phi_0 e^{-\lambda_0(c_1-c)t} \rightarrow 0, \quad \text{as } t \rightarrow \infty,$$

therefore as $c > c_*$ can be chosen arbitrary close to c_* Theorem 3.2.4 (ii) holds true in the case $x \geq ct$ and consequently for $|x| \geq ct$ as well. This concludes the proof of Theorem 3.2.4 (ii).

3.5 Proof of Theorem 3.2.4 (iii)

This section will present the behaviour for $t \gg 1$ of the solution in the region $|x| \leq ct$ for some $0 \leq c < c_*$. Here we only focus on the region of the form $0 \leq x \leq ct$ for $c \in [0, c_*)$ since the case where $-ct \leq x \leq 0$ can be handled similarly like in the proof of Theorem 3.2.4 (ii).

Throughout this section we fix an initial data (u_0, v_0) satisfying Assumption 3.2.2 and we denote by (u, v) the corresponding solution of (3.1.4). We also denote by $v_1 = v_1(t, x)$ the function defined for $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$ by (3.2.12). Since $r(y)v_0(x, y) \not\equiv 0$ on $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^M$ (see Assumption 3.2.2 (ii)) then, according to Remark 3.3.2 one has $v_1 > 0$ on $(0, \infty) \times \mathbb{R}$. Recall also that throughout this section, we assume that $\mathcal{R}_0 > 1$.

The main purpose of this section is to prove that $v_1 = v_1(t, x)$ (see (3.2.12)) remains uniformly positive in the large time, in such regions.

In order to state our results let us introduce some useful notations and remarks that will be used along in this section. We define $\mathcal{T} \subset C_b^0(\mathbb{R}^2; \mathbb{R}^+) \times C_b^0(\mathbb{R}^2; L_+^1(\mathbb{R}^M))$ the set of the limits of the translates of the orbit (u, v) as

$$\begin{aligned} (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T} & \iff \text{there exist a sequence } (t_n)_{n \geq 0} \text{ with } t_n \rightarrow \infty \\ & \text{and a sequence } (x_n)_{n \geq 0} \subset \mathbb{R} \text{ such that} \end{aligned}$$

$$(\tilde{u}(t, x), \tilde{v}(t, x, \cdot)) = \lim_{n \rightarrow \infty} (u(t + t_n, x + x_n), v(t + t_n, x + x_n, \cdot)),$$

for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$.

Due to Lemma 3.3.4 (and Corollary 3.3.6), observe that \mathcal{T} is non empty and it is a compact set when endowed with the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$. Note that since (u_0, v_0) satisfies Assumption 3.2.2, Proposition 3.3.1 ensures that there exists $M > \Lambda^{-1}$ large enough such that for all $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}$ one has

$$\begin{aligned} M^{-1} \leq \tilde{u}(t, x) \leq \Lambda \text{ and } 0 \leq \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) dy \leq M, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2, \\ 0 \leq \tilde{v}(t, x, y) \leq M\beta(y), \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2 \text{ and a.e. for } y \in \mathbb{R}^M. \end{aligned} \quad (3.5.22)$$

Note also that for any $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}$ becomes a non-negative entire solution of the system (3.1.4).

As a consequence we obtain the following separation property: for any $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}$, it holds that

$$\text{either } (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T} \equiv (\Lambda, 0), \text{ or, } \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(\cdot, \cdot, y) \varphi_1^*(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R} \times \mathbb{R}.$$

To see this let $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}$ be given. Assume that there exists $(t_0, x_0) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}$ such that

$$\int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t_0, x_0, y) \varphi_1^*(y) dy = 0.$$

Then $\tilde{v}(t_0, x_0, y) = 0$ a.e. for $y \in \Omega$. Next since (\tilde{u}, \tilde{v}) is an entire solution of (3.1.4) then the function $\tilde{v}_1(t, x) := \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x - ct, y) \varphi_1^*(y) dy$ satisfies

$$\partial_t \tilde{v}_1(t, x) = \lambda_1 \tilde{u}(t, x) K *_x \tilde{v}_1(t, \cdot)(x) - \mu_v \tilde{v}_1(t, x), \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R},$$

with $\tilde{v}_1(t_0, x_0) = 0$. Since $\tilde{u} > 0$ and $K > 0$ we infer that $\tilde{v}_1(t, x) \equiv 0$ on $\mathbb{R} \times \mathbb{R}$, that is $\tilde{v} \equiv 0$ on $\mathbb{R}^2 \times \Omega$, then $\tilde{v} \equiv 0$ on $\mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}^M$ due to the second estimate in (3.5.22) and thus $\tilde{u} = \Lambda$. The separation property follows.

This separation property allows us to split the set \mathcal{T} as the following disjoint union

$$\mathcal{T} = \partial\mathcal{T} \cup \overset{\circ}{\mathcal{T}} \text{ with } \partial\mathcal{T} \cap \overset{\circ}{\mathcal{T}} = \emptyset, \quad (3.5.23)$$

wherein we have set $\partial\mathcal{T} = \{(\Lambda, 0)\}$ and

$$\overset{\circ}{\mathcal{T}} = \{(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}, \tilde{v} \not\equiv 0\} = \left\{ (\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathcal{T}, \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(\cdot, \cdot, y) \varphi_1^*(y) dy > 0 \text{ on } \mathbb{R} \times \mathbb{R} \right\}.$$

Now to prove Theorem 3.2.4 (iii) we closely follow the methodology developed in [33] and we split our argument into three steps. We first study pointwise weak spreading property before dealing with pointwise strong spreading, to finally conclude to the uniform spreading, as stated in Theorem 3.2.4 (iii).

3.5.1 First step: Pointwise weak Spreading

In this subsection we aim at proving the following lemma.

Lemma 3.5.1. *Let $\eta \in (0, c_*)$ be given. Then there exists $\varepsilon = \varepsilon(\eta) > 0$ such that for all $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$ it holds that*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \tilde{v}_1(t, ct) \geq \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_* - \eta].$$

Herein $\tilde{v}_1 = \tilde{v}_1(t, x)$ is given by

$$\tilde{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

Remark 3.5.2. *The proof of the above lemma given below also applies to the original solution (u, v) due to the asymptotic compactness of the solution (see Corollary 3.3.6). Hence for each $\eta \in (0, c_*)$ there exists $\varepsilon = \varepsilon(\eta) > 0$ such that*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} v_1(t, ct) \geq \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_* - \eta],$$

with $v_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}.$

Proof. To prove the lemma, we argue by contradiction by assuming that there exist a sequence $(\tilde{u}^n, \tilde{v}^n) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$, a sequence $(t_n)_{n \geq 1}$, with $t_n \rightarrow +\infty$ as $n \rightarrow +\infty$ and a sequence $(c_n)_{n \geq 1}$ with $0 \leq c_n \leq c_* - \eta, \quad \forall n \geq 1$ such that

$$\forall n \in \mathbb{N}^*, \quad \forall t \geq 0, \quad \tilde{v}_1^n(t_n + t, c_n(t_n + t)) \leq \frac{1}{n}. \quad (3.5.24)$$

Below, up to a subsequence, we assume that $c_n \rightarrow c_\infty$ with $0 \leq c_\infty \leq c_* - \eta$ as $n \rightarrow \infty$.

Now we make the following claim

Claim 3.5.3. *Up to a subsequence, one has*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \tilde{v}_1^n(t_n + t, x + c_n(t_n + t)) = 0, \quad (3.5.25)$$

uniformly for $t \geq 0$ and locally uniformly for $x \in \mathbb{R}$.

To prove this claim we argue again by contradiction by assuming that there exist a bounded sequence $(x_n)_{n \geq 1} \subset \mathbb{R}$, with $x_n \rightarrow x_\infty \in \mathbb{R}$ as $n \rightarrow \infty$ and a sequence of positive numbers $(s_n)_{n \geq 1}$ such that

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \tilde{v}_1^n(t_n + s_n, x_n + c_n(t_n + s_n)) > 0. \quad (3.5.26)$$

Now we let

$$\begin{aligned} & (\hat{u}^n(t, x), \hat{v}^n(t, x, y)) \\ & := (\tilde{u}^n(t + t_n + s_n, x + c_n(t_n + s_n)), \tilde{v}^n(t + t_n + s_n, x + c_n(t_n + s_n), y)) \end{aligned}$$

and $\hat{v}_1^n(t, x) := \int_{\mathbb{R}^M} \hat{v}^n(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy$, so that $(\hat{u}^n, \hat{v}^n) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}} \subset \mathcal{T}, \quad \forall n \geq 1$. Since \mathcal{T} is compact one may assume that, up to a subsequence, there exists some $(\hat{u}^\infty, \hat{v}^\infty)$ such that $(\hat{u}^n, \hat{v}^n) \rightarrow (\hat{u}^\infty, \hat{v}^\infty) \in \mathcal{T}$ for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$ while $\hat{v}_1^n(t, x) \rightarrow \hat{v}_1^\infty(t, x)$ in $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2)$ with $\hat{v}_1^\infty(t, x) := \int_{\mathbb{R}^M} \hat{v}^\infty(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy$.

