



HAL
open science

Analyse mathématique de modèles non-locaux en écologie évolutive.

Gwenaël Peltier

► **To cite this version:**

Gwenaël Peltier. Analyse mathématique de modèles non-locaux en écologie évolutive.. Ingénierie de l'environnement. Université Montpellier, 2021. Français. NNT : 2021MONTTS007 . tel-03396299

HAL Id: tel-03396299

<https://theses.hal.science/tel-03396299>

Submitted on 22 Oct 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 POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Mathématiques et Modélisation

École doctorale I2S – Information, Structures, Systèmes

Unité de recherche UMR 5149 – Institut Montpellierain Alexander Grothendieck

Analyse mathématique de modèles non-locaux en écologie évolutive

Présentée par Gwenaël PELTIER

Le 17 juin 2021

Sous la direction de Matthieu ALFARO
et Ophélie RONCE

Devant le jury composé de

M. Matthieu ALFARO, Université de Rouen-Normandie	Directeur
M. Luis ALMEIDA, Sorbonne Université	Président
M. Vincent CALVEZ, Université Lyon 1	Rapporteur
M. François HAMEL, Université d'Aix-Marseille	Rapporteur
M. Matthieu HILLAIRET, Université de Montpellier	Co-encadrant
Mme Sepideh MIRRAHIMI, Université Paul Sabatier	Examinatrice
Mme Ophélie RONCE, Université de Montpellier	Co-directrice



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte biologique et modélisation	2
1.1.1	Principes généraux et quelques définitions	2
1.1.2	Premiers modèles de dynamique des populations	8
1.1.3	Population structurée et diffusion	15
1.1.4	Équations de réaction-diffusion	21
1.2	Contexte mathématique	27
1.2.1	L'équation de Fisher–KPP (et ses variantes)	28
1.2.2	Environnement hétérogène	37
1.2.3	Équations de réaction-diffusion et gradient environnemental	41
1.3	Travaux effectués au cours de la thèse	46
1.3.1	Résumé du Chapitre 2 : Invasion accélérée dans un modèle d'écologie évolutive	46
1.3.2	Résumé du Chapitre 3 : Population affrontant un gradient environnemental non-linéaire – états stationnaires et fronts pulsatoires	51
1.3.3	Résumé du Chapitre 4 : Modélisation d'une diffusion hétérogène et non-locale : une nouvelle approche	57
1.4	Perspectives	64
1.4.1	Survie sans invasion pour un gradient environnemental non-linéaire	64
1.4.2	Approche Hamilton-Jacobi pour un gradient périodique	64
1.4.3	Incorporation d'un effet Allee	65
1.4.4	Un modèle d'écologie évolutive avec une structure en âge	66
2	Accelerating invasions along an environmental gradient	69
2.1	Introduction	69
2.2	Assumptions and main results	72
2.2.1	Functions r , K and n_0	72
2.2.2	Some eigenelements	73
2.2.3	The heavy tail condition	74
2.2.4	The extinction case	75
2.2.5	Main result : acceleration in the invasion case	76
2.2.6	When the heavy tail is ill-directed	78
2.3	Preliminaries	79
2.3.1	Acceleration in the scalar Fisher-KPP equation	79
2.3.2	Some eigenvalue problems	81
2.3.3	Preliminary estimates	82

2.4	Acceleration result	83
2.4.1	The upper bound (2.32)	83
2.4.2	The lower bound (2.33)	85
2.4.3	Conclusion	91
2.4.4	A heavy tail induces acceleration	92
2.5	No acceleration for ill-directed heavy tails	92
3	Populations facing a nonlinear environmental gradient : steady states and pulsating fronts	99
3.1	Introduction	99
3.2	Main results	103
3.3	Preliminaries	107
3.3.1	Extinction result	107
3.3.2	Implicit Function Theorem	107
3.3.3	Linear material	108
3.4	Construction of steady states	109
3.4.1	Function spaces	109
3.4.2	Checking assumptions of Theorem 3.7	112
3.4.3	Completion of the proof of Theorem 3.3	115
3.4.4	Additional properties in the periodic and localized cases	116
3.4.5	Positivity and control on the y -tails in the periodic and localized cases	119
3.5	Construction of pulsating fronts	121
3.5.1	Function spaces	122
3.5.2	Checking assumptions (i) and (ii) of Theorem 3.7	130
3.5.3	Bijectivity of \mathcal{L}^μ	132
3.5.4	Construction of $(s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu})$ solving $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) = 0$	144
3.5.5	Letting the parameter μ tend to zero	146
3.6	Insights of the results on the biological model	147
3.6.1	Deformation of the steady state under localized perturbation	148
3.6.2	Deformation of the steady state under periodic perturbation	149
3.6.3	Deformation of the speed and profile of the front under periodic perturbation	154
3.7	Appendix	156
3.7.1	Proof of Lemma 3.20	156
3.7.2	Fredholm analysis	166
4	On the modelling of spatially heterogeneous nonlocal diffusion : deciding factors and preferential position of individuals	171
4.1	Introduction	171
4.1.1	Homogeneous diffusion	172
4.1.2	Heterogeneous diffusion	173
4.1.3	Organization of the paper	174
4.2	Heterogeneous nonlocal diffusion equations	174
4.2.1	A few illuminating examples	175
4.2.2	Assignment of a kernel to any possible path	177
4.2.3	The notion of deciding factors	179
4.3	Singular limits : from nonlocal to local diffusion	179
4.3.1	The diffusivity matrix	180
4.3.2	The case of a single deciding factor	181

4.3.3	The case of two deciding factors	185
4.4	Steady states and numerical simulations	189
4.4.1	Steady states	189
4.4.2	Numerical implementation	194
4.5	Summary and perspectives	196
4.5.1	A single deciding factor	197
4.5.2	Two deciding factors	197
4.5.3	Many or infinitely many deciding factors.	198

Bibliographie

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux directeurs de thèse, Matthieu Alfaro et Ophélie Ronce. Merci Matthieu pour tes précieux conseils, ton infinie patience et ta bonne humeur communicative. Tu m'as aidé et guidé sans ménager ta peine, et ce même après avoir été nommé Professeur à Rouen. Enfin, tu m'as permis d'assister à de nombreuses conférences qui m'ont ouvert de nouveaux horizons. Tu resteras sans nul doute un modèle pour ma carrière future. Merci Ophélie pour avoir donné à cette thèse un caractère multidisciplinaire, pour nos échanges passionnants en biologie et pour mon intégration à l'équipe EvoDemo à l'ISEM. Le congrès international de biologie évolutive que tu as organisé fut une expérience marquante et déterminante de ma thèse.

Mes remerciements et toute ma reconnaissance vont ensuite à Vincent Calvez et François Hamel, qui ont accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Leurs travaux ont été une source d'inspiration pour moi, et je les remercie pour leurs remarques suite à la lecture de ce manuscrit.

Je remercie chaleureusement les autres membres du jury, qui m'ont beaucoup apporté. Merci donc à Sepideh Mirrahimi, pour m'avoir intégré dans son projet ANR, ainsi que pour nos discussions constructives, qui ouvrent la voie à des perspectives nouvelles. Merci à Luis Almeida, pour avoir été un excellent professeur à l'UPMC. J'espère avoir l'occasion de poursuivre en post-doctorat au sein de son équipe à l'Inria. Enfin merci à Matthieu Hillairet pour m'avoir permis d'enseigner en prépa agrég et pour avoir co-encadré ma thèse quand Matthieu (Alfaro) est devenu Professeur à Rouen.

J'adresse ensuite mes remerciements à toute la communauté de chercheurs en dynamique des populations. Particulièrement, tout d'abord, à Grégory Faye, qui m'a mis le pied à l'étrier et m'a transmis sa passion pour la recherche. Ensuite à Benoit Perthame et Henri Berestycki : leurs cours de Master et leurs travaux ont consolidé mes connaissances et affirmé mon goût pour ce domaine de recherche. Enfin à Gaël Raoul, Thomas Gilette et Émeric Bouin. J'ai eu la chance de collaborer avec eux : leur clairvoyance et leur expertise ont été des éléments moteurs dans mon apprentissage.

Mon doctorat a bénéficié d'un financement via l'ENS Paris-Saclay, et j'en suis extrêmement reconnaissant. Je remercie Frédéric Pascal pour m'avoir permis d'intégrer l'ENS en Master, pour son enseignement, ainsi que pour son suivi de mon parcours après l'École. Ce parcours a par ailleurs été jalonné par des professeurs exceptionnels qui m'ont conduit jusqu'à cette thèse. Je tiens à remercier notamment René Martel (MP* à Fénélon-Ste-Marie), Grégory Vial (Centrale Lyon), Arthur Leclaire et Laurent Desvillettes (ENS Paris-Saclay), ainsi qu'Emmanuel Trélat (UPMC).

Cette thèse m'aura permis de découvrir des lieux nouveaux au cours de beaux voyages. J'adresse donc mes remerciements aux organisateurs des conférences et groupes de recherche, en particulier Danielle Hilhorst, Thomas Lepoutre, les coordinateurs de la conférence BIOMAT 2019 à Grenade, et le programme PHC Star qui m'a permis de découvrir la Corée du Sud.

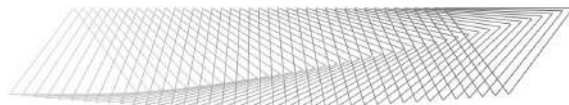
I would like to address special thanks to Inkyung Ahn and Yong-Jung Kim for inviting me to Korea University and KAIST respectively, and the enlightening discussions we had there. I particularly thank Yong-Jung Kim for his interest in my work and his decisive contribution to our collaborative paper (the last chapter of this thesis), along with Hyowon Seo, to whom I wish a very successful career.

I would also like to thank Wonhyung Choi for taking care of all practical aspects for my stay at Seoul. Finally, I thank the many PhD students of the KAIST for the great times we had together (especially the mathematical puzzles)!

모든 것에 감사합니다

J'ai effectué ma thèse à l'Université de Montpellier, aux laboratoires IMAG et ISEM. Le cadre de travail était excellent, et les membres permanents y sont pour beaucoup. Tout d'abord, merci aux personnels administratifs, tout particulièrement Nathalie Collain, Bernadette Lacan et Brigitte Labric, pour avoir géré tous les problèmes avec brio. Merci également aux personnels ingénieurs, notamment Baptiste Chapuisat et Yannick Frontera.

Merci à Pascal Azerad, Ruslan Maksimau, François Fillastre et Tristan Roget : ce fut très enrichissant d'enseigner avec eux. Merci aussi à TERENCE Bayen (félicitations pour la petite Lise!). Je remercie enfin l'équipe EvoDemo (en particulier Céline Devaux et Guillaume Martin) pour leur accueil et le temps qu'ils m'ont consacré, ainsi qu'Emmanuel Fronhofer et les membres du journal club.



Ces trois années ont été une belle aventure. J'ai pu m'épanouir entouré de mes camarades (post-)doctorants. Je leur dois à tous énormément! Tout d'abord, un grand et fraternel Merci à mes cobureaux, André, Robert et Abdourahim. Merci pour tous ces bons moments que nous avons partagés (toujours trop rares), à refaire le monde et à éclater de rire! Je remercie aussi mes "grands frères" de thèse Mario, Alvaro et Quentin. Leurs conseils, leur intérêt pour mes travaux et leur amitié ont grandement contribué à cette thèse. Thank you also 萧冬远 (Xiao Dongyuan), it has been a pleasure to welcome you in France. Enjoy our wine!

J'ai une pensée toute particulière pour Claire : pour son chaleureux accueil dans son bureau à l'ISEM et pour son aide précieuse dans ma découverte de la biologie, toujours avec le sourire. Merci à Tiffany et Pelle de m'avoir épaulé pour organiser le Séminaire des Doctorant·e·s (le café est prêt!), ainsi qu'à Tom et Alan d'avoir repris le flambeau malgré la pandémie. Vous avez tous assuré!

Merci bien sûr à tous les autres : Pascal et Alain (les champions de la bonne ambiance), Ivan (l'empileur d'hypersphères), Guillaume (ce sera bientôt ton tour!), Aurélien (clin d'œil à Sire Gréviste et toute la bande GIL), sans compter Sonia, Zak', Amandine, Megan, Thiziri, Zaineb, Emmanuel (le trou nouâr), ...

Je pense également aux anciens de l'IMAG, qui m'ont vu faire mes premiers pas de thésard : Gautier qui n'est jamais en manque de bons conseils, Jocelyn et Matthieu¹ avec leur gentillesse made in Occitanie, ainsi que Louis, Amina,

1. Je parle ici de Matthieu Faitg. Il faut croire que Matthieu et matheux vont de pair!

Jérémy, Abel, ... Et également Antoine Toussaint, dont j'ai aimé croiser la route pendant mon stage de M2.

Je remercie enfin la nouvelle génération : Julien, Raphaël et Nathan qui prennent la relève du Séminaire, ainsi que Florent, Victor, Marien, Morgane, Ali, Florian, Albin, Bart, ... Ce sera une joie pour moi de vous retrouver lors de mes prochains passages à l'IMAG !



Les conférences ont été un moment privilégié de rencontres et d'échanges avec mes nombreux confrères de la communauté "maths bio". Merci en particulier à Florian Lavigne, Vincent Hass et Guillaume Ballif (vive le CIRM!), ainsi qu'à la team IMT : Alexis Léculier, Louis Garénaux, Joachim Crevat et Michèle Romanos. Mentions spéciales à mon ex prof Romain Ducasse et au maître des énigmes Samuel Nordmann !

Je remercie aussi mes camarades de promo de l'ENS et de l'UPMC, c'est toujours un plaisir de vous voir. Nicolas, avec qui (et grâce à qui) j'ai traversé bien des épreuves. Julie, que j'ai retrouvée comme collègue au sein du projet ANR de Sepideh. Vianney, Shmuel et Antoine, pour nos parties de coinche qui égayent la pause midi. William, pour m'avoir invité à participer au jury du TFJM². Enfin à mes camarades de Paris 6 (Clément, Benjamin, Valentin, ...). Bonne continuation à tous, et à tous ceux qui précèdent !



Je tiens à remercier tous mes amis non-matheux qui m'ont aidé à revenir sur Terre quand "rien ne marche". Merci en premier lieu à Séb', toujours de bonne compagnie, pour ses encouragements et sa sagesse. Merci Pascal et Laurent, ce fut un vrai plaisir de visiter Montpellier et ses alentours à vos côtés. Merci à Franck de m'avoir fait découvrir les joies du camping-car (même sous l'orage). Merci à Dom' dont la jovialité n'a d'égale que sa passion du bridge !

Merci aussi à la déjantée Lady Gagathe (Agathe), qui ne perd pas une occasion de me démontrer l'utilité d'un bon verre pour réussir une thèse. Merci à Mimi de ne pas (trop) me griffer quand je viens sur Bar-le-Duc ! Merci à Catherine et à Émilie de prendre soin de mon barisien préféré quand je ne suis pas là.

Un petit coucou à toute ma famille (Peltier et d'Illiers), qui s'agrandit avec les années pour notre bonheur à tous. Je tiens à remercier mon grand frère Aymeric et ma petite sœur Floriane pour cette belle complicité qui nous unit, ainsi que Lancelot que je suis ravi de compter parmi nous. Pour finir, le mot merci semble bien vain pour exprimer toute ma gratitude envers vous, Papa et Maman. Je vous dois tout. Votre amour et votre soutien cent fois renouvelé m'ont toujours motivé à aller de l'avant. Merci du fond du cœur !

Chapitre 1

Introduction

Le sujet de ma thèse concerne l'étude mathématique de modèles biologiques, principalement en écologie évolutive. Elle s'inscrit dans un contexte de rapprochement entre biologie et mathématiques, qui a permis, et permet toujours, des avancées tangibles dans de nombreux domaines : la médecine, l'épidémiologie, l'écologie, etc. En retour, ce rapprochement a suscité de nouveaux développements dans plusieurs domaines des mathématiques appliquées.

Cette thèse porte plus spécifiquement sur des problèmes de dynamique des populations, une branche qui vise à décrire et prédire comment évolue au cours du temps l'effectif (ou la densité) d'une population. Il peut s'agir d'animaux, de végétaux ou encore de micro-organismes (bactéries, cellules, ...).

En écologie, on s'intéresse également à la répartition de cette population en espace. On étudie ainsi les questions liées à l'extinction, la survie et l'invasion d'une espèce dans un environnement donné.

La situation devient autrement plus complexe lorsqu'on prend en compte l'aspect évolutif. Une population, au cours de sa migration, peut ainsi s'adapter, par mutations successives, à des environnements de plus en plus hostiles, pour au final survivre dans des conditions extrêmes. Ce double aspect migration-mutation est une des questions centrales de l'écologie évolutive.

Les invasions biologiques en écologie évolutive sont de toute première importance face à de nombreux défis actuels : certaines sont souhaitables (adaptation d'espèces à des changements climatiques ou environnementaux), d'autres indésirables (espèces invasives, résistance d'une bactérie à un antibiotique).

Notre objectif est d'étudier cette dynamique d'invasion à travers une analyse mathématique rigoureuse des modèles biologiques associés. Jusqu'à présent, la plupart des modèles ont mis en jeu des gradients environnementaux linéaires (température, altitude, ...). Un de nos principaux axes de recherche concerne le cas d'une population confrontée à un gradient non-linéaire, plus représentatif des situations réelles.

1.1 Contexte biologique et modélisation

1.1.1 Principes généraux et quelques définitions

Historique de la biologie évolutive

En Europe, les sciences ont connu un véritable essor à partir du XV^e siècle : on étudiait alors les mathématiques, la physique, l'astronomie, l'optique, ou encore la chimie. Toutefois, l'étude des êtres vivants ne s'est réellement développée en tant que science qu'à partir du XIX^e siècle. Outre le fait que la vie était considérée comme l'ultime domaine du sacré, l'expérimentation sur le vivant est plus complexe et les résultats sont souvent plus longs à apparaître : il faut attendre qu'un arbre ait poussé ou qu'un animal ait grandi. C'est encore plus vrai pour étudier l'évolution des espèces, dont l'échelle de temps correspond au millier voire au million d'années.

Le naturaliste Charles Darwin, considéré comme le père fondateur de la biologie moderne, compensa ce défaut d'expérimentation par une méthodologie rigoureuse basée sur l'observation. Au terme de cinq années de voyages, il multiplia les exemples convergents comme autant de preuves de sa théorie de l'évolution. Son ouvrage *De l'origine des espèces*, publié en 1859, repose sur trois grands principes qui sont toujours d'actualité :

- La diversité d'un *caractère* qu'on observe au sein d'une espèce (comme la taille du cou parmi les girafes).
- La sélection naturelle : les individus avec le caractère le plus adapté sont privilégiés pour la survie (avoir un long cou permet d'accéder à plus de nourriture).
- L'hérédité de ce caractère (les girafes au long cou engendreront des girafes avec une morphologie "similaire").

Ces concepts étaient déjà bien connus des contemporains de Darwin. Son innovation est d'avoir rassemblé ces trois principes dans un ensemble global et universel : les espèces sont toutes apparentées, à des degrés divers, et la naissance ou la disparition d'espèces est le résultat de la sélection naturelle (cf paragraphe Écologie évolutive plus loin).

Le principal obstacle de la théorie de Darwin était de ne pas pouvoir déterminer l'origine de la variation des caractères qu'on observe. Il a fallu attendre le début du XX^e siècle pour découvrir les chromosomes, leur rôle en tant que support de tous les caractères (ce qui prouve l'hérédité), et les mutations afférentes aux divisions cellulaires (ce qui explique la diversité des caractères). La génétique a permis de confirmer les travaux de Darwin. La sélection naturelle n'est plus une théorie : c'est une loi.

Pour une espèce donnée, chaque interaction avec l'environnement ou avec une autre espèce fait intervenir la sélection naturelle pour favoriser certains traits de certains caractères, ou en défavoriser d'autres. Ces nombreuses interactions conduisent certaines espèces à développer des stratégies étonnantes : coopération, parasitisme, mimétisme, cannibalisme, ou encore autotomie (amputation d'un organe pour échapper à un prédateur, comme la queue chez le lézard).

Par exemple, la femelle coucou profite du nid d'autres espèces d'oiseaux, comme les rousserolles. Imitant le cri d'un prédateur pour faire fuir temporairement les parents, elle dévore un de leurs œufs et pond le sien à la place (leurs œufs sont très similaires). Même après l'éclosion, les parents restent dupes et

nourrissent le bébé coucou (cf Figure 1.1), tandis que ce dernier attaque les autres œufs et oisillons quand les parents sont absents. Pour contrecarrer ce plan, la femelle du Mérion superbe a développé une stratégie encore plus étonnante : elle apprend un chant à sa progéniture alors même qu'ils n'ont pas encore éclos. Ce chant sert de mot de passe : seuls les oisillons qui reproduisent ce chant reçoivent de la nourriture !



FIGURE 1.1 – Une rousserolle nourrissant un bébé coucou. Source : Wikipédia.

L'évolution des êtres vivants

De nos jours, on peut valider la théorie de l'évolution par des expérimentations rigoureuses sur les micro-organismes (comme les bactéries), pour lesquelles les mutations se produisent à une échelle de temps suffisamment courte. En voici les grandes lignes.

- Le *génotype* constitue l'ensemble de notre bagage génétique, contenu dans nos chromosomes. Il est propre à chaque individu (sauf pour les vrais jumeaux).
- Le *phénotype* désigne l'ensemble des caractères observables d'un individu : la couleur des yeux, la pilosité, mais aussi des caractères plus "cachés" comme le taux d'hormones ou d'hémoglobines. Le phénotype est déterminé par le génotype, mais l'environnement joue également un rôle : un jumeau qui passe une journée au soleil sera plus bronzé que son frère resté à l'ombre.
- Un *caractère (phénotypique)* désigne un des caractères observables sus-cités.
- Un *trait (phénotypique)* représente une valeur ou une variation spécifique d'un caractère phénotypique : une taille de 180 cm, des cheveux blonds, etc.
- La reproduction permet de transmettre son génotype à ses descendants. S'il s'agit d'une *reproduction asexuée* (comme les divisions cellulaires), la

totalité du génotype est transmis. Dans le cas d'une *reproduction sexuée* (comme la plupart des animaux), chaque parent transmet la moitié du génotype à son enfant.

- La *sélection naturelle* désigne le fait que les individus ayant un trait avantageux pour la survie et/ou la reproduction voient leur proportion s'accroître au fil des générations (si le caractère correspondant est héréditaire).
- La *fitness*¹ (ou *valeur sélective*) mesure la capacité d'un trait (ou d'un gène) à persister à la génération suivante. Si on regarde l'ensemble des individus présentant ce trait, il s'agit du nombre moyen de leurs descendants qui atteignent l'âge de se reproduire. La fitness est plus élevée si le trait procure un avantage à la survie et/ou à la fécondité. La fitness est donc une façon de mesurer le succès d'un trait face à la sélection naturelle.
- Une *mutation* est une modification rare et aléatoire de l'ADN lors de sa recombinaison (si reproduction sexuée) ou au cours de la division cellulaire. Elle est héréditaire si elle affecte des cellules destinées à la reproduction (ovules et spermatozoïdes chez l'humain).

Ce processus de mutation permet donc l'apparition de traits avec une meilleure fitness au sein d'une population. Après plusieurs générations de sélection naturelle, ce trait devient majoritaire et finit par éclipser les autres (on parle de *fixation* du trait). On peut alors dire que l'espèce entière a évolué. La sélection naturelle permet donc, à terme, de conserver uniquement les individus ayant la meilleure fitness.

Chez les primates, lorsque l'ADN des parents est transmis à l'enfant, on estime que cet ADN a subi environ 100 mutations [55] (200 chez l'être humain [129]). Rapporté au nombre total de naissances, on pourrait croire que l'évolution des primates devrait être très rapide. La réalité est plus complexe :

- Une mutation peut affecter un endroit "inutilisé" de l'ADN, ou alors ne pas altérer l'information encodée par l'ADN (mutation silencieuse).
- Cette mutation peut n'avoir aucun effet sur le phénotype (par exemple si l'allèle est récessif : une mutation qui change les allèles AA en AO ne modifiera pas le groupe sanguin A de l'individu car l'allèle A est dominant).
- Le phénotype modifié peut n'avoir aucune incidence sur la fitness de l'individu, voire même avoir un impact négatif : la sélection naturelle forcera alors sa disparition ou celle de ses descendants.
- Enfin, même lorsque ce phénotype procure un avantage sélectif, l'individu concerné peut mourir avant d'avoir eu des descendants : un prédateur, une maladie, etc.

Même lorsque toutes les conditions sont réunies, le temps nécessaire à la fixation du trait avantageux peut prendre un très grand nombre de générations, surtout si la population totale est élevée. Cela explique la relative lenteur de l'évolution au sein d'une espèce : le dernier ancêtre commun des chimpanzés et de Homo Sapiens a disparu il y a environ 6 millions d'années, et pourtant nous partageons 99% de notre génome avec eux.

En guise de conclusion sur le sujet, voici une citation emblématique de la biologie évolutive :

1. Vient de l'expression "*survival of the fittest*" : la survie du plus apte.

“La sélection naturelle recherche, à chaque instant et dans le monde entier, les variations les plus légères ; elle repousse celles qui sont nuisibles, elle conserve et accumule celles qui sont utiles ; elle travaille en silence, insensiblement, partout et toujours, dès que l’occasion s’en présente, pour améliorer tous les êtres.”

– Charles Darwin

Écologie

L’écologie consiste à étudier la répartition en espace et en temps d’une population, ce qui implique notamment d’étudier ses interactions avec son environnement. Par environnement, on désigne tous les facteurs extérieurs qui influencent cette population. Ces facteurs peuvent être d’ordre physico-chimique : température, luminosité, altitude, composition du sol, ... mais aussi d’ordre biologique, c’est-à-dire les interactions avec les autres espèces présentes. Ces interactions peuvent avoir un impact positif, neutre ou négatif sur la population qu’on considère, cf Figure 1.2. Bien sûr, la compétition entre deux individus d’une même espèce existe aussi. Le monde vivant peut donc être décrit comme un immense réseau d’interactions entre organismes.

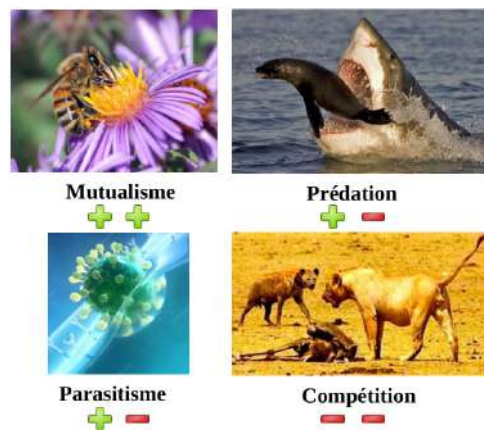


FIGURE 1.2 – Exemples d’interaction entre espèces, selon que l’interaction soit bénéfique ou néfaste pour une espèce, ou les deux.

Ainsi, en dehors du cadre expérimental (boîte de Petri), l’environnement, au sens large, présente de multiples variations à des échelles très diverses. Une espèce ne pourra pas survivre partout, et sa répartition spatiale se limite donc aux zones où l’environnement lui laisse des conditions suffisamment favorables. Cependant, les ressources de tout environnement sont limitées. Cette compétition pour les ressources pousse certains individus à se déplacer pour trouver un environnement plus favorable (moins peuplé ou avec plus de ressources). Ainsi, toute espèce, au fil des générations, tend à envahir les milieux qui lui sont favorables : on parle d’*invasion (biologique)*.

Il est remarquable que la migration et l’invasion concernent en fait tout être vivant : les plantes, bien qu’immobiles, emploient divers mécanismes pour

que leur descendance puisse migrer loin d'eux (pour limiter la compétition). Par exemple, les pissenlits répandent leurs graines grâce au vent, tandis que les arbres fruitiers utilisent les animaux qui mangent leurs fruits pour disperser leurs graines. Les micro-organismes peuvent également se mouvoir, certains le font même à une vitesse stupéfiante : la bactérie *Escherichia Coli* peut ainsi "nager" à environ 25 μm par seconde², cf Figure 1.3.

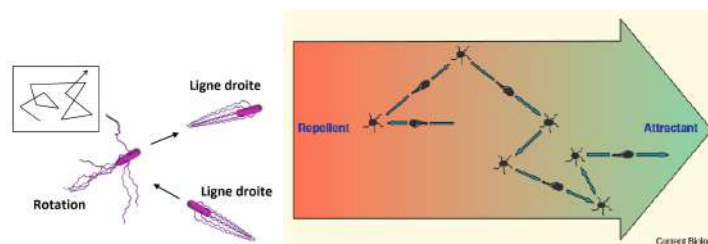


FIGURE 1.3 – A gauche, les mécanismes de mouvement d'une bactérie *E. Coli* : elle alterne une phase de mouvement en ligne droite et une phase de rotation avec un angle aléatoire. A droite, le mouvement d'une bactérie dans un milieu hétérogène : l'angle de rotation reste aléatoire mais favorise en moyenne les déplacements vers le milieu favorable (en vert). Sources : cronodon.com et [139].

Écologie évolutive

Il y a encore trente ans de cela, l'écologie et la biologie évolutive étaient considérées par certains comme des disciplines séparées. L'évolution était synonyme d'un processus lent, tandis qu'une invasion biologique se déroulait comparativement à une vitesse fulgurante. On sait aujourd'hui que la situation est plus complexe, et que ces deux concepts sont étroitement liés à plus d'un titre.

Supposons qu'une espèce a envahi deux sites A et B contigus. Sur chaque site, elle s'adapte par sélection naturelle à l'environnement local de ce site. Si on regarde un caractère phénotypique particulier, les individus du site A vont présenter un trait moyen t_A et ceux du site B un trait moyen t_B , qui peut être distinct de t_A de façon significative³.

Par exemple, les mouches à haute altitude possèdent des ailes plus longues que leurs consœurs à basse altitude, cf Figure 1.4. Une des causes de cette sélection naturelle est la raréfaction de l'air avec l'altitude : une mouche aux ailes courtes devra battre plus souvent des ailes donc dépenser plus d'énergie que ses congénères aux ailes longues. A l'inverse, une mouche adaptée à la haute altitude qui se retrouve à basse altitude aura des ailes inutilement longues : elle dépensera plus d'énergie pour arriver au même résultat.

On pourrait croire que l'invasion précède toujours l'adaptation : si au départ les mouches se trouvaient uniquement à basse altitude, elles auraient colonisé les hautes altitudes, certes avec une mauvaise fitness car leurs ailes sont courtes, mais la sélection naturelle aurait peu à peu favorisé les ailes les plus longues. Toutefois, des expérimentations sur des bactéries ont montré qu'une invasion

2. elle parcourt ainsi 12 fois sa taille chaque seconde. A taille humaine, elle réussirait le 100 mètres à la nage en 4 secondes à peine!

3. En continuant une telle série avec des sites C , D , ... on peut arriver au point que les populations des sites extrêmes sont si différentes qu'elles ne sont plus interfécondes.

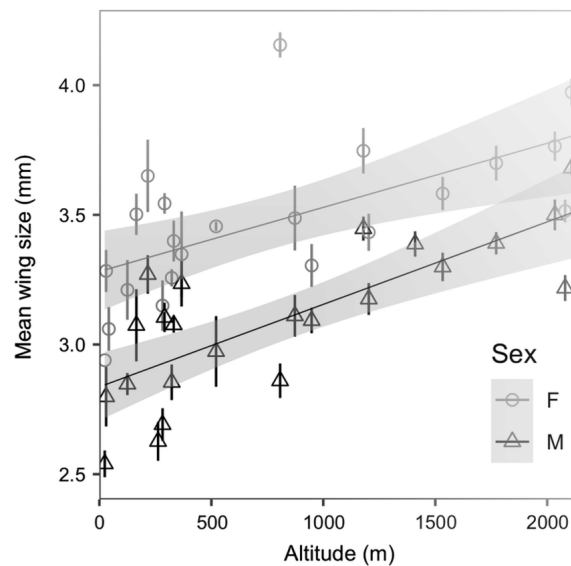


FIGURE 1.4 – Variations de la longueur des ailes des mouches drosophiles mâles et femelles en fonction de l'altitude. Les observations ont été réalisées à l'archipel d'Hawaï. Source : [107].

peut se produire par à-coups : l'invasion peut être bloquée à partir d'un certain point à cause d'une fitness trop faible, jusqu'à ce qu'une adaptation pour une meilleure fitness se produise et permette d'envahir un peu plus loin, et ainsi de suite. L'adaptation et l'invasion sont alors des phénomènes conjoints.

Il arrive aussi que l'adaptation soit facilitée par l'invasion : les bactéries *E. Coli* peuvent notamment acquérir en 14 jours une résistance extrême, si on leur permet d'envahir des zones de plus en plus concentrées en antibiotique⁴. Par contre, si on leur impose de passer directement d'une zone sans antibiotique à une zone très concentrée, la mutation conférant une résistance adéquate met beaucoup plus de temps à apparaître.

Une autre conséquence cruciale de l'écologie évolutive est la *spéciation*, i.e. l'apparition de nouvelles espèces. Le cas le plus courant est celui d'une spéciation liée à une séparation abrupte d'un environnement en deux sites très distincts l'un de l'autre, cf Figure 1.5. C'est par de tels mécanismes qu'on observe aujourd'hui une telle diversité des espèces, ainsi que leurs liens de parenté.

Sur la Figure 1.5, on pourrait se demander pourquoi l'espèce *A* ne s'est pas dès le départ scindée entre les deux sites pour s'adapter à leurs conditions locales, et ainsi avoir une meilleure fitness. Une telle spéciation, dite *sympatrique*, est également possible, mais plus rare. Le fait que les individus puissent migrer librement entre les sites bleus et rouges limite l'adaptation aux conditions locales. En effet, il y a un flux incessant d'individus du site rouge qui se rendent vers le site bleu (et vice versa). Ces individus sont mal adaptés aux conditions de leur nouveau site, mais parviennent quand même à se reproduire (si leur fitness n'est pas trop faible). Ainsi, sur chaque site, une proportion d'individus mal

4. Nous renvoyons à la vidéo instructive et éclairante de l'expérience en question : <https://www.youtube.com/watch?v=p1Vk4NVIUh8>

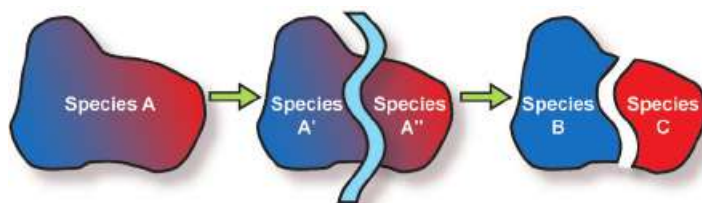


FIGURE 1.5 – Cas type d’une spéciation dite *allopatrique*. L’espèce *A* est initialement présente dans un environnement présentant une hétérogénéité importante. Puis l’environnement est définitivement coupé en deux sites sans migration possible entre eux. Après adaptation aux conditions locales, l’espèce *A* a donné naissance à deux espèces différentes *B* et *C*. Source : [133].

adaptés peut persister, empêchant la fixation d’un trait optimal. Ce brassage génétique limite donc l’adaptation. Ce même phénomène peut également limiter voire bloquer une invasion.

Pour conclure, à titre de curiosité, il est également possible que deux espèces différentes fusionnent en une seule. On parle de “spéciation à l’envers”. Ce phénomène a été observé chez deux espèces de saumons *Coregonus* des lacs alpins, l’une vivant en eaux profondes, et l’autre plus proche de la surface. L’activité humaine a appauvri le fond des lacs en ressources, et forcé la première à remonter, où elle s’est hybridé avec la seconde. Cela s’est déroulé en l’espace de quelques décennies, prouvant que l’évolution peut être rapide en cas de changement brutal.

1.1.2 Premiers modèles de dynamique des populations

Nous reprenons ici les termes de Samuel Nordmann [120] : “Un modèle est une expérience de pensée, un cadre représentatif idéalisé, reconnu approximatif et schématique, qui propose un point de vue (parmi d’autres possibles) sur un phénomène. Un modèle doit, d’une part, pouvoir rendre compte du phénomène étudié de manière précise. D’autre part, un modèle doit également satisfaire un critère de simplicité et d’esthétique. À la manière d’un bon croquis, un modèle doit obtenir un maximum de ressemblance en un minimum de traits.”

La modélisation mathématique

Le physicien Isaac Newton, “en voyant la pomme tomber”, ne s’est pas arrêté à cette simple observation. Il a surtout formulé un *modèle*, une équation qui permet de prédire avec une bonne précision le mouvement de la pomme (selon son poids, son altitude initiale...). Mieux : il a inclus ce modèle dans une théorie globale de la gravitation qui permet, toujours avec une bonne précision, d’expliquer et de prédire le mouvement des corps à l’échelle macroscopique, notamment des planètes.

Pour construire un modèle, il faut obligatoirement faire des hypothèses simplificatrices : la pomme est réduite à un point (ce qui est raisonnable comparé à la taille de la Terre qui l’attire), les frottements de l’air sont négligés, etc. Le modèle ne sera donc qu’une approximation de la réalité, et c’est le choix des hypothèses qui détermine le modèle obtenu.

- Plus on fait d’hypothèses, plus le modèle est simple et facile à étudier. Toutefois, ce modèle risque d’être trop éloigné de la réalité, et donc d’être inexploitable.
- A l’inverse, faire trop peu d’hypothèses reviendrait à un modèle certes très proche de la réalité, mais trop complexe pour une étude mathématique, et il ne s’appliquerait pas à d’autres phénomènes.

Il faut donc choisir les hypothèses qui garantissent un bon équilibre entre précision et simplicité du modèle. On peut alors en faire une analyse mathématique et obtenir des informations totales ou partielles sur la solution, cf Figure 1.6. En comparant ces informations avec ce qu’on observe dans le monde réel, on peut vérifier si le modèle est une bonne approximation de la réalité, et le cas échéant l’utiliser pour faire des prédictions.

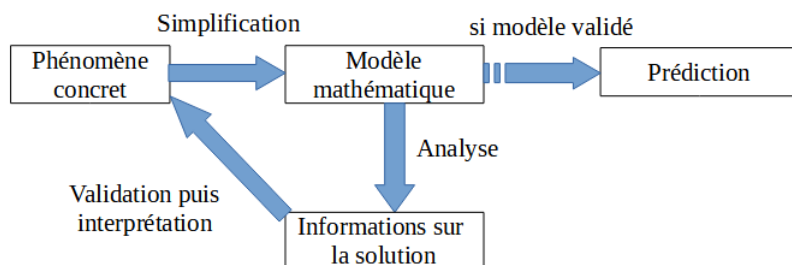


FIGURE 1.6 – Description des différentes étapes de la modélisation mathématique. A mesure que la recherche en mathématiques progresse, nous disposons de plus en plus d’informations sur des modèles de plus en plus complexes.

La dynamique des populations

La dynamique des populations a pour objectif d’étudier l’évolution⁵ d’une ou plusieurs populations d’êtres vivants. Nous considérerons uniquement ici des modèles déterministes, et plus précisément à des équations différentielles. Un modèle sera donc une équation où l’inconnue est l’effectif ou la densité d’une population au cours du temps. Des modèles plus complexes décrivent aussi comment évolue la répartition de cette population en espace, en phénotype, etc.