Next observe that (3.5.24) ensures that $\hat{v}_1^\infty(0, 0) = 0$ and thus $\hat{v}_1 \equiv 0$ due to the separation property (3.5.23) while (3.5.26) ensures that $\hat{v}_1^\infty(0, x_\infty) > 0$, a contradiction that completes the proof of our claim.

Moreover using the same arguments we obtain that along a subsequence, we have

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \tilde{u}^n(t + t_n, x + c_n(t + t_n)) = \Lambda, \quad (3.5.27)$$

uniformly for $t \geq 0$ and locally uniformly for $x \in \mathbb{R}$.

Thanks to equation (3.2.11), we can fix $\varepsilon > 0$ such that for all $0 \leq c \leq c_\star - \eta$ we have

$$\max_{\lambda \in [0,1]} \left((1 - \lambda^2) (c\lambda + \mu_v) - \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \right) < 0.$$

Now let $Q_{R,c}$ defined as

$$Q_{R,c}[\varphi](x) := -c\varphi'(x) + \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R}^R K(x - x') \varphi(x') dx' - \mu_v \varphi(x).$$

The following lemma holds true. It is a slight variant of lemma 3.6 in [1] that takes into account the dependence of $Q_{R,c}$ with respect to the variable c . We also refer to [24, 69] where compactly supported sub-solutions for linear non-local problems have been constructed.

Lemma 3.5.4. *For $\alpha \in (-1, 1)$ define*

$$\varphi_{R,\alpha}(x) := e^{\alpha x} \cos\left(\frac{\pi x}{2R}\right), \forall x \in (-R, R).$$

For any $c_0 \in [0, c_\star - \eta]$, there exist some positive constants M_0, R_0 and δ such that for all $(R, c) \in (R_0, \infty) \times ((c_0 - \delta, c_0 + \delta) \cap [0, c_\star - \eta])$ there exists $\alpha_{R,c} \in (-1, 1)$ such that the function $\varphi_{R,\alpha_{R,c}}$ satisfies

$$\forall x \in (-R, R), Q_{R,c}[\varphi_{R,\alpha_{R,c}}](x) \geq M_0 \varphi_{R,\alpha_{R,c}}(x). \quad (3.5.28)$$

We apply Lemma 3.5.4 with $c_0 = c_\infty$, which defines some M_0, R_0, δ and the family of functions $\varphi_{R,\alpha_{R,c}}$. Let R some constant such that $R > R_0$. Using (3.5.27) there exists n_0 large enough such that $c_{n_0} \in (c_0 - \delta, c_0 + \delta)$ and for $(\tilde{u}^{n_0}, \tilde{v}^{n_0}) \in \mathring{\mathcal{T}}$ we have

$$\tilde{u}^{n_0}(t + t_{n_0}, x + c_{n_0}(t + t_{n_0})) \geq \Lambda(1 - \varepsilon), \forall t \geq 0, \forall x \in [-R, R], \quad (3.5.29)$$

so that $\forall t \geq t_{n_0}, \forall x \in [-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t], \forall y \in \Omega$,

$$\begin{aligned} & \partial_t \tilde{v}^{n_0}(t, x, y) \\ &= \beta(y) \tilde{u}^{n_0}(t, x) [K * J * (r \tilde{v}^{n_0})](t, x, y) - \mu_v \tilde{v}^{n_0}(t, x, y) \\ &\geq \Lambda(1 - \varepsilon) \beta(y) [K * J * (r \tilde{v}^{n_0})](t, x, y) - \mu_v \tilde{v}^{n_0}(t, x, y), \end{aligned}$$

thus multiplying this equation by φ_1^* and integrating over Ω gives for all $t \geq t_{n_0}$ and $x \in [-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t]$

$$\partial_t \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) \geq \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) K * \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) - \mu_v \tilde{v}_1^{n_0}(t, x).$$

By setting $\psi(t, x) := e^{M_0 t} \varphi_{R,\alpha_{R,c_{n_0}}}(x)$, we have for all $t \in \mathbb{R}$ and $x \in (-R, R)$

$$\partial_t \psi(t, x) \leq c_{n_0} \partial_x \psi(t, x) + \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R}^R K(x - x') \psi(t, x') dx' - \mu_v \psi(t, x).$$

Now let $\tilde{\psi}(t, x) := \psi(t, x - c_{n_0}t)$, we have $\forall t \geq t_{n_0}, \forall x \in (-R + c_{n_0}t_{n_0}, R + c_{n_0}t_{n_0})$

$$\begin{aligned} \partial_t \tilde{\psi}(t, x) &= \partial_t \psi(t, x - c_{n_0}t) - c_{n_0} \partial_x \psi(t, x - c_{n_0}t) \\ \partial_t \tilde{\psi}(t, x) &\leq \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R}^R K(x - c_{n_0}t - x') \psi(t, x') dx' - \mu_v \tilde{\psi}(t, x) \\ \partial_t \tilde{\psi}(t, x) &\leq \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R+c_{n_0}t}^{R+c_{n_0}t} K(x - z) \tilde{\psi}(t, z) dz - \mu_v \tilde{\psi}(t, x). \end{aligned}$$

As $(\tilde{u}^{n_0}, \tilde{v}^{n_0}) \in \mathring{\mathcal{T}}$, $\tilde{v}_1^{n_0}(t_{n_0}, x)$ is positive for all $x \in \mathbb{R}$ and there exists $\kappa > 0$ such that

$$\tilde{v}_1^{n_0}(t_{n_0}, x) \geq \kappa \tilde{\psi}(t_{n_0}, x), \quad \forall x \in (-R + c_{n_0}t_{n_0}, R + c_{n_0}t_{n_0}).$$

Let us define the function $w = w(t, x)$ on $[t_{n_0}, \infty) \times \mathbb{R}$ by

$$w(t, x) = \begin{cases} \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) - \kappa \tilde{\psi}(t, x) & \text{for } (t, x) \in [t_{n_0}, \infty) \times (-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t), \\ \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) & \text{for } t \geq t_{n_0} \text{ and } x \notin (-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t). \end{cases}$$

We thus have

$$w(t_{n_0}, x) \geq 0, \quad \forall x \in [-R + c_{n_0}t_{n_0}, R + c_{n_0}t_{n_0}],$$

moreover

$$w(t, x) = \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) \geq 0, \quad \forall x \notin (-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t), \quad \forall t \geq t_{n_0},$$

while for all $t \geq t_{n_0}$ and $x \in (-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t)$

$$\partial_t w(t, x) \geq \lambda_1 \Lambda (1 - \varepsilon) \int_{-R+c_{n_0}t}^{R+c_{n_0}t} K(x-z)w(t, z)dz - \mu_v w(t, x).$$

Then we use a comparison lemma to prove that w is non-negative. The following lemma is inspired from Lemma 4.7 in [106].

Lemma 3.5.5. *Assume that $K \in L^1_+(\mathbb{R})$. Let $d > 0$ and $\mu \in \mathbb{R}$ be given. For any t_0 and $T > t_0$, assume that f is a continuous function on $[t_0, T] \times \mathbb{R}$ that is absolutely continuous with respect to $t \in [t_0, T]$ for any $x \in \mathbb{R}$. Assume that X, Y are continuous functions on $[t_0, T]$ with $X < Y$. If f satisfies*

$$\begin{cases} \partial_t f(t, x) \geq dK * f(t, x) - \mu f(t, x), \quad \forall t \in [t_0, T], \quad \forall x \in (X(t), Y(t)), \\ f(t, x) \geq 0, \quad \forall t \in (t_0, T], \quad \forall x \in \mathbb{R} \setminus (X(t), Y(t)), \\ f(t_0, x) \geq 0, \quad \forall x \in [X(t_0), Y(t_0)], \end{cases} \quad (3.5.30)$$

then

$$f(t, x) \geq 0, \quad \forall t \in [t_0, T], \quad \forall x \in [X(t), Y(t)]. \quad (3.5.31)$$