Les modèles que nous étudierons peuvent s’appliquer, avec plus ou moins de pertinence, à des espèces animales, végétales et même à des micro-organismes. Il peut paraître déroutant que des êtres vivants si variés obéissent à la même équation. En réalité, les êtres vivants sont soumis à beaucoup de lois communes : migration, mutation, reproduction, sélection naturelle et mort. Leurs différences ne se situent pas tant sur le plan qualitatif, mais sur le plan quantitatif : une bactérie se déplace moins vite qu’un animal mais la loi générale est la même. En adaptant les valeurs des paramètres ou en faisant un changement d’échelle, un même modèle peut donc s’appliquer à des cadres variés.

Pour affecter la bonne valeur à chaque paramètre, une approche statistique est nécessaire afin de faire correspondre le mieux possible la solution du modèle à ce qu’on observe. Dans ce travail, nous garderons des constantes générales

5. Ici il faut comprendre évolution en fonction du temps, et non évolution génétique.

pour les paramètres afin de permettre l'utilisation des modèles dans le contexte le plus large possible.

Un modèle discret

On considère une population, dont on note $N(t)$ le nombre total d'individus au temps $t \geq 0$. On suppose que pendant un intervalle de temps Δt , on obtient une variation de la population selon le modèle :

$$\Delta N(t) = N(t + \Delta t) - N(t) = \underbrace{bN(t)\Delta t}_{\text{naissances}} - \underbrace{dN(t)\Delta t}_{\text{morts}}. \quad (1.1)$$

Autrement dit, pendant l'intervalle Δt , il y a $bN(t)\Delta t$ individus qui naissent et $dN(t)\Delta t$ d'entre eux qui meurent⁶. Les constantes $b, d \geq 0$ sont respectivement le *taux de naissance* et le *taux de mortalité*.

Par exemple, si $N(t)$ représente une population de cellules, comme une cellule-mère se divise en deux cellules-filles, on aurait dans ce cadre $b = \frac{2}{T}$, où T est le temps moyen d'un cycle de reproduction de cellules (environ 24h pour les cellules humaines). En effet, avec $\Delta t = T$, on retrouve bien que $bN(t)\Delta t = 2N(t)$ cellules-filles sont nées (deux par cellule-mère). En revanche, les cellules-mères "meurent" au cours de la reproduction, et on doit donc prendre $d = \frac{1}{T}$, car après un cycle de reproduction, il y a bien $dN(t)\Delta t = N(t)$ cellules-mères qui sont "mortes". Ainsi (1.1) entraîne que $N(t + T) = 2N(t)$: il y a deux fois plus de cellules après un cycle. C'est une croissance exponentielle.

Le modèle (1.1) est un modèle discret : étant donné une population initiale $N(0) = N_0 \geq 0$, on ne peut calculer que la suite $N_k := N(k\Delta t)$ pour tout $k \in \mathbb{N}$. Ce modèle est bien adapté aux espèces ayant un rythme de reproduction bien précis. Pour des fleurs (dont le cycle est saisonnier) on peut considérer que Δt équivaut à un an, et que N_k est le nombre total de fleurs pendant l'année k .

Cependant, de nombreuses espèces présentent une loi de croissance différentielle. Les adultes de l'année k ne sont pas tous morts à la fin de l'année k . La population à l'année $k + 1$ comprend donc des individus nés à l'année $k + 1$, à l'année k , à l'année $k - 1$, etc. Ce chevauchement de générations implique que N_{k+1} est une fonction de N_k, N_{k-1}, \dots ce qui complique l'analyse ou nécessite de faire des hypothèses très simplificatrices⁷. Dans tout le reste de cette thèse, nous considérerons donc des modèles continus.

Modèle de Malthus (continu)

Dans un modèle continu, la population totale $N(t)$ est calculée pour toute valeur du temps $t \geq 0$ (et non plus les $k\Delta t$ avec k entier). Le modèle continu équivalent à (1.1) s'obtient en divisant l'équation par Δt et en passant à la limite $\Delta t \rightarrow 0$. On obtient alors, en posant $r = b - d$:

$$N'(t) = rN(t), \quad \Rightarrow \quad N(t) = N_0 e^{rt}. \quad (1.2)$$

6. Cela suppose que ces quantités soient proportionnelles à l'intervalle Δt et au nombre d'individus $N(t)$, ce qui est assez naturel en première approximation.

7. Fibonacci a par exemple utilisé sa fameuse suite $N_{k+1} = N_k + N_{k-1}$ pour modéliser la croissance d'une population de lapins : le nombre de lapins à l'année $k + 1$ correspond à tous ceux de l'année k (pas de mort), auxquels on ajoute un enfant par lapin "mature" à l'année $k + 1$ (ne sont matures que les lapins qui sont nés à l'année $k - 1$ ou avant, donc N_{k-1}).

Ce modèle, fondateur de la dynamique des populations, a été posé par le démographe et économiste Malthus en 1798. Si $r < 0$ ($b < d$), il y a plus de morts que de naissances : la population $N(t)$ tend vers zéro en temps long. On parle alors d'*extinction*. En revanche, si $r > 0$ ($b > d$), la population $N(t)$ augmente de manière exponentielle jusqu'à l'infini (si $N_0 > 0$).

En temps long, ce modèle n'est donc pas réaliste. Lorsque la population totale est trop importante, les ressources de l'environnement se raréfient : les individus sont donc en compétition forte pour survivre, ce qui augmente le taux de mort. Nous verrons dans le paragraphe suivant comment tenir compte de cela dans nos modèles.

Néanmoins, tant que l'environnement dispose de suffisamment de ressources, on peut observer une croissance assez proche de l'exponentielle. On la retrouve par exemple dans la croissance de la population mondiale, cf Figure 1.7.

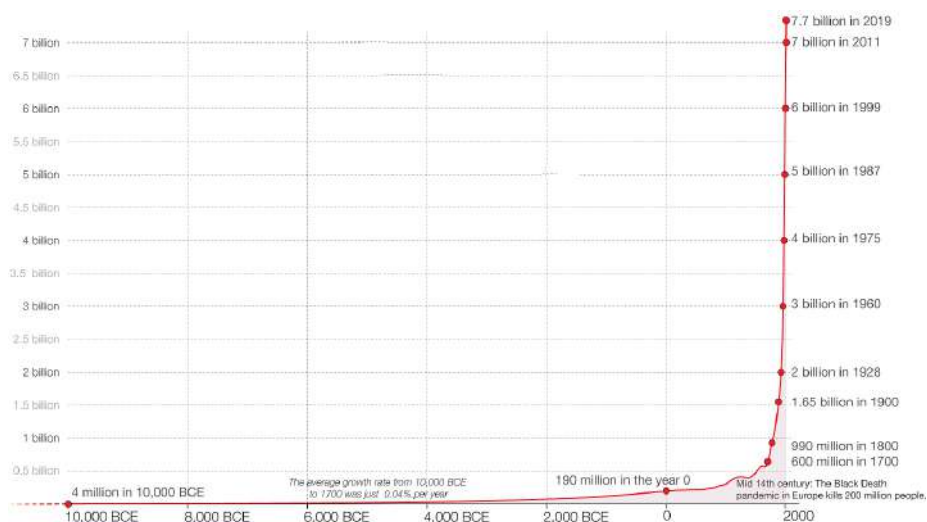


FIGURE 1.7 – Évolution de la population mondiale de l'an -10000 à nos jours (données approximatives avant 1950). Source : Our World in Data.

Définition. Au temps t , la variation infinitésimale de la population totale est donc $rN(t)$. Il est souvent commode de diviser cette quantité par $N(t)$, pour avoir $\frac{rN(t)}{N(t)} = r$, le *taux de croissance par tête*. C'est la contribution (infinitésimale en temps) de chaque individu à la variation de la population totale.

Hypothèse. Dans la suite, on supposera toujours que $r > 0$ (le cas $r < 0$ mène à l'*extinction* tandis que le cas $r = 0$ est trivial). Par ailleurs, on considérera uniquement des modèles continus avec une population initiale $N_0 > 0$.

Modèle de Verhulst (ou modèle à croissance logistique)

Nous avons vu que le modèle (1.2) est non pertinent en temps long car il suppose que l'environnement dispose de ressources infinies. Un modèle plus vraisemblable a été introduit par Verhulst en 1838 :

$$N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right). \quad (1.3)$$

La population est à l'équilibre lorsque $N' = 0$, i.e. lorsque $N = 0$ (extinction) ou $N = K$. La constante K est appelée *capacité biotique* de l'environnement : c'est la quantité d'individus que l'environnement peut accueillir durablement. La capacité biotique dépend ainsi des ressources renouvelables que l'environnement peut offrir.

Le taux de croissance par tête du modèle (1.3) vaut $r \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)$. Lorsque $N(t) \ll K$, les ressources sont abondantes, ce taux est proche de r , le taux du modèle de Malthus (1.2) : la croissance est alors "quasi" exponentielle. Lorsque la population totale $N(t)$ augmente, le taux décroît jusqu'à devenir négatif. C'est ce qui traduit la *compétition* des individus pour les ressources de l'environnement.

Bien qu'on puisse calculer explicitement la solution de (1.3), illustrons ici comment une étude de stabilité permet de déterminer le comportement qualitatif de la solution en temps long.

- En linéarisant (1.3) autour du point d'équilibre $N = 0$, on trouve $N'(t) \approx rN(t)$, c'est-à-dire le modèle de Malthus (1.1). En conséquence, si $0 < N(t) \ll K$, la population va croître et s'éloigner de zéro avec le temps. L'équilibre $N = 0$ est donc instable, et en particulier il ne peut y avoir extinction de la population.
- En linéarisant (1.3) autour du point d'équilibre $N = K$, on obtient $N'(t) \approx -r(N(t) - K)$. Lorsque $N(t) > K$ (resp. $N(t) < K$), on a ainsi $N'(t) < 0$ (resp. $N'(t) > 0$). Ainsi, $N(t)$ tend vers K au voisinage de ce point. L'équilibre $N = K$ est donc stable, et on peut alors facilement montrer que $N(t) \rightarrow K$ en temps long quel que soit $N_0 > 0$, cf Figure 1.3.

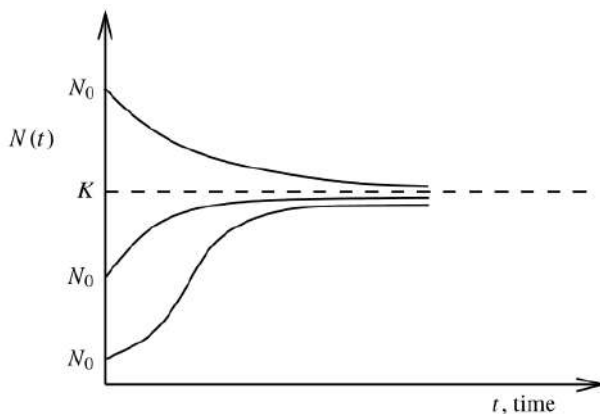


FIGURE 1.8 – Variation de la solution $N(t)$ du modèle (1.3), pour des conditions initiales N_0 variées. Source : [119].

Par souci d'exhaustivité, mentionnons que la solution exacte de (1.3) est donnée par

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0 (e^{rt} - 1)} \rightarrow K, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty. \quad (1.4)$$

Verhulst a appelé les fonctions qui ont la forme ci-dessus des fonctions logistiques. Par abus de langage, le second membre de (1.3) est communément appelé une *loi logistique* ou encore une *croissance logistique*.

En prenant en compte la compétition pour la survie, le modèle de Verhulst entraîne ainsi un comportement plus réaliste en temps long que celui de Malthus. En 1925, le démographe Pearl proposa le modèle (1.3) pour tenter de prédire l'évolution démographique des États-Unis et de la France. Dans un premier temps, il choisit les paramètres r, K, N_0 de sorte que la courbe $N(t)$ obtenue cadre le mieux possible avec les données dont il disposait depuis l'an 1800, cf Figure 1.9. Pearl utilisa ensuite cette courbe $N(t)$ comme prédicteur pour les années ultérieures. Presque un siècle plus tard, nous observons des valeurs bien différentes de celles prédites par Pearl, cf Table 1.1. On peut en conclure que le modèle de Verhulst est encore trop simple pour décrire avec précision une situation aussi complexe que la démographie à l'échelle d'un pays. Une approche naïve serait de considérer une loi plus générale que la croissance logistique, comme $rN(1 - \frac{N}{K} - aN^2 - bN^3)$. Avec ces paramètres a, b supplémentaires, la courbe $N(t)$ finirait par mieux épouser les données. Cependant avec cette approche, nous ne ferions qu'augmenter la complexité du modèle sans améliorer notre compréhension des mécanismes sous-jacents du phénomène.

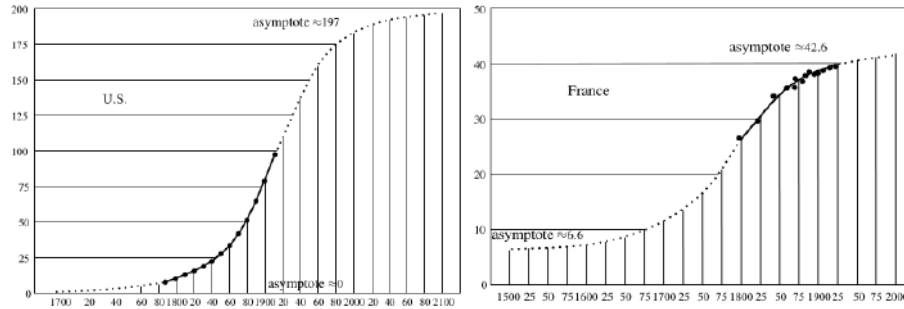


FIGURE 1.9 – En points noirs : données sur la population totale (en millions) dont disposait Pearl en 1925. En pointillés : courbe $N(t)$ extrapolée à partir des données. Source [119].

Population en millions	Prédiction de Pearl	Données réelles
France (2019)	$\sim 42,5$	67
États-Unis (2019)	~ 187	386

TABLE 1.1 – Comparaison de l'extrapolation de Pearl (Figure 1.9) avec les données actuelles.

Malgré ses limitations, la loi logistique demeure à ce jour très utilisée : d'une part pour sa pertinence d'un point de vue qualitatif (la population atteint un équilibre, contrairement au modèle de Malthus), et d'autre part pour sa simplicité, ce qui permet de disposer de résultats théoriques sur la solution. Pour ces raisons, la loi logistique (et les fonctions logistiques) se retrouvent dans de

nombreux modèles mathématiques en écologie, chimie, économie, sociologie, ou encore en linguistique.

Modèle avec effet Allee

Nous avons vu que dans le modèle de Verhulst (1.3), le taux de croissance par tête est $r\left(1 - \frac{N}{K}\right)$, et atteint donc sa valeur maximale quand $N \rightarrow 0$, i.e. quand la compétition est nulle. Dans certaines situations, cette modélisation n'est pas réaliste : plusieurs phénomènes peuvent réduire le taux de croissance lorsque la densité de population est faible : le risque de consanguinité, la difficulté de trouver un partenaire pour la reproduction (pour les populations sexuées) ou plus simplement le fait que certaines espèces survivent mieux en groupe. On parle alors d'*effet Allee* [12], du nom du zoologiste qui s'est intéressé à ce phénomène vers 1930.

Lorsque le taux de croissance (global) reste positif à petite densité, on parlera ici d'*effet Allee faible*, ce qu'on modélise par

$$N'(t) = rN(t)^\beta \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \geq 0, \quad \beta > 1. \quad (1.5)$$

Ici, le taux de croissance par tête est $rN^{\beta-1}(1 - N/K)$: il n'est donc plus maximal quand $N \rightarrow 0$, et reste par ailleurs positif.

En revanche, il peut arriver que l'effet Allee soit si marqué que le taux de croissance (global) devienne négatif à faible densité. On parlera ici d'*effet Allee fort*, ce qu'on modélise typiquement par

$$N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(\frac{N(t)}{K} - a\right), \quad 0 < a < 1. \quad (1.6)$$

Dans ce cas, le taux de croissance par tête est négatif à petite densité et est maximal en un point N tel que $aK < N < K$.

Les différents cas sont représentés Figure 1.10. Pour connaître le comportement en temps long de $N(t)$, on peut refaire la même étude de stabilité que pour le modèle de Verhulst (1.3). Pour le modèle (1.5), on montre facilement que l'équilibre $N = 0$ est instable (mais pas "linéairement instable") tandis que $N = K$ est stable : le comportement en temps long est donc identique au modèle de Verhulst : $N(t) \rightarrow K$ pour tout $N_0 > 0$. La valeur de β influencera seulement la vitesse de convergence de $N(t)$ vers K .



FIGURE 1.10 – Relation entre N' et N (ce qui équivaut ici au taux de croissance globale en fonction de N). A gauche, pas d'effet Allee. Au milieu, effet Allee faible. A droite, effet Allee fort.

En revanche, pour le modèle (1.6), les équilibres $N = 0$ et $N = K$ sont stables, tandis que $N = a$ est instable. Ainsi, si la population initiale vérifie

$0 < N_0 < a$, il y a extinction : $N(t) \rightarrow 0$. Pour éviter l'extinction, il faut avoir $N_0 > a$, et alors $N(t) \rightarrow K$. Le cas $N_0 = a$ est particulier : la population est à l'équilibre et vérifiera $N(t) = a$ pour tout t , mais le moindre petit changement du nombre d'individus fera basculer la population vers l'extinction ou la survie.

1.1.3 Population structurée et diffusion

Densité de population

Les modèles considérés jusqu'à présent ne faisaient intervenir que la variable temporelle : on suit ainsi l'évolution de la population totale $N(t)$ au cours du temps à travers une EDO. Les individus sont ainsi soumis aux mêmes taux de naissance et de mortalité, quels que soient leur position géographique, leur phénotype, ou encore leur âge. Cela est bien entendu irréaliste.

Des modèles plus précis (mais plus complexes) prennent également en compte à chaque instant, comment la population se répartit dans son environnement (quelle proportion d'individus sont présents dans tel endroit ?) ou comment évolue leur phénotype (quelle proportion d'individus présente tel trait phénotypique ?). Les populations étudiées dépendent donc de plusieurs autres variables que le temps, ce qui nécessite de les représenter avec des fonctions à plusieurs variables. On parle de *population structurée*.

Supposons qu'un environnement varie fortement selon une direction de l'espace, par exemple la durée d'ensoleillement selon l'axe Nord-Sud. En simplifiant, la position d'un individu est donc repérée par une unique valeur $x \in \mathbb{R}$. Pour intégrer cette structure d'espace dans notre population, plusieurs options sont possibles :

- Une première option est de suivre la position $x_k = x_k(t)$ de chaque individu $1 \leq k \leq N(t)$ de la population. Cette approche est très utilisée pour étudier le mouvement de particules. Toutefois, elle est peu adaptée à la biologie : à chaque naissance ou à chaque mort, i.e. lorsque $N(t)$ change, il faudrait réindexer les inconnues $x_k(t)$.
- Une autre méthode est de subdiviser l'espace en intervalles de longueur $L > 0$ et de noter $N_i(t)$ le nombre d'individus dans l'intervalle $[iL, (i+1)L]$. Le choix de L est primordial :
 - Si L est trop petit, par exemple égal à la taille d'un individu, $N_i(t)$ ne prendra que les valeurs 0 et 1 : cela revient à suivre la position de chaque individu et on retomberait sur le modèle précédent.
 - Si L est trop grand, la durée d'ensoleillement varie significativement à l'intérieur d'un intervalle. Ainsi, les individus dans un même intervalle peuvent être soumis à des conditions très variables, mais le modèle ne peut pas faire la différence : il devient imprécis.
 - Si L est intermédiaire, cela permet un moyennage correct aussi bien au niveau des individus et des variations environnementales⁸. L'analyse est alors possible et le modèle est suffisamment précis.

8. Cette échelle, dite "mésoscopique", est fondamentale en physique des matériaux. Elle est intermédiaire entre l'échelle du matériau étudié (10^{-3} mètre ou plus) et celle des molécules qui le composent (10^{-9} mètre).

Notons que, pour que cette échelle intermédiaire existe, il faut que l'échelle d'un individu soit bien inférieure à l'échelle des variations de l'environnement, ainsi que l'échelle des phénomènes qu'on veut étudier. Les phénomènes d'invasions biologiques, qui se produisent à une échelle très large, rentrent dans ce cadre.

- Une dernière méthode consiste à définir une fonction $N = N(t, x)$ comme la *densité de population (au temps t) à la position x* . Il s'agit du nombre d'individus dans $[x - L, x + L]$ divisé par L , où L est à l'échelle intermédiaire. En d'autres termes, $N(t, x)$ est une fonction telle que le nombre total d'individus dans l'intervalle $[a, b]$ à l'instant t soit à peu près $\int_a^b N(t, x) dx$. En particulier, la population totale sur tout l'espace est alors $\int_{\mathbb{R}} N(t, x) dx$.

Remarque 1.1 (Interprétation probabiliste de N). On notera en particulier que $N(t, x)$ peut prendre des valeurs non entières, par exemple $N(t, x) = \frac{1}{10}$ pour tout x . Cela ne signifie pas qu'il y a un "dixième d'individu" en tout point (ou autour de) x ! Cela signifie par contre que sur $[0, 10]$ on trouvera *en moyenne* $\int_0^{10} N(t, x) dx = 1$ individu. Cette interprétation de N rejoint la notion de densité de probabilité d'une variable aléatoire.

La méthode " $N(t, x)$ " est donc la version continue de la méthode discrète " $N_i(t)$ ". Cette structure continue permet une analyse plus poussée du modèle : c'est pourquoi dans la suite, on décrira systématiquement toute population à travers une fonction de densité, comme $N(t, x)$.

Pour le reste de cette thèse, on se placera le plus souvent dans un cadre où la position en espace est repérée selon une seule direction par $x \in \mathbb{R}$. Outre le fait que cela simplifie la présentation et la "visualisation" des résultats, leurs généralisations à un cadre multidimensionnel n'entraîne typiquement pas de changement sur le plan qualitatif.

Un modèle naïf de population structurée

Reprenons le modèle de Verhulst (1.3) et supposons que la capacité biotique K ne soit pas constante mais variable dans une direction de l'espace, i.e. $K = K(x)$ avec $x \in \mathbb{R}$. Le taux de croissance par tête d'un individu dépendra donc de sa position dans l'espace. Il devient ainsi nécessaire de différencier les individus selon leur position. On écrira alors $N = N(t, x)$, et (1.3) devient une EDP (on emploiera la notation $N_t = \frac{\partial N}{\partial t}$) :

$$N_t(t, x) = rN(t, x) \left(1 - \frac{N(t, x)}{K(x)} \right). \quad (1.7)$$

Notons toutefois que le modèle (1.3) n'est une EDP qu'en apparence : il s'agit en fait d'une EDO où x joue le rôle de paramètre. La solution est donc donnée par $N = N(t; x)$, où $t \mapsto N(t; x)$ est la fonction définie par (1.4), où K est remplacé par $K(x)$. En chaque point x tel que $N(0; x) \neq 0$, la population $N(t; x)$ tend donc vers la capacité biotique $K(x)$ quand $t \rightarrow +\infty$, comme pour le modèle de Verhulst.

Le comportement de la solution reste donc relativement simple. En effet, le modèle (1.7) ne tient pas compte du déplacement des individus : ils naissent au même endroit que leurs parents et y restent tout au long de leur vie. Des comportements beaucoup plus riches surviennent lorsqu'on rajoute un terme

pour modéliser la migration des individus. La modélisation la plus courante repose sur le concept de diffusion que nous introduisons maintenant.

Phénomène de diffusion

Dans le cadre de la dynamique de populations structurées, les variations d'une population sont dues à :

- Des contributions qui traduisent la naissance et/ou la mort d'individus. On dit alors que c'est un terme de *réaction*⁹.
- Des contributions qui rendent compte d'un changement intrinsèque des individus : mouvement, mutation, vieillissement, etc. Ces changements conservent la population totale et sont donc à distinguer de la première catégorie. Dans le cadre de cette thèse, nous considérons principalement les termes de *diffusion*.

Par diffusion, on entend un processus très général où une certaine quantité se répartit graduellement jusqu'à atteindre un équilibre, sans aucune interaction extérieure. Par exemple :

- A. De l'énergie thermique présente dans un matériau. Si initialement une moitié du matériau est à température T_0 et l'autre à température T_1 , la température va tendre vers une répartition uniforme de valeur $\frac{1}{2}(T_0 + T_1)$.
- B. Des molécules dans un liquide, cf Figure 1.11. A cause de la chaleur, ces molécules vibrent et, suite à de nombreux chocs avec les molécules du liquide, bougent dans des directions aléatoires. Après un temps suffisamment long, une molécule a la même probabilité d'occuper n'importe quelle position dans le récipient. La répartition de toutes les molécules converge (en moyenne) vers une répartition uniforme.

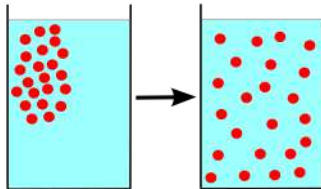


FIGURE 1.11 – A gauche, répartition initiale de molécules dans un récipient rempli d'eau. A droite, la répartition après diffusion. Source : Wikipédia.

Le phénomène de diffusion se retrouve également en dynamique des populations. On peut le voir comme le résultat de mouvements aléatoires à l'échelle individuelle (similaire à B.), ce qui, à l'échelle globale, a pour effet d'homogénéiser la répartition de la population (similaire à A.). Au niveau global, on observe donc un flux d'individus venant des zones les plus peuplées (densité $N(t, x)$ élevée) aux zones les moins peuplées (densité $N(t, x)$ faible).

Dans la suite, on parlera de *migration* pour désigner ce phénomène de diffusion en espace des individus ou d'une population. Toutefois, il faut garder à

9. Cette terminologie vient de la chimie : pour modéliser une *réaction* chimique $A \rightarrow B$, on doit faire apparaître des termes qui représentent la "mort" (perte) du composé A et la "naissance" (gain) du composé B .

l'esprit que cette définition de migration diffère de l'usage courant du terme. En effet, la migration des oiseaux par exemple s'effectue toujours dans une direction bien précise et à certaines des périodes de l'année. Par contre, la diffusion est un processus qui a lieu à tout instant et qui, dans sa forme la plus simple, ne présente pas de direction préférentielle pour le déplacement (on peut toutefois en tenir compte en complexifiant le modèle).

Modéliser la diffusion en espace (migration)

Mettons de côté les termes de réaction (naissances et morts) pour nous concentrer sur la modélisation de la diffusion. Le modèle le plus répandu en la matière est *l'équation de la chaleur* :

$$\begin{cases} u_t = du_{xx}, & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x) \geq 0, & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (1.8)$$

avec $d > 0$. Initialement, cette équation a été posée par Joseph Fourier pour décrire la densité de température $u(t, x)$ au temps t et à la position x dans un matériau (dans ce cadre il supposait $x \in [-L, L]$ avec $L > 0$). Cette équation s'est depuis largement répandue dans d'autres domaines, y compris la biologie : dans ce cadre, $u(t, x)$ est la densité d'une population structurée selon l'espace $x \in \mathbb{R}$. On peut dériver l'équation (1.8) en se basant sur chacune des deux approches A. et B. ci-dessus. Nous renvoyons à [119] pour plus de détails.

Pour l'équation de la chaleur (1.8), le comportement de la solution¹⁰ est assez proche de ce qu'on attend du phénomène de diffusion, cf Figure 1.12. Bien qu'on dispose d'une expression explicite de la solution, on ne mentionnera que des propriétés qualitatives, qui nous seront utiles par la suite :

- Conservation de la “masse” : on montre que $\int_{\mathbb{R}} u(t, x) dx = \int_{\mathbb{R}} u_0(x) dx$, i.e. la population totale se conserve en fonction du temps. C'est naturel puisqu'on a écarté les termes de réaction.
- Convergence : u tend vers un équilibre en temps long, à savoir $u(t, x) \rightarrow 0$. En effet, comme la population est de taille finie et que l'espace \mathbb{R} est infini, une répartition homogène impose que cet équilibre soit $u_{\infty}(x) \equiv 0$ ¹¹. On notera que cela n'est pas incompatible avec la conservation de la masse.
- Régularité : u est une fonction régulière (ou lisse) en temps et en espace dès que $t > 0$, même si la donnée initiale u_0 ne l'est pas.
- Stricte positivité : pour tous $t > 0$ et $x \in \mathbb{R}$, on a $u(t, x) > 0$.

Remarque 1.2 (Diffusion à “courte” distance). La propriété de stricte positivité paraît contre-intuitive : si à $t = 0$ on ne trouve des individus qu'en $[-1, 1]$, comment expliquer qu'on puisse en trouver à $t > 0$ et (mettons) $x = 20$, alors qu'en pratique les individus se déplacent à vitesse finie ? Pour lever ce paradoxe, il faut se rappeler l'interprétation de la densité de population comme une probabilité,

10. On supposera que $|u(t, x)| \leq Ae^{a|x|^2}$ avec $A, a > 0$ pour éliminer toutes les solutions “non physiques” de type Tychonoff. Cela vaut également pour tous les modèles qu'on considère dans cette thèse.

11. Toutefois, si on regarde (1.8) sur un intervalle $[0, L]$, donc de longueur finie, et qu'on impose aux individus de ne pas sortir de cet intervalle, alors $u(t, x)$ tendra vers l'équilibre $u_{\infty}(x) \equiv \frac{1}{L} \int_0^L u_0$, qui n'est rien d'autre que la moyenne de la densité de population initiale.

cf Remarque 1.1 page 16. Ainsi, si $d = 1$ et $u_0 = 10\mathbf{1}_{[-1,1]}$, i.e. $\int_{-1}^1 u_0 = 20$ individus sont présents initialement dans $[-1, 1]$, on peut montrer que

$$\int_{20}^{+\infty} u(t=1, x) dx \leq 10^{-40} \lll 1.$$

Autrement dit, il est hautement improbable de trouver même un seul individu dans la zone $[20, +\infty[$ à l'instant $t = 1$. Ainsi, le modèle (1.8) ne diffuse les individus que sur des courtes distances (en moyenne).

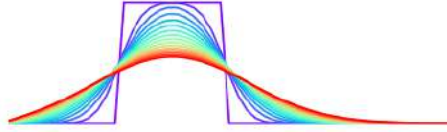


FIGURE 1.12 – Comportement type d’une solution de l’équation de la chaleur. En violet, la donnée initiale u_0 à support compact, et de bleu à rouge la fonction $u(t, \cdot)$ quand t augmente.

La constante $d > 0$ est appelée la *diffusivité*. Plus d est élevée, plus la quantité u se déplace rapidement. Dans le cas A., d correspond à la conductivité thermique du matériau. Dans le cas B., d est reliée à la température du fluide, sa viscosité, etc. Dans le cadre biologique, d est un *taux de migration*, qu’on peut relier à la vitesse de déplacement des individus (animaux, micro-organismes). Pour les plantes, on peut relier d à la distance moyenne entre un parent et son descendant suite à la reproduction.

Diffusion à longue distance

Dans la nature, il arrive que, très rarement, des individus parcourent une longue distance en un temps très court (notamment chez les végétaux). Par exemple, le vent peut disperser du pollen sur de très longues distances et donc donner naissance à un individu très éloigné de son parent. Les insectes volants peuvent également être transportés par un vent fort sur plusieurs dizaines de kilomètres.

Or, l’équation de la chaleur (1.8) représente un phénomène de *diffusion locale (en espace)* : le terme de diffusion u_{xx} ne dépend de u que sur un petit voisinage autour de x (par définition de la dérivée). Une simple application d’une formule de Taylor montre d’ailleurs que

$$u_{xx}(t, x) \propto \frac{1}{r^2} (\langle u \rangle_r(t, x) - u(t, x)), \quad \text{quand } r \rightarrow 0,$$

avec

$$\langle u \rangle_r(t, x) := \frac{1}{2r} \int_{x-r}^{x+r} u(t, x') dx',$$

qui est la valeur moyenne de u dans un voisinage de rayon r autour de x .

Si u_0 est à support compact, la solution u de (1.8) vérifie $u(t, x) = O(e^{-x^2})$ quand $x \rightarrow \pm\infty$, i.e. ses queues de distribution décroissent au moins aussi vite

qu'une Gaussienne. C'est ce qui justifie la Remarque 1.2 : les individus ne diffusent que sur une courte distance dans un laps de temps fixé. C'est une conséquence du caractère local de la diffusion.

Pour tenir compte de déplacements à longue distance, on utilise des modèles de *diffusion non-locale (en espace)*. Typiquement :

$$u_t(t, x) = \tilde{d} \left[\underbrace{\int_{\mathbb{R}} J(x-y)u(t, y)dy}_A - \underbrace{u(t, x)}_D \right], \quad (1.9)$$

avec J une fonction telle que $\int_{\mathbb{R}} J = 1$ et $J(-z) = J(z) \geq 0$ pour tout $z \in \mathbb{R}$. Ici, le terme de diffusion en (t, x) fait intervenir les valeurs de u en des points y éloignés de x , surtout si la queue de J décroît lentement. La constante \tilde{d} est l'analogie du taux de migration d de (1.8) : plus \tilde{d} est grand, plus les individus vont "sauter" souvent. Lorsqu'un individu saute, la longueur et la direction de son saut sont déterminées par la densité de probabilité J . Plus précisément, partant de y , sa position d'arrivée x est déterminée selon la densité de probabilité $J(x-y)$ ¹². En particulier :

- Il n'y a pas de direction privilégiée : partant de $y = 0$, comme $J(x) = J(-x)$, un individu a autant de chances de sauter vers la droite jusqu'à x ou vers la gauche jusqu'à $-x$ (si $x \geq 0$).
- On a ainsi $J(x-y) = J(y-x) = J(|x-y|)$: la probabilité de sauter de y à x ne dépend donc que de $|x-y|$, c'est-à-dire de la longueur du saut.

L'équation (1.9) décrit en fait un bilan entre les arrivées et les départs d'individus à la position x :

- Terme A d'arrivées en x : depuis une position y , il y a $u(t, y)$ individus (en densité) qui, lorsqu'ils sautent, ont une probabilité $J(x-y)$ (en densité) d'arriver en x .
- Terme D de départs de x : l'interprétation est la même que pour A mais en échangeant les rôles de x et y , ce qui en simplifie l'expression :

$$D(t, x) = \int_{\mathbb{R}} J(y-x)u(t, x)dy = u(t, x) \int_{\mathbb{R}} J(z)dz = u(t, x).$$

On peut vérifier que $\int_{\mathbb{R}} [A(t, x) - D(t, x)] dx = 0$, ce qui implique qu'il y a encore conservation de la "masse", i.e. la population totale ne change pas au cours du temps. Il s'agit donc bien d'un phénomène de diffusion.

Le modèle (1.9) est particulièrement adapté pour la diffusion à longue distance : dans un certain sens, si la queue de J décroît lentement, on peut montrer qu'il en va de même de la queue de $x \mapsto u(t, x)$ (cf [83] dans un cadre avec un terme de réaction). Or, c'est précisément la décroissance de la queue de $u(t, x)$

¹². Par exemple, s'il part de $y = 0$, il a une probabilité $\int_a^b J(x)dx$ de se retrouver dans l'intervalle $[a, b]$ après son saut. Si $a = -\infty$ et $b = +\infty$, on retrouve ainsi qu'il a une probabilité $\int_{\mathbb{R}} J(x)dx = 1$ d'arriver quelque part...

qui détermine si des individus sont susceptibles de se trouver dans un domaine éloigné :

$$\begin{aligned} u(t, x) = e^{-x^2} &\Rightarrow \int_{10}^{+\infty} u(t, x) dx \approx 10^{-45} \lll 1, \\ u(t, x) = e^{-x} &\Rightarrow \int_{10}^{+\infty} u(t, x) dx \approx 10^{-5} \ll 1, \\ u(t, x) = \frac{1}{x^2} &\Rightarrow \int_{10}^{+\infty} u(t, x) dx = 10^{-1} < 1. \end{aligned}$$

Notons que ces modèles de diffusion non-locale servent également en épidémiologie : un virus peut en effet infecter un hôte qui va se déplacer sur de très longues distances et contaminer d'autres individus après son arrivée.

Remarque 1.3 (Diffusion : du non-local au local). Si on fait “concentrer” le noyau J à l'origine en conservant sa masse, on peut montrer que la solution du modèle non-local (1.9) converge vers la solution du modèle local (1.8) (à un changement d'échelle près et sous certaines conditions sur J). Cela est encore vrai en dimension $N > 1$, si on suppose $J = J(\|y - x\|)$. Une preuve formelle de ce résultat sera donnée à la sous-section 1.3.3.

Dans la suite, on considérera majoritairement des modèles à diffusion locale, pour trois raisons. D'une part, leur analyse est moins ardue que celle des modèles à diffusion non-locale. D'autre part, ils constituent une première approximation du cas non-local par la Remarque 1.3. Enfin, les résultats obtenus avec une diffusion locale sont en général qualitativement proches de ceux qu'on obtient dans le cas non-local (notamment si la queue de J décroît exponentiellement vite).

1.1.4 Équations de réaction-diffusion

Nous sommes maintenant en mesure d'introduire des modèles qui mélangent réaction (naissances et morts) et diffusion. On appelle communément ces modèles des *équations de réaction-diffusion*.

L'équation de Fisher–KPP

En reprenant l'équation de la chaleur (1.8) et en y incorporant le terme de réaction du modèle de Verhulst (1.3), nous obtenons le modèle le plus simple d'équation de réaction-diffusion :

$$\begin{cases} u_t = du_{xx} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right), & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x) \geq 0, & x \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (1.10)$$

Il s'agit de la célèbre équation de Fisher–KPP [79, 108], du nom des auteurs qui ont fait la première étude mathématique de ce modèle presque simultanément. Nous consacrons la sous-section 1.2.1 à une étude mathématique approfondie de cette équation, ainsi que ses applications en dynamique des populations et à d'autres contextes. Ici, nous nous concentrons sur les propriétés qualitatives.

Comparé à l'équation de la chaleur (1.8), l'ajout d'un terme de réaction implique qu'il n'y a plus conservation la masse. Cependant, la régularité et la

stricte positivité sont toujours valides. De ce fait, on peut se donner une intuition sur le comportement de la solution de la manière suivante :

- Par diffusion, on a (stricte positivité) $u(t, x) > 0$ en tout point $x \in \mathbb{R}$ (en rouge sur la Figure 1.13).
- Ensuite, par réaction, on a en tout point $x \in \mathbb{R}$ que $u(t, x) \rightarrow K$ quand $t \rightarrow +\infty$ (en vert sur la Figure 1.13). En effet, K est l'équilibre stable du modèle de Verhulst (1.3).

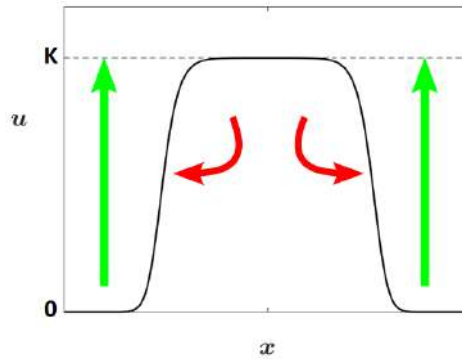


FIGURE 1.13 – Effet de la diffusion (en rouge) et de la réaction (en vert) sur la solution de (1.10). Sans diffusion, on aurait uniquement $u(t, x) \rightarrow 1$ en les points x tels que $u_0(x) > 0$.

Il s'agit donc précisément d'une invasion : la population envahit peu à peu tout l'espace pour au final atteindre un équilibre, la capacité biotique K , ce qui revient à saturer son environnement. C'est tout particulièrement ce phénomène d'invasion qui nous intéresse dans le cadre de cette thèse. Plus précisément, on s'intéresse à trois aspects :

- (V) Quelle est la vitesse asymptotique¹³ d'invasion ?
- (E) Vers quel équilibre converge la densité de population (après invasion) ?
- (P) Quel est le profil asymptotique de la densité ?

Nous pouvons avoir une intuition des réponses par des simulations numériques sur des cas particuliers ($d = r = K = 1$), cf Figure 1.14. Pour $u_0 = \mathbf{1}_{\mathbb{R}_-}$, la population envahit l'espace à vitesse 2 vers la droite ; de plus, après invasion, elle se stabilise à l'équilibre $u \equiv 1$; enfin, la population semble adopter un profil de front qui avance à vitesse 2, dans un sens à préciser. Pour $u_0 = \mathbf{1}_{[-1,1]}$, la situation est similaire sur \mathbb{R}_+ , et symétrique sur \mathbb{R}_- . On répondra rigoureusement aux questions (V)-(E)-(P) en sous-section 1.2.1, où l'on verra que la donnée initiale u_0 est un facteur crucial.

Notons que, dans certains modèles, il peut ne pas y avoir invasion : d'une part il se peut qu'il y ait extinction (notamment avec un effet Allee fort), et d'autre part, même si la population parvient à survivre, il se peut qu'elle n'arrive pas à envahir tout l'espace. Ce dernier cas peut arriver lorsque le terme de réaction dépend de la position x , i.e. dans le cadre d'un environnement hétérogène.

¹³. Sous-entendu en temps : vers quelle valeur converge la vitesse en temps long, après la fin d'un régime transitoire.

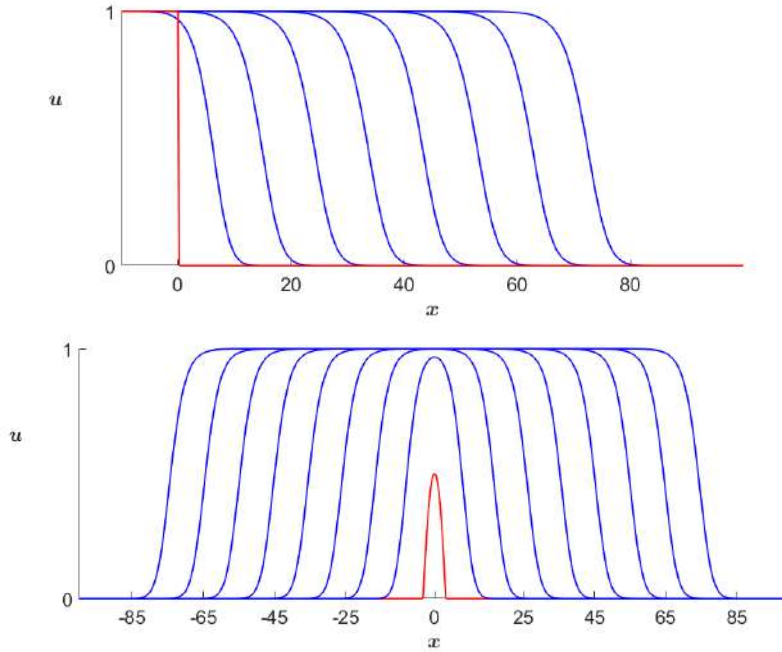


FIGURE 1.14 – Propagation de la solution de (1.10) avec $d = r = K = 1$. En rouge, la donnée initiale u_0 , et en bleu les profils $u(t, x)$ tous les $\Delta t = 5$. On observe une vitesse asymptotique égale à 2 dans les directions d’invasion.

Population structurée en trait – écologie évolutive

Jusqu’à présent, nous avons considéré des populations structurées uniquement en espace. Pour étudier des phénomènes relevant de l’écologie évolutive, il faut rajouter une structure selon un trait phénotypique. Nous considérons uniquement des traits qui prennent une gamme continue de valeurs, par exemple la longueur du cou chez une girafe. La population est alors représentée par une densité $u(t, x, y)$, où la variable $y \in \mathbb{R}$ est reliée au trait. En général $y = 0$ correspond à un trait de référence, et $y > 0$ (resp. $y < 0$) correspond à des traits supérieurs (resp. inférieurs) à cette référence. Bien que y soit seulement reliée au trait, on dit souvent qu’un individu présente “un trait y ” par abus de langage, et cette thèse ne fera pas exception.

Certains modèles imposent que $|y| \leq y_{max} < \infty$: on imagine en effet qu’il doit exister une longueur limite pour le cou d’une girafe d’un point de vue biologique... En pratique, dans la plupart des modèles, un terme de sélection naturelle va réduire considérablement la *fitness* (cf page 4) des individus dont le trait y est éloigné d’un trait optimal y_{opt} . De ce fait, la densité $u(t, x, y)$ sera, “à l’équilibre”, très faible si $|y - y_{opt}|$ est très grand. Ceci, couplé à l’interprétation probabiliste de u (cf Remarque 1.1 page 16) rend acceptable le fait que $y \in \mathbb{R}$. Par ailleurs, les phénomènes d’invasion impliquent une grande échelle spatiale, mais dans certains cas une grande échelle en trait également. Dans un tel cadre, l’hypothèse $y \in \mathbb{R}$ devient pertinente.

Les modèles d'écologie évolutive que nous étudierons ont la forme suivante :

$$u_t = \underbrace{du_{xx}}_{\text{migrations}} + \underbrace{\mathcal{M}[u]}_{\text{mutations}} + u \left[\underbrace{r(x, y)}_{\text{sélection}} - \underbrace{\int_{\mathbb{R}} u(t, x, y') dy'}_{\text{compétition}} \right], \quad (1.11)$$

avec $t > 0$ et $x, y \in \mathbb{R}$. Le terme du_{xx} pour modéliser les migrations nous est maintenant familier. La modélisation des mutations par un terme $\mathcal{M}[u]$ est plus "délicate" et sera traitée plus loin.

Le terme de sélection $r = r(x, y)$ représente précisément la fitness d'un individu de trait y à la position x . Typiquement, le terme de sélection aura la forme

$$r(x, y) = r_{max} - A(y - y_{opt}(x))^2, \quad (1.12)$$

avec $r_{max} \in \mathbb{R}$ et $A > 0$. Autrement dit, la fitness est maximale pour un individu à la position x et de trait $y = y_{opt}(x)$. On notera que le trait optimal y_{opt} dépend de x . On parle de *gradient environnemental*. La constante $A > 0$ correspond à la *pression de sélection*. Plus A est élevée, plus la fitness diminue lorsque le trait y s'écarte du trait optimal y_{opt} . Cela dépend uniquement de la sélection naturelle liée à l'environnement. Par exemple, un désert impose des conditions extrêmes de vie aux individus : la pression de sélection y sera donc plus élevée que pour une forêt.

Si $r(x, y) \leq 0$, l'individu est mal adapté : en l'absence de migrations et de mutations, on aurait $u(t, x, y) \rightarrow 0$ (i.e. la sélection mène à l'extinction de ce trait y à la position x). Cependant, si la population arrive à survivre, même dans une région limitée en x et y , alors par migration et mutation, on a généralement $u(t, x, y) \geq C_{x,y} > 0$ quand $t \rightarrow +\infty$: la population arrive à maintenir une densité non nulle (en un sens probabiliste) en tout point (x, y) . A contrario, si $r(x, y) > 0$, l'individu est bien adapté et contribuera à faire survivre l'espèce. Toutefois, cela peut ne pas suffire : par exemple si les mutations sont trop importantes, les descendants de cet individu auront des traits trop répartis et seront mal adaptés.

Enfin, commentons le terme de compétition. Comme u est une densité, $N(t, x) := \int_{\mathbb{R}} u(t, x, y') dy'$ représente la "population totale"¹⁴ à l'instant t et à la position x . Ainsi, un individu en (t, x, y) sera en compétition avec tous les individus (t, x, y') . On parle de *compétition non-locale (en trait)*. C'est un cadre assez naturel pour beaucoup de situations. On notera que cette expression de $N(t, x)$ implique que tous les individus sont à égalité dans la compétition : un individu en (t, x, y) subit le même malus qu'un individu en (t, x, y') . Ce n'est pas toujours pertinent : chez les animaux, les individus les plus grands ont parfois un avantage face à leurs congénères de taille plus petite dans un partage de ressources. Pour en tenir compte, on peut par exemple remplacer le terme de compétition par

$$\int_{\mathbb{R}} K(t, x, y, y') u(t, x, y') dy',$$

où $K(t, x, y, y') > 0$ est une fonction qui décrit le malus de compétition pour un individu en (t, x, y) face à un individu en (t, x, y') . Dans le cas simple $K(t, x, y, y') \equiv K_0 > 0$, la valeur K_0 peut être interprétée comme l'*inverse* de la capacité biotique, qu'on avait notée K dans (1.3).

14. $N(t, x)$ est encore une densité : elle correspond à la densité de la même population que $u(t, x, y)$ lorsqu'on écarte la structure en trait y pour ne garder qu'une structure en espace.

Modéliser les mutations

Le terme $\mathcal{M}[u]$ dans (1.11) décrit les mutations au sein de la population. Dans la quasi-totalité des modèles qu'on considère, on considère un cadre classique, où les mutations sont décrites par un processus de diffusion en trait y :

$$\mathcal{M}[u] = \sigma u_{yy}, \quad \sigma > 0. \quad (1.13)$$

C'est donc l'analogie en trait du terme de migration du_{xx} . Cela peut paraître contre-intuitif : la diffusion correspond à un déplacement, et on conçoit difficilement un "déplacement en trait" des individus. De plus, il faut distinguer génotype (qui est affecté par les mutations) et phénotype (sur lequel s'applique la sélection naturelle). La variable y semble jouer les deux rôles (à travers σu_{yy} et $r(x, y)$ respectivement), alors qu'on a vu que le génotype ne détermine pas entièrement le phénotype. Voici quelques éléments de compréhension sur cette modélisation :

- Si on garde y pour le génotype et qu'on introduit une variable $z \in \mathbb{R}$ pour le trait phénotypique, un modèle plus précis remplacerait le terme de sélection de (1.11) par

$$\int_{\mathbb{R}} r(x, z) \mathbb{P}_y(z) dz,$$

où $\mathbb{P}_y(z)$ est la probabilité qu'un individu présente un trait z sachant que son génotype est y ¹⁵. Ce surcroît de précision n'entraîne pas de différence qualitative notable : si la variance de \mathbb{P}_y n'est pas trop élevée (caractère phénotypique fortement corrélé au génotype), on peut tout aussi bien prendre le modèle (1.11) avec une pression de sélection A plus élevée. Ainsi, en première approximation, on peut considérer que y joue le rôle de phénotype et génotype.

- Pour la diffusion en espace, nous avons mentionné que le taux de migration d peut être relié, pour les plantes, à la distance entre un parent et son descendant suite à la reproduction. Cet aspect trouve tout son sens pour modéliser des mutations, qui induisent une "distanciation" (en trait) d'un parent et de son descendant. La constante σ de (1.13) s'apparente alors à un *taux de mutation*.
- En réalité, les espèces macroscopiques mutent tout au long de leur vie : chaque division cellulaire peut en effet donner lieu à une mutation. Ces mutations du génotype, au niveau cellulaire et longtemps après la naissance, n'ont en général pas d'influence sur le phénotype d'un individu (le cancer étant une exception...). Ces mutations ont en revanche un impact sur sa descendance, lorsqu'elles affectent des cellules destinées à la reproduction. Il s'agit donc d'un "déplacement en génotype" au cours du temps, mais qui n'affecte pas le phénotype. Dans le modèle, cet effet s'ajoute à la "diffusion par reproduction" du point précédent, en augmentant le taux de mutation σ en conséquence.

La vision "diffusion par reproduction" du second point ci-dessus est toutefois à tempérer selon qu'il s'agit de reproduction *sexuée* ou *asexuée*. En effet, en reproduction sexuée, le génotype de l'enfant est la réunion d'une moitié du génotype

15. \mathbb{P}_y est en fait une densité de probabilité. La probabilité que le trait de l'individu soit dans $[z_1, z_2]$ est $\int_{z_1}^{z_2} \mathbb{P}_y(z) dz$. On retrouve à nouveau le lien avec la notion de densité de population.

de chaque parent, cf Figure 1.15. Il faut alors tenir compte du trait de chaque parent au moment de la reproduction, contrairement à la reproduction asexuée où seules les mutations sont susceptibles de changer le trait du descendant.

Plus généralement, les phénomènes de sélection et d'invasion changent radicalement selon le mode de reproduction. En reproduction uniquement asexuée, un individu très mal adapté n'a aucune chance de faire perdurer son génotype : la sélection naturelle le fera disparaître, lui ou ses descendants, qui seront également mal adaptés (à moins d'une mutation "miracle"). Par contre, si la reproduction est sexuée, un individu mal adapté peut survivre assez longtemps pour se reproduire avec des individus bien adaptés : il va ainsi "polluer" durablement la population présente avec des gènes mal adaptés. Si l'afflux d'individus mal adaptés est régulier, cela peut même empêcher l'adaptation, voire l'invasion (nous avons déjà évoqué ce phénomène avec la spéciation, cf Figure 1.5 et les commentaires associés). Pour toutes ces raisons, le modèle (1.11) est plutôt réservé à des cas de reproduction asexuée.

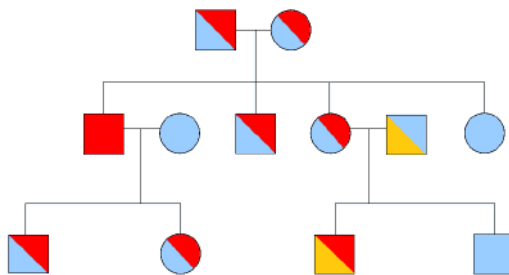


FIGURE 1.15 – Hérité en reproduction sexuée : chaque parent donne au hasard une moitié de son génotype à ses descendants. Les mutations sont omises.

Enfin, il existe d'autres choix possibles pour $\mathcal{M}[u]$: on peut considérer un terme de diffusion non-locale (en trait), analogue à la diffusion non-locale en espace du modèle (1.9) :

$$\mathcal{M}[u](t, x, y) = \tilde{\sigma} \left[\underbrace{\int_{\mathbb{R}} J(y-z) u(t, x, z) dz}_N - \underbrace{u(t, x, y)}_M \right], \quad (1.14)$$

avec $\tilde{\sigma} > 0$ qui représente la fréquence des "sauts" en génotype. Ici, on peut interpréter le terme N comme un terme de naissance : les individus qui naissent en (t, x, y) sont les enfants d'individus en (t, x, z) dont le trait z a fait un "saut" de $y-z$ à cause d'une mutation. De même, le terme M de (1.14) peut s'interpréter comme un terme de mort : on peut l'incorporer dans la fonction r de (1.11) par $r_{max} \rightarrow r_{max} - \sigma$. On notera que ces "interprétations" de N et M entraînent que la fonction r ne représente plus la fitness d'un individu.

Nous référons à [15] pour une première étude mathématique du modèle (1.11)–(1.12) où $\mathcal{M}[u]$ est donnée par (1.14).

Gradient environnemental

Le modèle (1.11)–(1.13) sera celui que nous étudierons le plus dans cette thèse. Selon le choix des paramètres, et tout particulièrement du gradient environnemental $y_{opt}(x)$, la population présente des comportements radicalement différents : extinction, survie avec invasion, et possiblement survie sans invasion. Nous présentons maintenant quelques exemples de situations concrètes où ce modèle peut s’appliquer.

Dans le contexte de la Figure 1.4 page 7, la taille optimale des ailes ressemble à une relation affine de l’altitude x . Dans le modèle associé, en choisissant une échelle de trait y adaptée pour représenter la taille des ailes, on peut se ramener à $y_{opt}(x) = Bx$, avec $B > 0$. On parle alors de *gradient environnemental linéaire*. Ce cadre est intéressant biologiquement, car il ne peut y avoir invasion sans mutations et adaptation : un individu qui ne ferait que se déplacer en espace dans la même direction verrait son trait y s’éloigner de l’optimum $y_{opt}(x)$. Sa fitness tendra donc vers $-\infty$ et la sélection naturelle le fera disparaître.

Un autre exemple de gradient environnemental linéaire est la température moyenne en fonction de la latitude. La température est en effet un facteur environnemental essentiel : une population adaptée à un climat chaud ne pourra pas envahir un environnement froid sans s’adapter. Il est même possible de prendre en compte le réchauffement climatique en considérant $y_{opt}(t, x) = B(x - ct)$, où c est la vitesse du réchauffement. Pour survivre, une population doit alors migrer et/ou muter suffisamment vite.

Les exemples de gradients environnementaux *non-linéaires* sont également très nombreux. Il suffit, par exemple, de penser à une alternance de montagnes et de vallées. Un exemple particulièrement pertinent concerne le cas d’une population de bactéries structurée en espace x et selon un trait y qui détermine leur résistance face à un antibiotique, dont la concentration dépend de x . Le trait optimal $y_{opt}(x)$ correspond au trait y tel que le niveau de résistance soit “juste ce qu’il faut”¹⁶ au vu de la quantité d’antibiotique en x , qui peut très bien être une fonction non-linéaire. Dans ce contexte, ce n’est pas tant l’invasion en espace qui importe mais bien l’invasion en trait. Une expérience réalisée avec un gradient $y_{opt}(x)$ constant par morceaux montre qu’une population de bactéries peut développer, en seulement 14 jours, une résistance à une concentration dont le millième aurait suffi à les tuer au départ¹⁷.

Le cas linéaire $y_{opt}(x) = Bx$ constitue une première étape. Nous décrivons en sous-section 1.2.3 les conditions pour qu’il y ait survie et invasion, et nous présenterons des éléments de réponse aux questions **(V)**-**(E)**-**(P)** dans ce cadre.

1.2 Contexte mathématique

Principes du maximum et de comparaison

Dans ce court paragraphe, on présente une version simple du principe du maximum et du principe de comparaison, qui seront utilisés régulièrement dans

16. Un défaut de résistance ($y < y_{opt}(x)$) diminue la fitness, mais il est avéré qu’un excès de résistance ($y > y_{opt}(x)$) la diminue également, comme pour les ailes des mouches.

17. Mentionnons à nouveau la vidéo : <https://www.youtube.com/watch?v=p1Vk4NVIUh8>

la suite. On considère le problème parabolique suivant :

$$\begin{cases} u_t - u_{xx} = f(u), & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (1.15)$$

avec $u_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ et $f \in C^1(\mathbb{R})$. On devrait techniquement supposer que f est globalement Lipschitzienne, mais en pratique les solutions de (1.15) qu'on considèrera prennent leurs valeurs dans un compact, si bien que cela n'a pas d'importance.

Définition (Sur-solution et sous-solution). On dit qu'une fonction $\underline{u} = \underline{u}(t, x) \in C^{1,2}(\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R})$ est une sous-solution du problème (1.15) si

$$\underline{u}_t - \underline{u}_{xx} \leq f(\underline{u}).$$

De même $\bar{u} = \bar{u}(t, x)$ est une sur-solution de (1.15) si

$$\bar{u}_t - \bar{u}_{xx} \geq f(\bar{u}).$$

En particulier, si u est solution de (1.15), alors u est en même temps une sous-solution et une sur-solution.

Théorème (Principes du maximum et de comparaison). Soient \underline{u} et \bar{u} deux fonctions de $C^0(\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}) \cap C^{1,2}(\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R})$ qui sont respectivement sous-solution et sur-solution du problème (1.15).

- (Principe de comparaison) Si $\underline{u}(0, x) \leq \bar{u}(0, x)$ pour tout $x \in \mathbb{R}$, alors $\underline{u}(t, x) \leq \bar{u}(t, x)$ pour tous $t > 0$ et $x \in \mathbb{R}$.
- (Principe du maximum fort) Si de plus $\underline{u}(0, x) < \bar{u}(0, x)$ en un point $x \in \mathbb{R}$, alors $\underline{u}(t, x) < \bar{u}(t, x)$ pour tous $t > 0$ et $x \in \mathbb{R}$.

On emploie parfois le terme “principe du maximum” pour regrouper les deux propriétés ci-dessus. Ce principe se généralise sous plusieurs formes, notamment en dimension supérieure avec des problèmes tels que $u_t - u_{xx} - u_{yy} = f(u)$. Dans cette thèse, on invoquera parfois le principe du maximum sans donner explicitement la sous-solution et la sur-solution qu'on considère, en particulier lorsque l'une d'elles est une fonction constante.

1.2.1 L'équation de Fisher–KPP (et ses variantes)

Fronts progressifs

Soit $u(t, x)$ la densité d'une population structurée en temps $t \geq 0$ et en espace $x \in \mathbb{R}$. On considère le modèle (1.10), avec $d, r, K > 0$. En posant $u(t, x) = Kv(rt, \sqrt{\frac{r}{d}}x)$, i.e. par un changement d'échelle de temps, d'espace, et de population totale, on peut se ramener au cas $d = r = K = 1$:

$$v_t = v_{xx} + v(1 - v), \quad t > 0, x \in \mathbb{R}. \quad (1.16)$$

Comme mentionné en sous-section 1.1.4, il s'agit de l'équation de Fisher–KPP [79, 108]. Elle a été considérée par Fisher [79] pour expliquer la propagation d'un gène avantageux dans une population structurée en espace. Cette équation se retrouve aujourd'hui dans des modèles issus d'horizons variés : en dynamique

des populations [43, 49, 91, 130], en chimie réactionnelle [44], en combustion pour étudier la propagation de flammes [30], et même en sciences sociales pour modéliser l'activité criminelle [34].

Pour une donnée initiale $v(0, x) = \mathbf{1}_{\mathbb{R}_-}(x)$, nous avons observé numériquement (cf Figure 1.14) que $v(t, x)$ semble converger vers un front de la forme $\varphi(t, x) = \varphi(x - 2t)$ qui se déplace vers la droite à vitesse 2. Autrement dit, dans une fenêtre mobile $z = x - 2t$ (qui donc se déplace à vitesse 2), la solution v semble converger vers un profil fixe $\varphi = \varphi(z)$. De plus, le front φ est positif, et réalise une transition entre les états stationnaires 1 et 0 : $\varphi(-\infty) = 1$ et $\varphi(+\infty) = 0$.

Il est donc naturel de chercher des solutions particulières (c, φ) de (1.16), où φ est un front se propageant à vitesse c , i.e. $\varphi(t, x) = \varphi(x - ct)$. En injectant cette forme dans (1.16), il vient que φ doit vérifier l'EDO

$$\varphi''(z) + c\varphi'(z) + \varphi(z)(1 - \varphi(z)) = 0, \quad z \in \mathbb{R}, \quad (1.17)$$

et on souhaite également assurer que

$$\begin{cases} \varphi(z) \rightarrow 1, & \text{quand } z \rightarrow -\infty, \\ \varphi(z) \rightarrow 0, & \text{quand } z \rightarrow +\infty, \\ \varphi(z) \geq 0, & \forall z \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (1.18)$$

Notons que, si $z \mapsto \varphi(z)$ est solution de (1.17)–(1.18), il en va de même pour toute translation $z \mapsto \varphi(z + \xi)$ avec $\xi \in \mathbb{R}$, puisque l'EDO est autonome.

Kolmogoroff, Petrovsky et Piskunov [108] ont montré l'existence de tels fronts, dits *fronts progressifs* (traveling waves en anglais), avec une méthode que nous décrivons maintenant. Comme (1.17) est autonome, on peut faire une analyse de stabilité pour le plan de phase (φ, φ') , cf Figure 1.16. On trouve deux équilibres : $(\varphi, \varphi') = (0, 0)$ et $(\varphi, \varphi') = (1, 0)$. Étant donné (1.18), on souhaite construire une solution qui relie $(1, 0)$ pour $z \rightarrow -\infty$ à $(0, 0)$ quand $z \rightarrow +\infty$. L'équilibre $(1, 0)$ admet une direction instable : toute solution s'en éloigne quand z augmente. Quant à l'équilibre $(0, 0)$, sa stabilité dépend de la vitesse c : en linéarisant en ce point, il vient

$$\varphi'' + c\varphi' + \varphi = 0,$$

qui a pour polynôme caractéristique $X^2 + cX + 1 = 0$. En notant X_{\pm} ses racines, on a donc $\varphi(z) \sim C_1 e^{X_+ z} + C_2 e^{X_- z}$ au voisinage de ce point.

- Si $c < 0$ (i.e. φ se déplace vers la gauche), alors $\operatorname{Re} X_{\pm} > 0$. L'équilibre $(0, 0)$ est instable : aucune trajectoire ne peut y converger. Un front (1.17)–(1.18) ne peut donc pas exister pour une vitesse strictement négative.
- Si $0 \leq c < 2$, alors $\operatorname{Re} X_{\pm} \leq 0$ mais les racines X_{\pm} sont complexes. L'équilibre $(0, 0)$ est une spirale (si $c > 0$) ou un centre (si $c = 0$) : φ présente donc des oscillations au voisinage de ce point, ce qu'on observe Figure 1.16. En particulier, φ prend des valeurs strictement négatives, donc ne peut vérifier (1.18).
- Si $c \geq 2$, alors $X_- \leq X_+ < 0$. L'équilibre $(0, 0)$ est un nœud stable : $\varphi(z) \rightarrow 0$ quand $z \rightarrow +\infty$ tout en restant de même signe. On peut montrer qu'il existe une unique trajectoire dans le plan de phase qui relie $(1, 0)$ à $(0, 0)$. Cette trajectoire reste dans le cadran $\{\varphi > 0, \varphi' < 0\}$, ce qui garantit sa positivité. Ainsi, c'est un front qui vérifie (1.17)–(1.18).

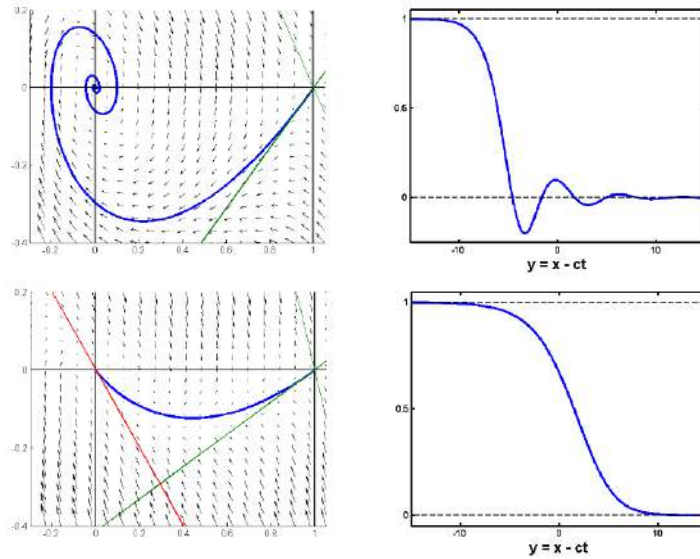


FIGURE 1.16 – Portraits de phase associés à (1.17), avec le profil du front solution. En haut pour $c = \frac{1}{2}$, en bas pour $c = 2$. En vert, la direction instable de l'équilibre $(1, 0)$, et en rouge la direction stable de l'équilibre $(0, 0)$.

Il existe donc une vitesse minimale pour l'existence des fronts, typiquement notée c^* . On en déduit le résultat suivant :

Théorème 1.4 (Fronts solutions de l'équation de Fisher–KPP [108]). *Soit $c \in \mathbb{R}$. Il existe un front $\varphi_c(t, x) = \varphi_c(x - ct)$ solution de (1.16) et vérifiant (1.18) si et seulement si $c \geq c^*$. Ce front est unique à translation près, et vérifie $\varphi'_c < 0$ ainsi que $0 < \varphi_c < 1$.*

Remarque. On dit que c^* est une *vitesse critique*, tandis que φ_{c^*} est un *front critique* (les autres fronts et vitesses étant *sur-critiques*). On peut montrer une version symétrique du Théorème 1.4 : pour tout $c \leq -2$, il existe des fronts positifs reliant 0 en $-\infty$ et 1 en $+\infty$, qui se propagent à vitesse c (donc vers la gauche).

Dans la suite, nous supposons que le front φ_c est normalisé à $\varphi_c(0) = \frac{1}{2}$ pour le fixer de manière unique. Le front $\varphi_c(z)$ décroît comme $Ce^{-\alpha z}$ (ou $Cze^{-\alpha z}$ si $c = c^* = 2$) quand $z \rightarrow +\infty$, avec $\alpha = -X_+ > 0$. Du fait que X_+ est une racine de $X^2 + cX + 1$, on en déduit qu'il y a bijection entre la vitesse $c \geq c^* = 2$ du front et le taux de décroissance à l'infini $0 < \alpha \leq \alpha^* := 1$:

$$\alpha = \alpha_c := \frac{1}{2} \left(c - \sqrt{c^2 - 4} \right) \Leftrightarrow c = c_\alpha := \alpha + \frac{1}{\alpha}.$$

Ainsi, c'est "l'avant" du front (sa queue de décroissance) qui détermine la vitesse du front : on parle de *front tiré*. Cette notion a été introduite dans [134], nous renvoyons à la Figure 1.19 page 37 pour une illustration. Une autre façon de le dire est que la vitesse est totalement déterminée par la linéarisation en $(0, 0)$. Un tel comportement ne se limite pas aux fronts : nous verrons qu'il concerne également les solutions du problème de Cauchy associé à (1.16) pour une large classe de données initiales.

Vitesse d'invasion du problème de Cauchy

On considère maintenant le problème de Cauchy associé à (1.16) :

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + u(1 - u), & t > 0, x \in \mathbb{R}. \\ u(0, x) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \\ 0 \leq u_0 \leq 1. \end{cases} \quad (1.19)$$

On ne détaillera pas le caractère bien posé de (1.19) et des autres modèles qu'on étudiera. Le principe du maximum entraîne que $u(t, x) \in [0, 1]$, et même $0 < u(t, x) < 1$ si $t > 0$ (et $u_0 \not\equiv 0, \not\equiv 1$). Avant de continuer, donnons une définition précise des notions d'extinction, de survie et d'invasion :

Définition 1.5 (Extinction, survie, invasion). Soit $u(t, x)$ une densité d'une population structurée en espace $x \in \mathbb{R}$. On dit qu'il y a *extinction* (de la population) si $\|u(t, \cdot)\|_\infty \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$. Dans le cas contraire, on dit qu'il y a *survie* (de la population). Enfin, on dit qu'il y a *invasion* s'il existe $\varepsilon > 0$ tel que

$$\forall x \in \mathbb{R}, \quad \liminf_{t \rightarrow +\infty} u(t, x) \geq \varepsilon.$$

Avec la Figure 1.14, on a observé numériquement qu'il y a invasion pour (1.16), puisqu'en tout point x , on a $u(t, x) \rightarrow 1$ quand $t \rightarrow +\infty$. On s'intéresse maintenant à la question **(V)** de la *vitesse d'invasion* de u . Cette notion a été introduite par Aronson et Weinberger [17] et s'est depuis largement répandue :

Définition 1.6 (Vitesse d'invasion). Soit u la solution de (1.19). On dit qu'il y a invasion de u sur \mathbb{R}_+ (ou que u envahit \mathbb{R}_+) avec une vitesse $0 < \bar{c} \leq +\infty$ si

$$\begin{aligned} \min_{0 \leq x \leq ct} u(t, x) &\xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 1, & \text{pour tout } 0 \leq c < \bar{c}, \\ \sup_{x \geq ct} u(t, x) &\xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0, & \text{pour tout } c > \bar{c}. \end{aligned}$$

On dit qu'il y a invasion de u (sur \mathbb{R}) avec une vitesse \bar{c} si, dans la définition ci-dessus, le "min" et le "sup" sont pris sur les domaines $\{|x| \leq ct\}$ et $\{|x| \geq ct\}$ respectivement.

Autrement dit, si u se propage à vitesse \bar{c} , alors dans une fenêtre $z = x - ct$ se déplaçant à vitesse $c > \bar{c}$, la fonction u tend vers 0 uniformément en les $z \geq 0$ (ou même $z \geq -C$ fixé). De même, si $c < \bar{c}$, alors u tend vers 1 uniformément en les $z \leq 0$. Dans le cas $\bar{c} = +\infty$, la population se propage à une vitesse asymptotiquement infinie : nous en verrons des exemples plus loin.

Avec cette notion de vitesse d'invasion, Aronson et Weinberger [17] ont montré en particulier que si $u_0 \not\equiv 0$ est à support compact, alors u se propage à vitesse c^* dans les deux directions. Uchiyama [136] a ensuite étendu ces résultats à des formes plus générales de données initiales :

Théorème 1.7 (Vitesse d'invasion dans l'équation de Fisher–KPP [136]). Soit u la solution de (1.19) avec $u_0 \not\equiv 0$.

- Si $u_0(x) = O(e^{-\alpha^* x})$ avec $\alpha^* := 1$, alors u envahit \mathbb{R}_+ à vitesse $c^* = 2$.

– Si $u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} Ce^{-\alpha x}$ avec $C > 0$ et $0 < \alpha < \alpha^*$, alors u envahit \mathbb{R}_+ à vitesse $c_\alpha := \alpha + \frac{1}{\alpha} > c^*$.

Ainsi, si u_0 décroît comme le front φ_c , la solution $u(t, x)$ va se propager à la même vitesse que ce front. On retrouve à nouveau cette dynamique de fronts tirés vu plus haut : la vitesse d’invasion de u sur \mathbb{R}_+ (resp. \mathbb{R}_- , par symétrie) ne dépend que de la queue de u_0 en $+\infty$ (resp. $-\infty$).

Une conséquence du Théorème 1.7 est la remarque suivante, démontrée antérieurement dans [17] et dénommée *Hair-Trigger Effect*.

Remarque 1.8 (Hair-Trigger Effect [17]). Si $u_0 \not\equiv 0$, alors il y a invasion (à vitesse au moins $c^* = 2$).

La preuve du Théorème 1.7 utilise extensivement le principe de comparaison et les fronts φ_c construits précédemment. A titre d’exemple, si on a $u_0(x) \geq \varphi_c(x)$, comme u et φ_c sont toutes deux solutions de (1.16), on en déduit que $u(t, x) \geq \varphi_c(x - ct)$, donc la vitesse d’invasion de u est minorée par c . La stratégie de la preuve consiste (plus ou moins) à appliquer cette comparaison à la queue de u , puisqu’on est en fronts tirés.

En général, avoir une majoration de la vitesse est plus facile : lorsqu’on linéarise (1.16) autour de $u = 0$, on obtient $u_t = u_{xx} + u$. Comme la contribution négative de la compétition a disparu, la solution \bar{u} de cette équation fournit une sur-solution. De plus, comme on a linéarisé en zéro, et qu’on est en front tirés, la dynamique de \bar{u} sera identique à celle de u à conditions initiales égales. Enfin, la propagation de \bar{u} est plus facile à identifier car l’équation est linéaire (on peut même la relier à l’équation de la chaleur).

Le Théorème 1.7 apporte une réponse précise à la question **(V)** de la vitesse de propagation et **(E)** de l’équilibre atteint ($u \equiv 1$). La question **(P)** du profil est l’objet du paragraphe suivant.

Convergence vers un front

Dans certains cas particuliers de données initiales u_0 , on peut montrer un résultat plus précis que le Théorème 1.7, à savoir la convergence de u vers un translaté de φ_c . Une condition première est que u_0 soit *front-like* (i.e. “ressemble” à un front) :

$$\liminf_{-\infty} u_0 > 0, \quad u_0 > 0, \quad \lim_{+\infty} u_0 = 0. \quad (1.20)$$

L’hypothèse $u_0 > 0$ n’est pas toujours indispensable, attendu que si on a seulement $u_0 \geq 0$, alors $u(t, \cdot) > 0$ pour tout $t > 0$. Comme on ne s’intéresse qu’au comportement en temps long, on peut souvent changer l’origine en $t = 1$ et se passer de cette hypothèse.

Si u_0 est front-like et vérifie

$$\exists C > 0, \exists \alpha \in (0, \alpha^*), \quad u_0(x) = Ce^{-\alpha x}, \quad \text{pour } x \geq x_0 > 0,$$

alors on peut montrer [111, 136] que u converge vers un translaté du front φ_c :

$$\sup_{x \in \mathbb{R}} |u(t, x) - \varphi_c(x - ct + \xi)| \rightarrow 0, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty, \quad (1.21)$$

où $\xi \in \mathbb{R}$ dépend de u_0 .

La convergence vers le front critique φ_{c^*} est plus particulière. Un résultat très fin est dû à Bramson [41], grâce à une approche probabiliste. Nous renvoyons également à [94] pour une preuve avec des arguments de type EDP. Si u_0 est front-like (1.20) et satisfait $\int_0^{+\infty} x e^x u_0(x) < +\infty$, alors

$$\sup_{x \in \mathbb{R}} |u(t, x) - \varphi_{c^*}(x - c^*t + \xi(t))| \rightarrow 0, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty, \quad (1.22)$$

où $\xi(t) = \frac{3}{2\alpha^*} \ln t + O(1)$. En particulier, $u(t, x)$ ne converge pas précisément vers un front : dans une fenêtre $y = x - c^*t$, le profil de u “dérive” en permanence à une vitesse logarithmique. Mentionnons qu’Ebert et Van Saarloos [73] ont poursuivi l’expansion asymptotique de $\xi(t)$ jusqu’à un reste en $O(\frac{1}{t})$.

Remarque. La condition $\liminf_{-\infty} u_0 > 0$ de (1.20) assure que $u(t, x) \rightarrow 1$ uniformément en $x \in \mathbb{R}_-$ quand $t \rightarrow +\infty$. En l’absence de cette condition, les convergences (1.21) et (1.22) ne sont valides que sur \mathbb{R}_+ .

Invasion accélérée

Pour l’équation de Fisher–KPP (1.16), si la queue en $+\infty$ de $u_0 \not\equiv 0$ est dominée par une exponentielle, i.e. $u_0(x) \underset{+\infty}{=} O(e^{-\alpha x})$ avec $\alpha > 0$, alors par le Théorème 1.7 et par comparaison, la solution u se propage sur \mathbb{R}_+ à une vitesse $c \leq c_\alpha$, donc *finie*. Qu’en est-il pour une donnée initiale qui décroît plus lentement que toute exponentielle ? C’est ce qui motive la définition suivante.

Définition 1.9 (Queue lourde). On dit qu’une fonction $u_0 : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ admet une *queue lourde* en $+\infty$ si pour tout $\varepsilon > 0$, on a

$$\exists x_\varepsilon > 0, \quad u_0(x) \geq e^{-\varepsilon x}, \quad \text{pour tout } x \geq x_\varepsilon,$$

ou de manière équivalente $u_0(x)e^{\varepsilon x} \rightarrow +\infty$ quand $x \rightarrow +\infty$.