Proof. Let $\mu' > \mu$ and $m = \mu' - \mu > 0$. Let $g(t, x) = e^{\mu' t} f(t, x)$. Denote $\Omega_T = \{(t, x) \in \mathbb{R}^2, t \in (t_0, T], x \in (X(t), Y(t))\}$. Then we have

$$\partial_t g(t, x) \geq dK * g(t, x) + mg(t, x), \quad \forall (t, x) \in \Omega_T. \quad (3.5.32)$$

Let $T_* \leq \min\left(T, t_0 + \frac{1}{4(d \int_{\mathbb{R}} K(z)dz + m)}\right)$. We aim to prove that $g \geq 0$ on Ω_{T_*} . Assuming that this assertion is false, then $g(t, x) < 0$ for some $(t, x) \in \Omega_{T_*}$. We are able to define $g_{inf} = \inf_{(t,x) \in \Omega_{T_*}} g(t, x) < 0$ as g is a bounded function on the closure of Ω_{T_*} . Let (t_n, x_n) a sequence of Ω_{T_*} such that $g(t_n, x_n) \rightarrow g_{inf}$ as $n \rightarrow \infty$. Integrating (3.5.32) we find

$$\begin{aligned} g(t_n, x_n) &= g(t_0, x_n) + d \int_{t_0}^{t_n} \int_{y \in \mathbb{R} \setminus (X(s), Y(s))} K(x_n - y)g(s, y)dyds \\ &\quad + d \int_{t_0}^{t_n} \int_{X(s)}^{Y(s)} K(x_n - y)g(s, y)dyds + m \int_{t_0}^{t_n} g(s, x_n)ds, \end{aligned}$$

so that thanks to (3.5.30) the two first terms of the right-hand side of this equality are non-negative and

$$g(t_n, x_n) \geq \left(d \int_{\mathbb{R}} K(z) dz + m \right) (t_n - t_0) g_{inf} > \frac{1}{2} g_{inf}.$$

As $n \rightarrow \infty$, we obtain $g_{inf} > \frac{1}{2} g_{inf}$, which contradicts $g_{inf} < 0$. Hence g and f are non-negative functions on Ω_T^* . The same argument can be repeated until $T^* = T$. This concludes the proof of the lemma. \blacksquare

Applying the above lemma, we find that

$$\forall x \in [-R + c_{n_0}t, R + c_{n_0}t], \forall t \geq t_0, \tilde{v}_1^{n_0}(t, x) \geq \kappa \tilde{\psi}(t, x),$$

and it follows that $\tilde{v}_1^{n_0}(t, c_{n_0}t) \rightarrow \infty$ as $t \rightarrow \infty$. This contradicts the boundedness of the solution and completes the proof of Lemma 3.5.1. \blacksquare

3.5.2 Second step: Pointwise strong spreading

Lemma 3.5.6. *Let $\eta \in (0, c_*)$ be given. Then there exists $\varepsilon = \varepsilon(\eta)$ such that for all $(\tilde{u}, \tilde{v}) \in \mathring{\mathcal{T}}$, we have*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \tilde{v}_1(t, ct) > \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_* - \eta]. \quad (3.5.33)$$

Herein, as before, \tilde{v}_1 is given by $\tilde{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy$.

Remark 3.5.7. *Here again, the proof of the above lemma given below also applies to the original solution (u, v) . Hence for each $\eta \in (0, c_*)$ there exists $\varepsilon = \varepsilon(\eta) > 0$ such that*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} v_1(t, ct) \geq \varepsilon(\eta), \quad \forall c \in [0, c_* - \eta],$$

with $v_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} \tilde{v}(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy, \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$.

Proof. We argue again by contradiction by assuming that there exist a sequence $(\tilde{u}^n, \tilde{v}^n)_{n \geq 1} \in \mathring{\mathcal{T}}$ and a converging sequence $(c_n)_{n \geq 1}$ with $0 \leq c_n \leq c_* - \eta$ and $c_n \rightarrow c \in [0, c_* - \eta]$ as $n \rightarrow \infty$ such that

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} \tilde{v}_1^n(t, c_n t) < \frac{1}{n}.$$

Thanks to Lemma 3.5.1, there exists $\varepsilon(\eta) > 0$ such that for all $n \geq 1$

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \tilde{v}_1^n(t, c_n t) \geq \varepsilon(\eta), \quad (3.5.34)$$

therefore there exist a sequence $(t_n)_{n \geq 1}$, that tends to ∞ as $n \rightarrow \infty$, and a positive sequence $(h_n)_{n \geq 1}$ such that, for any $n \geq 1$,

$$\begin{cases} \tilde{v}_1^n(t_n, c_n t_n) = \frac{\varepsilon(\eta)}{2}, \\ \tilde{v}_1^n(t, c_n t) \leq \frac{\varepsilon(\eta)}{2}, \quad \forall t \in [t_n, t_n + h_n], \\ \tilde{v}_1^n(t_n + h_n, c_n(t_n + h_n)) \leq \frac{1}{n}. \end{cases} \quad (3.5.35)$$

One may observe that the sequence of positive number (h_n) arising in (3.5.35) is unbounded. Indeed, by contradiction we assume that (h_n) is bounded and converges towards h up to a subsequence. Then let us define the following functions

$$\begin{aligned} & (\hat{u}^n(t, x), \hat{v}^n(t, x, y)) \\ & := (\tilde{u}^n(t + t_n + h_n, x + c_n(t_n + h_n)), \tilde{v}^n(t + t_n + h_n, x + c_n(t_n + h_n), y)) \in \mathcal{T} \end{aligned}$$

that up to a subsequence converge towards $(\hat{u}^\infty, \hat{v}^\infty)$ for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$ due to the compactness properties of \mathcal{T} . The third inequality in (3.5.35) yields $\hat{v}_1^n(0, 0) \leq 1/n$, so that $\hat{v}_1^\infty(0, 0) = 0$ and $\hat{v}^\infty \in \mathcal{T} \setminus \overset{\circ}{\mathcal{T}} = \partial\mathcal{T}$, hence $\hat{v}^\infty \equiv 0$ and thus $\hat{v}_1^\infty \equiv 0$. Now as $\tilde{v}_1^n(-h_n, -c_n h_n) = \varepsilon(\eta)/2$ for all n , we have $\hat{v}_1^\infty(-h, -ch) = \varepsilon(\eta)/2 > 0$, a contradiction with $\hat{v}_1^\infty \equiv 0$.

Next, let us define the sequence of functions in \mathcal{T} , also denoted by (\hat{u}^n, \hat{v}^n) for simplicity, as follows

$$\begin{aligned} \hat{u}^n(t, x) &= \tilde{u}^n(t + t_n, x + ct_n), \\ \hat{v}^n(t, x, y) &= \tilde{v}^n(t + t_n, x + ct_n, y), \end{aligned}$$

that possibly along a subsequence converges towards $(\hat{u}^\infty, \hat{v}^\infty)$ for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$. Observe that by (3.5.35) we can ensure $\hat{v}_1(0, 0) = \varepsilon(\eta)/2$ so that $(\hat{u}, \hat{v}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$. Moreover, we have

$$\hat{v}_1^n(t + t_n, c_n(t + t_n)) \leq \varepsilon(\eta)/2, \quad \forall t \in [0, h_n],$$

with $h_n \rightarrow \infty$ as $n \rightarrow \infty$ (up to a subsequence) and $c_n \rightarrow c$ such that $0 \leq c \leq c_\star - \eta$, therefore thanks to the locally uniform convergence we obtain as $n \rightarrow \infty$ that

$$\hat{v}_1^\infty(t, ct) \leq \frac{\varepsilon(\eta)}{2}, \quad \forall t \geq 0,$$

in particular we have $\limsup_{t \rightarrow \infty} \hat{v}_1^\infty(t, ct) \leq \varepsilon(\eta)/2$. As $(\hat{u}, \hat{v}) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$ and $0 \leq c \leq c_\star - \eta$, this contradicts Lemma 3.5.1 and completes the proof of Lemma 3.5.6. \blacksquare

3.5.3 Third step: Uniform spreading

In Lemma 3.5.6, we showed that some point-wise spreading property occurs locally in any moving frame with constant speed $c < c_\star$. We prove now that this spreading is uniform for $0 \leq x < ct$, with $0 < c < c_\star$. As already mentioned above, the case where x is negative can be handled similarly using the symmetry of the kernel function K .

Lemma 3.5.8. *Let $\eta \in (0, c_\star)$, then there exists $\varepsilon(\eta) > 0$ such that*

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{0 \leq x < (c_\star - \eta)t} \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy \geq \varepsilon(\eta).$$

Proof. The proof is inspired by the proof of Lemma 5.7 in [33].