Si u_0 est à queue lourde en $+\infty$, alors à nouveau par comparaison, on montre que u se propage au moins à vitesse c_α pour tout $\alpha > 0$. Or, comme $c_\alpha \rightarrow +\infty$ quand $\alpha \rightarrow 0$, cela implique que u se propage avec une vitesse (asymptotiquement) infinie ! La notion de vitesse d’invasion (Définition 1.6) n’est plus adaptée pour décrire précisément la dynamique d’une telle propagation. En conséquence, on définit $E_\lambda(t)$ l’ensemble de niveau $\lambda \in (0, 1)$ de u par

$$E_\lambda(t) = \{x \in \mathbb{R} \mid u(t, x) = \lambda\}.$$

L’objectif est d’obtenir une estimation des valeurs minimales et maximales de $E_\lambda(t)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$. Dans le cas d’une propagation à vitesse finie c , on a $\min E_\lambda(t) \sim \max E_\lambda(t) \sim ct$ pour tout $0 < \lambda < 1$. La situation est différente lorsque u_0 est à queue lourde, comme l’ont montré Hamel et Roques [95] :

Théorème 1.10 (Queue lourde initiale implique accélération [95]). *Soit u la solution de (1.19). Si u_0 est front-like (1.20) et admet une queue lourde en $+\infty$, alors pour tout $0 < \lambda < 1$, l’ensemble $E_\lambda(t)$ est compact et non vide pour t suffisamment grand, et*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\min E_\lambda(t)}{t} = +\infty.$$

En d'autres termes, on a, pour tout $c > 0$, que $\min E_\lambda(t) \geq ct$ pour t assez grand. Ainsi $\min E_\lambda(t)$ est une fonction sur-linéaire du temps. La preuve du Théorème 1.10 repose sur les arguments que nous avons exposés plus haut. On retrouve à nouveau le fait que la queue de u_0 en $+\infty$ détermine la vitesse de propagation dans cette direction : cf Figure 1.17 pour un récapitulatif.

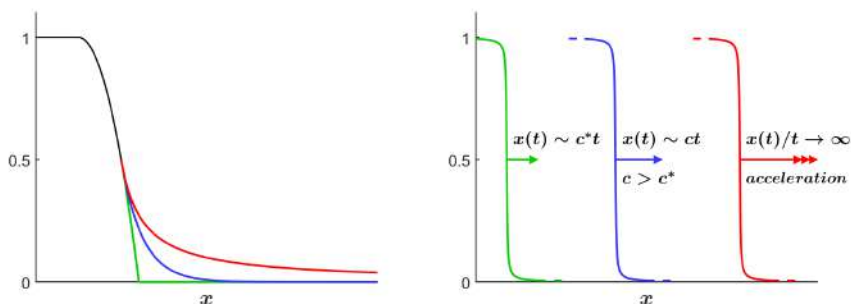


FIGURE 1.17 – A gauche, plusieurs conditions initiales : en vert, support compact ; en bleu, queue exponentielle ; en rouge, queue lourde. A droite la vitesse asymptotique de propagation correspondante.

Le résultat principal de Hamel et Roques [95] est d'avoir obtenu une estimation précise de la position des $E_\lambda(t)$:

Théorème 1.11 (Estimation de $E_\lambda(t)$ si queue lourde initiale [95]). *Sous les mêmes hypothèses que le Théorème 1.10, et sous quelques conditions supplémentaires sur u_0 (régularité, décroissance pour x assez grand, etc.), alors pour tout $0 < \lambda < 1$ et $0 < \varepsilon < r$, on a*

$$E_\lambda(t) \subset u_0^{-1} \left(\left[e^{-(r+\varepsilon)t}, e^{-(r-\varepsilon)t} \right] \right), \quad \text{pour } t \text{ assez grand.} \quad (1.23)$$

En particulier, pour deux valeurs λ et λ' dans $(0, 1)$, les ensembles $E_\lambda(t)$ et $E_{\lambda'}(t)$ se retrouvent inclus dans le membre de droite de (1.23) pour t assez grand. Plus précisément

$$\inf_{x \leq \min u_0^{-1}(e^{-(r-\varepsilon)t})} u(t, x) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 1, \quad \sup_{x \geq \max u_0^{-1}(e^{-(r+\varepsilon)t})} u(t, x) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0.$$

Ainsi, asymptotiquement en temps, cela fournit un encadrement de la position où se trouve la transition entre les états 1 et 0.

Exemple 1.12 (Plus la queue est lourde, plus la propagation est rapide). Soient $\alpha > 0$ et $0 < \beta < 1$. Pour améliorer la lisibilité, on écrira " $E_\lambda(t) \sim f(t)$ " pour signifier $\min E_\lambda(t) \sim \max E_\lambda(t) \sim f(t)$.

- Si $u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} e^{-\alpha x^\beta}$, alors $E_\lambda(t) \sim \left(\frac{r}{\alpha}t\right)^{1/\beta}$. Ainsi, le profil de u se déplace à une "vitesse" polynomiale en temps.
- Si $u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} Cx^{-\alpha}$, alors $\ln E_\lambda(t) \sim \frac{r}{\alpha}t$. Ici, la propagation est à vitesse exponentielle en temps.
- Si $u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} C(\ln x)^\alpha$, alors $\ln \ln E_\lambda(t) \sim \frac{r}{\alpha}t$. Ici, la propagation est à vitesse super-exponentielle en temps.

Enfin, mentionnons que ces estimations ont été raffinées [99], où par ailleurs les auteurs considèrent le cas d'une hétérogénéité périodique en espace.

Autres formes du terme de réaction

Les Théorèmes 1.4 à 1.11, ainsi que (1.21)–(1.22) concernent le modèle (1.19). Ces résultats sont encore valides pour le modèle non réduit (1.10) avec $r, d > 0$ quelconques et $K = 1$, en remplaçant

$$c^* = 2\sqrt{dr}, \quad \alpha^* = \sqrt{\frac{r}{d}}, \quad c_\alpha = d\alpha + \frac{r}{\alpha}. \quad (1.24)$$

En réalité, la capacité biotique K n'a d'influence que sur l'équilibre atteint après invasion, qui sera $u \equiv K$. Les expressions (1.24) ne seraient pas modifiées. En effet, la dynamique en fronts tirés (cf Figure 1.19) est déterminée par la linéarisation autour de $u = 0$: le terme de compétition n'apparaît donc plus et ne joue aucun rôle. Dans la suite, on restera donc dans le cadre $K = 1$.

Plus généralement, les résultats susmentionnés sont encore valides si on considère le modèle

$$u_t = du_{xx} + f(u), \quad (1.25)$$

avec $f \in C^1([0, 1])$ de type Fisher–KPP [79, 108], i.e.

$$\begin{cases} f(0) = f(1) = 0, \\ 0 < f(u) \leq f'(0)u, \quad 0 < u < 1. \end{cases} \quad (1.26)$$

Il faut alors remplacer r par $f'(0) > 0$ dans les expressions (1.24). On notera que $f(u) = ru(1-u)$ vérifie bien (1.26). La première condition de (1.26) assure que 0 et 1 sont bien des équilibres. Par ailleurs, comme $f'(0) > 0$, l'équilibre 0 est instable¹⁸. Enfin, la seconde condition implique que f est en-dessous de sa tangente en 0, cf Figure 1.18.(a). Ce dernier point est essentiel : il traduit notamment que le taux de croissance par tête $\frac{f(u)}{u}$ est maximal pour $u \rightarrow 0$. Un individu se reproduit alors d'autant mieux que la densité est faible. C'est ce qui permet d'assurer que la dynamique est en fronts tirés. Cela explique aussi pourquoi f n'affecte la vitesse d'invasion qu'à travers la valeur $f'(0)$.

D'autres types de taux de croissance $f(u)$ ont été étudiés. Les non-linéarités *monostables* supposent uniquement $f \in C^1([0, 1])$ et

$$f(0) = f(1) = 0, \quad f(u) > 0 \text{ pour } u \in (0, 1). \quad (1.27)$$

Le cas f *monostable non dégénéré* suppose également $f'(0) > 0$. La situation est alors similaire au cas Fisher–KPP. En effet, on peut facilement trouver des fonctions $\underline{f} \leq f \leq \bar{f}$ telles que \underline{f}, \bar{f} soient de type Fisher–KPP. Alors, par comparaison, les solutions \underline{u}, \bar{u} de (1.19) lorsque f est remplacée par \underline{f}, \bar{f} respectivement, vérifient $\underline{u} \leq u \leq \bar{u}$. On peut montrer qu'il existe encore une

18. Au sens des EDO : en l'absence de diffusion, on aurait $u'(t) = f(u(t))$, et alors toute condition initiale $0 < u_0 = \varepsilon \ll 1$ amènerait la solution à s'éloigner de l'équilibre $u \equiv 0$. Certains auteurs rajoutent la condition $f'(1) < 0$ pour assurer que 1 est stable, mais ce n'est pas nécessaire en soi.

vitesse minimale des fronts c^* qui vérifie

$$(\underline{f}'(0) =) \quad f'(0) \leq \frac{(c^*)^2}{4d} \leq \max_{0 < u \leq 1} \frac{f(u)}{u} \quad (= \bar{f}'(0)),$$

Nous renvoyons à [128] et aux références qui s'y trouvent. En particulier, si $c^* > 2\sqrt{df'(0)}$, ce n'est plus la linéarisation en $u = 0$ qui dicte la dynamique du front de vitesse minimale : il s'agit d'un front *poussé* [134].

On dit que f est *monostable dégénérée* lorsque (1.27) est vérifié et que $f'(0) = 0$ (Figure 1.18.(b)), ce qui peut modéliser un effet Allee faible [110]. Un exemple classique est $f(u) = u^p(1-u)$ avec $p > 1$. La dynamique de propagation a été étudiée par Aronson et Weinberger [17], en s'inspirant des travaux de Fujita [82]. Lorsque $p \leq 3$, la situation est qualitativement identique : il y a invasion mais la propagation est typiquement ralentie par rapport au cas Fisher–KPP $p = 1$ [92, 128, 147] (par exemple $c^* = \sqrt{2}$ si $p = 2$). Cependant, si $p > 3$, alors le Hair-Trigger Effect est mis en défaut : pour des données initiales non triviales “trop petites”, il y a extinction de la population¹⁹ [147]. La valeur critique $p_F = 3$ est nommé exposant de Fujita, et vaut $p_F = 1 + \frac{2}{n}$ dans le cas général $x \in \mathbb{R}^n$. Par ailleurs, le front critique est toujours poussé puisque $f'(0) = 0$.

Les cas ignition (Figure 1.18.(c)) et bistable (Figure 1.18.(d)) correspondent à $f \in C^1([0, 1])$ et

$$f(0) = f(1) = 0, \quad f > 0 \text{ sur } (a, 1), \quad \begin{cases} f = 0 \text{ sur } (0, a), & \text{si ignition,} \\ f < 0 \text{ sur } (0, a), & \text{si bistable,} \end{cases}$$

avec $0 < a < 1$. Ici, la population a un taux de croissance négatif à petite densité : si $u_0 \leq a$ est à support compact, on peut montrer par le principe du maximum qu'il y a extinction. Plus généralement, le Hair-Trigger Effect est également mis en défaut de la même manière que précédemment [147]. Contrairement au cas monostable, il n'y a qu'une seule vitesse c^* possible pour la propagation des fronts (qui sont en particuliers poussés) [17, 77]. Dans le cas bistable, c^* a le même signe que $\int_0^1 f(u)du$.

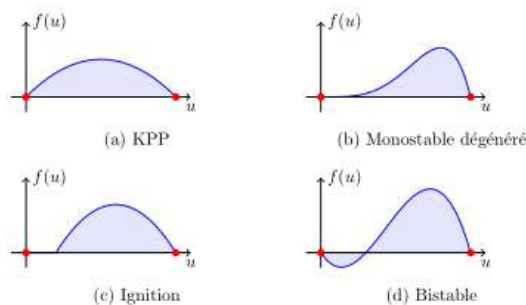


FIGURE 1.18 – Différents types de non-linéarités pour le terme de réaction $f(u)$.

Dans tous les types ci-dessus, si u_0 est à support compact et que la population survit, alors la population $u = u(t, x)$ envahit à vitesse c^* . Lorsque le front

¹⁹ En un certain sens, la diffusion l'emporte sur la réaction : la population “s'étale” trop vite comparé au rythme des naissances. Ainsi, $\|u(t, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \rightarrow 0$ mais $\|u(t, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})}$ est croissante en temps.

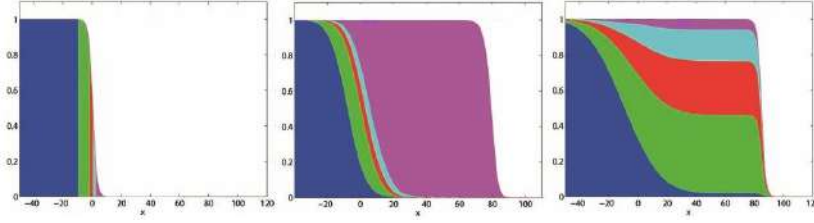


FIGURE 1.19 – A gauche, marquage de la population à l’instant initial. Au milieu, propagation de type front *tiré* : la queue du front dicte la dynamique (elle “tire” le front). A droite, propagation de type front *poussé* : l’arrière du front dicte la dynamique (la population à l’arrière “pousse” le front). Source : <https://informatique-mia.inrae.fr/biosp/homepage-Lionel-Roques>.

critique est tiré, u converge typiquement vers un profil φ_{c^*} qui dérive en temps, comme (1.22). En revanche, lorsque le front critique est poussé, u converge bien vers un profil φ_{c^*} sans dérive. Nous renvoyons à [84] pour un panorama général sur les propriétés des fronts poussés et tirés.

Tous ces types de non-linéarités ont également été étudiés dans le cas $x \in \mathbb{R}^n$, en remplaçant u_{xx} par le laplacien Δu [17, 32, 111, 147]. Enfin, une littérature conséquente se consacre à des lois de diffusion non-locales [4, 66, 67, 83, 140] ou à une compétition non-locale [31, 42, 88, 138].

1.2.2 Environnement hétérogène

Les modèles de la sous-section 1.2.1 supposent tous que l’environnement considéré est homogène : ni la diffusion, ni la réaction ne dépendent directement de x . Or, tout particulièrement dans le contexte d’invasions biologiques, il est primordial de prendre en compte les hétérogénéités de l’environnement.

Cette hétérogénéité peut intervenir dans la diffusion [143, 144], la réaction [23, 35, 99], et même souvent les deux [70] avec en plus un terme d’advection hétérogène [81, 85, 143], ou encore être également fonction du temps [78, 113], ou sous forme de termes non-locaux [15, 29]... Le sujet est donc extrêmement vaste, et nous ne traiterons que des cas particuliers qui nous sont utiles dans le cadre de cette thèse.

En sous-section 1.2.3, nous étudierons un modèle à gradient environnemental. Pour cette sous-section 1.2.2, nous discuterons de deux autres cas. D’une part, en prévision du Chapitre 4, nous introduirons plusieurs modèles généraux de diffusion (locale et non-locale) avec une dépendance spatiale. D’autre part, nous considérons un cas simple de terme de réaction périodique en espace pour introduire la notion de fronts pulsatoires. Nous traitons d’abord ce dernier cas.

Introduction aux fronts pulsatoires

Dans ce paragraphe on fixe $L > 0$ et on note

$$C_{per}^k := \{g \in C^k(\mathbb{R}) \mid g \text{ est } L\text{-périodique}\}.$$

On considère le modèle suivant

$$u_t = u_{xx} + u(r(x) - \mu(x)u), \quad t > 0, x \in \mathbb{R}, \quad (1.28)$$

avec $r, \mu \in C_{per}^0$ et $\inf_{\mathbb{R}} \mu > 0$. De plus, on note λ la valeur propre principale de l'opérateur $\mathcal{L}u = -u'' - r(x)u$, défini sur C_{per}^2 , i.e. λ est l'unique réel tel qu'il existe $\phi \in C_{per}^2$ telle que $\mathcal{L}\phi = \lambda\phi$ et $\phi > 0$. On peut montrer que si $r(x) \geq 0, \neq 0$, alors $\lambda < 0$.

Théorème 1.13 (État stationnaire et invasion si $\lambda < 0$ [26, 27]). *Si $\lambda < 0$, alors (1.28) admet un unique état stationnaire $p = p(x) \geq 0, \neq 0$ bornée, et de plus p est L -périodique. En outre, il y a invasion : $u(t, x) \rightarrow p(x)$ dans $C_{loc}^2(\mathbb{R})$ quand $t \rightarrow +\infty$.*

Si $\lambda \geq 0$, il n'existe pas de solution $p = p(x) \geq 0, \neq 0$ bornée de (1.28), et il y a extinction : $\|u(t, \cdot)\|_{\infty} \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$.

Ainsi, si $\lambda < 0$, la situation est tout à fait similaire à l'équation de Fisher–KPP (1.16). Dans le cadre périodique constant $r(x) \equiv r$ et $\mu(x) \equiv \mu$, on montre sans peine que $-\lambda = r$ et $p = \frac{r}{\mu}$. La valeur $-\lambda$ joue en fait le même rôle que $f'(0)$ dans (1.25).

Si la notion d'état d'équilibre se généralise naturellement au cadre périodique, il n'en est pas de même pour les fronts progressifs si r ou μ est non constant. En effet, on ne peut alors pas construire un front $\varphi = \varphi(x - ct)$ solution de (1.28), et par ailleurs sa limite quand $z = x - ct \rightarrow -\infty$ ne peut être égale à l'état stationnaire $p(x)$ qui est non constant. Pour relier un état stationnaire périodique à zéro, on fait ainsi intervenir une structure très particulière :

Définition 1.14 (Front pulsatoire). On dit que $\varphi = \varphi(z, x)$ est un *front pulsatoire* de vitesse $c > 0$ associé à (1.28) si $(t, x) \mapsto \varphi(x - ct, x)$ est solution de (1.28), et que

$$\begin{cases} x \mapsto \varphi(z, x) \in C_{per}^0 & \forall z \in \mathbb{R}, \\ \varphi(-\infty, x) = p(x) & \text{uniformément en } x, \\ \varphi(+\infty, x) = 0 & \text{uniformément en } x, \end{cases} \quad (1.29)$$

où $p \geq 0, \neq 0$ est une solution bornée de (1.28).

Pour l'équation de Fisher–KPP (1.16), on a $p \equiv 1$ et on vérifie que $(z, x) \mapsto U(z)$, où U est un front progressif “classique”, est un cas particulier de front pulsatoire. Dans le cas général, $\varphi(z, x) = U(z)p(x)$ est un exemple de fonction vérifiant (1.29), et fournit par ailleurs une bonne intuition du comportement général d'un front pulsatoire. Toutefois φ n'est en général pas une solution de (1.28) : les variables x et z ne peuvent que rarement être découplées. Par ailleurs, les fronts pulsatoires vérifient typiquement que $z \mapsto \varphi(z, x)$ est strictement décroissante, ou de manière équivalente que $t \mapsto \varphi(x - ct, x)$ est strictement croissante.

La notion de fronts pulsatoires fut introduite par [131] dans un contexte biologique, et sont maintenant couramment usités [25, 27, 70, 141, 143–145]. Une spécificité de ces fronts est de faire intervenir deux échelles distinctes : en la variable z , un phénomène de grande ampleur comme une invasion, et en la variable x , des petites hétérogénéités périodiques de l'environnement. Le théorème suivant conclut la comparaison avec le cas Fisher–KPP classique :

Théorème 1.15 (Fronts pulsatoires pour (1.28) [27]). *On suppose que $\lambda < 0$, et on note p l'état stationnaire obtenu par le Théorème 1.13. Alors il existe*

$c^* > 0$ tel que (1.28) admet un front pulsatoire $\varphi = \varphi(x - ct, x)$ si et seulement si $c \geq c^*$. De plus, $z \mapsto \varphi(z, x)$ est strictement décroissante.

Il est rare qu'on dispose d'une formule explicite pour la vitesse c^* : on peut cependant la caractériser par une formule variationnelle [27, 143]. Pour notre modèle (1.28), particulièrement simple, l'expression suivante est due à [101] (on considère $L = 1$) :

$$c^* = \inf_{m>0, y \in F_m} \sup_{0 \leq x \leq 1} \frac{y''(x) + \frac{r(x)}{\mu(x)}y(x)}{my(x)},$$

$$F := \{y \in C^2(\mathbb{R}) \mid y > 0, y(x)e^{-mx} \in C_{per}\}.$$

Enfin, mentionnons que les fronts pulsatoires interviennent dans des modèles plus complexes que (1.28), notamment avec des hétérogénéités *périodiques* dans les termes de diffusion ou d'advection [143, 144].

Diffusion locale dépendant de l'espace

Dans ce paragraphe et le suivant, on considère uniquement des modèles de diffusion pure, sans terme de réaction, et on se place dans un cadre multidimensionnel $x \in \mathbb{R}^N$, $N \geq 1$. Lorsqu'on considère l'équation de la chaleur avec une diffusivité $D > 0$ constante, on peut l'écrire sous plusieurs formes :

$$u_t = D\Delta u = \nabla \cdot (D\nabla u) = \Delta(Du).$$

Si on remplace D par $D(x) > 0$ pour rajouter de l'hétérogénéité, selon la forme qu'on considère, les modèles obtenus n'ont pas la même signification. Sur la première forme, on obtient :

$$u_t = D(x)\Delta u. \quad (1.30)$$

Toutefois, l'équation (1.30), sauf cas trivial, ne conserve plus la masse et n'est donc pas une généralisation pertinente du processus de diffusion. Avec la seconde forme, on obtient la loi de Fick [76] :

$$u_t = \nabla \cdot (D(x)\nabla u), \quad (1.31)$$

qui est couramment utilisée pour l'équation de la chaleur en milieu hétérogène : si $u(t, x)$ est une densité de température, $D(x)$ correspond par exemple à la conductivité thermique locale d'un matériau. Par ailleurs, (1.31) conserve la masse. C'est ainsi un modèle plus pertinent de diffusion hétérogène en dynamique des populations. Cependant, d'autres choix sont possibles : la dernière forme conduit ainsi à la loi dite de Chapman [53] :

$$u_t = \Delta(D(x)u), \quad (1.32)$$

qui a dérivé ce modèle dans un contexte cinétique (des molécules qui se diffusent dans un fluide hétérogène). Là encore, la masse est conservée, mais contrairement à (1.31) les états stationnaires ne sont plus des constantes mais plutôt $u \equiv \frac{C}{D(x)}$: la population tend donc à se concentrer dans les zones où $D(x)$ est faible. $D(x)$ s'apparente ainsi à une fonction qui mesure le "rejet" de l'endroit x pour la population u .

Les modèles (1.30)–(1.32) impliquent en particulier que la diffusion est *isotrope*, i.e. elle n’admet pas de direction privilégiée. Lorsqu’un individu se déplace, toutes les directions sont ainsi équiprobables. En dimension $N \geq 2$, on peut modéliser une diffusion hétérogène et anisotrope en remplaçant $D(x)$ par une matrice $\mathbb{D}(x) = (D_{ij}(x))_{1 \leq i, j \leq N}$ symétrique définie positive. Dans (1.31), les vecteurs propres de $\mathbb{D}(x)$ déterminent les directions préférentielles, et les valeurs propres sont des coefficients de diffusivité associés à ces directions. On notera que pour les trois formes, sous réserve d’hypothèses classiques sur les $D_{ij}(x)$, le principe du maximum s’applique.

Diffusion non-locale dépendant de l’espace

Le modèle le plus général de diffusion non-locale hétérogène est

$$u_t = \int_{\mathbb{R}^N} J(y, x)u(t, y)dy - \int_{\mathbb{R}^N} J(x, y)u(t, x)dy. \quad (1.33)$$

Ici, $J(x, y) \geq 0$ représente le taux de saut d’un individu de x à y . Le premier terme intégral de (1.33) représente les individus qui arrivent en x (depuis une position y), et le second les individus qui partent de x . En intégrant l’équation en $x \in \mathbb{R}$, on peut vérifier que le modèle (1.33) conserve la masse. Lorsqu’on considère une diffusion *homogène* et *isotrope*, $J(x, y)$ ne dépend que de la longueur du saut $\|y - x\|$. Lorsque $N = 1$, en renormalisant J on peut se ramener au modèle (1.9) que nous avons déjà vu.

Dans le cas d’une diffusion *homogène* et *anisotrope*, le taux de saut dépend uniquement du saut “algébrique” $y - x \in \mathbb{R}^N$, mais ni du point de départ x , ni du point d’arrivée y . Autrement dit,

$$J(x, y) = m\tilde{K}(y - x), \quad (1.34)$$

où on suppose \tilde{K} renormalisé de sorte que $\int_{\mathbb{R}^N} \tilde{K} = 1$, i.e. \tilde{K} est une densité de probabilité qui détermine la distribution des sauts (longueur et direction), tandis que $m \geq 0$ représente le *Total Jump Rate (TJR)* : cela représente la quantité de sauts réalisés par unité de temps depuis un point de l’espace donné. On suppose couramment que le noyau \tilde{K} est symétrique : $\tilde{K}(-z) = \tilde{K}(z)$, ce qui ne remet pas en cause l’anisotropie en dimension $N \geq 2$.

Enfin, dans le cas d’une diffusion *hétérogène* et *anisotrope*, il est souvent plus facile de faire le changement de variables

$$J(x, y) = K(x; y - x), \quad (1.35)$$

où $K(x; \cdot)$ s’interprète comme la distribution des sauts partant de x . Là encore, on suppose en général $K(x, z) = K(x, -z)$, ce qui se traduit par l’hypothèse suivante sur J :

$$J(x, y) = J(x, 2x - y).$$

Par ailleurs, une forme particulière utile d’un tel noyau est donnée par

$$K(x; y - x) = m(x)\tilde{K}(y - x), \quad (1.36)$$

où à nouveau on suppose \tilde{K} de masse unité et où

$$m(x) = \int_{\mathbb{R}} J(x, y)dy,$$

est le TJR pour les sauts partant de x . On notera que la forme (1.36) permet de dissocier l'anisotropie (fonction \tilde{K}) et l'hétérogénéité (fonction m).

Des modèles de diffusion non-locale de la forme (1.35) ont été étudiés dans [87], et on renvoie également à [60, 65, 89] pour des résultats sur l'existence d'états stationnaires et de fronts dans ce contexte.

De manière générale, les modèles de diffusion non-locale (même homogène et isotrope) n'ont pas un effet régularisant sur la solution, au contraire des modèles locaux, pour lesquels les solutions sont typiquement aussi régulières que les coefficients le permettent. En revanche, le principe du maximum est encore valide dans la plupart des cas de diffusion non-locale. Cependant, cela n'est plus vrai lorsque la non-localité se situe dans un terme de compétition (de par sa non-linéarité), comme c'est le cas pour le modèle (1.37) ci-après.

1.2.3 Équations de réaction-diffusion et gradient environnemental

Modèle étudié et préliminaires

Dans cette sous-section, on considère une population $n(t, x, y)$ structurée en temps $t > 0$, en espace $x \in \mathbb{R}$ et en trait $y \in \mathbb{R}$:

$$\begin{cases} n_t = n_{xx} + n_{yy} + n \left[r(y - Bx) - \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy' \right], \\ n(0, x, y) = n_0(x, y) \geq 0, \end{cases} \quad (1.37)$$

$$r(z) := 1 - A^2 z^2, \quad (1.38)$$

avec $A > 0$, $B \geq 0$. Il s'agit d'un modèle quasiment identique à (1.11)–(1.13), où les constantes $d, \sigma, r_{max} > 0$ ont été absorbées par des changements d'échelle en temps, espace et trait.

Rappelons brièvement les caractéristiques de (1.37). La fitness $r(y - Bx)$ est maximale quand le trait y est égal à un trait optimal $y_{opt}(x) = Bx$, et positive tant que $|y - Bx| \leq A^{-1}$. Le trait optimal dépend (linéairement) de la position x , ce qu'on appelle un gradient environnemental (linéaire). Quant au terme intégral, il correspond à une compétition non-locale en trait : tous les individus en (t, x) sont ainsi en compétition pour la survie. Ce caractère non-local entraîne en particulier que (1.37) ne jouit plus du principe du maximum, ce qui complique sensiblement l'analyse du modèle.

Des modèles tels que (1.37) sont classiques en dynamique des populations [124, 126]. Le cas d'une compétition purement locale est traité dans [23], tandis qu'un équivalent en reproduction sexuée intervient dans [114]. Une approche Hamilton-Jacobi avec un gradient général et pour des traits bornés se trouve dans [40]. Enfin, les auteurs de [113] considèrent un modèle où l'environnement est fluctuant au cours du temps.

Remarque 1.16 (Choix de la sélection et de la compétition). Les résultats qui suivent sont encore valides pour des fonctions r plus générales. On pourrait par exemple considérer $r \in C(\mathbb{R})$ tel que $r(z) \rightarrow -\infty$ quand $|z| \rightarrow +\infty$. Cependant, le cas type (1.38) suffit à donner un bon aperçu de la situation. Pour le terme de compétition, on pourrait typiquement considérer

$$\int_{\mathbb{R}} K(t, x, y, y') u(t, x, y') dy',$$

où $K(t, x, y, y') > 0$ décrit le malus de compétition pour un individu en (t, x, y) face à un individu en (t, x, y') . Cependant, s'il existe deux constantes $k_{\pm} > 0$ telles que $k_- \leq K \leq k_+$, alors les résultats sont qualitativement les mêmes : la fonction K n'influe pas sur l'extinction ou la survie de la population, ni sa vitesse d'invasion. Elle influe uniquement sur la répartition de la population après invasion, car la dynamique (en cas de survie) correspond à des fronts tirés, comme pour l'équation de Fisher–KPP (1.19). Dans la suite, on prendra $K \equiv 1$, qui est un cadre pour lequel on dispose d'une expression explicite d'un état stationnaire de (1.37).

Remarque 1.17 (Lien entre l'équation de Fisher–KPP (1.19) et le modèle (1.37)). Le modèle (1.37) est une généralisation de l'équation de Fisher–KPP (1.19) : si $A = 0$, alors en intégrant formellement selon $y \in \mathbb{R}$, on retrouve que $N(t, x) := \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy'$ vérifie (1.16). En d'autres termes, en l'absence de sélection naturelle, la population totale en (t, x) suit l'équation de Fisher–KPP classique.

Avant de poursuivre, nous devons faire quelques préliminaires. Tout d'abord, plutôt que de travailler en variables (x, y) , on réalise une rotation du repère par le changement de variables

$$n(t, x, y) = v(t, X, Y), \quad n_0(x, y) = v_0(X, Y), \quad (1.39)$$

où X (resp. Y) représente la direction parallèle (resp. orthogonale) au trait optimal $y = Bx$ (cf Figure 1.20), i.e.

$$X = \frac{x + By}{\sqrt{1 + B^2}}, \quad Y = \frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}}. \quad (1.40)$$

Dans ces nouvelles variables, le modèle (1.37) devient (on rappelle que le laplacien $\Delta n = n_{xx} + n_{yy}$ est invariant par rotation) :

$$v_t = v_{XX} + v_{YY} + v[\tilde{r}(Y) - I(v)], \quad (1.41)$$

$$\tilde{r}(Y) = 1 - A^2(1 + B^2)Y^2, \quad (1.42)$$

et $I(v)$ est un terme intégral qu'il n'est pas nécessaire d'explicitier ici.

Il nous faut également introduire les propriétés spectrales de l'opérateur $\mathcal{H}u = -u'' - \tilde{r}(z)u$ défini pour $u \in H_{loc}^2(\mathbb{R})$. Dans notre cadre (1.42), l'opérateur \mathcal{H} correspond à l'oscillateur harmonique, ce qui nous donne une expression explicite des éléments propres.

Lemme 1.18 (Éléments propres de \mathcal{H}). *Soit \tilde{r} la fonction (1.42) avec $A, B > 0$. Il existe une famille $(\lambda_i, \Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ dans $\mathbb{R} \times H_{loc}^2(\mathbb{R})$ telle que*

$$\begin{cases} -\Gamma_i''(z) - \tilde{r}(z)\Gamma_i(z) = \lambda_i\Gamma_i(z) & \forall z \in \mathbb{R}, \\ \|\Gamma_i\|_{L^2(\mathbb{R})} = 1. \end{cases} \quad (1.43)$$

De plus $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ est une base hilbertienne de $L^2(\mathbb{R})$, on a $\lambda_i = \lambda_0 + 2iA\sqrt{1 + B^2}$ et

$$\lambda_0 = A\sqrt{1 + B^2} - 1, \quad \Gamma_0(z) = Ce^{-\frac{1}{2}A\sqrt{1+B^2}z^2}, \quad (1.44)$$

où $C > 0$ est une constante de normalisation.

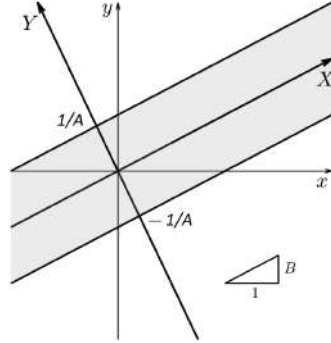


FIGURE 1.20 – Changement de coordonnées $(x, y) \rightarrow (X, Y)$. En gris, la zone où $r(y - Bx) \geq 0$.

Les éléments propres (dits principaux) λ_0, Γ_0 sont d'une importance cruciale. D'une part, la fonction Γ_0 aide notamment à construire des sous et sur-solutions, et fournit un "bon candidat" pour l'équilibre atteint en cas d'invasion (à constante multiplicative près). D'autre part, le signe de λ_0 permet de déterminer la survie ou l'extinction de la population. Nous détaillons ce dernier résultat ici pour éviter de le répéter dans les différents cas particuliers :

Proposition 1.19 (Extinction si $\lambda_0 > 0$ [6]). *On suppose que $\lambda_0 > 0$ et que n_0 est à support compact. Alors toute solution $n \geq 0$ de (1.37) s'éteint exponentiellement vite :*

$$\|n(t, \cdot, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} = O(e^{-\lambda_0 t}), \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

Ce résultat se montre relativement aisément : dans les nouvelles variables (1.39)–(1.40), v est une sous-solution d'un opérateur parabolique :

$$v_t - v_{XX} - v_{YY} - \tilde{r}(Y)v = -I(v)v \leq 0$$

tandis que pour tout $C > 0$, $\bar{v}(t, Y) := Ce^{-\lambda_0 t} \Gamma_0(Y)$ est une solution de ce même opérateur. Avec C suffisamment grand, on a aussi $v_0 \leq \bar{v}(0, \cdot)$, ce qui entraîne par le principe du maximum $v(t, X, Y) \leq \bar{v}(t, Y)$ pour tous t, X, Y . On conclut en remarquant que $\bar{v}(t, Y) = O(e^{-\lambda_0 t})$ uniformément en Y .

Le cas $\lambda_0 = 0$ mène également à l'extinction, mais à une vitesse plus faible qu'une exponentielle. La situation s'apparente alors à l'équation de la chaleur (1.8) où c'est la diffusion seule qui entraîne l'extinction.

Le cas $B = 0$ (pas de gradient environnemental)

Le modèle (1.37) dans le cas $B = 0$ a été étudié dans [29]. Nous verrons que, en quelque sorte, cette équation réalise un couplage entre, pour la variable y , le problème aux valeurs propres (1.43) et, pour les variables t et x , l'équation de Fisher–KPP

$$u_t = u_{xx} + (-\lambda_0)u(1 - u). \quad (1.45)$$

En particulier, les fronts auront une dynamique similaire à celle des fronts Fisher–KPP.

Nous commençons par présenter les résultats sur les états stationnaires et les fronts. Par front, on entend une solution bornée de (1.37) de la forme $\varphi = \varphi(x - ct, y)$ avec $c \geq 0$, qui vérifie

$$\liminf_{z \rightarrow -\infty} \varphi(z, \cdot) > 0, \quad \varphi > 0, \quad \lim_{z \rightarrow +\infty} \varphi(z, \cdot) \equiv 0. \quad (1.46)$$

Autrement dit, $z \mapsto \varphi(z, y)$ est front-like (1.20) uniformément en y . Ce front se propage à vitesse c en espace. On ne précise pas à quoi ressemble l'arrière du front car, en règle générale, il n'y a pas forcément unicité d'un état stationnaire positif : deux fronts peuvent ainsi connecter deux états différents à zéro.

Théorème 1.20 (États stationnaires et fronts si $B = 0$ [29]). *On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $B = 0$. Alors il existe un unique état stationnaire positif borné de (1.37). Il est donné par*

$$G(y) = k\Gamma_0(y), \quad k = \frac{-\lambda_0}{\int_{\mathbb{R}} \Gamma_0} > 0.$$

De plus, pour tout $c \geq c^* := 2\sqrt{-\lambda_0}$, il existe une solution bornée $\varphi_c = \varphi_c(x - ct, y)$ de (1.37) vérifiant (1.46), unique à translation près en la première variable. Pour tout $0 \leq c < c^*$ il n'existe aucune telle solution.

Enfin, pour $c \geq c^*$ on a $\lim_{z \rightarrow -\infty} \varphi_c(z, y) = G(y)$ uniformément en $y \in \mathbb{R}$.

En fait, on a même une expression explicite du front : $\varphi_c(z, y) = \psi_c(z)G(y)$, où ψ_c est un front de vitesse c solution de l'équation de Fisher–KPP (1.45). Le modèle (1.37) présente ainsi de grandes similitudes avec l'équation de Fisher–KPP : $G(y)$ joue le rôle de l'état d'équilibre $u \equiv 1$, et les fronts connectent cet état à zéro pour un demi-intervalle de vitesses admissibles. Le résultat suivant concerne le problème de Cauchy.

Théorème 1.21 (Vitesse d'invasion si $B = 0$ [29]). *On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $B = 0$. Soit n une solution de (1.37) avec $n_0 \geq 0, \neq 0$ régulière à support compact. Alors il y a invasion de l'état $G(y) : \lim_{t \rightarrow +\infty} n(t, x, y) = G(y)$ pour tous x, y . De plus, la vitesse d'invasion est c^* , au sens où*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left(\sup_{|x| \geq ct, y \in \mathbb{R}} n(t, x, y) \right) = 0 \quad \forall c > c^*,$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left(\sup_{|x| \leq ct, y \in \mathbb{R}} |n(t, x, y) - G(y)| \right) = 0 \quad \forall c < c^*.$$

A nouveau la situation est très similaire à l'équation de Fisher–KPP : une donnée initiale à support compact non triviale entraîne une invasion (Hair-Trigger Effect) à vitesse c^* . La preuve du Théorème 1.21 repose sur une décomposition de $u(t, x, y)$ sur la base des fonctions propres $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ (Lemme 1.18) :

$$u(t, x, y) = \sum_{i=0}^{+\infty} u_i(t, x) \Gamma_i(y).$$

En injectant cette expression dans (1.37) et en projetant sur Γ_i , on voit que chaque u_i est solution de

$$(u_i)_t = (u_i)_{xx} + u_i \left[-\lambda_i - \sum_{j=0}^{+\infty} u_j \int_{\mathbb{R}} \Gamma_j(y) dy \right], \quad (1.47)$$

ce qui permet de découpler la variable y des autres. On voit sur (1.47) que chaque coordonnée u_i est “en compétition” avec les autres, et au final c’est u_0 qui l’emporte, car sa fitness est $-\lambda_0 > -\lambda_i$ pour tout $i > 1$.

Le cas $B > 0$

Le modèle (1.37) avec $B > 0$ a été étudié dans [2, 6]. Ici, le changement de coordonnées (1.39)–(1.40) est essentiel. L’équation (1.41) dans le repère tourné est très proche de (1.37) avec $B = 0$, à l’exception du terme de compétition $I(v)$. Fondamentalement, ce nouveau terme de compétition ne changera pas la dynamique en fronts tirés, car $I(v)$ reste négligeable à l’avant du front. Ainsi, les résultats basés sur l’avant du front présenteront des similitudes avec ceux des Théorèmes 1.20 et 1.21. Cela inclut notamment la vitesse des fronts et la vitesse d’invasion. En revanche, on dispose de peu d’informations sur l’arrière du front (et notamment leur convergence vers un état stationnaire) : le terme $I(v)$ rend en effet l’analyse très complexe.