Let $v_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy$. Assume by contradiction that there exist a sequence $(t_n)_{n \geq 1}$ that tends to ∞ as $n \rightarrow \infty$ and a converging sequence $(c_n) \in [0, c_\star - \eta]$ with $c_n \rightarrow c_\infty \in [0, c_\star - \eta]$ as $n \rightarrow \infty$ such that

$$\lim_{n \rightarrow \infty} v_1(t_n, c_n t_n) = 0. \quad (3.5.36)$$

Let $\delta > 0$ and $\eta' > 0$ be such that $c_\infty + \delta < c_\star - \eta'$. Let us introduce the sequence of time $(t'_n)_{n \geq 1}$ by

$$t'_n = \frac{c_n t_n}{c_\infty + \delta} \in [0, t_n).$$

Let us first observe that the sequence $(c_n t_n)$ cannot have a bounded subsequence. Indeed if a subsequence were bounded then (3.5.36) implies, that possibly along a subsequence,

$$v_1(t_n + t, x) \rightarrow \tilde{v}_1^\infty(t, x) \equiv 0 \text{ locally uniformly with respect to } t, x.$$

In particular, $v_1(t_n, 0) \rightarrow 0$ as $n \rightarrow \infty$, which contradicts Remark 3.5.7 with $c = 0$.

Hence $c_n t_n \rightarrow \infty$ and equivalently $t'_n \rightarrow \infty$. Due to Remark 3.5.7, there exists $\varepsilon(\eta') > 0$ such that for n large enough

$$v_1(t'_n, c_n t_n) = v_1(t'_n, (c_\infty + \delta)t'_n) \geq \varepsilon(\eta').$$

Since $t'_n < t_n$ and $v_1(t_n, c_n t_n) \rightarrow 0$ (due to (3.5.36)), we define for all n large enough the time \tilde{t}_n by

$$\tilde{t}_n := \sup \left\{ t \in (t'_n, t_n), v_1(t, c_n t_n) \geq \frac{\varepsilon(\eta')}{2} \right\} \in (t'_n, t_n).$$

Next define for all n large enough the sequence of functions

$$\begin{aligned} u^n(t, x) &= u(\tilde{t}_n + t, c_n t_n + x), \quad v^n(t, x, y) = v(\tilde{t}_n + t, c_n t_n + x, y) \\ v_1^n(t, x) &= v_1(\tilde{t}_n + t, c_n t_n + x), \end{aligned}$$

so that, for all n large enough one has

$$\begin{cases} v_1^n(0, 0) = \frac{\varepsilon(\eta')}{2} \\ v_1^n(t, 0) \leq \frac{\varepsilon(\eta')}{2}, \quad \forall t \in [0, t_n - \tilde{t}_n] \\ v_1^n(t_n - \tilde{t}_n, 0) \rightarrow 0 \text{ as } n \rightarrow \infty. \end{cases}$$

Choose a subsequence such that $(u^n, v^n) \rightarrow (u^\infty, v^\infty)$ in $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$ so that the first condition above ensures that $(u^\infty, v^\infty) \in \overset{\circ}{\mathcal{T}}$, while the condition ensures, as for the proof of Lemma 3.5.6, that $t_n - \tilde{t}_n \rightarrow \infty$. We finally end up with

$$v_1^\infty(t, 0) \leq \frac{\varepsilon(\eta')}{2}, \quad \forall t \geq 0,$$

that contradicts Lemma 3.5.6. This concludes the proof of Lemma 3.5.8. ■

3.6 Proof of Theorem 3.2.4 (i)

Along this section we assume that Assumption 3.2.1 is satisfied. Then we define the function $\theta : \mathbb{R}^M \rightarrow \mathbb{R}_+$ by

$$\theta = \sqrt{r\beta}.$$

Let us recall that due to Assumption 3.2.1, one has $\theta = \theta(y) \in L^2(\mathbb{R}^M)$.

Throughout this section let (u, v) denotes the solution of (3.1.4) with an initial data (u_0, v_0) satisfying Assumption 3.2.2.

Now recalling the estimate for v provided in Proposition 3.3.1 (ii), note that $v = v(t, x, y) \in C^1([0, \infty), C_b^0(\mathbb{R}, L_\gamma^2(\mathbb{R}^M)))$ and $\text{Supp } v(t, x, \cdot) \subset \text{Supp } \beta$ for all $(t, x) \in [0, \infty) \times \mathbb{R}$. Moreover there exists some constant $c_v > 0$ such that

$$\sqrt{\gamma(y)}v(t, x, y) \leq c_v^2\theta(y), \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}, \text{ a.e. } y \in \mathbb{R}^M. \quad (3.6.37)$$

Due to the above remark, let us define

$$\hat{v} := \sqrt{\gamma}v \in C^1([0, \infty), C_b^0(\mathbb{R}, L^2(\mathbb{R}^M))),$$

and since $\text{Supp } v(t, x, \cdot) \subset \text{Supp } \beta$ for all $(t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$, then $rv = \theta\hat{v}$ and we readily retrieve that \hat{v} satisfies the following equation

$$\begin{aligned} \partial_t \hat{v} &= u\theta K * J * (\theta\hat{v}) - \mu_v \hat{v}, \quad t \geq 0, \quad x \in \mathbb{R}, \quad y \in \mathbb{R}^M, \\ \hat{v}(0, x, y) &= \sqrt{\gamma(y)}v_0(x, y), \quad x \in \mathbb{R}, \quad y \in \mathbb{R}^M. \end{aligned} \quad (3.6.38)$$

Let us recall that $\Omega = \{y \in \mathbb{R}^M, \theta(y) > 0\}$, so that $\text{Supp } \hat{v}(t, x, \cdot) \subset \bar{\Omega}$ for all t, x . Next we define the linear operator $\mathcal{M}_2 \in \mathcal{L}(L^2(\Omega))$ by

$$\mathcal{M}_2[f](y) = \theta(y) \int_{\Omega} J(y - y')\theta(y')f(y')dy', \quad \forall f \in L^2(\Omega).$$

As in the proof of Proposition 3.2.3, we can prove that the operator \mathcal{M}_2 is irreducible and compact on $L^2(\Omega)$. Moreover as J is symmetrical \mathcal{M}_2 is self-adjoint. Therefore it admits a spectral decomposition with positive eigenvalues $\{\lambda_k\}_{k \geq 1}$ such that $\lambda_1 = \rho(\mathcal{M}) = \rho(\mathcal{M}_2)$ and

$$\lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_k \geq \dots \geq 0 \text{ with } \lim_{k \rightarrow \infty} \lambda_k = 0,$$

see also [1, 29] for more details. The corresponding eigenvectors $\{\phi_k\}_{k \geq 1}$ form a Hilbert basis of $L^2(\Omega)$. We have $\phi_1 > 0$ while the other eigenvectors for $k \geq 2$ have no constant sign. Actually we have a correspondence between the eigenfunctions ϕ_1 of the operators \mathcal{M}_2 and ψ_1 of \mathcal{M} : $\phi_1 = \kappa_1 \sqrt{\gamma}\psi_1$ with some constant κ_1 such that $\|\phi_1\|_{L^2(\Omega)} = 1$. Since the principal eigenfunction φ_1 of \mathcal{L} was chosen to satisfy the normalization condition $\|\varphi_1\|_{2,\gamma} = 1$ and since $\gamma^{1/2}\varphi_1 = \gamma^{1/2}\psi_1$ on Ω with $\text{Supp } \gamma = \bar{\Omega}$, we have $\kappa_1 = 1$. Next, the eigenfunction $\varphi_1^* = \gamma\varphi_1$ of the operator \mathcal{L}^* satisfies $\varphi_1^* = \gamma^{1/2}\phi_1$ on Ω .

Here again we use the definition of the set of the limit shifted orbits, \mathcal{T} , defined in the previous section. Recall that for each sequence $(t_n) \subset \mathbb{R}^+$ with $t_n \rightarrow \infty$ as $n \rightarrow \infty$ and sequence $(x_n) \subset \mathbb{R}$, Corollary 3.3.6 implies that, up to a subsequence, the sequence of functions $(t, x, y) \rightarrow (u(t + t_n, x + x_n), v(t + t_n, x + x_n, y))$ converges

towards some function $(t, x, y) \rightarrow (U(t, x), V(t, x, y)) \in \mathcal{T}$ with respect to the $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$ topology.