Lorsque $\lambda_0 < 0$, les auteurs de [6] montrent l’existence de fronts $\varphi_c = \varphi_c(X - ct, Y)$, qui se propagent donc dans la direction favorable $X \rightarrow +\infty$. Ces fronts existent si et seulement si la vitesse c satisfait $c \geq c^* := 2\sqrt{-\lambda_0}$. La preuve s’appuie sur un argument de degré topologique. On ne dispose plus d’une expression explicite du front car, contrairement au cas $B = 0$, le terme de compétition $I(v)$ ne permet plus de séparer les variables X et Y lorsque $B > 0$.

La question de la vitesse d’invasion a été étudiée dans [2], où les auteurs ont plus généralement considéré un trait optimal qui varie au cours du temps : $y_{opt} = B(x - st)$ avec $s > 0$, pour modéliser par exemple un réchauffement climatique de vitesse s . Étant donné qu’on ne sait pas à quoi ressemble l’état stationnaire vers lequel converge la solution, on ne peut pas caractériser la vitesse d’invasion comme au Théorème 1.21. Pour ce faire, on introduit les ensembles suivants, pour $\mu > 0$:

$$E_\mu^n(t) := \{x \in \mathbb{R} \mid N(t, x) = \mu\}, \quad N(t, x) := \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy. \quad (1.48)$$

Autrement dit, ce sont les ensembles de niveau μ de la population totale en (t, x) , indépendamment du trait y , qui est donc donnée par $N(t, x)$.

Théorème 1.22 (Vitesse d’invasion [2]). *On suppose $\lambda_0 < 0$ et $n_0 \not\equiv 0$ à support compact. Alors*

$$\exists \beta > 0, \forall \mu \in (0, \beta), \quad E_\mu^n(t) \sim \omega^* t, \quad \omega^* := 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}.$$

L’expression $E_\mu^n(t) \sim \omega^* t$ a la même signification qu’à l’Exemple 1.12. Autrement dit, les niveaux μ assez petits se propagent à la vitesse ω^* . Pour les niveaux μ plus élevés, on ne peut rien dire car cela se situe à l’arrière du front.

On remarque que $\omega^* = (1 + B^2)^{-1/2}c^*$: cela vient du fait que la vitesse c^* des fronts correspond à la vitesse de propagation dans la direction $X \rightarrow +\infty$. Or, biologiquement, c'est la vitesse de propagation *en espace*, donc dans la direction $x \rightarrow +\infty$, qui nous intéresse. Ces deux vitesses sont proportionnelles, et c'est de là que vient le facteur $(1 + B^2)^{-1/2}$. La vitesse d'invasion est donc la même que celle du front critique.

Déterminer l'état stationnaire vers lequel converge n est encore un problème ouvert, mais on peut en donner une conjecture : on remarque que

$$G(Y) := k\Gamma_0(Y), \quad k = \frac{-\lambda_0}{\int_{\mathbb{R}} \Gamma_0} > 0, \quad (1.49)$$

est un état stationnaire de (1.37), tout comme pour le cas $B = 0$. De plus, on observe numériquement que $v(t, X, Y) \rightarrow G(Y)$ quand $t \rightarrow +\infty$, cf Figure 1.21. Il semble donc naturel de supposer que $G(Y)$ est cet état d'équilibre atteint après invasion.

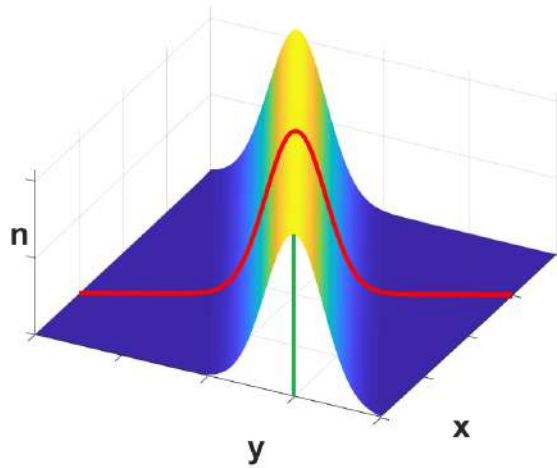


FIGURE 1.21 – Comportement asymptotique de la solution numérique $n(t, x, y)$ de (1.37) avec n_0 à support compact. En rouge, la fonction $G(Y)$. En vert, le trait optimal $y = Bx$.

On observe également sur la Figure 1.21 que la population reste concentrée autour du trait optimal $y = Bx$ après invasion. En fait, on peut même montrer [2] le contrôle $n(t, x, y) \leq Ce^{-\kappa|y-Bx|}$ avec $C, \kappa > 0$.

1.3 Travaux effectués au cours de la thèse

1.3.1 Résumé du Chapitre 2 : Invasion accélérée dans un modèle d'écologie évolutive

Ce travail, écrit seul, a donné lieu à une publication dans *Journal of Differential Equations* [123].

Motivations et objectifs

On considère une densité de population $n(t, x, y)$ structurée en temps $t > 0$, espace $x \in \mathbb{R}$ et trait $y \in \mathbb{R}$:

$$\begin{cases} n_t = n_{xx} + n_{yy} + n [1 - A^2(y - Bx)^2 - \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy'] , \\ n(0, x, y) = n_0(x, y) \geq 0, \end{cases} \quad (1.50)$$

avec $A, B > 0$. Avant d'exposer l'objet de ce travail, il convient de rappeler quelques résultats de la sous-section 1.2 :

- Pour le modèle (1.50), à condition que $\lambda_0 < 0$, où $\lambda_0 = A\sqrt{1+B^2} - 1$, toute donnée initiale $n_0 \not\equiv 0$ entraîne la survie de la population et son invasion. De plus, si n_0 est à support compact, alors cette invasion se produit à vitesse $\omega^* = 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}$ (Théorème 1.22).
- Parallèlement, pour l'équation de Fisher–KPP (1.19), lorsque la donnée initiale $u_0 = u_0(x)$ admet une queue lourde en $+\infty$ (Définition 1.9), la solution se propage en *accélération*, et on dispose d'estimations précises sur la position des ensembles de niveau de u (Théorème 1.11).

Enfin, la Remarque 1.17 souligne que le modèle (1.50) avec $\lambda_0 < 0$ est en fait une généralisation de l'équation de Fisher–KPP (1.19) à un cadre d'écologie évolutive avec gradient environnemental. Ceci amène naturellement à se poser la question suivante : est-il possible de généraliser le résultat d'accélération de l'équation de Fisher–KPP (1.19) au modèle (1.37) ? Le problème est ainsi double :

- A) Trouver une condition de “queue lourde” sur n_0 qui entraîne une accélération de la solution de (1.50). On souhaite bien entendu trouver la condition la plus générale possible.
- B) En supposant cette condition satisfaite, obtenir une estimation de la position asymptotique des ensembles de niveau de la solution, dans l'esprit du Théorème 1.11.

Note. Dans le Chapitre 2, une convention différente a été prise : la pression de sélection A^2 de (1.50) est dénotée par A dans le Chapitre 2. De plus, Γ_0 a été normalisé selon $\|\Gamma_0\|_\infty = 1$, ce qui permet de prendre $C = 1$ dans (1.44).

Enfin, mentionnons que nos résultats sont encore valides pour un terme de sélection ou un terme de compétition plus généraux : la Remarque 1.16 est également valide ici.

La condition de queue lourde en 2D

L'étape A) n'est pas triviale dans la mesure où la notion de queue lourde pour les fonctions d'une variable (comme u_0) n'a aucune généralisation immédiate pour les fonctions de deux variables (comme n_0). On pourrait imposer une queue lourde dans toutes les directions en supposant que $n_0(x, y) \geq q \left(\sqrt{x^2 + y^2} \right)$, où $q: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ admet une queue lourde. Cette condition s'avère beaucoup trop restrictive. Notre premier résultat met en jeu une condition nettement plus fine :

Hypothèse 1.23 (Condition de queue lourde 2D). *On rappelle que les nouvelles coordonnées (X, Y) sont données par (1.40). On suppose que la donnée initiale $v_0(X, Y) = n_0(x, y) \geq 0$ vérifie*

$$v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(Y), \quad (1.51)$$

où $\sigma_- < \sigma_+$ et $\underline{u}_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ est supposée front-like (1.20) avec une queue lourde (Définition 1.9) dans la direction $+\infty$.

Par ailleurs, on suppose que $v_0(X, Y) \leq C_0 e^{-\kappa_0 |Y|}$.

La dernière condition sert, entre autres, à assurer l'intégrabilité de v et à dériver un contrôle similaire sur ses queues en $Y \rightarrow \pm\infty$. La Figure 1.22 illustre la condition (1.51). On notera que la bande peut être choisie aussi étroite et aussi éloignée du trait optimal $Y = 0$ qu'on le souhaite. Afin de pouvoir quantifier la vitesse de propagation, on rappelle la définition (1.48) de $E_\mu^n(t)$ pour tout $\mu > 0$. Notre second résultat est le suivant.

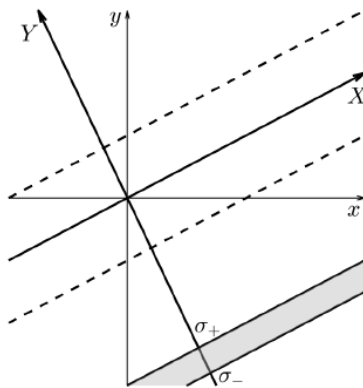


FIGURE 1.22 – En gris, la bande $Y \in [\sigma_-, \sigma_+]$ où la donnée initiale v_0 doit être supérieure à une queue lourde dans la direction $X \rightarrow +\infty$. En pointillés, la zone où $1 - A^2(y - Bx)^2 > 0$.

Théorème 1.24 (Une queue lourde initiale entraîne l'accélération). *On suppose $\lambda_0 < 0$. Soit $n \geq 0$ une solution globale de (1.50), avec une donnée initiale n_0 qui vérifie l'Hypothèse 1.23. Alors il existe $\beta > 0$ tel que pour tout $\mu \in (0, \beta)$, on a*

$$\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \rightarrow +\infty, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

La vitesse des ensembles de faible niveau est donc une fonction sur-linéaire du temps : il y a bien accélération de la propagation. On ne peut typiquement pas obtenir d'information sur les ensembles de niveau plus élevés, à cause du terme de compétition non-local. Notons qu'il suffit que la donnée initiale présente une queue lourde sur une bande parallèle à la direction $X \rightarrow +\infty$ pour avoir accélération, peu importe la position ou la largeur (non triviale) de cette bande.

La preuve du Théorème 1.24 repose sur la construction de sous-solutions. Comme cette preuve est assez similaire à celle du Théorème 1.25 ci-dessous, nous ne la commenterons pas ici.

Position des ensembles de niveau

L'étape B) est également ardue : comparé à l'équation de Fisher–KPP, le modèle (1.50) présente, outre la dimension y supplémentaire, un terme non-local qui rend inapplicable le principe de comparaison.

Pour $R > 0$, on notera $(\lambda_0^R, \Gamma_0^R)$ les éléments propres principaux associés au problème (1.43) sur le domaine $Y \in [-R, R]$, au lieu de $Y \in \mathbb{R}$. On peut montrer que $\lambda_0^R \searrow \lambda_0$ quand $R \rightarrow +\infty$ [28]. Nous présentons maintenant notre second résultat (sous une version plus simple pour la clarté du propos) :

Théorème 1.25 (Estimation de $E_\mu^n(t)$ si queue lourde initiale). *On suppose que $\lambda_0 < 0$. Soit $n \geq 0$ une solution globale de (1.50), avec une donnée initiale n_0 qui vérifie l'Hypothèse 1.23. Soit $R > 0$ assez grand pour que $\lambda_0^R < 0$.*

Sous certaines hypothèses supplémentaires sur \underline{u}_0 (régularité, décroissance à l'infini, etc.), il existe $\beta > 0$ tel que pour tous $\mu \in (0, \beta)$ et $\varepsilon \in (0, -\lambda_0^R)$, il existe $T_{\mu, \varepsilon} > 0$ tel que

$$\min E_\mu^n(t) \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right) \quad \forall t \geq T_{\mu, \varepsilon}. \quad (1.52)$$

Sous d'autres hypothèses sur n_0 , on peut également établir une borne supérieure similaire pour $\max E_\mu^n(t)$. Toutefois, la preuve de la borne supérieure est plus simple. En effet, après la rotation des coordonnées (1.39)–(1.40), on voit que v est sous-solution de l'opérateur $v \mapsto v_t - v_{XX} - v_{YY} - \tilde{r}(Y)v$. Cet opérateur n'ayant plus de terme non-local, on peut appliquer le principe de comparaison et en déduire la borne avec une sur-solution adéquate.

La preuve de la borne inférieure (1.52) est plus compliquée. Supposons dans un premier temps que $[-R, R] \subset [\sigma_-, \sigma_+]$, où l'on rappelle que $[\sigma_-, \sigma_+]$ représente la position en Y de la bande dans l'Hypothèse 1.23. Tout d'abord, on majore le terme de compétition non-local en utilisant une version affinée de l'inégalité de Harnack parabolique démontrée dans [2]. On montre ensuite par le principe de comparaison que $v(t, X, Y) \geq \underline{w}(t, X, Y) := \rho u(t, X) \Gamma_0^R(Y)$ avec $\rho > 0$ assez petit, et u la solution de l'équation de Fisher–KPP de donnée initiale \underline{u}_0 . On conclut alors avec le résultat d'accélération de [95] appliqué à u . Si à présent $[-R, R] \not\subset [\sigma_-, \sigma_+]$, une majoration plus grossière du terme non-local permet de construire une sous-solution intermédiaire $\underline{v}(t, X, Y)$ sur $t \in [0, 1]$, telle que $\underline{v}(1, X, Y) \geq \rho \underline{u}_0(X) \Gamma_0^R(Y)$, et on est ramené au cas précédent, avec un décalage en temps.

Ainsi, si $\underline{u}_0(x) \underset{+\infty}{\sim} x^{-\alpha}$, on obtient $E_\mu^n(t) \gtrsim e^{\frac{1}{\alpha}(-\lambda_0^R - \varepsilon)t}$ pour t assez grand, c'est-à-dire que les ensembles de faible niveau se propagent à vitesse (au moins) exponentielle. Lorsque R augmente, on a $\lambda_0^R \searrow \lambda_0$ et la borne inférieure devient donc meilleure. Toutefois, on a également $\beta = \beta(R) \searrow 0$, et donc cette borne s'applique à des niveaux μ de plus en plus bas. Il y a donc un compromis à trouver entre précision et généralité de l'estimation.

Enfin, le facteur $(1+B^2)^{-1/2}$ vient du fait qu'on s'intéresse à la propagation dans la direction $x \rightarrow +\infty$ et non $X \rightarrow +\infty$. Nous renvoyons aux commentaires du Théorème 1.22 pour de plus amples détails.

Importance de la direction de la queue lourde initiale

Les résultats précédents montrent qu'il y a accélération de la propagation si la donnée initiale admet une queue lourde dans la direction $X = \frac{x+By}{\sqrt{1+B^2}} \rightarrow +\infty$. Une question naturelle est d'étudier le cas où la queue lourde est dirigée selon une autre direction, par exemple

$$X' = \frac{x+B'y}{\sqrt{1+B'^2}} \rightarrow +\infty, \quad B' \neq B.$$

Pour plus de clarté, on considère ci-dessous le cas $B' = 0$, donc une queue dans la direction $x \rightarrow +\infty$. Cependant, le résultat reste valide pour tout $B' \neq B$.

Théorème 1.26 (Une queue lourde “mal orientée” empêche l'accélération). *On suppose que $\lambda_0 < 0$ et qu'il existe $\sigma_- < \sigma_+$ et $C > 0$ tels que*

$$0 \leq n_0(x, y) \leq C \mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(y). \quad (1.53)$$

Alors la solution n se propage à vitesse $\omega^* = 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}$.

On notera que la condition (1.53) inclut la possibilité de queues “constantes”, donc extrêmement lourdes. Malgré cela, la vitesse de propagation est identique au cas où n_0 est à support compact, cf Théorème 1.22, car la queue initiale est dirigée vers $x \rightarrow +\infty$ au lieu de la direction favorable $X \rightarrow +\infty$. Ainsi, pour qu'une accélération de la propagation ait lieu, l'orientation de la queue lourde dans la direction favorable $y = Bx$ est essentielle.

La preuve du Théorème 1.26 repose sur une borne supérieure de $\max E_\mu^n(t)$ pour les petits niveaux μ . On s'inspire de la preuve du Théorème 1.22 pour construire une sur-solution ψ qui se propage à vitesse ω^* . Toutefois, à cause de la condition (1.53), il est nécessaire de considérer une sur-solution $\bar{n} = \psi + \varphi$ où $\varphi(0, \cdot, \cdot) \geq n_0$ et $\|\varphi(t, \cdot, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$. Bien que φ ne soit pas une sur-solution, un découpage précis de \mathbb{R}^2 permet de montrer que \bar{n} l'est et de conclure.

Interprétation biologique : le paradoxe de Reid

Depuis la fin de la dernière ère glaciaire, il y a environ 11 000 ans, les végétaux ont peu à peu recolonisé le nord du continent européen. Cependant, les premiers calculs effectués par Reid en 1899 et confirmés par Skellam [132] en 1951 suggéraient que cette recolonisation aurait dû prendre au moins un million d'années. Il s'agit du paradoxe de Reid. Deux approches récentes ont été envisagées pour corriger le modèle (local) de Skellam et aboutir à une vitesse théorique plus proche des observations :

- En 1998, Clarke et ses collaborateurs [57, 58] ont considéré une diffusion non-locale : la vitesse d'invasion plus élevée serait due à la présence d'évènements rares de dispersion de graines sur des longue distances, notamment par des animaux. Pour des résultats mathématiques, on renvoie à Garnier [83].
- En 2010, Hamel et Roques [95] ont montré qu'une invasion accélérée peut se produire pour l'équation de Fisher–KPP (1.16) avec une donnée initiale à queue lourde (Théorème 1.10). Une queue lourde initiale s'expliquerait

par l'existence de micro-refuges qui ont permis à des arbres ou des graines de subsister plus au Nord que prévu à la fin de l'ère glaciaire. Nous renvoyons à [127] pour une comparaison entre cette approche et la précédente.

Notre résultat d'accélération (Théorème 1.24) s'inscrit dans la continuité de cette dernière approche. En effet, le modèle (1.50) constitue une généralisation de l'équation de Fisher–KPP dans un cadre évolutif, où y serait un trait lié à la résistance à la température.

Une perspective pour justifier théoriquement l'existence d'une queue lourde initiale est la suivante : on remplace la pente du gradient B par la fonction

$$B(t) = B_0 + B_1 \mathbf{1}_{[0, T]}(t),$$

avec $B_0, B_1, T > 0$. Autrement dit, pendant une durée T correspondant à l'ère glaciaire, la pente du gradient de température devient $B_0 + B_1 \gg B_0$. On suppose B_0 suffisamment petit pour que $\lambda_0(B_0) < 0$, de sorte que pour $t < 0$, donc avant l'ère glaciaire, il y a eu survie et invasion de la population, qui s'est stabilisée à "l'état stationnaire" suivant pour $t = 0$:

$$v_0(X, Y) = k \Gamma_0(Y), \quad k = \frac{-\lambda_0(B_0)}{\int_{\mathbb{R}} \Gamma_0}.$$

Pour $t \in [0, T]$, on aura typiquement $\lambda_0(B_0 + B_1) \gg 0$, et donc la population diminue à vitesse exponentielle en temps (Proposition 1.19). Cependant, nous conjecturons qu'à $t = T$, lorsque les conditions sont de nouveau favorables, la population a réussi à maintenir une queue lourde dans la direction du trait optimal $X \rightarrow +\infty$, ce qui fait accélérer l'invasion de la solution pour $t > T$. Cela permettrait de conforter l'hypothèse d'apparition de micro-refuges, dans un contexte évolutif.

1.3.2 Résumé du Chapitre 3 : Population affrontant un gradient environnemental non-linéaire – états stationnaires et fronts pulsatoires

Ce travail, effectué en collaboration avec Matthieu Alfaro, a été soumis [10].

Motivations

Dans ce chapitre, on considère une population $u(t, x, y)$ structurée en temps $t > 0$, espace $x \in \mathbb{R}$ et trait $y \in \mathbb{R}$, qui vérifie l'équation de réaction-diffusion suivante :

$$u_t = u_{xx} + u_{yy} + u \left(1 - A^2 (y - y_{opt}(x))^2 - \int_{\mathbb{R}} u(t, x, y') dy' \right), \quad (1.54)$$

avec $A > 0$. Il s'agit d'un modèle d'écologie évolutive avec gradient environnemental, i.e. le trait optimal pour la survie dépend de la position : $y_{opt} = y_{opt}(x)$. Lorsque $y_{opt}(x) = Bx$, donc un gradient *linéaire*, on retrouve le modèle (1.37), que nous avons déjà extensivement décrit. Dans ce cadre, nous avons notamment exposé des résultats d'extinction, de survie, et d'invasion, ainsi que l'existence d'états stationnaires et de fronts.

L'objectif est d'étudier le problème (1.54) pour un gradient environnemental *non-linéaire*. L'apport sur le plan biologique est évident, car on peut trouver de

nombreux exemples de gradients non linéaires dans la nature. Pourtant, sous cette hypothèse et à notre connaissance, aucun résultat mathématique significatif n'a encore été obtenu. On peut citer trois raisons : la non-linéarité de y_{opt} empêche de se ramener à un problème aux valeurs propres sous-jacent ; pour certains profils y_{opt} , on soupçonne qu'il puisse y avoir survie sans invasion ; enfin, on s'attend à ce que des effets de courbure de $y_{opt}(x)$ influent sur l'éventuelle dynamique de propagation.

Ce chapitre constitue une première étape vers la compréhension du modèle (1.54). Pour ce faire, nous utilisons une approche perturbative, en supposant

$$y_{opt}(x) = \varepsilon\theta(x), \quad (1.55)$$

avec $0 \leq |\varepsilon| \ll 1$ et $\theta \in C_b(\mathbb{R})$. Nous cherchons à construire des états stationnaires et des fronts pour (1.54)–(1.55) avec $\varepsilon \neq 0$. Lorsque $\varepsilon = 0$, on connaît un état stationnaire non trivial et des fronts progressifs (cf Théorème 1.20). Notre stratégie consiste donc à en construire des versions “perturbées” lorsque $\varepsilon \neq 0$. On pourra alors obtenir des interprétations biologiques à partir de leur développement asymptotique en ε , qui par ailleurs peut donner une intuition de la situation dans un cadre non perturbatif.

Construction d'états stationnaires

Notre premier résultat concerne l'existence d'états stationnaires non triviaux $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ de (1.54)–(1.55). On rappelle que lorsque $\varepsilon = 0$, il existe un unique état stationnaire strictement positif si et seulement si $\lambda_0 = A - 1 < 0$, et alors cet état est donné par la Gaussienne (Théorème 1.20) :

$$n^0(y) := -\lambda_0 \sqrt{\frac{A}{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}Ay^2} > 0. \quad (1.56)$$

Remarque 1.27 (CNS de survie). On rappelle que, pour (1.54), la population survit si et seulement si $\lambda_0 < 0$, ce qui équivaut à $A < 1$. Lorsque la pression de sélection A tend vers zéro, la survie est “facile”, ce qu'on voit en remarquant que

$$\int_{\mathbb{R}} n^0(y) dy = -\lambda_0 \nearrow 1, \quad \text{quand } A \rightarrow 0,$$

i.e. après invasion, la population totale à la position x est décroissante en A .

Théorème 1.28 (Construction d'états stationnaires). *On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $\theta \in C_b(\mathbb{R})$. Alors il existe un espace normé $Y \subsetneq C_b^2(\mathbb{R}^2)$ et $\varepsilon_0 > 0$ tel que pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_0$,*

il existe un unique $n^\varepsilon \in Y$ qui satisfait (1.54)–(1.55),

et on dispose du développement asymptotique suivant

$$n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + \varepsilon n^1(x, y) + o(\varepsilon) \quad \text{dans } Y, \quad \text{quand } \varepsilon \rightarrow 0, \quad (1.57)$$

où

$$n^1(x, y) := A(\rho_A * \theta)(x) y n^0(y), \quad \rho_A(z) := \frac{1}{2} \sqrt{2A} e^{-\sqrt{2A}|z|}. \quad (1.58)$$

L'espace Y est donné par (3.29), et est muni de la norme (3.31). Cet espace et cette norme dépendent en fait d'une constante β , qui doit être prise supérieure strictement à $\frac{13}{4}$ pour que le Théorème 1.28 soit valide. Toutefois, la valeur de β n'impose aucune condition particulière sur θ , mais influe sur ε_0 et sur la solution n^ε ainsi construite.

La preuve du Théorème 1.28 repose sur une application rigoureuse du théorème des fonctions implicites, dans des espaces de fonctions assez complexes. Le développement (1.57) peut se poursuivre jusqu'à tout ordre, mais l'ordre 1 sera suffisant pour en faire une interprétation biologique, que nous exposons au paragraphe suivant.

Le théorème qui suit nous dit que certaines conditions supplémentaires sur θ se transmettent à la fonction $x \mapsto n^\varepsilon(x, y)$ ainsi construite. On considère trois cas $\theta \in C_b^m(\mathbb{R})$, θ périodique et $\theta \in C_0(\mathbb{R})$, i.e. la perturbation du trait optimal est "localisée". Pour les deux derniers cas, on assure également la positivité et un contrôle des queues en y de n^ε .

Théorème 1.29 (Transfert de propriétés de θ à n^ε). *Sous les hypothèses du Théorème 1.28,*

- si θ est dans $C_b^m(\mathbb{R})$ avec $m \in \mathbb{N}$, alors $n^\varepsilon \in C_b^{m+2}(\mathbb{R})$.
- si θ est L -périodique avec $L > 0$, alors n^ε est L -périodique en x .
- si $\theta(x) \rightarrow 0$ quand $|x| \rightarrow +\infty$, alors $n^\varepsilon(x, y) \rightarrow n^0(y)$ quand $|x| \rightarrow +\infty$, uniformément en $y \in \mathbb{R}$.

Enfin, dans les deux derniers cas, en réduisant ε_0 si besoin, on a

$$\forall a > 0, \exists C > 0, \forall |\varepsilon| < \varepsilon_0, \quad 0 < n^\varepsilon(x, y) \leq Ce^{-a|y|}, \quad \text{sur } \mathbb{R}^2. \quad (1.59)$$

La positivité dans (1.59) repose sur un argument *a posteriori*. Il repose sur l'observation que, si par l'absurde $\inf_{\mathbb{R}^2} n^\varepsilon < 0$, alors (quitte à réduire ε_0), le minimum est atteint dans un compact de taille indépendant de ε . On en déduit une contradiction car $\|n^\varepsilon - n^0\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \rightarrow 0$ quand $\varepsilon \rightarrow 0$. La "compacité en y " vient de l'équation vérifiée par n^ε , à travers le terme de sélection $1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2$. La "compacité en x " vient, selon l'hypothèse sur θ , de la périodicité de $x \rightarrow n^\varepsilon(x, y)$ ou le fait que $n^\varepsilon(x, y) \rightarrow n^0(y)$ quand $|x| \rightarrow +\infty$, uniformément en $y \in \mathbb{R}$.

La stricte positivité et le contrôle des queues de (1.59) résultent ensuite du principe de comparaison.

Interprétation biologique de (1.57)–(1.58)

Sous les hypothèses du Théorème 1.28, (1.57)–(1.58) nous donne des informations sur la déformation de l'état stationnaire n^0 , à l'ordre 1 en ε :

$$n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) \left(1 + \varepsilon \underbrace{A(\rho_\alpha * \theta)(x)}_{=: D(x)} y + o(\varepsilon) \right), \quad \rho_\alpha(z) := \frac{1}{2} \alpha e^{-\alpha|z|},$$

où $\alpha := \sqrt{2A}$. Le développement ci-dessus n'est pas uniforme en $y \in \mathbb{R}$, et n'est donc valide que pour $y \approx 0$. L'erreur relative entre n^ε et n^0 est donc, à l'ordre 1, proportionnelle à un terme $D(x)$, que nous appellerons *déformation*. La déformation est ainsi proportionnelle à la convolution entre le trait optimal

$y_{opt}(x) = \varepsilon\theta(x)$ et le noyau exponentiel ρ_α . Elle est donc maximale en les points x qui maximisent où minimisent cette convolution.

Cette remarque vaut également pour l'erreur absolue

$$n^\varepsilon(x, y) - n^0(y) = \varepsilon\bar{D}(x, y) + o(\varepsilon), \quad \bar{D}(x, y) := D(x)y n^0(y),$$

où cette fois le développement est uniforme en y . On remarque que, à x fixé, $\bar{D}(x, y)$ atteint ses bornes en $y = \pm y_A := \pm A^{-1/2}$: cette valeur ne dépend ni de θ , ni de ε . Nous illustrons ces résultats avec des simulations numériques. Tout d'abord, on considère $\theta(x) = \sin(2\pi x)$, cf Figure 1.23. On vérifie que les extrema de l'erreur absolue numérique se produisent bien autour de $y = \pm y_A$, qui est très supérieur au trait optimal $|y_{opt}(x)| \leq |\varepsilon|$. Cependant, si on regarde (au lieu de l'erreur absolue) l'état stationnaire $n^\varepsilon(x, y)$, on observe numériquement qu'il atteint un maximum en un point proche de $y = 0$ pour $|\varepsilon|$ assez petit.

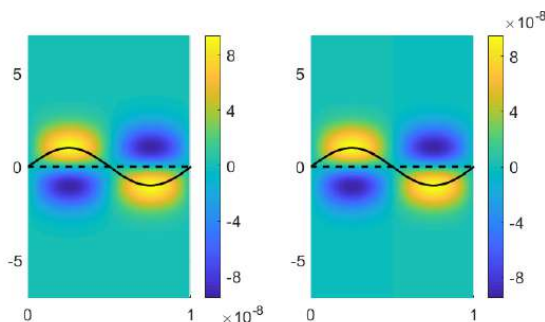


FIGURE 1.23 – A gauche, l'erreur absolue $n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, où n^ε est déterminée numériquement. A droite, l'erreur absolue théorique à l'ordre un $\varepsilon\bar{D}(x, y)$. En noir, la fonction $\theta(x) = \sin(2\pi x)$. En pointillés noirs, le trait optimal $y_{opt}(x) = \varepsilon\theta(x)$. Ici $A = 0.9$ et $\varepsilon = 10^{-4}$.

On considère également un profil 1-périodique θ défini par

$$\theta(x) = \theta_a(x) := \begin{cases} +1 & \text{si } x \in (0, \frac{a}{2}) \cup (1 - \frac{a}{2}, 1), \\ -1 & \text{si } x \in (\frac{a}{2}, 1 - \frac{a}{2}), \end{cases} \quad (1.60)$$

avec $0 < a < 1$. Autrement dit, le trait optimal $y_{opt}(x)$ ne prend que les valeurs $\pm\varepsilon$ et le paramètre a détermine l'asymétrie de la perturbation. En effet, au cours d'une période, on a $y_{opt}(x) = +\varepsilon$ (resp. $y_{opt}(x) = -\varepsilon$) avec une proportion a (resp. $1 - a$). Bien que $\theta_a \notin C_b(\mathbb{R})$, on peut néanmoins considérer des fonctions lisses dont le profil est très proche, de sorte que cela n'a pas d'importance dans le cadre de cette discussion. Les résultats sont donnés par la Figure 1.24. Si $a = 0.5$, l'état stationnaire est déformé de manière symétrique. Si $a = 0.52$, alors $D(0.5) \approx 0$ et donc la déformation est faible autour de $x = 0.5$, pour tous les traits y . Enfin si $a = 0.8$, la déformation devient similaire au cas $\theta \equiv 1$: la population ne retire que peu d'avantage à "investir" dans un trait négatif, même autour de $x = 0.5$.

Enfin, on considère une fonction θ particulière :

$$\theta(x) = \sin\left(\frac{x}{\ell}\right) \Rightarrow D(x) = C_{A,\ell}\theta(x), \quad C_{A,\ell} := \frac{2\ell^2 A^2}{2\ell^2 A + 1} \in (0, 1).$$

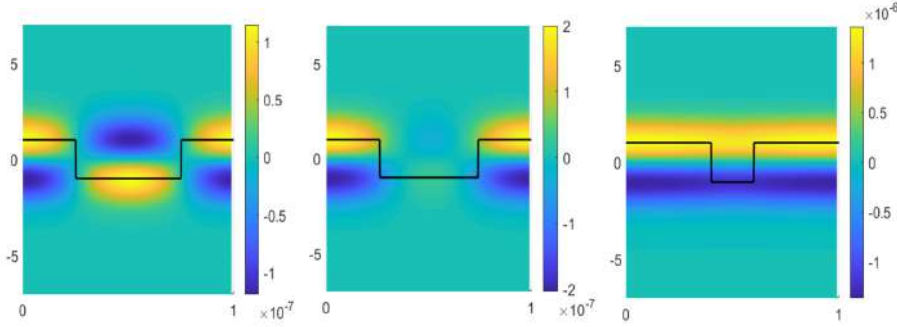


FIGURE 1.24 – L’erreur absolue $n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, où n^ε est déterminée numériquement. En noir la fonction $\theta = \theta_a$ donnée par (1.60). A gauche pour le cas “équilibré” $a = 0.5$, au milieu pour le cas intermédiaire $a = 0.52$, et à droite pour le cas “déséquilibré” $a = 0.8$. La formule théorique $\varepsilon \bar{D}(x, y)$ donne des résultats similaires. Ici $A = 0.9$ et $\varepsilon = 10^{-4}$.

De cette formule pour $C_{A,\ell}$, on déduit des conséquences sur quatre cas limites :

- $A \rightarrow 0 \Rightarrow C_{A,\ell} \rightarrow 0$: si la survie est facile (cf Remarque 1.27), alors la déformation est faible. La population souffre peu du gradient environnemental.
- $A \rightarrow 1 \Rightarrow C_{A,\ell} \nearrow c_\ell := \frac{2\ell^2}{2\ell^2+1}$: si la survie est difficile, la déformation est importante. La population subit pleinement le gradient environnemental.
- $\ell \rightarrow 0 \Rightarrow C_{A,\ell} \rightarrow 0$: si l’environnement est très “oscillant”, la déformation est faible. La population a plus intérêt à rester proche du trait $y = 0$ plutôt que de chercher à suivre le trait optimal.
- $\ell \rightarrow +\infty \Rightarrow C_{A,\ell} \nearrow A$: si l’environnement varie très lentement, la déformation est proportionnelle à la difficulté de survie.

Construction de fronts pulsatoires

Rappelons que l’équation de Fisher–KPP (pour $\lambda_0 < 0$)

$$v_t = v_{xx} + (-\lambda_0)v(1 - v),$$

admet un front (c_0, U) solution pour toute vitesse $c_0 \geq c_0^* := 2\sqrt{-\lambda_0} > 0$. De plus, nous avons vu au Théorème 1.20 que

$$u^0(x - c_0 t, y) := U(x - c_0 t)n^0(y)$$

est un front solution de (1.54) quand $\varepsilon = 0$ (unique à translation près). Notre dernier résultat concerne la construction d’une perturbation de ce front lorsque $\varepsilon \neq 0$. Lorsque $\varepsilon \neq 0$, le terme de réaction dépend de x à travers $y_{opt} = y_{opt}(x)$: on suppose alors θ périodique, pour construire des fronts pulsatoires $u^\varepsilon = u^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y)$. Ici, la définition d’un front pulsatoire avec une troisième variable est très similaire à la Définition 1.14 usuelle, la variable y ne jouera qu’un rôle limité. Dans la suite, on pose $L > 0$ et

$$C_{per}^L(\mathbb{R}) := \{g \in C^0(\mathbb{R}) \mid \forall x, g(x + L) = g(x)\}.$$

Théorème 1.30 (Construction de fronts pulsatoires). *On suppose que $\lambda_0 < 0$ et $\theta \in C^{k,\delta}(\mathbb{R}) \cap C_{per}^L(\mathbb{R})$ avec $k + \delta > 3 + \frac{1}{2}$ et $L > 0$. Soient $c_0 \geq c_0^* := 2\sqrt{-\lambda_0} > 0$ et n^ε l'état stationnaire L -périodique obtenu par le Théorème 1.29.*

Alors il existe $\varepsilon_0 > 0$ tel que pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, il existe un front (pulsatoire) $u^\varepsilon = u^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y)$ tel que u^ε est solution de (1.54), et

$$\begin{cases} x \mapsto u^\varepsilon(z, x, y) \in C_{per}^L(\mathbb{R}) & \text{pour tous } z, y \in \mathbb{R}, \\ u^\varepsilon(-\infty, x, y) = n^\varepsilon(x, y) & \text{uniformément en } x, y \in \mathbb{R}, \\ u^\varepsilon(+\infty, x, y) = 0 & \text{uniformément en } x, y \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (1.61)$$

De plus, il existe $b > 0$ tel que, quand $\varepsilon \rightarrow 0$, on a $c_\varepsilon = c_0 + o(\varepsilon)$ et

$$\sup_{z, x, y \in \mathbb{R}^3} \left| (1 + y^2) e^{b|z|} (u^\varepsilon(z, x, y) - U(z) n^\varepsilon(x, y)) \right| \rightarrow 0. \quad (1.62)$$

La difficulté principale de la preuve réside dans le fait que l'opérateur \mathcal{F} sous-jacent des fronts pulsatoires est dégénéré. Cela a nécessité de le régulariser en \mathcal{F}_μ avec un paramètre $0 < \mu \ll 1$, qui nous permet d'appliquer le théorème des fonctions implicites (avec des espaces de fonctions plus complexes encore que ceux du Théorème 1.28). On obtient ainsi une suite de fronts pulsatoires $(c_{\varepsilon, \mu}, u^{\varepsilon, \mu})$, pour tout $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0(\mu)$. La dernière étape consiste à montrer la convergence vers $(c_\varepsilon, u^\varepsilon)$ quand $\mu \rightarrow 0$, tout en assurant que $\varepsilon_0(\mu) \not\rightarrow 0$. Cela n'est pas trivial, car l'opérateur \mathcal{F}_μ , ainsi que sa différentielle \mathcal{L}_μ , sont dégénérés et non bornés quand $\mu \rightarrow 0$. Cependant, un choix adapté de la régularisation permet d'assurer que $(\mathcal{L}_\mu)^{-1}$ et $\mathcal{F}_\mu - \mathcal{L}_\mu$ sont bornés et non dégénérés, ce qui suffit pour conclure.

La relation $c_\varepsilon = c_0 + o(\varepsilon)$ montre en particulier qu'au premier ordre en ε , la vitesse du front ne varie pas. C'est assez naturel : si on avait $c_\varepsilon = c_0 + c_1 \varepsilon + o(\varepsilon)$ avec $c_1 \neq 0$, alors la vitesse c_ε serait modifiée en changeant le signe de ε , ou de manière équivalente en changeant le signe de θ . Or, il est peu vraisemblable que cette dernière opération change la vitesse c_ε , par symétrie. L'intuition nous dit aussi qu'à l'ordre 2, on doit avoir $c_\varepsilon = c_0 + c_2 \varepsilon^2$ avec $c_2 < 0$, afin d'assurer que $c_\varepsilon < c_0$: on s'attend effectivement à ce que la présence d'un gradient ralentisse la propagation des fronts.

On notera que (1.62) est une majoration de $|u^\varepsilon - U n^\varepsilon|$ et non de $|u^\varepsilon - u^0|$. En effet, notre preuve consiste non pas à perturber $u^0 = U n^0$ mais $U n^\varepsilon$, qui présente l'avantage d'avoir la structure de front pulsatoire (1.61) par construction. La distorsion entre u^ε et u^0 fait apparaître des termes implicites qui rendent l'interprétation difficile dans le cas général. Néanmoins, dans le cas particulier $\theta(x) = \sin(\frac{x}{\ell})$, on a formellement :

$$u^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y) \rightarrow U(x - c_\varepsilon t) n^\varepsilon(x, y),$$

quand $\ell \rightarrow 0$ ou $\ell \rightarrow +\infty$. Dans ces deux cadres (environnement très ou très peu oscillant), la déformation entre u^ε et u^0 découle de celle entre n^ε et n^0 vues plus haut.

Enfin, on remarquera que le Théorème 1.30 ne prouve pas la positivité des fronts $u^\varepsilon = u^\varepsilon(z, x, y)$. On pourrait être tenté d'adapter la preuve *a posteriori* du Théorème 1.29. Les "compacités en x, y " reposent sur les mêmes arguments. Toutefois, la "compacité en z " nécessiterait un contrôle des queues en $z \rightarrow +\infty$ plus fin que (1.62), et que nous ne pouvons obtenir par notre méthode de

construction. Néanmoins, nous pensons qu'un argument *a priori*, qu'on peut adapter de [93], connecte la question de la positivité avec celle de la vitesse minimale c_ε^* . Autrement dit, nous faisons la conjecture que, si on perturbe un front *sur-critique* de vitesse $c_0 > c_0^* = 2\sqrt{-\lambda_0}$, la positivité serait conservée, car le front u^ε resterait (quitte à réduire ε_0) *sur-critique* de vitesse $c_\varepsilon > c_\varepsilon^*$. Il s'agit d'un problème ardu, que nous formulons ici comme une question ouverte. Cette question a été étudiée dans dans [68] dans un cadre différent, à savoir une équation cinétique (vue comme une perturbation de l'équation de Fisher-KPP) lorsque l'ensemble des vitesses est compact. On renvoie également à [38] pour une extension à un cadre non perturbatif, et qui prouve la positivité du front critique. La méthode employée repose sur le principe du maximum (qui ne peut s'appliquer à (1.54)).

1.3.3 Résumé du Chapitre 4 : Modélisation d'une diffusion hétérogène et non-locale : une nouvelle approche

Ce travail, effectué en collaboration avec Matthieu Alfaro, Thomas Giletti, Yong-Jung Kim et Hyowon Seo, a été récemment soumis [8].

Motivations

Les modèles de diffusion non-locale sont très répandus dans la littérature pour modéliser des phénomènes de dispersion à longue distance, par exemple la propagation d'épidémies [112, 118], la dissémination de graines [57] ou pour modéliser les mutations [80, 106, 109]. Par ailleurs, la prise en compte d'hétérogénéités de l'environnement est cruciale, et leur présence peut même s'avérer avantageuse pour la propagation [50, 51]. D'où l'intérêt d'étudier des modèles à diffusion non-locale hétérogène [60, 65, 87, 89]. De tels modèles prennent une forme relativement standard, donnée par

$$u_t = \int_{\mathbb{R}^N} J(y, x)u(t, y)dy - \int_{\mathbb{R}^N} J(x, y)u(t, x)dy, \quad (1.63)$$

où $J(x, y) > 0$ représente le taux de saut de x à y , qu'on supposera ici vérifier

$$J(x, y) = K(x; y - x), \quad (1.64)$$

avec $K(x; -z) = K(x; z) > 0$, i.e. depuis un endroit x donné, la probabilité est la même d'accomplir le saut (algébrique) z ou $-z$. Dans le cas *homogène* et *isotrope*, on a

$$J(x, y) = m\tilde{K}(y - x) = m\tilde{K}(\|y - x\|), \quad (1.65)$$

avec $m > 0$, et \tilde{K} un noyau normalisé tel que $\int_{\mathbb{R}^N} \tilde{K}(z)dz = 1$. Nous avons vu en Remarque 1.3 que, en faisant "concentrer" le noyau \tilde{K} , on peut retrouver le modèle local (homogène et isotrope) de l'équation de la chaleur $u_t = D\Delta u$.

Dans ce chapitre, nous généralisons formellement ce résultat au cas hétérogène, i.e. nous présentons des modèles non-locaux hétérogènes qui, après concentration d'un noyau, permettent de retrouver des modèles locaux généraux :

$$u_t = \nabla \cdot (D^q(x)\nabla(D^{1-q}(x)u)), \quad 0 \leq q \leq 2. \quad (1.66)$$

On retrouve ainsi les lois de Fick (1.31) ($q = 1$) et de Chapman (1.32) ($q = 0$), mais également des lois intermédiaires comme le cas $q = 1/2$ qui a été considéré

par Wereide [142]. Notre approche fait intervenir la notion de *points décideurs* : alors que dans (1.64), le taux de saut dépend du point de départ x (et du saut $y - x$), nous faisons l'hypothèse que le taux de saut dépende d'un point fixé du segment $[x, y]$, qui peut donc être x , y , le point milieu, ou tout autre point intermédiaire. Cette approche est, à notre connaissance, originale. Nos résultats recouvrent également des diffusions anisotropes, mais dans cette introduction, nous resterons dans le cadre isotrope, qui suffit à mettre en valeur nos résultats.

L'intérêt est double. D'une part, ces modèles non-locaux constituent une généralisation des modèles (1.66) à un cadre non-local qui peut être plus pertinent dans certaines applications. D'autre part, ces mêmes modèles non-locaux permettent de mieux comprendre les différences entre les modèles (1.66), qui tous constituent une généralisation possible de l'équation de la chaleur $u_t = D\Delta u$ à un cadre hétérogène. Nous espérons ainsi apporter un éclairage nouveau sur la question de la modélisation de la diffusion hétérogène, cf [121] et les références qui s'y trouvent.

Du non-local au local : le cas homogène

Nous présentons brièvement une preuve formelle de ce que nous avons affirmé dans la Remarque 1.3, et dont une preuve rigoureuse basé sur la transformation de Fourier est donnée dans [13]. On considère le modèle non-local (1.63) dans le cadre homogène et isotrope (1.65) avec $m = 1$ en dimension $N = 1$, c'est-à-dire

$$u_t = \int_{\mathbb{R}} \tilde{K}(x-y)u(t,y)dy - u(t,x), \quad (1.67)$$

où $\tilde{K}(z) = \tilde{K}(-z) > 0$ et $\int_{\mathbb{R}} \tilde{K}(z)dz = 1$. Pour le reste de ce paragraphe, nous omettons le tilde et écrivons $\tilde{K} = K$ pour alléger la notation. On suppose par ailleurs que le moment d'ordre 2 de K est fini :

$$K_2 := \int_{\mathbb{R}} z^2 K(z)dz < \infty.$$

Tout d'abord, on fait concentrer le noyau K en effectuant la substitution $K \rightarrow K_\varepsilon$ dans (1.67), avec

$$K_\varepsilon(z) := \frac{1}{\varepsilon} K\left(\frac{z}{\varepsilon}\right), \quad 0 < \varepsilon \ll 1.$$

On notera que, quand $\varepsilon \rightarrow 0$, le noyau K_ε reste de masse 1 et se "concentre" en une masse de Dirac en zéro. Ensuite, on réalise un changement d'échelle de temps $u(t,x) = v(\varepsilon^2 t, x)$, de sorte que

$$\begin{aligned} \varepsilon^2 v_t(t,x) &= \int_{\mathbb{R}} K_\varepsilon(x-y)v(t,y)dy - v(t,x) \\ &= \int_{\mathbb{R}} \frac{1}{\varepsilon} K\left(\frac{y-x}{\varepsilon}\right) [v(t,y) - v(t,x)] dy \\ &= \int_{\mathbb{R}} K(z) [v(t,x+\varepsilon z) - v(t,x)] dz \\ &\approx \int_{\mathbb{R}} K(z) \left[\varepsilon z v_x(t,x) + \frac{\varepsilon^2 z^2}{2} v_{xx}(t,x) + o(\varepsilon^2) \right] \\ &= \frac{\varepsilon^2}{2} K_2 v_{xx}(t,x) + o(\varepsilon^2), \end{aligned}$$

où la dernière ligne est due au fait que $\int_{\mathbb{R}} zK(z)dz = 0$, car $K(z) = K(-z)$ par hypothèse. À la limite $\varepsilon \rightarrow 0$, il s'ensuit que $v_t = Dv_{xx}$ avec $D = \frac{1}{2}K_2$. Ainsi, lorsqu'on fait concentrer le noyau K et après un changement d'échelle de temps, la solution se diffuse comme l'équation de la chaleur. Notons que l'on aurait également pu faire le changement de variables classique $u(t, x) = w(\varepsilon^2 t, \varepsilon x)$ dans (1.67) et retrouver les mêmes calculs : l'opération $K \rightarrow K_\varepsilon$ équivaut en fait à un changement d'échelle $x \rightarrow \varepsilon x$ en espace.

Du non-local au local : le cas hétérogène

On considère le modèle non local général (1.63)–(1.64), et, pour illustrer notre propos, on se place dans le cas particulier où $J(x, y) = m(x)\tilde{K}(y - x)$, avec $\int_{\mathbb{R}} \tilde{K}(z) = 1$ et $\tilde{K}(z) = \tilde{K}(-z)$. Dans ce cas, le taux de saut de x à y dépend d'une part du saut algébrique $y - x$ à travers la densité \tilde{K} (qui encode l'anisotropie), et d'autre part de $m = m(x)$ (qui encode l'hétérogénéité), que l'on a appelé *Total Jump Rate (TJR)* pour les sauts partants de x , puisque $m(x) = \int_{\mathbb{R}} J(x, y)dy$.

On élargit ce cadre en supposant que l'hétérogénéité fait intervenir, au lieu du point de départ x , un point intermédiaire $\alpha x + \beta y$ entre le départ et l'arrivée, avec $\alpha + \beta = 1$. Ainsi, le taux de saut de x à y devient

$$J(x, y) = m(\alpha x + \beta y)\tilde{K}(y - x) > 0. \quad (1.68)$$

On appellera ce point intermédiaire un *point décideur* (ou *deciding factor* dans le Chapitre 4). Le cas $J(x, y) = m(x)\tilde{K}(y - x)$ susmentionné correspond ainsi au cas $\alpha = 1$, i.e. le point décideur est le point de départ. Si $\alpha = 1$, alors $m(x) = \int_{\mathbb{R}} J(x, y)dy$ est le TJR pour les sauts partant de x . Dans le cas $\alpha \neq 1$, cette identité n'est plus vérifiée et m a une autre interprétation. Tout d'abord on réalise le changement de variables :

$$J(x, y) = K(p; z) = m(p)\tilde{K}(z), \quad p = \alpha x + \beta y, \quad z = y - x.$$

Dans ce contexte, $K(p; z)$ est un taux de saut identique pour tous les sauts $x \rightarrow y$ de longueur algébrique $z = y - x$ et de barycentre $\alpha x + \beta y = p$. Alors, comme \tilde{K} est une densité, la quantité

$$m(p) = \int_{\mathbb{R}} K(p; z)dz > 0$$

représente le TJR pour les sauts $x \rightarrow y$ tels que $\alpha x + \beta y = p$. Par exemple, si $\beta = 1$, la quantité

$$m(y) = \int_{\mathbb{R}} J(x, y)dx \quad (\beta = 1)$$

représente le TJR pour les sauts qui arrivent en y , ou encore le nombre d'individus qui arrivent en y par unité de temps.

Si J est de la forme (1.68) et qu'on fait concentrer le noyau \tilde{K} , en refaisant la preuve formelle ci-dessus, on obtient un modèle local. Dans le cas isotrope, i.e. $\tilde{K}(z) = \tilde{K}(\|z\|)$, on obtient

$$u_t = \nabla \cdot (D^q(x)\nabla (D^{1-q}(x)u)), \quad (q = 2 - 2\alpha),$$

avec

$$D(p) := \frac{m(p)}{2N} \int_{\mathbb{R}^N} \|z\|^2 \tilde{K}(z) dz > 0.$$

Puisque $0 \leq \alpha \leq 1$, on retrouve ainsi tous les modèles (1.66). On voit par exemple que la très populaire loi de Fick (1.31) correspond au cas $q = 1$, i.e. $\alpha = \beta = \frac{1}{2}$: sa généralisation en non-local fait ainsi intervenir un point décideur en milieu du saut. A l'inverse, le cas $\alpha = 1$, qu'on retrouve très majoritairement dans la littérature "non-locale", donne à la limite la loi de Chapman (1.32).

Rappelons que dans le Chapitre 4, on traite également le cas anisotrope. Enfin, on introduit également un deuxième point décideur $\alpha'x + \beta'y$ qui peut intervenir à travers la longueur moyenne des sauts. On retrouve à la limite des modèles plus généraux de diffusion locale hétérogène du type

$$u_t = \nabla \cdot \left(\nu(x)^{q'-q} D^q(x) \nabla \left(\nu^{q-q'}(x) D^{1-q}(x) u \right) \right),$$

avec $q = 2 - 2\alpha$ et $q' = 2 - 2\alpha'$. On retrouve ainsi des modèles qui prennent en compte plus de profils d'hétérogénéités que (1.66), comme les processus de sauts de vitesses qui interviennent dans certaines équations cinétiques.

États stationnaires et rôle des points décideurs

On considère ici J de la forme (1.68). Le modèle non-local correspondant peut ainsi se réécrire

$$u_t = \int_{\mathbb{R}^N} [m(\alpha y + \beta x) u(t, y) - m(\alpha x + \beta y) u(t, x)] \tilde{K}(y - x) dy, \quad (1.69)$$

avec $\alpha + \beta = 1$ et $m, \tilde{K} > 0$. Nous avons vu qu'en faisant concentrer \tilde{K} , on retrouve à la limite les modèles

$$u_t = \nabla \cdot \left(D^q(x) \nabla \left(D^{1-q}(x) u \right) \right), \quad (q = 2 - 2\alpha), \quad (1.70)$$

avec $D(x) \propto m(x)$. Dans cette dernière partie, on présente quelques états stationnaires simples, mais très significatifs, de (1.69) et de (1.70). Comparer ces états nous permet d'affirmer que (1.69) est bien la version non-locale de (1.70). Par linéarité, ces états sont définis à constante multiplicative près, qu'on prendra ici toujours égale à 1.

Lorsque $\alpha = \frac{1}{2}$, on remarque que $u(t, x) \equiv 1$ est un état stationnaire de (1.69). Parallèlement, $q = 2 - 2\alpha = 0$ est aussi l'unique valeur qui garantit que $u(t, x) \equiv 1$ est un état stationnaire de (1.70). Ainsi, lorsque le point décideur de $x \rightarrow y$ est le point médian $\frac{x+y}{2}$, la population se répartit de manière homogène. C'est assez naturel, car les taux des sauts $x \rightarrow y$ et $y \rightarrow x$ sont les mêmes, à savoir

$$J(x, y) = J(y, x) = m \left(\frac{x+y}{2} \right) K(y-x).$$

Lorsque $\alpha = 0$, on constate que $u(t, x) \equiv m(x) \propto D(x)$ est un état stationnaire de (1.69) et (1.70). Cela se justifie car le taux des sauts $x \rightarrow y$ vérifie $J(x, y) \propto m(y)$: il y aura donc plus de sauts qui arriveront en les points y où $m(y)$ est élevé (et vice versa).

Enfin, lorsque $\alpha = 1$, on constate que $u(t, x) \equiv m(x)^{-1} \propto D(x)^{-1}$ est, là encore, un état stationnaire de (1.69) et (1.70). La situation est le symétrique du cas $\alpha = 0$: $J(x, y) \propto m(x)$, donc il y a plus de sauts qui *quittent* les points x où $m(x)$ est élevé.

Ainsi, pour tout $\alpha \in \{0, \frac{1}{2}, 1\}$, la fonction

$$u^\alpha(x) := \begin{cases} m(x) & \text{si } \alpha = 0, \\ 1 & \text{si } \alpha = \frac{1}{2}, \\ m(x)^{-1} & \text{si } \alpha = 1, \end{cases}$$

est un état stationnaire de (1.69). On peut alors supposer que α est un paramètre qui influe sur la *position préférentielle* des individus. Quand $\alpha \rightarrow 0$, les individus tendent à préférer les points où $m(x)$ est élevé. A mesure que α augmente, la population se concentre de plus en plus vers les points où $m(x)$ est faible.

Nous illustrons maintenant les observations ci-dessus par quelques simulations numériques. Celles-ci ont été réalisées sur un domaine borné $\Omega_R = [-R, R]^N$ avec $R > 0$. De ce fait, l'intégration numérique du terme de droite de (1.69) n'est pas triviale. En effet, même pour $m \equiv 1$, la convolution en espace $\tilde{K} * u$ nécessite d'extrapoler u en dehors de Ω_R . Nous considérons en conséquence

$$u_t = \int_{\Omega_R} [m(\alpha y + \beta x)u(t, y) - m(\alpha x + \beta y)u(t, x)] \tilde{K}(y - x) dy, \quad (1.71)$$

qui est l'équivalent de (1.69) sur le domaine borné Ω_R avec conditions de Neumann au bord. On remarque que, pour $\alpha \in \{0, \frac{1}{2}, 1\}$, la fonction u^α (restreinte à Ω_R mais on omettra cette précision dans la suite) est encore un état stationnaire de (1.71). Ainsi, pour une donnée initiale $u_0 \geq 0, \neq 0$, on s'attend à ce que la solution de (1.71) converge vers l'état stationnaire

$$p_R^\alpha(x) := C_R^\alpha u^\alpha(x), \quad C_R^\alpha := \frac{\int_{\Omega_R} u_0}{\int_{\Omega_R} u^\alpha} > 0, \quad (1.72)$$

qui est en fait l'état stationnaire u^α avec une constante C_R^α qui garantit la conservation de la masse. Cela est confirmé par nos simulations numériques, que nous présentons en dimension $N = 1$ avec $R = 10$, cf Figures 1.25 et 1.26. La situation est similaire pour des valeurs de R beaucoup plus grandes.

De même, pour le modèle non borné (1.69), si $u_0 \in L^1(\mathbb{R}^N)$, alors on s'attend à ce que u converge uniformément sur \mathbb{R} vers l'état stationnaire

$$p_\infty^\alpha(x) := C_\infty^\alpha u^\alpha(x), \quad C_\infty^\alpha := \frac{\int_{\mathbb{R}^N} u_0}{\int_{\mathbb{R}^N} u^\alpha} \geq 0,$$

avec éventuellement $C_\infty^\alpha = 0$ si $u^\alpha \notin L^1(\mathbb{R}^N)$. Dans ce dernier cas, la masse serait conservée et égale à $\int_{\mathbb{R}^N} u_0$, mais $\|u(t, \cdot)\|_\infty \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$. On notera que $p_R^\alpha \rightarrow p_\infty^\alpha$ quand $R \rightarrow +\infty$ uniformément sur tout compact de \mathbb{R}^N , et même sur \mathbb{R}^N si $m \in L^\infty(\mathbb{R}^N)$.

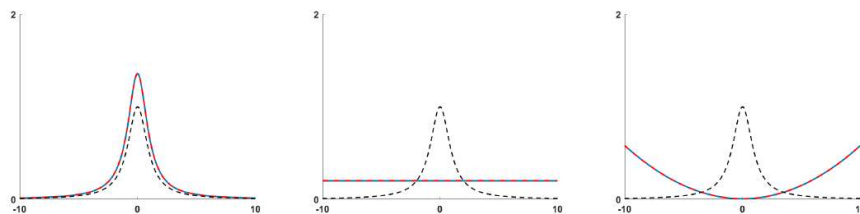


FIGURE 1.25 – En pointillés noirs, le profil $m(x) = \frac{1}{1+x^2}$; en bleu l’approximation numérique de u au temps $t = 4000$; en pointillés rouges l’état stationnaire théorique $p_R^\alpha(x)$. A gauche pour $\alpha = 0$, au milieu pour $\alpha = \frac{1}{2}$ et à droite pour $\alpha = 1$. Le résultat ne dépend que de la masse de la donnée initiale, à savoir ici $\int_{-R}^R u_0 = 4$.

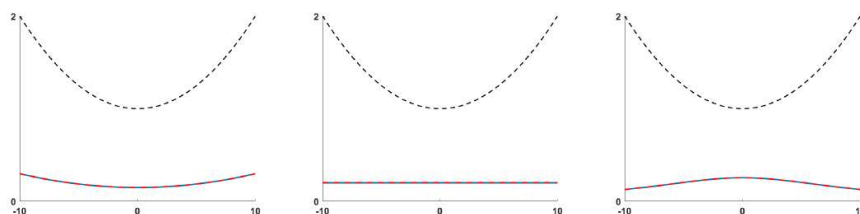


FIGURE 1.26 – Les conditions sont identiques à celles de la Figure 1.25, sauf que $m(x) = 1 + \frac{1}{100}x^2$.

Enfin, pour certains profils m , à savoir exponentiels et gaussiens, on peut avoir une formule explicite pour un état stationnaire u^α de (1.69) pour tout $0 \leq \alpha \leq 1$. On les présente en dimension $N = 1$:

$$m(x) = e^{ax}, a \in \mathbb{R} \Rightarrow u^\alpha(x) = e^{(\beta-\alpha)ax}, \quad (1.73)$$

$$m(x) = e^{ax^2}, a \in \mathbb{R} \Rightarrow u^\alpha(x) = e^{(\beta^2-\alpha^2)ax^2}. \quad (1.74)$$

Autrement dit, quand α augmente, u^α réalise une transition lisse entre les états m ($\alpha = 0$), $m^0 = 1$ ($\alpha = \frac{1}{2}$) et m^{-1} ($\alpha = 1$) qu’on a vus ci-dessus, cf Figure 1.27. On notera que u^α donné par (1.73) est aussi solution de (1.70) pour tout α , mais ce n’est pas le cas de (1.74).

Dans le cas d’une fonction m quelconque, et pour $\alpha \notin \{0, \frac{1}{2}, 1\}$, on observe numériquement que l’état u^α dépend de \tilde{K} de façon non triviale. Par exemple, si $0 < \alpha < \frac{1}{2}$, (resp. si $\frac{1}{2} < \alpha < 1$), l’effet de “concentration” là où $m(x)$ (resp. $m(x)^{-1}$) est grand est d’autant plus fort que les queues de \tilde{K} sont lourdes, ce qui est assez contre-intuitif. De plus, cet effet est observable pour des noyaux \tilde{K} ayant la même longueur moyenne des sauts $\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| \tilde{K}(z) dz$ et le même moment d’ordre 2 (donc on obtient le même modèle local à la limite). Cela laisse supposer une dépendance plus subtile qu’il conviendrait d’étudier.

Conclusion et perspectives

Dans ce travail exploratoire, nous avons montré formellement que la solution de divers modèles non-locaux converge vers la solution d’un modèle local lors-

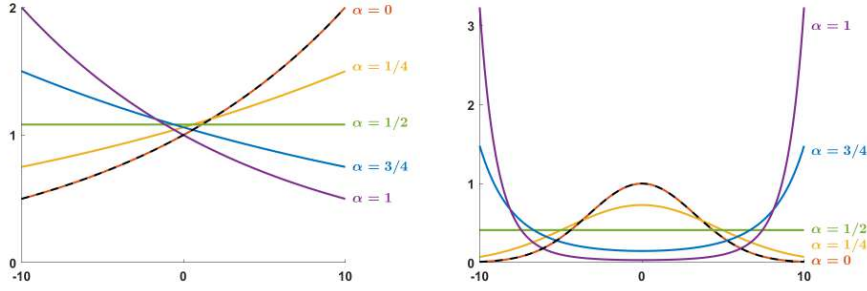


FIGURE 1.27 – En pointillés noirs, la fonction $u_0(x) = m(x)$, à gauche pour $m(x) = e^{ax}$ avec $a = \frac{\ln 2}{10}$, et à droite pour $m(x) = e^{-ax^2}$ avec $a = \frac{\ln 100}{100}$. En trait plein, pour différentes valeurs de α , les approximations numériques de u à $t = 4000$, qui coïncident toutes avec $p_R^\alpha(x)$.

qu'on fait "concentrer" la densité de distribution des sauts. De plus, nous avons présenté plusieurs états stationnaires associés à certains modèles et observés numériquement la convergence de la solution du problème de Cauchy vers l'état associé. Une première perspective est de démontrer toutes ces convergences rigoureusement.

Par ailleurs, notre analyse a révélé, dans certains cas particuliers, l'influence du choix du *point décideur* sur la position préférentielle des individus à l'équilibre. Cependant, dans le cas général, le point décideur ne suffit pas à prédire l'état stationnaire atteint, et nous observons une dépendance selon la distribution des sauts qui reste à approfondir.

Enfin, on peut généraliser le concept de points décideurs en faisant intervenir, pour un saut $x \rightarrow y$, le chemin *complet* de x à y . Plus précisément, on peut faire intervenir tous les points de x à y en considérant (1.63) avec $N = 1$ et

$$J(x, y) = \frac{1}{h(y)} \tilde{K} \left(\int_x^y \frac{1}{h(s)} ds \right), \quad (1.75)$$

où h est une fonction strictement positive. Le terme $\frac{1}{h(y)}$ garantit que le TJR pour les sauts partant de x vérifie $\int_{\mathbb{R}} J(x, y) dy = 1$. Dans le cas $h \equiv 1$, on retrouve $J(x, y) = \tilde{K}(y - x)$, i.e. une diffusion homogène et isotrope (car $N = 1$). D'un point de vue biologique, (1.75) signifie que l'hétérogénéité déforme les distances : tout se passe comme si le chemin de x à y a pour longueur $\int_x^y \frac{1}{h(s)} ds$. De fait, le changement de variables $x' = \int_0^x \frac{1}{h(s)} ds$ permet de se ramener à l'équation (1.65). Il serait intéressant de considérer des généralisations du cas (1.75), pour lesquelles on aurait (par exemple) un TJR $\int_{\mathbb{R}^N} J(x, y) dy$ non constant. Par ailleurs, le modèle (1.63) avec (1.75) peut également être dérivé à partir d'une intégrale de Stratonovich d'un processus de Poisson [20], tandis que le cas $\alpha = 1$ dans (1.68) correspond à une intégrale d'Itô du même processus. On suspecte ainsi l'existence d'une connexion entre notre approche et une approche probabiliste qui mérite de plus amples investigations.

1.4 Perspectives

1.4.1 Survie sans invasion pour un gradient environnemental non-linéaire

Au Chapitre 3 nous avons étudié le modèle (1.54) avec un gradient environnemental $y_{opt}(x)$ non-linéaire mais dans un cadre perturbatif. On souhaite s'affranchir de ce cadre perturbatif, i.e. considérer $y_{opt}(x) = \theta(x)$, et étudier un phénomène spécifique à ce contexte : la possibilité de survivre sans pour autant envahir la totalité de l'espace.

En effet, dans le cas d'un gradient linéaire $y_{opt}(x) = Bx$, on a vu que toute donnée initiale positive non triviale entraîne la survie et l'invasion de tout l'espace. Pour un gradient non-linéaire $y_{opt}(x) = \theta(x)$, on s'attend à ce qu'il puisse y avoir survie sans invasion, ou invasion sur un demi-espace uniquement, comme le suggèrent les simulations numériques de la Figure 1.28. Par ailleurs, au vu de nos résultats en sous-section 1.3.2, on s'attend à ce que, s'il y a invasion, la partie de la population la plus avancée en espace suive un chemin d'invasion intermédiaire entre le trait optimal (qui garantit la survie) et la ligne droite (qui maximise la vitesse d'invasion en espace). Ainsi, dans un environnement oscillant, la vitesse d'invasion peut résulter d'un subtil jeu d'interactions entre la fréquence des oscillations, leur amplitude, et la pression de sélection.

Une première étape serait de montrer que, partant d'un gradient constant $y_{opt}(x) = 0$ (avec $\lambda_0 < 0$ pour garantir la survie et l'invasion), toute perturbation compacte du trait optimal ne modifie pas la survie (globale) ni la vitesse d'invasion. En effet, la diffusion permet à la population de traverser tout "obstacle" de longueur finie et d'atteindre un environnement favorable "de l'autre côté", qu'elle pourra envahir à la même vitesse qu'en l'absence d'obstacle. Le même résultat est attendu pour un gradient linéaire $y_{opt}(x) = Bx$. Enfin, dans le cadre périodique, on s'attend à ce que la survie entraîne nécessairement l'invasion, ce qui est là encore assez naturel.

1.4.2 Approche Hamilton-Jacobi pour un gradient périodique

On considère à nouveau le modèle (1.54) avec un gradient environnemental non-linéaire $y_{opt}(x) = \theta(x)$, où θ est périodique. Notre objectif est de déterminer la dynamique d'invasion (lorsqu'elle a lieu) par une approche de type Hamilton-Jacobi. Cette technique s'est récemment révélée fructueuse dans les modèles d'écologie évolutive, notamment ceux pour l'invasion des crapauds-buffles en Australie [37, 40].

Ici, cela consiste à faire un changement d'échelle $n(t, x, y) = m^\varepsilon(\frac{t}{\varepsilon}, \frac{x}{\varepsilon}, y)$ avec $\varepsilon \ll 1$, ce qui permet de se placer dans une échelle $t, x \sim \frac{1}{\varepsilon} \gg 1$. Cette échelle est particulièrement adaptée au phénomène d'invasion, dans le cas où la position asymptotique des ensembles de niveau vérifie $E_\lambda(t) \sim ct$, avec une vitesse $c > 0$ finie. Cependant, le gradient environnemental varie selon une échelle bien plus petite que l'échelle de l'invasion : cela implique donc un formalisme faisant intervenir ces deux échelles.

Des discussions sur le sujet ont été entamées avec Sepideh Mirrahimi.

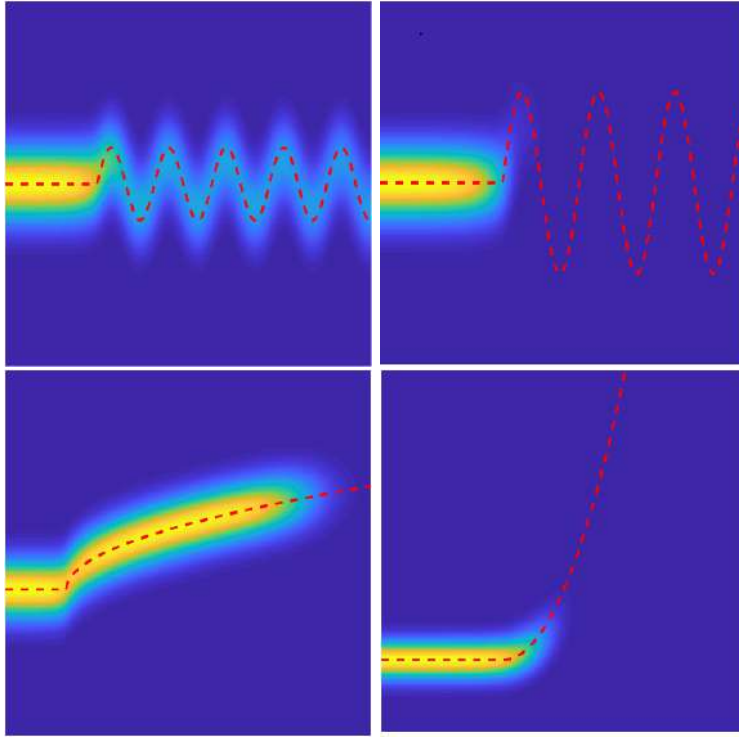


FIGURE 1.28 – Solution numérique de (1.54) pour des gradients différents (en pointillés rouge). En haut à gauche, un sinus de faible amplitude; en haut à droite un sinus de forte amplitude avec une fréquence plus basse; en bas à gauche un profil en \sqrt{x} ; en bas à droite un profil en x^2 . Pour les x négatifs, le trait optimal est pris égal à zéro.

1.4.3 Incorporation d'un effet Allee

On considère l'équation de Fisher-KPP scalaire avec un effet Allee faible, modélisé par

$$u_t = u_{xx} + u^p(1 - u), \quad p > 1, \quad (1.76)$$

avec une donnée initiale $u_0 \not\equiv 0$. On a vu que si $p \leq p_F = 3$ (ou si $p > 3$ et que u_0 n'est pas trop "petite"), alors il y a survie et invasion de la population [147]. Toutefois, l'invasion est typiquement d'autant plus lente que l'effet Allee est marqué (i.e. que p est grand). A l'inverse, on a vu au Théorème 1.11 que pour l'équation de Fisher-KPP, une queue lourde initiale accélère la propagation, d'autant plus que la queue est lourde.

L'équilibre entre ces deux effets pour le modèle (1.76) a été déterminé dans [1] : pour une queue lourde algébrique $u_0(x) \underset{+\infty}{\sim} Cx^{-\alpha}$, $\alpha > 0$, il y a accélération si $p < 1 + \frac{1}{\alpha}$, tandis que la vitesse reste finie lorsque $p \geq 1 + \frac{1}{\alpha}$. Pour une queue initiale plus lourde (resp. plus légère) qu'une queue algébrique, on déduit du principe de comparaison qu'il y a accélération (resp. absence d'accélération) quel que soit p .

Au Chapitre 2, nous avons étendu le résultat d'accélération du Théorème 1.11 au modèle (1.37). Une question naturelle est donc d'étendre le résultat

de [1] à un modèle d'écologie évolutive similaire à (1.37). On considère donc

$$n_t = n_{xx} + n_{yy} + n^p \left[1 - A^2(y - Bx)^2 - \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y') dy' \right], \quad p > 1. \quad (1.77)$$

On rappelle que $E_\mu^n(t)$ est défini par (1.48), et le changement de variables $(x, y) \rightarrow (X, Y)$ défini par (1.39)–(1.40). En se basant sur nos résultats du Chapitre 2, nous faisons la conjecture suivante :

Conjecture 1.31. *Soit n la solution de (1.77) avec une donnée initiale telle que*

$$n_0(x, y) = v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X) \mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(Y),$$

où $\sigma_- < \sigma_+$ et $\underline{u}_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ est supposée front-like (1.20). De plus, on suppose qu'il existe $C, X_0, \alpha > 0$ tels que

$$\underline{u}_0(X) \geq CX^{-\alpha}, \quad \forall X \geq X_0.$$

Enfin, on suppose que $p < 1 + \frac{1}{\alpha}$. Alors il y a accélération : il existe $\gamma > 0$ tel que pour tout $\mu \in (0, \gamma)$, on a

$$\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \rightarrow +\infty, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

De même, nous conjecturons que si $p \geq 1 + \frac{1}{\alpha}$ et que la donnée initiale est majorée par une queue algébrique en $X^{-\alpha}$, alors il n'y a pas accélération. Toutefois, la preuve pourrait être sensiblement plus complexe que celle du Théorème 1.24. En effet, tous les termes de (1.37), à l'exception du terme non-local, sont linéaires en n . Ce n'est plus le cas dans (1.77), et de fait il n'est plus aussi simple de relier le modèle au problème d'éléments propres (1.43), qui nous avait permis de découpler partiellement les variables (t, x) et y dans (1.37).

1.4.4 Un modèle d'écologie évolutive avec une structure en âge

Il s'agit d'un travail en cours avec Matthieu Alfaro et les biologistes Céline Devaux, Claire Godineau et Ophélie Ronce.

On s'intéresse ici à un modèle d'écologie évolutive qui s'applique à une population, typiquement des arbres, structurée en deux classes d'âges. La densité $u(t, x, y)$ correspond aux "jeunes pousses" et $v(t, x, y)$ correspond aux arbres adultes. Ces populations sont structurées en temps t , espace $x \in \mathbb{R}$ et trait $y \in \mathbb{R}$. Le modèle réduit est le suivant :

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + u_{yy} + u \left[-1 - A^2 y^2 - \int_{\mathbb{R}} (u + Mv) dy' \right] - \alpha u + \beta v, \\ v_t = \alpha u - v, \end{cases} \quad (1.78)$$

avec $A, M, \alpha, \beta > 0$. La population jeune est supposée migrer (par exemple à l'état de graines) et muter. Par ailleurs, les jeunes sont soumis à une sélection en trait y , et au trait optimal $y_{opt} = 0$, ils présentent un taux de croissance négatif $r = -1$: la majorité des graines ou des jeunes pousses n'atteint en effet pas l'âge adulte. De plus, ils sont soumis à une compétition non-locale en

traits : d'une part avec les autres jeunes $u(t, x, y')$, et de plus avec les adultes $v(t, x, y')$, qui par ailleurs consomment bien plus de ressources qu'un jeune, d'où la constante M . Enfin, le terme βv représente un terme de naissance, tandis que $-\alpha u$ représente le passage de la classe jeune à la classe adulte (d'où le $+\alpha u$ dans l'équation en v). Une fois adulte, il n'y plus de migration, de mutation, de sélection ou de compétition : il ne reste qu'un terme de mort avec un taux normalisé à -1 .

Le modèle (1.78) est intéressant car la population ne peut se déplacer, donc envahir, que dans le stade jeune. Cependant, rester en stade jeune finit par être fatal à long terme car la fitness est au mieux égale à -1 . A terme, il est donc essentiel de devenir adulte pour survivre et donner naissance à de nouveaux individus.

Un de mes travaux réalisés en cours de thèse a été de déterminer (formellement) une CNS de survie, les états stationnaires, ainsi que la vitesse d'invasion c^* du modèle (1.78) pour des données initiales à support compact. Cependant, l'expression de la vitesse c^* , bien qu'explicite, est effroyablement lourde. L'objectif est donc de trouver des régimes particuliers pour les paramètres α, β qui permettraient de simplifier c^* afin d'en faire une interprétation biologique. Un obstacle est que le régime $\alpha \rightarrow 0$ casse le caractère couplé du problème, tandis que $\beta \rightarrow 1$ est un cas limite de survie. Une piste est donc de regarder un régime conjoint en α, β qui ne remet pas en cause le caractère couplé ni la survie.

Toutefois, le modèle (1.78) présente des incohérences au niveau de la modélisation : notamment les jeunes mutent ainsi tout au long de leur vie et pas à la naissance. Un modèle plus pertinent est peut-être de considérer que la naissance et les mutations vont de pair, avec un terme non-local :

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + u \left[-1 - A^2 y^2 - \int_{\mathbb{R}} (u + v) dy' \right] - \alpha u + \beta (K * v), \\ v_t = \alpha u - v, \end{cases} \quad (1.79)$$

$$(K * v)(t, x, y) = \int_{\mathbb{R}} K(y - y') v(t, x, y') dy'.$$

Le modèle ainsi obtenu représente un défi en terme d'analyse : sans u_{yy} , l'opérateur elliptique en u est maintenant dégénéré. Et si, pour y remédier, on fait concentrer le noyau K pour faire apparaître une dérivée seconde en y , on obtient dans une certaine limite un opérateur elliptique de la forme $u_{xx} + \text{Cste} \times v_{yy}$, ce qui complique l'analyse : la régularité du couple (u, v) , leur positivité ou même le caractère bien posé du problème ne sont plus assurés. Un point de départ pourrait être de considérer des classes discrètes en trait, ce qui permet de retirer la convolution sans pour autant entraîner une dégénérescence de l'opérateur u_{xx} .