As already noticed above, $\hat{v} = \sqrt{\gamma}v \in C^1([0, \infty), C_b^0(\mathbb{R}, L^2(\mathbb{R}^M)))$ and (3.6.37) holds so that, Lebesgue convergence theorem ensures that the sequence of functions $(t, x, y) \rightarrow (u(t + t_n, x + x_n), \hat{v}(t + t_n, x + x_n, y))$ converges towards the complete orbit $(t, x, y) \rightarrow (U(t, x), \hat{V}(t, x, y))$, with $\hat{V}(t, x, y) := \sqrt{\gamma(y)}V(t, x, y)$, with respect to the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^2(\mathbb{R}^M))$.

Now let \hat{v}_k be the projection of \hat{v} with respect to the eigenvector ϕ_k , i.e.

$$\hat{v}_k(t, x) = \int_{\Omega} \hat{v}(t, x, y) \phi_k(y) dy.$$

Since $\hat{v} = \gamma^{1/2}v$ and $\varphi_1^* = \gamma^{1/2}\phi_1$ on Ω , the following equality holds

$$\hat{v}_1(t, x) = \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy = v_1(t, x). \quad (3.6.39)$$

By projecting the equation (3.3.17) we obtain the following infinite system of ODEs for $k \geq 1$ and $(t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$

$$\partial_t \hat{v}_k(t, x) = \lambda_k u(t, x) K * \hat{v}_k(t, x) - \mu_v \hat{v}_k(t, x). \quad (3.6.40)$$

while any limit orbit (U, V) satisfies for any $k \geq 1$ and any for $(t, x) \in \mathbb{R}^2$

$$\partial_t \hat{V}_k(t, x) = \lambda_k U(t, x) K * \hat{V}_k(t, x) - \mu_v \hat{V}_k(t, x), \quad (3.6.41)$$

wherein we have set $\hat{V}_k(t, x) = \int_{\Omega} \hat{V}(t, x, y) \phi_k(y) dy$.

To prove Theorem 3.2.4 (i) we shall show that for all $(U, V) \in \mathcal{T}$ one has

$$\hat{V}_k(t, x) \equiv 0 \text{ on } \mathbb{R}^2, \forall k \geq 2.$$

To proceed let us first prove that for all $(U, V) \in \mathcal{T}$ one has $\hat{V}_k(t, x) \equiv 0$ for all $k \geq 2$ large enough. To do so, since $\lambda_k \rightarrow 0$ as $k \rightarrow \infty$ and since $\mathcal{R}_0 = \frac{\lambda_1 \Lambda}{\mu_v} > 1$, let us define the integer $k_0 \geq 2$ by

$$k_0 := \min\{k \geq 2 : \mu_v - \lambda_k \Lambda > 0\}. \quad (3.6.42)$$

Our first result reads as follows.

Lemma 3.6.1. *For each $(U, V) \in \mathcal{T}$ one has, for all $k \geq k_0$,*

$$\hat{V}_k(t, x) \equiv 0, \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

Proof. Set $\alpha > 0$

$$\alpha := \mu_v - \lambda_{k_0} \Lambda.$$

Let $(U, V) \in \mathcal{T}$ and $k \geq k_0$ be given. Let us show that $\hat{V}_k \equiv 0$. To that aim, recall that \hat{V}_k is bounded by some constant $M_k > 0$. Then consider the function $\bar{V}_k(t, x) = M_k e^{-\alpha t}$. Note that, since $U \leq \Lambda$ and $\int_{\mathbb{R}} K(x) dx = 1$, one has, for all $s \in \mathbb{R}$ and $t \geq 0$

$$\begin{aligned} & \partial_t \bar{V}_k(t, x) - \lambda_k U(s + t, x) K * \bar{V}_k(t, x) + \mu_v \bar{V}_k(t, x) \\ &= M_k e^{-\alpha t} [-\alpha - \lambda_k U(s + t, x) + \mu_v] \\ &\geq M_k e^{-\alpha t} [-\alpha - \lambda_k \Lambda + \mu_v] \\ &\geq M_k e^{-\alpha t} [\lambda_{k_0} - \lambda_k] \Lambda \geq 0. \end{aligned}$$

From the above estimate and recalling that $|\hat{V}_k| \leq M_k$ and that \hat{V}_k satisfies (3.6.41), the comparison principle applies and ensures that

$$|\hat{V}_k(s+t, x)| \leq M_k e^{-\alpha t}, \quad \forall t \geq 0, \quad \forall (s, x) \in \mathbb{R}^2.$$

This proves that $\hat{V}_k \equiv 0$. This ends the proof of the lemma. \blacksquare

Note that if $k_0 = 2$ then the proof of Theorem 3.2.4 (i) is over. Indeed, in that case, one has for any $(U, V) \in \mathcal{T}$ and all $(t, x) \in \mathbb{R}^2$

$$\sqrt{\gamma(\cdot)}V(t, x, \cdot) = \sum_{k=1}^{\infty} \hat{V}_k(t, x)\phi_k(\cdot) \text{ in } L^2(\Omega),$$

that reads as $V(t, x, \cdot) = V_1(t, x)\varphi_1(\cdot)$.

To complete this section, we investigate the case where $k_0 \geq 3$ and we shall also prove that each projection of the solution v onto the eigenvalues $\lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_{k_0-1}$ vanishes in the large time, uniformly in space.

To go further in our analysis, let us define

$$\mathcal{R}_1 = \frac{\lambda_2 \Lambda}{\mu_v} < \mathcal{R}_0.$$

Note that since $k_0 \geq 3$ one has

$$1 \leq \mathcal{R}_1 < \mathcal{R}_0.$$

And, similarly to the definition of c_* , we define $c_{**} \in [0, c_*)$ by

$$c_{**} := \inf_{0 < \lambda < 1} \frac{\mu_v}{\lambda} \left(\frac{\mathcal{R}_1}{1 - \lambda^2} - 1 \right).$$

Using these notations, we split our argument into two parts. We first inquire of the behaviour of \hat{v}_k for $|x| \geq ct$ for $c > c_{**}$ and $t \gg 1$, before going to the region $|x| \leq ct$ for some speed $c \in [0, c_*)$ and $t \gg 1$.

First the following result holds.

Lemma 3.6.2. *For all $k \in \{2, \dots, k_0 - 1\}$ and $c > c_{**}$, it holds that*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup_{|x| \geq ct} |\hat{v}_k(t, x)| = 0.$$

Proof. Fix $k \in \{2, \dots, k_0 - 1\}$ and $c > c_{**}$. We only consider the case $x \geq ct$, while the case $x \leq -ct$ can be handled similarly.

Similarly to the proof of Theorem 3.2.4 (ii), we look for a super solution $\bar{v}_k(t, x) = M_k e^{-\mu(x-ct)}$ for some $M_k > 0$ and $\mu \in (0, 1)$. Replacing the expression of \bar{v}_k in (3.6.40), one obtains

$$\begin{aligned} & \partial_t \bar{v}_k(t, x) - \lambda_k u(t, x) K * \hat{v}_k(t, x) + \mu_v \hat{v}_k(t, x) \\ &= M_k e^{-\mu(x-ct)} \left[c\mu + \mu_v - \lambda_k u(t, x) \frac{1}{1 - \mu^2} \right], \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}. \end{aligned}$$

Since $c > c_{**}$, there exists $\mu \in (0, 1)$ such that

$$c\mu + \mu_v = \frac{\lambda_2 \Lambda}{1 - \mu^2}.$$

Hence, since $u \leq \Lambda$ (see Proposition 3.3.1), we obtain

$$\partial_t \bar{v}_k(t, x) - \lambda_k u(t, x) K * \hat{v}_k(t, x) + \mu_v \hat{v}_k(t, x) \geq 0, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}.$$

Moreover, since v_0 is compactly supported with respect to x , there exists M_k such that

$$|\hat{v}_k(0, x)| = \left| \int_{\Omega} \sqrt{\gamma(y)} v_0(x, y) \phi_k(y) dy \right| \leq M_k e^{-\mu x}, \quad \forall x \in \mathbb{R}.$$

With this choice of μ and M_k , \bar{v}_k is a super solution of $|\hat{v}_k|$. The result follows as in the proof of Theorem 3.2.4 (ii). \blacksquare

To complete the proof of Theorem 3.2.4 (i), we investigate the large time behaviour of \hat{v}_k in some region $|x| \leq ct$ for some $c \in (c_{**}, c_*)$. To that aim, we fix $c_1 \in (c_{**}, c_*)$ and we consider the set $\mathcal{T}_1 \subset \mathcal{T}$ by

$$\begin{aligned} (U, V) \in \mathcal{T}_1 &\iff \text{there exist a sequence } (t_n)_{n \geq 0} \text{ with } t_n \rightarrow \infty \\ &\text{and a sequence } (x_n)_{n \geq 0} \text{ with } |x_n| \leq c_1 t_n \text{ such that} \\ (U, V) &= \lim_{n \rightarrow \infty} (u(t + t_n, x + x_n), v(t + t_n, x + x_n, \cdot)), \\ &\text{for the topology of } C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M)). \end{aligned}$$

Now, since $c_1 > c_{**}$, to complete the proof of Theorem 3.2.4 (i), it is sufficient to prove the following lemma.

Lemma 3.6.3. *For any $(U, V) \in \mathcal{T}_1$ and all $k \in \{2, \dots, k_0 - 1\}$ it holds that:*

$$\hat{V}_k(t, x) = 0, \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

The above lemma roughly follows from the spreading property for v_1 , as stated in Theorem 3.2.4 (iii) coupled with a suitable comparison argument.

Proof. Let $(U, V) \in \mathcal{T}_1$ be given. We first claim that

Claim 3.6.4. *One has*

$$\inf_{(t, x) \in \mathbb{R}^2} V_1(t, x) = \inf_{(t, x) \in \mathbb{R}^2} \hat{V}_1(t, x) > 0.$$

Proof of Claim 3.6.4. First recall that due to (3.6.39) one has $V_1 = \hat{V}_1$. Next let $c' \in (c_1, c_*)$ be given. Then Lemma 3.5.8 implies that there exists $\varepsilon' > 0$ such that

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{|x| \leq c't} \int_{\mathbb{R}^M} v(t, x, y) \varphi_1^*(y) dy = \liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{|x| \leq c't} \int_{\Omega} \hat{v}(t, x, y) \phi_1(y) dy \geq \varepsilon'.$$

This rewrites as

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \inf_{|x| \leq c't} \hat{v}_1(t, x) \geq \varepsilon' > 0. \quad (3.6.43)$$

Let $(t_n) \subset \mathbb{R}^+$ and $(x_n) \subset \mathbb{R}$ be two sequences such that $t_n \rightarrow \infty$, $|x_n| \leq c_1 t_n$ and

$$(U, V) = \lim_{n \rightarrow \infty} (u(t + t_n, x + x_n), v(t + t_n, x + x_n, \cdot)),$$

for the topology of $C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2) \times C_{\text{loc}}(\mathbb{R}^2; L^1(\mathbb{R}^M))$.

Now (3.6.43) implies that there is some $T > 0$ such that for all $t, x \in \mathbb{R}$ that satisfy $t + t_n \geq T$ and $|x + x_n| \leq c'(t + t_n)$, one has

$$\hat{v}_1(t + t_n, x + x_n) \geq \varepsilon'/2.$$

Then, passing to the limit $n \rightarrow \infty$ we retrieve that $\forall t, x \in \mathbb{R}$, $\hat{V}_1(t, x) \geq \varepsilon'/2$ and the claim is proved. \blacksquare

Now fix $k \in \{2, \dots, k_0 - 1\}$. Then thanks to (3.6.37), the projections \hat{V}_k are uniformly bounded. Due to the uniform positivity of \hat{V}_1 provided in Claim 3.6.4, there exists some positive constant C_1 such that

$$K * \hat{V}_1(t, x) \geq C_1 \hat{V}_1(t, x), \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^2.$$

Since \hat{V}_k is uniformly bounded, for any $s \in \mathbb{R}$, there exists a constant $M_k > 0$ such that

$$|\hat{V}_k(s, x)| \leq M_k \hat{V}_1(s, x), \quad \forall (s, x) \in \mathbb{R}^2. \quad (3.6.44)$$

Next due to Proposition 3.3.1, there exists $\varepsilon > 0$ such that $U(t, x) \geq \varepsilon$ for all $(t, x) \in \mathbb{R}^2$. Let α be some positive constant to be chosen later. Let $s \in \mathbb{R}$ be given and set

$$\bar{v}_1(t, x) := M_k e^{-\alpha t} \hat{V}_1(s + t, x).$$

Then we readily compute that, for any $(t, x) \in \mathbb{R}^2$,

$$\begin{aligned} & \partial_t \bar{v}_1(t, x) - \lambda_k U(t + s, x) K * \bar{v}_1(t, x) + \mu_v \bar{v}_1(t, x) \\ &= M_k e^{-\alpha t} \left(-\alpha \hat{V}_1(s + t, x) + (\lambda_1 - \lambda_k) U(s + t, x) K * \hat{V}_1(s + t, x) \right) \\ &\geq M_k e^{-\alpha t} U(s + t, x) \hat{V}_1(s + t, x) [-\alpha + C_1 \varepsilon (\lambda_1 - \lambda_k)] \\ &\geq M_k e^{-\alpha t} U(s + t, x) \hat{V}_1(s + t, x) [-\alpha + C_1 \varepsilon (\lambda_1 - \lambda_2)]. \end{aligned}$$

Hence since $\lambda_1 > \lambda_2$, we fix α small enough (independent of $s \in \mathbb{R}$) such that $-\alpha + C_1 \varepsilon (\lambda_1 - \lambda_2) > 0$. With such a choice of the parameter $\alpha > 0$ we obtain

$$\partial_t \bar{v}_1(t, x) - \lambda_k U(t + s, x) K * \bar{v}_1(t, x) + \mu_v \bar{v}_1(t, x) \geq 0, \quad \forall (t, s) \in \mathbb{R}^2.$$

Recalling (3.6.44), the comparison principle applies and ensures

$$|\hat{V}_k(s + t, x)| \leq M_k e^{-\alpha t} \hat{V}_1(s + t, x), \quad \forall (s, x) \in \mathbb{R}^2 \text{ and } t \in \mathbb{R}^+.$$

Setting $l = t + s$ and letting $t \rightarrow \infty$ we obtain that $\forall (l, x) \in \mathbb{R}^2$, $\hat{V}_k(l, x) = 0$ and this completes the proof of the lemma. \blacksquare

Bibliography

- [1] L. Abi Rizk, J.-B. Burie, and A. Ducrot. Travelling wave solutions for a non-local evolutionary-epidemic system. *J. Differential Equations*, 267(2):1467–1509, 2019.
- [2] Frederick R. Adler. The effects of averaging on the basic reproduction ratio. *Mathematical Biosciences*, 111:89–98, 1992.
- [3] M. Alfaro, H. Berestycki, and G. Raoul. The effect of climate shift on a species submitted to dispersion, evolution, growth, and nonlocal competition. *SIAM J. Math. Anal.*, 49(1):562–596, 2017.
- [4] M. Alfaro, J. Coville, and G. Raoul. Travelling waves in a nonlocal reaction-diffusion equation as a model for a population structured by a space variable and a phenotypic trait. *Comm. Partial Differential Equations*, 38(12):2126–2154, 2013.
- [5] R.M. Anderson and R. M. May. *Infectious diseases of humans*. Oxford University Press, 1991.
- [6] D. G. Aronson. The asymptotic speed of propagation of a simple epidemic. In *Nonlinear diffusion (NSF-CBMS Regional Conf. Nonlinear Diffusion Equations, Univ. Houston, Houston, Tex., 1976)*, pages 1–23. Res. Notes Math., No. 14. 1977.
- [7] D. G. Aronson and H. F. Weinberger. Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve pulse propagation. In *Partial differential equations and related topics (Program, Tulane Univ., New Orleans, La., 1974)*, pages 5–49. Lecture Notes in Math., Vol. 446. 1975.
- [8] D. G. Aronson and H. F. Weinberger. Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Adv. in Math.*, 30(1):33–76, 1978.
- [9] H. Berestycki, F. Hamel, A. Kiselev, and L. Ryzhik. Quenching and propagation in KPP reaction-diffusion equations with a heat loss. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, 178(1):57–80, 2005.
- [10] D. Bernoulli. Essai d’une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l’inoculation pour la prévenir. pages 1–45. Histoire de l’académie royale des sciences, Paris, 1766.
- [11] E. Bouin, V. Calvez, N. Meunier, S. Mirrahimi, B. Perthame, G. Raoul, and R. Voituriez. Invasion fronts with variable motility: phenotype selection, spatial sorting and wave acceleration. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 350(15–16):761–766, 2012.