Chapitre 2

Accelerating invasions along an environmental gradient

Abstract

We consider a population structured by a space variable and a phenotypical trait, submitted to dispersion, mutations, growth and nonlocal competition. This population is facing an environmental gradient : the optimal trait for survival depends linearly on the spatial variable. The survival or extinction depends on the sign of an underlying principal eigenvalue. We investigate the survival case when the initial data satisfies a so-called heavy tail condition in the space-trait plane. Under these assumptions, we show that the solution propagates in the favorable direction of survival by accelerating. We derive some precise estimates on the location of the level sets corresponding to the total population in the space variable, regardless of their traits. Our analysis also reveals that the orientation of the initial heavy tail is of crucial importance.

Key Words : structured population, nonlocal reaction-diffusion equation, propagation, accelerating fronts.

2.1 Introduction

In this paper we study the propagation phenomena of the solution $n(t, x, y)$ to the following nonlocal parabolic Cauchy problem

$$\begin{cases} \partial_t n - \partial_{xx} n - \partial_{yy} n = \left(r(y - Bx) - \int_{\mathbb{R}} K(t, x, y, y') n(t, x, y') dy' \right) n, \\ n(0, x, y) = n_0(x, y), \end{cases} \quad (2.1)$$

where $t > 0$ and $(x, y) \in \mathbb{R}^2$. We shall prove that if the initial data $n_0 \geq 0$ has a heavy tail, in a sense to be precised later, then any solution of (2.1) either goes extinct, or spreads in the favorable direction $y - Bx = 0$ by *accelerating*.

Equation (2.1) arises in some population dynamics models, see [114, 126]. In this context $n(t, x, y)$ represents a density of population at each time $t \geq 0$, structured by a space variable $x \in \mathbb{R}$ and a phenotypical trait $y \in \mathbb{R}$. This population is subject to four biological processes : migration, mutations, growth and

competition. The diffusion operators $\partial_{xx}n$ and $\partial_{yy}n$ account for migration and mutations respectively. The growth rate of the population is given by $r(y - Bx)$, where r is negative outside a bounded interval. This corresponds to a population facing an environmental gradient : to survive at location x , an individual must have a trait close to the optimal trait $y_{opt} = Bx$ with $B > 0$. Thus, for invasion to occur, the population has to adapt during migration. As a consequence, it is expected that the population, if it survives, remains confined in a strip around the optimal line $y - Bx = 0$, where r is typically positive. Finally, we consider a logistic regulation of the population density that is local in the spatial variable and nonlocal in the trait. In other words, we consider that, at each location, there exists an intra-specific competition (for e.g. food) between all individuals, regardless of their traits.

The well-posedness of a Cauchy problem very similar to (2.1), but on a bounded domain, has been investigated in [126, Theorem I.1]. As mentioned in [2], we believe the arguments could be adapted in our context to show the existence of a global solution on an unbounded domain. A limiting argument would then provide the existence of solutions to (2.1) in the whole domain, thanks to the estimates on the tails of the solutions obtained in Lemma 2.15. However, in this article, our main interest lies in the qualitative properties of the solutions.

Survival vs extinction. As it is well known, the survival or extinction of the population (starting from a localized area) depends on the sign of the generalized principal eigenvalue λ_0 of the elliptic operator $-\partial_{xx}n - \partial_{yy}n - r(y - Bx)n$. If $\lambda_0 > 0$, the population goes extinct exponentially fast in time at rate $-\lambda_0$. If $\lambda_0 < 0$, the model, which is of Fisher-KPP type [79, 108], satisfies the Hair-Trigger Effect : any nonnegative initial data $n_0 \not\equiv 0$ leads to the survival of the population and its spreading to the whole space. Since we are concerned with propagation results, we shall assume that $\lambda_0 < 0$ and $n_0 \not\equiv 0$ in the rest of this introduction.

The local case. When the competition term in (2.1) is replaced by a local (in x and y) regulation, the equation satisfies the comparison principle and, moreover, one can assume $B = 0$ without loss of generality (through a rotation of coordinates). This yields to one of the models considered in [23], where the authors show the existence of travelling waves $\varphi(x - ct, y)$ solutions of the equation for speeds c greater than or equal to a critical value $c^* > 0$. Besides, there exists a unique positive stationary solution, which depends only on $y \in \mathbb{R}$, denoted here by $S(y)$, and all travelling waves connect the state $S(y)$ when $x \rightarrow -\infty$ to zero when $x \rightarrow +\infty$.

One of the main results in [23] concerns the Cauchy problem. When the initial data is compactly supported and satisfies $n_0(x, y) \leq S(y)$, the solution $n(t, x, y)$ converges locally uniformly in x towards $S(y)$, while propagating at speed c^* in both directions $x \rightarrow \pm\infty$.

The nonlocal but decoupled ($B = 0$) case. It is worth mentioning that the model (2.1) when $B = 0$ has been analyzed in [29]. In this context, one can decouple variables x and y , leading to a sequence of scalar Fisher-KPP equations, each obtained by projection on each eigenfunction of the elliptic

operator $-\partial_{yy} - r(y)$. This technique [29] allows to prove, again, the existence of fronts $\varphi(x - ct, y)$ for speeds $c \geq c^* = 2\sqrt{-\lambda_0}$, as well as the survival of the population and its spreading at speed c^* for compactly supported initial data.

Akin to the local model in [23], there exists a unique positive stationary state $S = S(y)$ towards which the solution $n(t, x, y)$ converges. When $K \equiv 1$, the state S is actually the principal eigenfunction associated to λ_0 (with a unique choice of a multiplicative constant for S to be a positive steady state). For example, when r is quadratic, S is gaussian since it satisfies the equation of the harmonic oscillator.

The model (2.1). The propagation phenomenon of problem (2.1) has been investigated in [2, 6]. Notice that the authors in [2] also allow the environmental gradient to be shifted (say by Global Warming) at a given forced speed. Since $B \neq 0$, the decoupling argument [29] cannot be invoked here, which makes the analysis more involved. As far as travelling waves are concerned, problem (2.1) admits fronts of the form $\varphi(x - ct, y - Bx)$ only for speeds $c \geq c^* = 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}$. However, the construction of those waves relies on a topological degree argument [6] and little is known about their behavior for $x \rightarrow -\infty$, with $y - Bx$ being constant. This is caused by the presence of a nonlocal competition term in (2.1), which prevents the equation to enjoy the comparison principle, see also [4, 31] for similar issues related to the scalar nonlocal Fisher-KPP equation.

The results [2] for the Cauchy problem (2.1) are the following : if n_0 is compactly supported, the total population at (t, x) , which is given by $N(t, x) = \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy$, spreads at speed c^* . While the convergence of the solution towards a possible steady state remains an open question, it is worth pointing out that the population density remains mainly concentrated around the optimal trait $y = Bx$.

Accelerating invasions in the one-dimensional case. Before going further, let us here consider the scalar Fisher-KPP equation [79, 108], say, for simplicity,

$$\partial_t u - \partial_{xx} u = ru(1 - u), \quad t > 0, x \in \mathbb{R},$$

for some $r > 0$. A result from Hamel and Roques [95] shows that if the initial data displays a heavy tail, i.e. decays more slowly than any exponentially decaying function, then the population invades the whole space by accelerating. This is in contradistinction with the well-studied case of exponentially bounded initial data, where the level sets of the solution spread at finite speed, see [17, 136]. The authors also derive sharp estimates of the location, at large time, of these level sets [95].

Accelerating invasions in related models. Let us mention that acceleration also occurs for compactly supported initial data if the diffusion term is replaced with a fractional laplacian $-(-\partial_{xx})^\alpha u$, $0 < \alpha < 1$, see [48], or with a convolution term $J * u - u$ where the kernel $J = J(x)$ admits a heavy tail in both directions $x \rightarrow \pm\infty$ [83]. The latter case corresponds to models of population dynamics with long-distance dispersal.

The so-called cane-toad equation proposed in [22] is another biological invasion model where acceleration may occur. When the trait space is unbounded, propagation of the level sets of order $O(t^{3/2})$ has been predicted in [37]. This was then proved rigorously in [36] with a local competition term, and in [39] for both local and nonlocal (in trait) competition, using probabilistic and analytic arguments respectively. Notice however that acceleration is not induced here by initial heavy tails, but by a phenotype-dependent term before the spatial diffusion.

Accelerating invasions in model (2.1). Our aim is to study accelerating invasions in model (2.1), that is to determine if acceleration occurs if n_0 displays a “heavy tail”, a notion that needs to be precised in the two-dimensional framework. First, we prove that if n_0 has a “heavy tail” in the favorable direction $y - Bx = 0$, then acceleration of the invasion occurs. Second, we derive precise estimates for the large-time location of the level sets of the solution. Finally, we also address the case where the “heavy tail” of n_0 is not positioned along the direction $y - Bx = 0$: in this case, since ill-directed, the heavy tail does not induce acceleration.

2.2 Assumptions and main results

2.2.1 Functions r , K and n_0

Throughout the paper, we make the following assumption.

Assumption 2.1. *The function $r(\cdot) \in L_{loc}^\infty(\mathbb{R})$ is confining, in the sense that, for all $\delta > 0$, there exists $R > 0$ such that*

$$r(z) \leq -\delta, \quad \text{for almost all } z \text{ such that } |z| \geq R. \quad (2.2)$$

Additionally, there exists $r_{max} > 0$ such that $r(z) \leq r_{max}$ almost everywhere.

The function $K \in L^\infty((0, \infty) \times \mathbb{R}^3)$ satisfies

$$k_- \leq K \leq k_+, \quad \text{a.e. on } (0, +\infty) \times \mathbb{R}^3, \quad (2.3)$$

for some $0 < k_- \leq k_+$.

Moreover, the initial data n_0 is non identically zero, and there exist $C_0 > 0$ and $\kappa_0 > 0$ such that

$$0 \leq n_0(x, y) \leq C_0 e^{-\kappa_0 |y - Bx|}, \quad \text{for almost all } (x, y) \in \mathbb{R}^2. \quad (2.4)$$

An enlightening example of such function r is given by $r(z) = 1 - Az^2$, hence

$$r(y - Bx) = 1 - A(y - Bx)^2, \quad (2.5)$$

for some $A > 0$. Notice that the width of the strip where r is nonnegative, that is the favorable region, is $\frac{2}{\sqrt{A(1+B^2)}}$ (see Figure 2.1). As a result, both parameters A and $B > 0$ play a critical role to determine whether the population goes extinct or survives.

Condition (2.4) allows us to obtain estimates of the tails of $n(t, x, y)$ in the direction $y - Bx \rightarrow \pm\infty$ as given by Lemma 2.15. Note that condition (2.4) is not the aforementioned heavy tail condition, for any compactly supported function satisfies it. Before stating our heavy tail condition, we first need to consider some spectral problems.

2.2.2 Some eigenelements

As in [2, Section 4], rather than working in the (x, y) variables, let us write

$$n(t, x, y) = v(t, X, Y),$$

where X (resp. Y) represents the direction of (resp. the direction orthogonal to) the optimal trait $y = Bx$, that is

$$X = \frac{x + By}{\sqrt{1 + B^2}}, \quad Y = \frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}}. \quad (2.6)$$

In these new variables, equation (2.1) is recast

$$\partial_t v - \partial_{XX} v - \partial_{YY} v = \left(\tilde{r}(Y) - \int_{\mathbb{R}} K(t, \chi, \psi, y') v(t, \chi, \psi) dy' \right) v, \quad (2.7)$$

where we use the shortcuts

$$\tilde{r}(Y) := r\left(\sqrt{1 + B^2}Y\right),$$

$$\chi = \chi(X, Y, y') := \frac{\frac{X - BY}{\sqrt{1 + B^2}} + By'}{\sqrt{1 + B^2}}, \quad \psi = \psi(X, Y, y') := \frac{-B\frac{X - BY}{\sqrt{1 + B^2}} + y'}{\sqrt{1 + B^2}}.$$

We also note $v_0(X, Y) = n_0(x, y)$ the initial data in the new variables.

Next, as recalled in subsection 2.3.2, we are equipped with a generalized principal eigenvalue $\lambda_0 \in \mathbb{R}$ and a generalized principal eigenfunction $\Gamma_0 \in H_{loc}^2(\mathbb{R})$ satisfying

$$\begin{cases} -\partial_{YY}\Gamma_0(Y) - \tilde{r}(Y)\Gamma_0(Y) = \lambda_0\Gamma_0(Y) & \text{for all } Y \in \mathbb{R}, \\ \Gamma_0 > 0, \quad \|\Gamma_0\|_{L^\infty(\mathbb{R})} = 1. \end{cases} \quad (2.8)$$

It is worth noting that, in the particular case where r is given by (2.5), expression (2.8) corresponds to the harmonic oscillator, for which these eigenelements can be explicitly computed as

$$\lambda_0 = \sqrt{A(1 + B^2)} - 1, \quad \Gamma_0(Y) = \exp\left(-\frac{1}{2}\sqrt{A(1 + B^2)}Y^2\right). \quad (2.9)$$

Finally, for $R > 0$, let us consider $\lambda_0^R, \Gamma_0^R(Y)$ the principal eigenelements solving the Dirichlet problem on $(-R, R)$

$$\begin{cases} -\partial_{YY}\Gamma_0^R(Y) - \tilde{r}(Y)\Gamma_0^R(Y) = \lambda_0^R\Gamma_0^R(Y) & \text{for } Y \in (-R, R), \\ \Gamma_0^R(Y) = 0 & \text{for } Y = \pm R, \\ \Gamma_0^R(Y) > 0 & \text{for } Y \in (-R, R), \\ \|\Gamma_0^R\|_\infty = 1. \end{cases} \quad (2.10)$$

As recalled in Proposition 2.14, there holds $\lambda_0^R \searrow \lambda_0$ as $R \rightarrow +\infty$.

2.2.3 The heavy tail condition

We can now turn to the two-dimensional heavy tail condition. First, we recall or introduce some definitions for one-dimensional functions. A function $w: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ is said to be asymptotically front-like if

$$\liminf_{-\infty} w > 0, \quad w > 0, \quad \lim_{+\infty} w = 0. \quad (2.11)$$

A positive function $w: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ is said to have a heavy tail in $+\infty$ if

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} w(x)e^{\varepsilon x} = +\infty, \quad \forall \varepsilon > 0, \quad (1D \text{ Heavy Tail}). \quad (2.12)$$

Typical examples are “lighter heavy tails” (2.13), algebraic tails (2.14), and “very heavy tails” (2.15), that is

$$w(x) \sim Ce^{-bx^a}, \quad \text{as } x \rightarrow +\infty, \quad \text{with } C, b > 0 \text{ and } a \in (0, 1), \quad (2.13)$$

$$w(x) \sim Cx^{-a}, \quad \text{as } x \rightarrow +\infty, \quad \text{with } C, a > 0, \quad (2.14)$$

$$w(x) \sim C(\ln x)^{-a}, \quad \text{as } x \rightarrow +\infty, \quad \text{with } C, a > 0. \quad (2.15)$$

We now state our two-dimensional heavy tail condition for equation (2.1). Note that this condition is expressed in the new variables, thus it applies to v_0 .

Assumption 2.2 (2D heavy tail condition). *Let us consider the new coordinates (X, Y) given by (2.6). The initial data $v_0(X, Y) = n_0(x, y)$ is such that there exists $\underline{u}_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ satisfying (2.11)-(2.12), so that*

$$v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X)\mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(Y), \quad (2D \text{ Heavy Tail}). \quad (2.16)$$

for some reals $\sigma_- < \sigma_+$.

Let us emphasize that we do not assume that $0 \in (\sigma_-, \sigma_+)$, meaning the initial data may not overlap the optimal trait line (see Figure 2.1). Moreover, the interval (σ_-, σ_+) may not only be arbitrarily far from zero, but also arbitrarily small. The key assumption is the correct orientation of the heavy tail, that is in the direction $X \rightarrow +\infty$, as highlighted by subsection 2.2.6. In the survival case $\lambda_0 < 0$ and under Assumption 2.2, we shall prove that the solution of (2.1) is accelerating.

We now aim at providing a precise estimate of the location of the level sets at large times. To do so, we first introduce the following definition.

Definition 2.3. A function w is said to satisfy the condition (Q) if

$$\left\{ \begin{array}{l} w \in L^\infty(\mathbb{R}) \text{ and is uniformly continuous,} \\ \liminf_{-\infty} w > 0, \quad w > 0, \quad \lim_{+\infty} w = 0, \\ \exists \xi_0 \in \mathbb{R} \text{ such that } w \text{ is } C^2 \text{ and nonincreasing on } [\xi_0, +\infty), \\ w''(x) = o(w(x)) \text{ as } x \rightarrow +\infty, \end{array} \right. \quad (Q)$$

where o denotes the Landau symbol “little-o”.

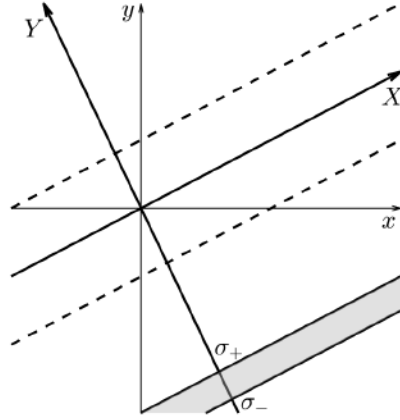


FIGURE 2.1 – In grey, the region where $v_0(X, Y)$ is assumed to be greater than $\underline{u}_0(X)$, that is a one-dimensional heavy tail in the X direction. The dotted lines delimit the area where $r > 0$.

Notice that any function w satisfying (Q) also satisfies $w'(x) = o(w(x))$ as $x \rightarrow +\infty$, and thus displays a one-dimensional heavy tail in $+\infty$, see [95]. For the scalar Fisher-KPP equation, when the initial data satisfies (Q), the authors in [95] derived precise estimates on the location of the level sets of the solution. In our context, we make the following assumption on the initial data.

Assumption 2.4 ((Q)-Initial bounds). *Let us consider the new coordinates (X, Y) given by (2.6). The initial data $v_0(X, Y) = n_0(x, y)$ is such that there exist functions $\bar{u}_0, \underline{u}_0$ satisfying (Q) so that*

$$\underline{u}_0(X)\mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(Y) \leq v_0(X, Y) \leq \bar{u}_0(X)\Gamma_0(Y), \quad (2.17)$$

for some reals $\sigma_- < \sigma_+$.

In particular, if the initial data satisfies Assumption 2.4, then it satisfies Assumption 2.2. As far as the Y direction is concerned, when r is of the form (2.5), the eigenfunction Γ_0 is given by (2.9), so that (2.17) amounts to a gaussian control on the initial data. In the general case of a confining growth function (2.2), one can prove that $\Gamma_0(Y)$ decays at least exponentially when $|Y| \rightarrow +\infty$, see subsection 2.3.2. Under Assumption 2.4, we shall derive some precise estimates on the large-time position of the level sets, see Theorem 2.7.

2.2.4 The extinction case

As we shall see, under Assumption 2.1, the population either goes extinct or survives depending on the sign of the principal eigenvalue λ_0 . In this short section we simply expose the result of [6], which covers the case $\lambda_0 > 0$.

Proposition 2.5 (Extinction case [6]). *Assume $\lambda_0 > 0$. Let r, K, n_0 satisfy Assumption 2.1. Suppose that there is $k > 0$ such that*

$$n_0(x, y) \leq k\Gamma_0 \left(\frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}} \right).$$

Then any global nonnegative solution of (2.1) satisfies

$$n(t, x, y) \leq k\Gamma_0 \left(\frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}} \right) e^{-\lambda_0 t}, \quad (2.18)$$

which implies $\|n(t, \cdot, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} = O(e^{-\lambda_0 t})$, that is an exponentially fast extinction.

The proof of Proposition 2.5 is elementary as $n(t, x, y)$ and the right-hand side of (2.18) are respectively subsolution and supersolution of the parabolic operator $\partial_t n - \partial_{xx} n - \partial_{yy} n - r(y - Bx)n$. The maximum principle yields the result.

2.2.5 Main result : acceleration in the invasion case

We now investigate the case where the principal eigenvalue λ_0 is negative. In order to capture the spreading speed of the population in the space variable, we look at the evolution of the total population in (t, x) , regardless of their trait. Thus, for any $\mu > 0$, we define the level set of n by

$$E_\mu^n(t) = \left\{ x \in \mathbb{R} \mid \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy = \mu \right\}.$$

Let us emphasize again that, because of the nonlocal competition term, problem (2.1) does not enjoy the comparison principle. In such situation, and as mentioned in the introduction, the behavior “behind the front” is typically out of reach, see [2, 4, 6, 31, 75]. For such a reason, we are mainly interested in the spreading properties of $E_\mu^n(t)$ for *small* values μ .

Let us recall that under Assumption 2.1, if $\lambda_0 < 0$ and if $n_0 \not\equiv 0$ has compact support, then the population survives and the solution propagates at speed $c^* = 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}$, see [2, Theorem 4.2]. Our first result shows that there is acceleration when, instead of being compactly supported, the initial data admits a heavy tail in the X direction, in the sense given by Assumption 2.2.

Theorem 2.6 (2D initial heavy tail implies acceleration). *Assume $\lambda_0 < 0$. Let r, K, n_0 satisfy Assumptions 2.1 and 2.2. Let n be any global nonnegative solution of (2.1). Then there exists $\beta > 0$ such that for any $\mu \in (0, \beta)$, there holds*

$$\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \rightarrow +\infty, \quad \text{as } t \rightarrow +\infty.$$

In other words, if the initial data is greater than or equal to a front-like function with a heavy tail in the direction $X \rightarrow +\infty$, the solution is accelerating. We will only give a sketch of the proof in subsection 2.4.4, as it is similar to the proof of Theorem 2.7 below.

We now state our main result, namely Theorem 2.7, which is an accurate estimate of the position of the accelerating level sets under Assumption 2.4. In the rest of this article, for any function $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, we denote $f^{-1}(a)$ the set $\{x \in \mathbb{R} \mid f(x) = a\}$.

Theorem 2.7 (Asymptotic position of the accelerating level sets). *Assume $\lambda_0 < 0$. Let r, K, n_0 satisfy Assumptions 2.1 and 2.4. Let $R > 0$ be large enough such that $\lambda_0^R < 0$ (see subsection 2.2.2). Let n be any global nonnegative solution of (2.1).*

Then there exists $\beta > 0$ so that for any $\mu \in (0, \beta)$, $\varepsilon \in (0, -\lambda_0^R)$, $\Gamma > 0$ and $\gamma > 0$, there exists $T^ = T_{\mu, \varepsilon, \gamma, \Gamma, R}^* \geq 0$ such that for all $t \geq T^*$, the set $E_\mu^n(t)$ is nonempty, compact, and satisfies*

$$E_\mu^n(t) \subset \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \left[\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right), \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right) \right]. \quad (2.19)$$

Let us make some comments on this theorem. Observe first that for t large enough there holds

$$\begin{aligned} \Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} &\in \left(0, \liminf_{-\infty} \underline{u}_0 \right), \\ \gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} &\in \left(0, \liminf_{-\infty} \bar{u}_0 \right), \end{aligned}$$

thus the sets $\underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right)$ and $\bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right)$ are non-empty and bounded. Additionally, it follows from Assumption 2.4 that $\underline{u}_0 \leq C \bar{u}_0$ with $C = \min_{(\sigma_-, \sigma_+)} \Gamma_0 > 0$. In conjunction with $\lambda_0 < \lambda_0^R$, it implies that for t possibly even larger there holds

$$\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right) < \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right),$$

giving a meaning to (2.19).

Next, notice that, given any two values μ and μ' in $(0, \beta)$, both level sets $E_\mu^n(t)$ and $E_{\mu'}^n(t)$ are included in the same interval given by expression (2.19). As a consequence, Theorem 2.7 implies that for any $\varepsilon \in (0, -\lambda_0^R)$ and positive real numbers γ and Γ , there holds

$$\begin{aligned} \liminf_{t \rightarrow +\infty} \inf_{x \leq (1+B^2)^{-1/2} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right)} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &\geq \beta, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} \sup_{x \geq (1+B^2)^{-1/2} \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right)} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &= 0. \end{aligned}$$

The upper bound of $E_\mu^n(t)$ in (2.19) is valid for all levels μ , and only requires the upper bound of v_0 in Assumption 2.4. However, the lower bound of $E_\mu^n(t)$ is valid for levels $\mu < \beta$, and only requires the lower bound of v_0 in Assumption 2.4. Also note that the lower bound in (2.19) leads to $\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \rightarrow +\infty$ when $t \rightarrow +\infty$, thus we recover the acceleration.

We now give a sketch of the proof. The upper bound is much easier to prove since the nonlocal term is nonnegative. One constructs a supersolution of the form $\phi(t, X)\Gamma_0(Y)$ where ϕ satisfies $\partial_t \phi - \partial_{xx} \phi = (-\lambda_0)\phi$ with $\phi(0, \cdot)$ displaying a heavy tail. The upper bound of Lemma 2.12 is still valid in this case, which leads to the result with an adequate control of the tails of n .

The proof of the lower bound is much more involved. Suppose first that $[-R, R] \subset [\sigma_-, \sigma_+]$. Then, after bounding the nonlocal term with a refinement

of a Harnack inequality, we construct a subsolution of the form $\underline{w}(t, X, Y) = u(t, X)\Gamma_0^R(Y)$ where u satisfies the Fisher-KPP equation. Therefore applying Lemma 2.12 allows us to conclude. Note that this might not be a subsolution if R were too small, leading to λ_0^R being possibly nonnegative. In the general case we may have $[-R, R] \not\subset [\sigma_-, \sigma_+]$. In that event we construct a subsolution $\underline{v}(t, X, Y)$ for $t \in [0, 1]$, such that $\underline{v}(1, X, Y) \geq \rho \underline{u}_0(X)\Gamma_0^R(Y)$ on $\mathbb{R} \times [-R, R]$ for some $\rho > 0$. Then on $[1, +\infty)$ we consider a subsolution of the same form as \underline{w} , which gives the result.

In particular, to prove acceleration assuming $v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X)\mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(Y)$, we have to use Γ_0^R instead of Γ_0 in order to construct the subsolution. Because of this, we obtain $-\lambda_0^R$ in the lower bound of (2.19). Had we supposed the stronger hypothesis $v_0(X, Y) \geq \underline{u}_0(X)\Gamma_0(Y)$ instead, we could replace $-\lambda_0^R$ with $-\lambda_0$ and take any $\varepsilon \in (0, -\lambda_0)$. Let us also mention that β tends to zero as $R \rightarrow +\infty$, leading to a trade-off. Indeed, a large value of R provides a more precise location of the level sets, but also reduces the range of level sets being located.

We conclude this section by applying Theorem 2.7 in the cases where the functions \underline{u}_0 and \bar{u}_0 are of the forms (2.13)-(2.15). For simplicity, we only consider the lower bound.

Example 2.8. Suppose there exist $X_0, b > 0$ and $a \in (0, 1)$ such that $\bar{u}_0(X) = Ce^{-bx^a}$ on $[X_0, +\infty)$. Then if we select $\Gamma = C$, the lower bound in (2.19) becomes

$$\min E_\mu^n(t) \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \left(\frac{1}{b}(-\lambda_0^R - \varepsilon)t \right)^{1/a},$$

meaning the total population spreads with at least algebraic, superlinear speed.

Example 2.9. Suppose there exist $X_0, C, a > 0$ such that $\underline{u}_0(X) = CX^{-a}$ on $[X_0, +\infty)$. Then if we select $\Gamma = C$, the lower bound in (2.19) becomes

$$\min E_\mu^n(t) \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \exp \left(\frac{1}{a}(-\lambda_0^R - \varepsilon)t \right),$$

thus the total population spreads with at least exponential speed.

Example 2.10. Suppose there exist $X_0 > 1$ and $C, a > 0$ such that $\bar{u}_0(X) = C(\ln x)^{-a}$ on $[X_0, +\infty)$. Then if we select $\Gamma = C$, the lower bound in (2.19) becomes

$$\min E_\mu^n(t) \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \exp \left(\exp \left(\frac{1}{a}(-\lambda_0^R - \varepsilon)t \right) \right),$$

that is the total population spreads with at least superexponential speed.

2.2.6 When the heavy tail is ill-directed

When the initial data admits a heavy tail in direction $X \rightarrow +\infty$, in the sense of Assumption 2.2, Theorem 2.6 proves the acceleration of the propagation. It is worth wondering if acceleration still occurs when considering heavy tail initial condition in a different direction than $X \rightarrow +\infty$. For the sake of clarity, we only consider the direction $x \rightarrow +\infty$, but the proof is easily adapted to any direction

$$X' = \frac{x + B'y}{\sqrt{1+B'^2}} \rightarrow +\infty, \quad \text{with } B' \neq B.$$

Theorem 2.11 (Ill-directed heavy tail prevents acceleration). *Suppose $\lambda_0 < 0$. Suppose r, K satisfy Assumption 2.1. Suppose n_0 satisfies*

$$0 \leq n_0(x, y) \leq u_0(x) \mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(y), \quad (2.20)$$

where $u_0 \in L^\infty(\mathbb{R})$ and $\sigma_- < \sigma_+$. Let n be any global nonnegative solution of (2.1).

Then if we define $c^* := 2\sqrt{\frac{-\lambda_0}{1+B^2}}$, there holds

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \int_{\mathbb{R}} n(t, ct, y) dy = 0, \quad \forall |c| > c^*. \quad (2.21)$$

Notice that u_0 appearing in (2.20) is only assumed to be bounded. In particular, even if $u_0 \equiv \text{cst} > 0$, a much stronger assumption than a heavy tail, acceleration does not occur because of ill-orientation.

Before going further, let us mention that [2, Theorem 4.2] shows that, when r, K satisfy Assumption 2.1 and $n_0 \not\equiv 0$ is compactly supported, the spreading speed of the population is exactly c^* , in the sense that

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \int_{\mathbb{R}} n(t, ct, y) dy = 0, \quad \forall |c| > c^*, \quad (2.22)$$

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} \int_{\mathbb{R}} n(t, ct, y) dy \geq \beta, \quad \forall |c| < c^*, \quad (2.23)$$

for some $\beta > 0$ that may depend on c when $|c| \rightarrow c^*$.

A consequence of Theorem 2.11 is that if $n_0 \not\equiv 0$ satisfies (2.20), the population spreads exactly at speed c^* , in the sense given by (2.22)-(2.23). To prove that (2.23) holds, one cannot invoke the comparison principle because of the nonlocal term in (2.1). However, an essential element of the proof of Theorem 2.11 is the control of the tails (2.50). Using it, one can adapt the proof of [2, Theorem 4.2] to show that (2.23) is valid.

Outline of the paper. The rest of this article is organized as follows. In Section 2.3 we provide some materials necessary to the proof, that is an equivalent of Theorem 2.7 for the scalar Fisher-KPP equation, some properties of functions satisfying (Q), some principal eigenvalues of elliptic operators, some estimates on the tails of n as well as a refinement of the parabolic Harnack inequality. Section 2.4 is devoted to the proof of Theorem 2.7, and presents a sketch of the proof of Theorem 2.6. Finally, Section 2.5 addresses the proof of Theorem 2.11.

2.3 Preliminaries

2.3.1 Acceleration in the scalar Fisher-KPP equation

We consider here the Fisher-KPP equation with a logistic reaction term :

$$\begin{cases} \partial_t u - \partial_{xx} u = \Lambda u(1-u), & t > 0, \quad x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (2.24)$$

with $\Lambda > 0$. The function $u_0: \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$ is assumed to be uniformly continuous and asymptotically front-like, in the sense of (2.11), and to display a (one-dimensional) heavy tail in $+\infty$, in the sense of (2.12). Under these assumptions, Hamel and Roques [95] proved that the level sets of u , defined for $\eta \in (0, 1)$ by

$$E_\eta(t) := \{x \in \mathbb{R} \mid u(t, x) = \eta\},$$

propagate to the right by accelerating, that is $\min E_\eta(t)/t \rightarrow +\infty$ as $t \rightarrow +\infty$. Under assumption (Q), they also provide sharp estimates on the position of the level sets. This result, which will be an essential tool for our analysis, reads as follows.

Lemma 2.12 (See [95, Theorem 1.1]). *Let w satisfy (Q), see Definition 2.3. Let $u(t, x)$ be the solution of (2.24) with initial condition $u_0 := w/\|w\|_\infty$. Then for any $\eta \in (0, 1)$, $\varepsilon \in (0, \Lambda)$, $\gamma > 0$ and $\Gamma > 0$, there exists $T = T_{\eta, \varepsilon, \gamma, \Gamma, \Lambda} \geq 0$ so that*

$$E_\eta(t) \subset w^{-1} \left(\left[\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon)t}, \Gamma e^{-(\Lambda-\varepsilon)t} \right] \right), \quad \forall t \geq T.$$

In the sequel, in order to prove Theorem 2.7, we shall construct some sub- and super-solutions of the form $u(t, X)\Gamma_0(Y)$ where $u(t, X)$ solves (2.24) or a linear version of (2.24). Then, for the estimates on $E_\eta(t)$ provided by Lemma 2.12 to transfer to estimates on $E_\mu^n(t) = \{x \in \mathbb{R} \mid \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy = \mu\}$, we shall need a technical result which we now state.

Proposition 2.13. *Let w satisfy (Q). Then there exists $\xi_1 > \xi_0$ such that $w(x) > w(\xi_1)$ for any $x < \xi_1$.*

In addition, for any $0 < a < b$, $\Gamma_a > 0$, $\Gamma_b > 0$ and $\chi > 0$, there exists $t^ \geq 0$ such that*

$$\min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at}) + \chi \leq \min w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt}), \quad \forall t \geq t^*, \quad (2.25)$$

$$\max w^{-1}(\Gamma_a e^{-at}) + \chi \leq \max w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt}), \quad \forall t \geq t^*. \quad (2.26)$$

Proof. Set $m := \inf_{(-\infty, \xi_0]} w$. Since $\liminf_{-\infty} w > 0$ and $w > 0$, it is easy to check that $m > 0$. Now, since $\lim_{+\infty} w = 0$, there exists $x_+ > \xi_0$ such that $w(x_+) < m$. Since $w(x_+) > 0$ and $\lim_{+\infty} w = 0$, we can find $\xi_1 \geq x_+$ satisfying $w'(\xi_1) < 0$. Finally, as $w'(\xi_1) < 0$ and w is nonincreasing on $[\xi_0, +\infty)$, we can readily check that, for any $x < \xi_1$, there holds

$$w(\xi_1) \begin{cases} \leq w(x_+) < m \leq w(x), & \text{if } x \leq \xi_0, \\ < w(x), & \text{if } x \in (\xi_0, \xi_1), \end{cases}$$

which proves the first assertion.

We now turn to the second assertion. We only give a proof of (2.25), seeing as the proof of (2.26) is identical. In the first place, set $\bar{t} \geq 0$ large enough such that for any $t \geq \bar{t}$

$$\Gamma_a e^{-at}, \Gamma_b e^{-bt} \in (0, m), \quad \forall t \geq \bar{t},$$

hence the sets $w^{-1}(\Gamma_a e^{-at})$, $w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt})$ are well-defined and compact. Next, suppose by contradiction that there exist $0 < a < b$ and positive constants Γ_a, Γ_b, χ such that

$$\forall t^* \geq \bar{t}, \quad \exists t \geq t^* \quad \min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at}) + \chi > \min w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt}).$$

Thus, we can construct an increasing sequence $(t_n)_n$ such that $\lim_{n \rightarrow +\infty} t_n = +\infty$ and the above inequality holds for $t = t_n$. In particular, there exists $N \in \mathbb{N}$ such that for any $n \geq N$, there holds $\Gamma_a e^{-at_n} \leq w(\xi_1)$, whence

$$\min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at_n}) \geq \xi_1 > \xi_0.$$

Meanwhile, since $b > a$, we can select N possibly even larger so that for any $n \geq N$ there holds

$$\Gamma_b e^{-bt_n} \leq \frac{\Gamma_a}{2} e^{-at_n} < \Gamma_a e^{-at_n}.$$

Both assertions imply, by monotony of w on $[\xi_0, +\infty)$, that

$$\min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at_n}) < \min w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt_n}).$$

Now, from the mean value theorem, there is

$$\theta_n \in \left(\min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at_n}), \min w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt_n}) \right)$$

such that

$$w'(\theta_n) = \frac{\Gamma_a e^{-at_n} - \Gamma_b e^{-bt_n}}{\min w^{-1}(\Gamma_a e^{-at_n}) - \min w^{-1}(\Gamma_b e^{-bt_n})} < 0,$$

therefore

$$|w'(\theta_n)| \geq \frac{\Gamma_a e^{-at_n} - \Gamma_b e^{-bt_n}}{\chi} \geq \frac{\Gamma_a e^{-at_n}}{2\chi}. \quad (2.27)$$

However, since w satisfies (Q), there holds $w'(x) = o(w(x))$ as $x \rightarrow +\infty$. As a consequence, there exists $x_\chi \in \mathbb{R}$ such that $|w'(x)| \leq \frac{1}{4\chi} w(x)$ for any $x \geq x_\chi$. As $\lim_{n \rightarrow +\infty} \theta_n = +\infty$, we obtain $\theta_n > x_\chi$ for n large enough. For such n , we derive the following inequality :

$$|w'(\theta_n)| \leq \frac{1}{4\chi} w(\theta_n) \leq \frac{1}{4\chi} \Gamma_a e^{-at_n},$$

which contradicts (2.27). Thus (2.25) holds. \square

2.3.2 Some eigenvalue problems

We present here some useful eigenlements. This subsection is quoted from [2, Subsection 2.1], which was based on the results of [28, 33, 35].

The theory of generalized principal eigenvalue has been developed in [28], and is well adapted to our problem when r , thus \tilde{r} , is bounded. Following [28], we can then define, for $\tilde{r} \in L^\infty(\Omega)$ and $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ a (possibly unbounded) nonempty domain, the generalized principal eigenvalue

$$\lambda(\tilde{r}, \Omega) := \sup \left\{ \lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \phi \in H_{loc}^2(\Omega), \phi > 0, \phi''(Y) + (\tilde{r}(Y) + \lambda)\phi(Y) \leq 0 \right\}. \quad (2.28)$$

As shown in [28], if Ω is bounded, $\lambda(\tilde{r}, \Omega)$ coincides with the Dirichlet principal eigenvalue λ_D , that is the unique real number such that there exists ϕ defined on Ω (unique up to multiplication by a scalar) satisfying

$$\begin{cases} -\phi''(Y) - \tilde{r}(Y)\phi(Y) = \lambda_D \phi(Y) & \text{a.e. in } \Omega, \\ \phi > 0 & \text{on } \Omega, \\ \phi = 0 & \text{on } \partial\Omega. \end{cases}$$

Note that $\lambda(\tilde{r}, \Omega) \leq \lambda(\tilde{r}, \Omega')$ if $\Omega \supset \Omega'$. The following proposition shows that $\lambda(\tilde{r}, \Omega)$ can be obtained as a limit of increasing domains.