- [12] E. Bouin and S. Mirrahimi. A Hamilton-Jacobi approach for a model of population structured by space and trait. *Commun. Math. Sci.*, 13(6):1431–1452, 2015.
- [13] J-B. Burie, Agnes A. Calonnec, and M. Langlais. Modeling of the Invasion of a Fungal Disease over a Vineyard. In *Mathematical Modeling of Biological Systems, Volume II : Epidemiology, Evolution and Ecology, Immunology, Neural Systems and the Brain, and Innovative Mathematical Methods*, Modelling and Simulation in Materials Science and Engineering. Birkhäuser Publishing, 2007.
- [14] J.-B. Burie, R. Djidjou-Demasse, and A. Ducrot. Asymptotic and transient behaviour for a nonlocal problem arising in population genetics. *European J. Appl. Math.*, 31(1):84–110, 2020.
- [15] À. Calsina, S. Cuadrado, L. Desvillettes, and G. Raoul. Asymptotics of steady states of a selection-mutation equation for small mutation rate. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. A*, 143(6):1123–1146, 2013.
- [16] À. Calsina, S. Cuadrado, L. Desvillettes, and G. Raoul. Asymptotic profile in selection-mutation equations: Gauss versus Cauchy distributions. *J. Math. Anal. Appl.*, 444(2):1515–1541, 2016.
- [17] C. L. Campbell and L. V. Madden. *Introduction to plant disease epidemiology*. John Wiley & Sons., New York, USA, 1990.
- [18] J. Carr and A. Chmaj. Uniqueness of travelling waves for nonlocal monostable equations. *Proc. Amer. Math. Soc.*, 132(8):2433–2439, 2004.
- [19] Y.Y. Chen, J.S. Guo, and F. Hamel. Traveling waves for a lattice dynamical system arising in a diffusive endemic model. *Nonlinearity*, 30(6):2334–2359, 2017.
- [20] H. Cheng and R. Yuan. Traveling waves of a nonlocal dispersal Kermack-McKendrick epidemic model with delayed transmission. *J. Evol. Equ.*, 17(3):979–1002, 2017.
- [21] P. de Mottoni, E. Orlandi, and A. Tesei. Asymptotic behavior for a system describing epidemics with migration and spatial spread of infection. *Nonlinear Anal.*, 3(5):663–675, 1979.
- [22] U. Dieckmann, J.A.J. Metz, M.W. Sabelis, and K. Sigmund. *Adaptive Dynamics of Infectious Diseases: In Pursuit of Virulence Management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, April 2002.
- [23] O. Diekmann. Thresholds and travelling waves for the geographical spread of infection. *J. Math. Biol.*, 6(2):109–130, 1978.
- [24] O. Diekmann. Run for your life. A note on the asymptotic speed of propagation of an epidemic. *J. Differential Equations*, 33(1):58–73, 1979.
- [25] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek, and J. A. J. Metz. On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations. *J. Math. Biol.*, 28(4):365–382, 1990.

- [26] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek, and M. G. Roberts. The construction of next-generation matrices for compartmental epidemic models. *Journal of the Royal Society, Interface*, 7(47), 2010.
- [27] O. Diekmann, J.A.P Heesterbeek, and T. Britton. *Mathematical tools for understanding infectious disease dynamics*. Princeton Series in Theoretical and Computational Biology. Princeton University Press, Princeton, NJ, 2013.
- [28] K. Dietz and J. A. P. Heesterbeek. Daniel Bernoulli’s epidemiological model revisited. volume 180, pages 1–21. 2002. John A. Jacquez memorial volume.
- [29] R. Djidjou-Demasse and F. Ducrot, A.and Fabre. Steady state concentration for a phenotypic structured problem modeling the evolutionary epidemiology of spore producing pathogens. *Math. Models Methods Appl. Sci.*, 27(2):385–426, 2017.
- [30] A. Ducrot. Convergence to generalized transition waves for some Holling-Tanner prey-predator reaction-diffusion system. *J. Math. Pures Appl. (9)*, 100(1):1–15, 2013.
- [31] A. Ducrot. Spatial propagation for a two component reaction-diffusion system arising in population dynamics. *J. Differential Equations*, 260(12):8316–8357, 2016.
- [32] A. Ducrot, T. Giletti, J.-S Guo, and M. Shimojo. Asymptotic spreading speeds for a predator-prey system with two predators and one prey. preprint.
- [33] A. Ducrot, T. Giletti, and H. Matano. Spreading speeds for multidimensional reaction-diffusion systems of the prey-predator type. *Calc. Var. Partial Differential Equations*, 58(4):Paper No. 137, 34, 2019.
- [34] A. Ducrot, J.S. Guo, G. Lin, and S. Pan. The spreading speed and the minimal wave speed of a predator-prey system with nonlocal dispersal. *Z. Angew. Math. Phys.*, 70(5):Paper No. 146, 25, 2019.
- [35] A. Ducrot and P. Magal. Travelling wave solutions for an infection-age structured model with diffusion. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. A*, 139(3):459–482, 2009.
- [36] A. Ducrot and P. Magal. Travelling wave solutions for an infection-age structured epidemic model with external supplies. *Nonlinearity*, 24(10):2891–2911, 2011.
- [37] A. Ducrot, P. Magal, and S. Ruan. Travelling wave solutions in multigroup age-structured epidemic models. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, 195(1):311–331, 2010.
- [38] Van den Bosch F., Zadoks J. C., and Metz J. A. J. Focus expansion in plant disease. I: The constant rate of expansion. *Phytopathology*, 78:54–58, 1988.
- [39] Van den Bosch F., Zadoks J. C., and Metz J. A. J. Focus expansion in plant disease. II: Realistic parameter-sparse models. *Phytopathology*, 78:59–65, 1988.
- [40] Van den Bosch F., Zadoks J. C., and Metz J. A. J. Focus expansion in plant disease. III: Two experimental examples. *Phytopathology*, 78:919–925, 1988.

- [41] J. Fang, J. Wei, and X.Q. Zhao. Spreading speeds and travelling waves for non-monotone time-delayed lattice equations. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. A Math. Phys. Eng. Sci.*, 466(2119):1919–1934, 2010.
- [42] J. Fang and X.Q. Zhao. Existence and uniqueness of traveling waves for non-monotone integral equations with applications. *J. Differential Equations*, 248(9):2199–2226, 2010.
- [43] D. F. Farr, G. F. Bills, G. P. Chamuris, and A. Y. Rossman. Fungi on plants and plant products in the united states. *Feddes Repertorium*, 101(7–8):340–340, 1990.
- [44] Paul C. Fife and J. B. McLeod. The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 65:335–361, 1977.
- [45] R. A. Fisher. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, 7(4):355–369, 1937.
- [46] L. Girardin. Non-cooperative Fisher-KPP systems: asymptotic behavior of traveling waves. *Math. Models Methods Appl. Sci.*, 28(6):1067–1104, 2018.
- [47] L. Girardin. Non-cooperative Fisher-KPP systems: traveling waves and long-time behavior. *Nonlinearity*, 31(1):108–164, 2018.
- [48] F. Van den Bosch G.L. Iacono and N. Paveley. The evolution of plant pathogens in response to host resistance: factors affecting the gain from deployment of qualitative and quantitative resistance. *J. Theo. Biol.*, 304:152–163, 2012.
- [49] Q. Griette and G. Raoul. Existence and qualitative properties of travelling waves for an epidemiological model with mutations. *J. Differential Equations*, 260(10):7115–7151, 2016.
- [50] J.S. Guo, A.A.L. Poh, and M. Shimojo. The spreading speed of an sir epidemic model with nonlocal dispersal. *Asymptotic Analysis*, pages 1–12, 01 2019.
- [51] J.S. Guo and C.H. Wu. Existence and uniqueness of traveling waves for a monostable 2-D lattice dynamical system. *Osaka J. Math.*, 45(2):327–346, 2008.
- [52] K. P. Hadeler and F. Rothe. Travelling fronts in nonlinear diffusion equations. *J. Math. Biol.*, 2(3):251–263, 1975.
- [53] G. H. Hardy. Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, 28(706):49–50, 1908.
- [54] Y. Hosono and B. Ilyas. Traveling waves for a simple diffusive epidemic model. *Math. Models Methods Appl. Sci.*, 5(7):935–966, 1995.
- [55] C.H. Hsu and T.S. Yang. Corrigendum: Existence, uniqueness, monotonicity and asymptotic behaviour of travelling waves for epidemic models. *Nonlinearity*, 26(10):2925–2928, 2013.

- [56] S.B. Hsu and X.Q. Zhao. Spreading speeds and traveling waves for nonmonotone integrodifference equations. *SIAM J. Math. Anal.*, 40(2):776–789, 2008.
- [57] A. Iggidr, J.C. Kamgang, G. Sallet, and J.J. Tewa. Global analysis of new malaria intrahost models with a competitive exclusion principle. *SIAM J. Appl. Math.*, 67(1):260–278, 2006.
- [58] M.J. Jeger. Analysing epidemics in time and space. *Plant Pathology*, 32(1):5–11, 1983.
- [59] M.J. Jeger and F. Van den Bosch. Threshold criteria for model plant disease epidemics, 2: persistence and endemicity. *Phytopathology*, 84:28–30, 1994.
- [60] D. Gareth Jones. *An introduction to plant disease epidemiology*, pages 3–13. Springer Netherlands, Dordrecht, 1998.
- [61] D. G. Kendall. Mathematical models of the spread of infection. *Mathematics and Computer Science in Biology and Medicine*, pages 213–225, 1965.
- [62] W.O. Kermack and A. G. McKendrick. A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, 115(772):700–721, 1927.
- [63] W.O. Kermack and A. G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics II. the problem of endemicity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, 138(834):55–83, 1932.
- [64] W.O. Kermack and A. G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics III. further studies of the problem of endemicity. 1933. *Bulletin of mathematical biology*, 53(1-2):89–118, 1991.
- [65] A.N. Kolmogorov, I.G. Petrovsky, and N.S. Piskunov. Investigation of the equation of diffusion combined with increasing of the substance and its application to a biology problem. *Bulletin of Moscow State University Series A: Mathematics and Mechanics*, 1:1–25, 1937.
- [66] Minogue K.P. Disease gradients and the spread of disease : Population dynamics and management. *Macmillan Publishing Company, New York*, pages 285–310, 1986.
- [67] W.T. Li, W.B. Xu, and L. Zhang. Traveling waves and entire solutions for an epidemic model with asymmetric dispersal. *Discrete Contin. Dyn. Syst.*, 37(5):2483–2512, 2017.
- [68] S. Lion and S. Gandon. Spatial evolutionary epidemiology of spreading epidemics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841):20161170, 2016.
- [69] F. Lutscher, E. Pachepsky, and M. A. Lewis. The effect of dispersal patterns on stream populations. *SIAM J. Appl. Math.*, 65(4):1305–1327, 2005.

- [70] L. V. Madden, G. Hughes, and F. Van den Bosch. *The study of plant disease epidemics*. American Phytopathological Society (APS Press), St. Paul, USA, 2007.
- [71] L. A. Maffia and R. D. Berger. Models of plant disease epidemics. II: Gradients of bean rust. *Journal of Phytopathology*, 147(4):199–206, 1999.
- [72] P. Magal and G. F. Webb. Mutation, selection, and recombination in a model of phenotype evolution. *Discrete Contin. Dynam. Systems*, 6(1):221–236, 2000.
- [73] J. Mallet-Paret. The Fredholm alternative for functional-differential equations of mixed type. *J. Dynam. Differential Equations*, 11(1):1–47, 1999.
- [74] Y. Mammeri, J.B. Burie, M. Langlais, and A. Calonnec. How changes in the dynamic of crop susceptibility and cultural practices can be used to better control the spread of a fungal pathogen at the plot scale. *Ecological Modelling*, 290:178–191, 2014.
- [75] P. Meyer-Nieberg. *Banach lattices*. Universitext. Springer-Verlag, Berlin, 1991.
- [76] S. Mirrahimi and B. Perthame. Asymptotic analysis of a selection model with space. *J. Math. Pures Appl. (9)*, 104(6):1108–1118, 2015.
- [77] A. Morris, L. Borger, and E. Crooks. Individual variability in dispersal and invasion speed. *Mathematics*, 7(9):795, Sep 2019.
- [78] Martin A. Nowak. *Evolutionary dynamics*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2006. Exploring the equations of life.
- [79] S. Pan. Asymptotic spreading in a Lotka-Volterra predator-prey system. *J. Math. Anal. Appl.*, 407(2):230–236, 2013.
- [80] Ross R. *The prevention of malaria*. John Murray, 1911.
- [81] Ross R. An application of the theory of probabilities to the study of a priori pathometry. part I. *Proceedings of the Royal Society of London*, 92(638):204–230, 1916.
- [82] Loup Rimbaud, Julien Papaïx, Jean-Francois Rey, Luke G. Barrett, and Peter H. Thrall. Assessing the durability and efficiency of landscape-based strategies to deploy plant resistance to pathogens. *PLOS Computational Biology*, 14(4):1–33, 04 2018.
- [83] R. Ross and H. P. Hudson. An application of the theory of probabilities to the study of a priori pathometry.—part III. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, 93(650):225–240, 1917.
- [84] R. Ross and H.P. Hudson. An application of the theory of probabilities to the study of a priori pathometry.—part II. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character*, 93(650):212–225, 1917.

- [85] S. Ruan. Spatial-temporal dynamics in nonlocal epidemiological models. In *Mathematics for life science and medicine*, Biol. Med. Phys. Biomed. Eng., pages 97–122. Springer, Berlin, 2007.
- [86] Liang S. and Zhang Y. Travelling waves of a delayed sir epidemic model with nonlinear incidence rate and spatial diffusion. *PLoS ONE*, 6:e21128, 2011.
- [87] H.H. Schaefer. *Banach lattices and positive operators*. Springer-Verlag, New York-Heidelberg, 1974. Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften, Band 215.
- [88] John Maynard Smith. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982.
- [89] Day T. and Gandon S. Applying population-genetic models in theoretical evolutionary epidemiology. *Ecology Letters*, pages 876–888, 2007.
- [90] H. R. Thieme. The asymptotic behaviour of solutions of nonlinear integral equations. *Math. Z.*, 157(2):141–154, 1977.
- [91] H. R. Thieme and X.Q. Zhao. Asymptotic speeds of spread and traveling waves for integral equations and delayed reaction-diffusion models. *J. Differential Equations*, 195(2):430–470, 2003.
- [92] H.R. Thieme. Asymptotic estimates of the solutions of nonlinear integral equations and asymptotic speeds for the spread of populations. *J. Reine Angew. Math.*, 306:94–121, 1979.
- [93] H.R. Thieme. Density-dependent regulation of spatially distributed populations and their asymptotic speed of spread. *J. Math. Biol.*, 8(2):173–187, 1979.
- [94] H.R. Thieme. Global stability of the endemic equilibrium in infinite dimension: Lyapunov functions and positive operators. *J. Differential Equations*, 250(9):3772–3801, 2011.
- [95] P. Van den Driessche and James Watmough. *Further Notes on the Basic Reproduction Number*, pages 159–178. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2008.
- [96] Thomas L. Vincent and Joel S. Brown. *Evolutionary Game Theory, Natural Selection, and Darwinian Dynamics*. Cambridge University Press, 2005.
- [97] Aizik I. Volpert, Vitaly A. Volpert, and Vladimir A. Volpert. *Traveling wave solutions of parabolic systems*, volume 140 of *Translations of Mathematical Monographs*. American Mathematical Society, Providence, RI, 1994. Translated from the Russian manuscript by James F. Heyda.
- [98] H. Wang. Spreading speeds and traveling waves for non-cooperative reaction-diffusion systems. *J. Nonlinear Sci.*, 21(5):747–783, 2011.
- [99] H. Wang and C. Castillo-Chavez. Spreading speeds and traveling waves for non-cooperative integro-difference systems. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 17(6):2243–2266, 2012.

- [100] Z.C. Wang and J. Wu. Travelling waves of a diffusive Kermack-McKendrick epidemic model with non-local delayed transmission. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. A Math. Phys. Eng. Sci.*, 466(2113):237–261, 2010.
- [101] W. Weinberg. Über den nachweis der vererbung beim menschen. *Jahresh. Ver. Vaterl. Naturkd. Württemb*, 64:369–382, 1908 (English translations in Boyer 1963 and Jameson 1977).
- [102] D.V. Widder. *The Laplace Transform*. Princeton Mathematical Series, v. 6. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1941.
- [103] C.C. Wu. The spreading speed for a predator-prey model with one predator and two preys. *Appl. Math. Lett.*, 91:9–14, 2019.
- [104] Fei-Ying Yang, Yan Li, Wan-Tong Li, and Zhi-Cheng Wang. Traveling waves in a nonlocal dispersal Kermack-McKendrick epidemic model. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 18(7):1969–1993, 2013.
- [105] M.W. Zawolek and J.C. Zadoks. Studies in focus development: an optimum theorem for the dual dispersal of plant pathogens. *Phytopathology*, 82:1288–1297, 1992.
- [106] G.B. Zhang and X.Q. Zhao. Propagation phenomena for a two species lotka-volterra strong competition system with nonlocal dispersal. *Calculus of Variations and Partial Differential Equations*, 59, 10 2019.
- [107] M. Zhao, W. Li, and Y. Du. The effect of nonlocal reaction in an epidemic model with nonlocal diffusion and free boundaries. *Commun. Pure Appl. Anal.*, 19(9):4599–4620, 2020.