Proposition 2.14. *Assume that $\tilde{r} \in L^\infty(\mathbb{R})$. For any nonempty domain $\Omega \subset \mathbb{R}$ and any sequence of nonempty domains $(\Omega_n)_{n \in \mathbb{N}}$ such that*

$$\Omega_n \subset \Omega_{n+1}, \quad \cup_{n \in \mathbb{N}} \Omega_n = \Omega,$$

there holds $\lambda(\tilde{r}, \Omega_n) \searrow \lambda(\tilde{r}, \Omega)$ as $n \rightarrow +\infty$. Furthermore, there exists a generalized principal eigenfunction, that is a positive function $\Gamma \in H_{loc}^2(\mathbb{R})$ such that

$$-\Gamma''(Y) - \tilde{r}(Y)\Gamma(Y) = \lambda(\tilde{r}, \Omega)\Gamma(Y), \quad \text{a.e. in } \Omega.$$

Since our growth function \tilde{r} is only assumed to be bounded from above, we extend definition (2.28) to functions \tilde{r} in $L_{loc}^\infty(\Omega)$ such that $\tilde{r} \leq r_{max}$ on Ω , for some $r_{max} > 0$. The set

$$\Lambda(\tilde{r}, \Omega) := \{ \lambda \in \mathbb{R} \mid \exists \phi \in H_{loc}^2(\Omega), \phi > 0, \phi''(Y) + (\tilde{r}(Y) + \lambda)\phi(Y) \leq 0 \}$$

is not empty since $\Lambda(\max(\tilde{r}, -r_{max}), \Omega) \subset \Lambda(\tilde{r}, \Omega)$, and is bounded from above, thanks to the monotony property of $\Omega \mapsto \Lambda(\tilde{r}, \Omega)$. Finally, going back to the proof of [28, Proposition 4.2], we notice that Proposition 2.14 remains valid under the weaker assumption $\tilde{r} \in L_{loc}^\infty(\Omega)$ is bounded from above.

It follows from the above discussion that we are equipped with the generalized principal eigenvalue $\lambda_0 \in \mathbb{R}$ and a generalized principal eigenfunction $\Gamma_0 \in H_{loc}^2(\mathbb{R})$ such that

$$\begin{cases} -\Gamma_0''(Y) - \tilde{r}(Y)\Gamma_0(Y) = \lambda_0\Gamma_0(Y) & \text{a.e. in } \Omega, \\ \Gamma_0 > 0 & \text{on } \Omega, \\ \|\Gamma_0\|_{L^\infty(\mathbb{R})} = 1. \end{cases}$$

Let us also mention that, given that \tilde{r} satisfies Assumption 2.1, the function Γ_0 decays at least exponentially as $|Y| \rightarrow +\infty$. This result holds by using the comparison principle on $\{|Y| > Y_0\}$ with a supersolution of the form $Ce^{-a|Y|}$, with Y_0 large enough (so that $\tilde{r} + \lambda_0 \leq -\varepsilon$ for some $\varepsilon > 0$), a small enough and C large enough.

2.3.3 Preliminary estimates

The following lemma gathers preliminary results from [2], with n_0 satisfying Assumption 2.1 instead of being compactly supported. The proof of the following a priori estimates is easily adapted from [2, Lemmas 2.3 and 2.4] and is therefore omitted (see also the proof of Lemma 2.19).

Lemma 2.15 (Some a priori estimates). *Let r, K, n_0 satisfy Assumption 2.1. Then, there exist $N_\infty > 0$, $C > 0$ and $\kappa > 0$ such that any global nonnegative solution of (2.1) satisfies*

$$\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy \leq N_\infty, \tag{2.29}$$

$$n(t, x, y) \leq Ce^{-\kappa|y-Bx|}, \tag{2.30}$$

for all $t \geq 0$, $x \in \mathbb{R}$, $y \in \mathbb{R}$.

While Lemma 2.15 provides us with a uniform bound, we need more precise estimates on the nonlocal term $\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy$. To do so, we invoke a refinement of the parabolic Harnack inequality, as exposed in [2].

For any $(t, x) \in (0, +\infty) \times \mathbb{R}^N$ with $N \geq 1$, we consider a solution $u(t, x)$ of the following linear parabolic equation

$$\partial_t u(t, x) - \sum_{i,j=1}^N a_{i,j}(t, x) \partial_{x_i x_j} u(t, x) - \sum_{i=1}^N b_i(t, x) \partial_{x_i} u(t, x) = f(t, x) u(t, x), \quad (2.31)$$

where the coefficients are bounded, and $(a_{i,j})_{i,j=1,\dots,N}$ is uniformly elliptic.

Theorem 2.16 (A refinement of the Harnack inequality [2, Theorem 2.7]). *Assume that $(a_{i,j})_{i,j=1,\dots,N}$, $(b_i)_{i=1,\dots,N}$, f all belong to $L_{loc}^\infty((0, +\infty) \times \mathbb{R}^N)$, and that $(a_{i,j})$ is uniformly positive definite on \mathbb{R}^N . Assume there exists $K > 0$ such that, for all $1 \leq i, j \leq N$,*

$$a_{i,j}(t, x) \leq K, \quad b_i(t, x) \leq K, \quad f(t, x) \leq K, \quad \text{a.e. on } (0, +\infty) \times \mathbb{R}^N.$$

Let $R, \delta, U, \varepsilon, \rho$ be positive constants.

There exists $C > 0$ such that for any $\bar{t} \geq \varepsilon$, any $\bar{x} \in \mathbb{R}^N$ and any nonnegative weak solution $u \in H^1((0, +\infty) \times \mathbb{R}^N)$ of (2.31) satisfying $\|u\|_{L^\infty(\mathbb{R}^N)} \leq U$, there holds

$$\max_{x \in B(\bar{x}, R)} u(\bar{t}, x) \leq C \min_{x \in B(\bar{x}, R)} u(\bar{t}, x) + \delta.$$

Notice that, as seen from the proof of [2, Theorem 2.7], the constant $C > 0$ does not depend on \bar{t} provided that $\bar{t} \geq \varepsilon > 0$, which validates the above setting.

2.4 Acceleration result

Subsections 2.4.1 and 2.4.2 are devoted to prove the following : under the hypotheses of Theorem 2.7, there exist $T_{\mu,\varepsilon,\gamma}^* > 0$ and $T_{\mu,\varepsilon,\Gamma,R}^* > 0$ such that

$$\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy < \mu, \quad \forall x \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right), \quad \forall t \geq T_{\mu,\varepsilon,\gamma}^*, \quad (2.32)$$

$$\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy > \mu, \quad \forall x \leq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right), \quad \forall t \geq T_{\mu,\varepsilon,\Gamma,R}^*. \quad (2.33)$$

Subsection 2.4.3 concludes the proof of our main result, namely Theorem 2.7, based on (2.32)-(2.33). Lastly, in subsection 2.4.4, we sketch the proof of Theorem 2.6.

In the rest of this section, in view of (2.3), we shall consider $K \equiv 1$ without loss of generality. Additionally, to alleviate notations, the function $\tilde{r}(Y) = r(\sqrt{1+B^2}Y)$ will be denoted as r .

2.4.1 The upper bound (2.32)

This subsection is devoted to the proof of (2.32).

Lemma 2.17. *Let $\Lambda > 0$ and ϕ the solution of the Cauchy problem*

$$\begin{cases} \partial_t \phi - \partial_{XX} \phi = \Lambda \phi, & t > 0, X \in \mathbb{R}, \\ \phi(0, X) = \bar{u}_0(X), & X \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (2.34)$$

where \bar{u}_0 satisfies (Q). Set $E_\eta^\phi(t) = \{X \in \mathbb{R} \mid \phi(t, X) = \eta\}$ for any $\eta > 0$.

Then for any $\eta > 0$, $\varepsilon \in (0, \Lambda)$, $\gamma > 0$, there exists $T = T_{\eta, \varepsilon, \gamma} \geq 0$ such that for any $t \geq T$ the set $E_\eta^\phi(t)$ is nonempty, admits a maximum, and

$$\max E_\eta^\phi(t) \leq \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda + \varepsilon)t} \right).$$

This means that the upper bound of Theorem 2.12 is still valid when the logistic reaction term $\Lambda u(1 - u)$ in (2.24) is replaced with Λu . Note that, as in Lemma 2.12, $T_{\eta, \varepsilon, \gamma}$ also depends on Λ . However, we ignore it here since we will fix $\Lambda = -\lambda_0$. The proof of Lemma 2.17 is easily adapted from that of [95, Theorem 1.1] and is consequently omitted.

Proof of (2.32). Set $\Lambda = -\lambda_0 > 0$, and

$$\bar{v}(t, X, Y) = \phi(t, X) \Gamma_0(Y),$$

where ϕ is the solution of the Cauchy problem (2.34). We readily check that \bar{v} is a supersolution of the operator $\partial_t - \partial_{XX} - \partial_{YY} - r(Y)$:

$$\partial_t \bar{v} - \partial_{XX} \bar{v} - \partial_{YY} \bar{v} - r(Y) \bar{v} = (\partial_t \phi - \partial_{XX} \phi + \lambda_0 \phi) \Gamma_0 = 0.$$

Meanwhile, since $v \geq 0$, it is clear that v is a subsolution of the same operator. Since (2.17) provides $v_0(X, Y) \leq \bar{v}(0, X, Y)$, we conclude with the maximum principle that $v \leq \bar{v}$ on $[0, +\infty) \times \mathbb{R}^2$.

Next, let $\mu > 0$, $\varepsilon \in (0, \Lambda)$, and $\gamma > 0$. One can select $\eta > 0$ and $\delta > 0$ such that

$$\eta \sqrt{1 + B^2} \int_{\mathbb{R}} \Gamma_0(Y) dY + \delta < \mu. \quad (2.35)$$

From our control of the tails (2.30), there exist $C, \kappa > 0$ such that

$$v(t, X, Y) \leq C e^{-\kappa \sqrt{1+B^2}|Y|}, \quad \forall t \geq 0, \forall (X, Y) \in \mathbb{R}^2.$$

From there, we can find $\zeta = \zeta(\delta) > 0$ large enough, such that for any $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$, there holds

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &= \int_{\mathbb{R}} v \left(t, X(x, y), Y(x, y) \right) dy \\ &= \int_{\mathbb{R}} v \left(t, \frac{x + By}{\sqrt{1 + B^2}}, \frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}} \right) dy \\ &= \sqrt{1 + B^2} \int_{\mathbb{R}} v(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs, s) ds \\ &\leq \sqrt{1 + B^2} \left[\int_{-\infty}^{-\zeta} C e^{-\kappa \sqrt{1+B^2}|s|} ds \right. \\ &\quad \left. + \int_{-\zeta}^{+\infty} \bar{v}(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs, s) ds \right] \\ &\leq \delta + \sqrt{1 + B^2} \int_{-\zeta}^{+\infty} \phi(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs) \Gamma_0(s) ds. \end{aligned}$$

Now, set $E_\eta^\phi(t) = \{x \in \mathbb{R} \mid \phi(t, X) = \eta\}$. We will show that for any

$$x \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon)t} \right),$$

and for t large enough there holds $\phi(t, \sqrt{1+B^2}x + Bs) \leq \eta$ for any $s \geq -\zeta$. For now, let us only assume the condition on x . By applying Proposition 2.13 to \bar{u}_0 with

$$\begin{cases} a = \Lambda + \varepsilon/2, & b = \Lambda + \varepsilon, \\ \Gamma_a = \gamma, & \Gamma_b = \gamma, \\ \chi = B\zeta, \end{cases}$$

there exists $t^*(a, b, \Gamma_a, \Gamma_b, \chi) = t_{\varepsilon, \gamma, \zeta}^* \geq 0$ such that for all $t \geq t_{\varepsilon, \gamma, \zeta}^*$ there holds

$$\max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon/2)t} \right) + B\zeta \leq \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon)t} \right).$$

From there, Lemma 2.17 proves the existence of $T_{\eta, \varepsilon/2, \gamma} \geq 0$ such that for all $t \geq T_{\mu, \varepsilon, \gamma}^* := \max(t_{\varepsilon, \gamma, \zeta}^*, T_{\eta, \varepsilon/2, \gamma})$ the following holds

$$\begin{aligned} \max E_\eta^\phi(t) &\leq \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon/2)t} \right) \\ &\leq \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon)t} \right) - B\zeta \\ &\leq \sqrt{1+B^2}x - B\zeta. \end{aligned}$$

It is then easily deduced that for any $s > -\zeta$, there holds $\phi(t, \sqrt{1+B^2}x + Bs) < \eta$. Indeed, assume by contradiction that there exists $x_0 > \sqrt{1+B^2}x - B\zeta$ such that $\phi(t, x_0) \geq \eta$. Since for any $t \geq 0$ one has $\phi(t, X) \rightarrow 0$ as $X \rightarrow +\infty$, there would exist $x_1 \in E_\eta^\phi(t) \cap [x_0, +\infty)$, which contradicts the above inequality.

Finally, for any $t \geq T_{\mu, \varepsilon, \gamma}^*$ and $x \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\Lambda+\varepsilon)t} \right)$, there holds :

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &\leq \delta + \eta \sqrt{1+B^2} \int_{-\zeta}^{+\infty} \Gamma_0(s) ds \\ &\leq \delta + \eta \sqrt{1+B^2} \int_{\mathbb{R}} \Gamma_0(s) ds, \end{aligned}$$

which, combined with (2.35), proves (2.32). \square

2.4.2 The lower bound (2.33)

This subsection is devoted to the proof of (2.33).

Lemma 2.18. *Let \underline{u}_0 satisfy (Q), see Definition 2.3. Then there exists a function $\underline{u} : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ such that*

- $\underline{u} \leq \underline{u}_0$,
- there exists $\xi_2 \in \mathbb{R}$ such that $\underline{u} = \underline{u}_0$ on $[\xi_2, +\infty)$,
- \underline{u} satisfies (Q),
- \underline{u} is of class C^2 on \mathbb{R} and there exists $K \geq 0$ such that $|\underline{u}''| \leq K \underline{u}_0$ on \mathbb{R} .

Proof of Lemma 2.18. From Proposition 2.13, there exists $\xi_1 > \xi_0$ such that $\underline{u}_0(X) \geq \underline{u}_0(\xi_1)$ for any $X \leq \xi_1$. Fix $h \in (0, \xi_1 - \xi_0)$.

Since \underline{u}_0 satisfies (Q), there is $\xi_2 > \xi_1$ such that $\underline{u}_0(\xi_2) < \underline{u}_0(\xi_1)$ and $|\underline{u}_0''(X)| \leq \underline{u}_0(X)$ for all $X \geq \xi_2$. Next, one can construct a nondecreasing, concave function $\phi: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ of class C^2 satisfying

$$\phi(x) = \begin{cases} x, & \forall x \leq \underline{u}_0(\xi_2), \\ m, & \forall x \geq \underline{u}_0(\xi_1), \end{cases}$$

for some $m < \underline{u}_0(\xi_1)$. Finally, set $\underline{u}_0 = \phi \circ \underline{u}_0$. Let us prove that \underline{u}_0 satisfies all the desired properties.

Given that ϕ is concave, we have $\phi(x) \leq x$ on \mathbb{R}_+ , thus $\underline{u}_0 \leq \underline{u}_0$ on \mathbb{R} . Meanwhile, for any $X \geq \xi_2$, there holds $\underline{u}_0(X) \leq \underline{u}_0(\xi_2)$, which implies $\underline{u}_0(X) = \underline{u}_0(X)$. Furthermore, the function \underline{u}_0 is of class C^2 on \mathbb{R} . Indeed, by composition \underline{u}_0 is C^2 on $(\xi_1 - h, +\infty)$, whereas on $(-\infty, \xi_1]$, \underline{u}_0 is constant from our choice of ξ_1 .

Let us check that the function \underline{u}_0 , which is clearly bounded, satisfies condition (Q), see Definition 2.3. Given that ϕ and \underline{u}_0 are uniformly continuous, so is \underline{u}_0 . Then, since $\underline{u}_0 = \underline{u}_0$ on $[\xi_2, +\infty)$ and \underline{u}_0 satisfies (Q), we collect for free the properties corresponding to the third and fourth lines of condition (Q), as well as $\lim_{+\infty} \underline{u}_0 = 0$. Meanwhile, $\phi > 0$ leads to $\underline{u}_0 > 0$. Eventually, given our choice of ξ_1 , one deduces $\liminf_{-\infty} \underline{u}_0 \geq \underline{u}_0(\xi_1)$, whence $\liminf_{-\infty} \underline{u}_0 = m > 0$. As a result, \underline{u}_0 does satisfy (Q).

It remains to prove the existence of a real $K \geq 0$ such that $|\underline{u}_0''| \leq K\underline{u}_0$ on \mathbb{R} . From our choice of ξ_2 , there holds

$$|\underline{u}_0''(X)| \begin{cases} = 0 < \underline{u}_0(X) & \forall X \leq \xi_1, \\ = |\underline{u}_0''(X)| \leq \underline{u}_0(X) = \underline{u}_0(X) & \forall X \geq \xi_2. \end{cases}$$

Meanwhile, \underline{u}_0 is C^2 and positive on $[\xi_1, \xi_2]$, thus there exists $K' \geq 0$ such that for any X in $[\xi_1, \xi_2]$

$$|\underline{u}_0''(X)| \leq K' \min_{[\xi_1, \xi_2]} \underline{u}_0 \leq K' \underline{u}_0(X).$$

Thus it suffices to choose $K = \max(1, K')$. □

We now turn to the derivation of estimate (2.33).

Proof of (2.33). The proof involves three steps. First we construct a subsolution \underline{v} on $[0, 1] \times \mathbb{R} \times [\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha]$, which, for $\alpha > 0$ large enough, provides a lower bound of the form $v(1, X, Y) \geq \rho \underline{u}_0(X) \Gamma_0^R(Y)$ for some $\rho > 0$, where \underline{u}_0 is constructed from \underline{u}_0 as in Lemma 2.18.

Next, equipped with this lower bound provided by \underline{v} , we construct a second subsolution \underline{w} on $[1, +\infty) \times \mathbb{R}^2$, which spreads and accelerates in the direction $X \rightarrow +\infty$. Let us recall that due to the nonlocal term, equation (2.1) does not satisfy the comparison principle. Thus, to prove that $v(t, \cdot, \cdot) \geq \underline{w}(t, \cdot, \cdot)$ for $t \geq 1$, we invoke a refinement of the parabolic Harnack inequality, that is Theorem 2.16.

The last step consists in transferring the estimates on the level sets of \underline{w} into estimates on $E_\mu^n(t)$, similarly to the proof of (2.32) in subsection 2.4.1.

First subsolution. Let $\alpha > 0$ large enough so that $[-R, R] \subset (\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha)$. Let $p(t, Y)$ be the solution of the initial boundary value problem

$$\begin{cases} \partial_t p - \partial_{YY} p = 0, & t \in (0, 1], Y \in (\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha), \\ p(t, Y) = 0, & t \in (0, 1], Y = \sigma_{\pm} \pm \alpha, \\ p(0, Y) = p_0(Y), & Y \in (\sigma_-, \sigma_+), \end{cases}$$

with p_0 the quadratic polynomial that satisfies $p_0(\sigma_{\pm}) = 0$ and $p_0\left(\frac{\sigma_+ + \sigma_-}{2}\right) = 1$. In other words, $p(t, Y)$ solves the one-dimensional heat equation on $[0, 1] \times [\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha]$, with zero Dirichlet conditions imposed on the boundary. Let us recall that N_{∞} , C and κ are positive real numbers such that (2.29) and (2.30) hold. Moreover, since $r \in L_{loc}^{\infty}(\mathbb{R})$, there exists $r_{min} \leq 0$ such that $r(Y) \geq r_{min}$ for any $Y \in [\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha]$. We define the following subsolution

$$\underline{v}(t, X, Y) := e^{-kt} \underline{u}_0(X) p(t, Y), \quad (2.36)$$

$$k := K - r_{min} + N_{\infty}, \quad (2.37)$$

$$\Omega := \{(t, X, Y) \mid 0 < t < 1, X \in \mathbb{R}, Y \in (\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha)\}, \quad (2.38)$$

where \underline{u}_0 is constructed from \underline{u}_0 as in Lemma 2.18, with the associated constant $K \geq 0$, so that $k \geq N_{\infty} > 0$.

Let us prove that $v \geq \underline{v}$ on $\bar{\Omega}$. We first check that $v \leq \underline{v}$ on the parabolic boundary of Ω , that is

$$\partial_p \Omega = \left(\{0\} \times \mathbb{R} \times [\sigma_-, \sigma_+]\right) \cup D_+ \cup D_-,$$

where

$$D_{\pm} := \{(t, X, \sigma_{\pm} \pm \alpha) \mid t \in (0, 1], X \in \mathbb{R}\}.$$

On the one hand, it follows from (2.17) that $v_0(X, Y) \geq \underline{v}(0, X, Y)$ for $X \in \mathbb{R}$ and $Y \in [\sigma_-, \sigma_+]$. On the other hand, on $D_+ \cup D_-$, one has $\underline{v} = 0 \leq v$. Thus $v \geq \underline{v}$ on $\partial_p \Omega$. It remains to show that $v - \underline{v}$ is a supersolution of a parabolic problem on Ω . First, for $t \in (0, 1)$, there holds

$$\begin{aligned} \partial_t v - \partial_{XX} v - \partial_{YY} v &= r(Y)v - v \int_{\mathbb{R}} v(t, \chi, \psi) dy \\ &\geq (r_{min} - N_{\infty})v. \end{aligned}$$

Meanwhile, since $|\underline{u}_0''| \leq K\underline{u}_0$, one obtains

$$\begin{aligned} \partial_t \underline{v} - \partial_{XX} \underline{v} - \partial_{YY} \underline{v} &= e^{-kt} \left[-k\underline{u}_0 p - \underline{u}_0'' p \right] \\ &= e^{-kt} \left[(r_{min} - N_{\infty})\underline{u}_0 p + (-K\underline{u}_0 - \underline{u}_0'') p \right] \\ &\leq (r_{min} - N_{\infty})\underline{v}. \end{aligned}$$

We conclude by the maximum principle that $v \geq \underline{v}$ on $\bar{\Omega}$. We have thus completed the first step of the proof.

Second subsolution. We now turn to the construction of a second subsolution. The maximum principle shows that $p(1, Y)$ is positive on $(\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha)$. Since $[-R, R] \subset (\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha)$, there exists $p_{min} > 0$ so that $p(1, Y) \geq p_{min}$ for any $Y \in [-R, R]$. Thus, for any $X \in \mathbb{R}$ and $Y \in [-R, R]$, there holds

$$\begin{aligned} v(1, X, Y) &\geq \underline{v}(1, X, Y) \\ &\geq e^{-k} p_{min} \underline{u}_0(X) \\ &\geq e^{-k} p_{min} \underline{u}_0(X) \Gamma_0^R(Y), \end{aligned}$$

where Γ_0^R solves (2.10). Fix now any real number $\rho > 0$ small enough so that $\rho < \|\underline{u}_0\|_\infty e^{-k} p_{min}$. We allow ourselves to take ρ even smaller if needed. Set $\Lambda_\varepsilon^R = -\lambda_0^R - \varepsilon/2 > 0$. For any $t \geq 1$ and $X, Y \in \mathbb{R}$, define

$$\underline{w}(t, X, Y) := \rho u(t, X) \Gamma_0^R(Y),$$

where $u(t, X)$ solves the Fisher-KPP equation

$$\begin{cases} u_t - u_{XX} = \Lambda_\varepsilon^R u(1 - u), & t > 1, X \in \mathbb{R}, \\ u(1, X) = \underline{u}_0(X) / \|\underline{u}_0\|_\infty, & X \in \mathbb{R}. \end{cases}$$

In particular, $u(t, X) \in [0, 1]$ thanks to the maximum principle.

We shall now prove that $v(t, X, Y) > \underline{w}(t, X, Y)$ on $[1, +\infty) \times \mathbb{R}^2$. Given our choice of ρ , we indeed have $v(1, X, Y) > \underline{w}(1, X, Y)$ on \mathbb{R}^2 . Assume by contradiction that the closed set

$$E = \{t > 1 \mid \exists (X, Y) \in \mathbb{R}^2, v(t, X, Y) = \underline{w}(t, X, Y)\}$$

is nonempty. Set $t_0 := \min E > 1$ and $(X_0, Y_0) \in \mathbb{R}^2$ the point where there holds $v(t_0, X_0, Y_0) = \underline{w}(t_0, X_0, Y_0)$. Note that this implies $Y_0 \in (-R, R)$, since the maximum principle yields $v(t, \cdot, \cdot) > 0$ for any $t > 0$. Before going further, we first use Theorem 2.16 to estimate the nonlocal term in (2.7). Let (x_0, y_0) be the corresponding coordinates of (X_0, Y_0) obtained through the change of variable (2.6). Fix $M > 0$, large enough so that $\frac{3C}{\kappa} e^{-\kappa M} \leq \varepsilon/8$ and $|y_0 - Bx_0| = \sqrt{1 + B^2} |Y_0| \leq M$. Thanks to the control of the tails (2.30), there holds

$$\begin{aligned} &\int_{\mathbb{R}} v(t_0, \chi(X_0, Y_0, y), \psi(X_0, Y_0, y)) dy \\ &= \int_{\mathbb{R}} v \left(t_0, \frac{X_0 - BY_0}{\sqrt{1+B^2}} + By, \frac{-B \frac{X_0 - BY_0}{\sqrt{1+B^2}} + y}{\sqrt{1+B^2}} \right) dy \\ &= \int_{\mathbb{R}} n(t_0, x_0, y) dy = \int_{\mathbb{R}} n(t_0, x_0, Bx_0 + y) dy \\ &\leq 2M \max_{y \in [-M, M]} n(t_0, x_0, Bx_0 + y) + \int_{[-M, M]^c} C e^{-\kappa|y|} dy. \end{aligned} \quad (2.39)$$

Next, in order to estimate the first term of (2.39), let us recall that the solutions are uniformly bounded, as implied by (2.30). This allows us to use the refinement of the Harnack inequality, namely Theorem 2.16, with $\delta = \frac{C}{2M\kappa} e^{-\kappa M} >$

0. Thus there exists a constant $C_M > 0$ such that

$$\begin{aligned} \max_{(x,y) \in [-M,M]^2} n(t_0, x_0 + x, Bx_0 + y) \\ \leq C_M \min_{(x,y) \in [-M,M]^2} n(t_0, x_0 + x, Bx_0 + y) + \delta \\ \leq C_M n(t_0, x_0, y_0) + \delta, \end{aligned}$$

which we plug into (2.39) to obtain

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} v \left(t_0, \frac{X_0 - BY_0}{\sqrt{1+B^2}} + By', \frac{-B \frac{X_0 - BY_0}{\sqrt{1+B^2}} + y'}{\sqrt{1+B^2}} \right) dy' \\ \leq 2MC_M v(t_0, X_0, Y_0) + \frac{3C}{\kappa} e^{-\kappa M}. \end{aligned}$$

Going back to our proof by contradiction, since $(\underline{w} - v)$ is negative on $[1, t_0] \times \mathbb{R}^2$, it reaches its maximum on $[1, t_0] \times \mathbb{R}^2$ at the point (t_0, X_0, Y_0) . Thus

$$[\partial_t(\underline{w} - v) - \partial_{XX}(\underline{w} - v) - \partial_{YY}(\underline{w} - v) - r(Y_0)(\underline{w} - v)](t_0, X_0, Y_0) \geq 0, \quad (2.40)$$

On the one hand, there holds

$$\begin{aligned} -[\partial_t v - \partial_{XX} v - \partial_{YY} v - r(Y)v](t_0, X_0, Y_0) \\ = v(t_0, X_0, Y_0) \int_{\mathbb{R}} v(t_0, \chi, \psi) dy \\ \leq 2MC_M \underline{w}(t_0, X_0, Y_0)^2 + \frac{3C}{\kappa} e^{-\kappa M} \underline{w}(t_0, X_0, Y_0). \end{aligned}$$

On the other hand, one has

$$\begin{aligned} \partial_t \underline{w} - \partial_{XX} \underline{w} - \partial_{YY} \underline{w} - r(Y) \underline{w} &= \rho (\partial_t u - \partial_{XX} u + \lambda_0^R u) \Gamma_0^R \\ &\leq \rho (\Lambda_\varepsilon^R u + \lambda_0^R u) \Gamma_0^R \\ &\leq -\frac{\varepsilon}{2} \underline{w}. \end{aligned}$$

Thus, (2.40) leads to

$$\begin{aligned} 0 &\leq -\frac{\varepsilon}{2} \underline{w}(t_0, X_0, Y_0) + 2MC_M \underline{w}(t_0, X_0, Y_0)^2 + \frac{3C}{\kappa} e^{-\kappa M} \underline{w}(t_0, X_0, Y_0) \\ &\leq \left[-\frac{\varepsilon}{2} + 2MC_M \rho + \frac{3C}{\kappa} e^{-\kappa M} \right] \underline{w}(t_0, X_0, Y_0) \\ &\leq \left[-\frac{\varepsilon}{2} + \frac{\varepsilon}{8} + \frac{\varepsilon}{8} \right] \underline{w}(t_0, X_0, Y_0), \end{aligned}$$

provided we select ρ small enough so that $2MC_M \rho \leq \varepsilon/8$. Note that reducing ρ may change the values of t_0, X_0, Y_0 but all above estimates remain true since there always holds $Y_0 \in (-R, R)$ and C_M does not depend on $t_0 \geq 1$. In the end, one has $-\varepsilon \underline{w}(t_0, X_0, Y_0)/4 \geq 0$. This implies $\underline{w}(t_0, X_0, Y_0) \leq 0$, which is absurd. As a result, $\underline{w}(t, X, Y) < v(t, X, Y)$ for any $t \geq 1$ and $X, Y \in \mathbb{R}$.

Conclusion. Before going further, let us mention that, for any $t > 1$ and $X \in \mathbb{R}$, there holds $u(t, X) < 1$, thus

$$\int_{\mathbb{R}} w(t, X, Y) dy < \rho \int_{\mathbb{R}} \Gamma_0^R(Y) dy = \rho \sqrt{1 + B^2} \int_{\mathbb{R}} \Gamma_0^R(y) dy =: \beta.$$

Therefore, the lower bound $v(t, X, Y) \geq \underline{w}(t, X, Y)$ on $[1, +\infty) \times \mathbb{R}^2$ does not provide any information on the location of $E_\mu^n(t)$ for levels $\mu \geq \beta$. As a result the location of larger levels are seemingly out of reach, which is typical of equations without comparison principle, as already mentioned in the introduction and subsection 2.2.5.

Now, given any $\mu \in (0, \beta)$, one can select $\eta = \eta(\mu) \in (0, 1)$ such that $\eta > \mu/\beta$. Since $v \geq \underline{w}$ on $[1, +\infty) \times \mathbb{R}^2$, there holds for any $t \geq 1$

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &\geq \int_{\mathbb{R}} \underline{w}(t, X, Y) dy \\ &\geq \int_{\mathbb{R}} \rho u(t, X) \Gamma_0^R(Y) dy \\ &\geq \rho \int_{\mathbb{R}} u\left(t, \frac{x + By}{\sqrt{1 + B^2}}\right) \Gamma_0^R\left(\frac{y - Bx}{\sqrt{1 + B^2}}\right) dy \\ &\geq \rho \sqrt{1 + B^2} \int_{\mathbb{R}} u(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs) \Gamma_0^R(s) ds \\ &\geq \rho \sqrt{1 + B^2} \int_{-R}^R u(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs) \Gamma_0^R(s) ds. \end{aligned}$$

We will show that for any

$$x \leq \frac{1}{\sqrt{1 + B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2)t} \right),$$

and for t large enough there holds $u(t, \sqrt{1 + B^2}x + Bs) \geq \eta$ for $|s| \leq R$. For now, let us only assume the condition on x . By applying Proposition 2.13 to \underline{u}_0 with

$$\begin{cases} a = \Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2, & b = \Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4, \\ \Gamma_a = \Gamma, & \Gamma_b = \Gamma, \\ \chi = BR, \end{cases}$$

we deduce that there exists $t_{a,b,\Gamma_a,\Gamma_b,\chi}^* = t_{\Gamma,R,\varepsilon}^* \geq 0$ such that for any $s \in [-R, R]$ and $t \geq t_{\Gamma,R,\varepsilon}^*$, there holds

$$\begin{aligned} \sqrt{1 + B^2}x + Bs &\leq \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2)t} \right) + Bs \\ &\leq \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2)t} \right) + BR \\ &\leq \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right). \end{aligned}$$

Since $\eta \in (0, 1)$, Lemma 2.12 gives the existence of a real $T_{\eta,\varepsilon/4,\Gamma,\Lambda_\varepsilon^R} \geq 0$ such that

$$\min E_\eta(t) \geq \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right), \quad \forall t \geq T_{\eta,\varepsilon/4,\Gamma,\Lambda_\varepsilon^R},$$

where $E_\eta(t) = \{x \in \mathbb{R} \mid u(t, x) = \eta\}$. However, Lemma 2.18 provides some $\xi_2 \in \mathbb{R}$ such that $\underline{u}_0(X) = u_0(X)$ for $X \geq \xi_2$, and since \underline{u}_0 satisfies (Q) (see Definition

2.3), one can take $T_{\eta,\varepsilon/4,\Gamma,\Lambda_\varepsilon^R}$ even larger so that $\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right) \geq \xi_2$. Also, since $\underline{u}_0 \leq \underline{u}$, there holds $\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right) \geq \xi_2$, so that

$$\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right) = \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right), \quad \forall t \geq T_{\eta,\varepsilon/4,\Gamma,\Lambda_\varepsilon^R}.$$

Additionally, seeing that $\inf_{X \leq 0} u(t, X) \rightarrow 1$ as $t \rightarrow +\infty$, there is $\mathbf{t}_{\eta,R,\varepsilon} \geq 0$ such that

$$\liminf_{X \rightarrow -\infty} u(t, X) > \eta, \quad \forall t \geq \mathbf{t}_{\eta,R,\varepsilon}.$$

Finally, set

$$T_{\eta,\varepsilon,\Gamma,R}^* := \max(\mathbf{t}_{\Gamma,R,\varepsilon}^*, T_{\eta,\varepsilon/4,\Gamma,\Lambda_\varepsilon^R}, \mathbf{t}_{\eta,R,\varepsilon}),$$

then for any $x \leq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2)t} \right)$ and $t \geq T_{\eta,\varepsilon,\Gamma,R}^*$, there holds

$$\begin{aligned} \min E_\eta(t) &\geq \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/4)t} \right) \\ &\geq \sqrt{1+B^2}x + BR. \end{aligned} \quad (2.41)$$

Thus for any $s \in (-R, R)$, one has $u(t, \sqrt{1+B^2}x + Bs) > \eta$. Indeed, assume by contradiction that there exists $s_0 \in (-R, R)$ such that $u(t, \sqrt{1+B^2}x + Bs_0) \leq \eta$. Given that $t \geq \mathbf{t}_{\eta,R,\varepsilon}$, there would exist $x_1 \in E_\eta(t) \cap (-\infty, \sqrt{1+B^2}x + Bs_0)$, which is absurd considering (2.41).

Consequently, when $t \geq T_{\eta,\varepsilon,\Gamma,R}^*$ and $x \leq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2)t} \right)$, there holds

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy &\geq \rho \sqrt{1+B^2} \int_{-R}^R \eta \Gamma_0^R(s) ds \\ &\geq \eta \beta > \mu. \end{aligned}$$

Since $\Lambda_\varepsilon^R - \varepsilon/2 = -\lambda_0^R - \varepsilon$, this concludes the proof of (2.33). \square

2.4.3 Conclusion

Proof of Theorem 2.7. Let us recall that (2.32)-(2.33) have been established in subsections 2.4.1 and 2.4.2 respectively. We can now complete the proof of Theorem 2.7. Set

$$N_t(x) := \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy,$$

for any $t \geq 0$ and $x \in \mathbb{R}$. Set $T_{\mu,\varepsilon,\gamma,\Gamma,R}^* := \max(T_{\mu,\varepsilon,\gamma}^*, T_{\mu,\varepsilon,\Gamma,R}^*)$. One can reformulate (2.32)-(2.33) as follows : there exists $\beta > 0$ so that for any $\mu \in (0, \beta)$, $\varepsilon \in (0, -\lambda_0^R)$, $\Gamma > 0$ and $\gamma > 0$, there exists $T_{\mu,\varepsilon,\gamma,\Gamma,R}^* \geq 0$ such that for all $t \geq T_{\mu,\varepsilon,\gamma,\Gamma,R}^*$, there holds

$$\begin{aligned} N_t(x) < \mu, & \quad \forall x \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right), \\ N_t(x) > \mu, & \quad \forall x \leq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right), \end{aligned}$$

Since N_t is continuous for any $t > 0$, and $E_\mu^n(t) = N_t^{-1}(\mu)$, the level set $E_\mu^n(t)$ is nonempty, closed, and included in

$$\frac{1}{\sqrt{1+B^2}} \left[\min \underline{u}_0^{-1} \left(\Gamma e^{-(\lambda_0^R - \varepsilon)t} \right), \max \bar{u}_0^{-1} \left(\gamma e^{-(\lambda_0 + \varepsilon)t} \right) \right],$$

for any $t \geq T_{\mu, \varepsilon, \gamma, \Gamma, R}^*$. This concludes the proof of Theorem 2.7. \square

2.4.4 A heavy tail induces acceleration

In this short subsection, we give a sketch of the proof of Theorem 2.6, as it follows the same lines as the proof of (2.33) done in subsection 2.4.2.

By assumption, there holds $\lambda_0 < 0$. Select $R > 0$ large enough so that $\lambda_0^R < 0$ (see subsection 2.2.2). Choose any $c > 2\sqrt{-\lambda_0^R}$ and set $\alpha_c \in (0, \sqrt{-\lambda_0^R})$ the only real satisfying $c = \alpha_c + \frac{-\lambda_0^R}{\alpha_c}$. Since there exists $m > 0$ such that $\underline{u}_0(X) \geq \min(m, e^{-\alpha_c X})$, we can construct, as in the proof of Lemma 2.18, a C^2 function $\underline{u}_0: \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$ that satisfies

- $\underline{u}_0 \leq u_0$,
- \underline{u}_0 is asymptotically front-like, i.e. satisfies (2.11),
- $\underline{u}_0(X) = e^{-\alpha_c X}$ for X large enough,
- there exists $K \geq 0$ such that $|\underline{u}_0''| \leq K \underline{u}_0$ on \mathbb{R} .

Then, select $\alpha > 0$ large enough so that $[-R, R] \subset (\sigma_- - \alpha, \sigma_+ + \alpha)$. Set \underline{v} as in (2.36)-(2.38). From (2.16), the maximum principle allows us to conclude that $\underline{v} \geq \underline{u}_0$ on $[0, 1] \times \mathbb{R}^2$.

Next, as in subsection 2.4.2, we can construct a second subsolution on $[1, +\infty) \times \mathbb{R}^2$ of the form $\underline{w}(t, X, Y) = \rho u(t, X) \Gamma_0^R(Y)$ for some $\rho > 0$, where Γ_0^R solves (2.10) and $u(t, X)$ solves

$$\begin{cases} u_t - u_{XX} = -\lambda_0^R u(1-u), & t > 1, X \in \mathbb{R}, \\ u(1, X) = \underline{u}_0(X), & X \in \mathbb{R}. \end{cases}$$

However, since $\underline{u}_0(X)$ decays as $e^{-\alpha_c X}$, the function $u(t, X)$ converges to a shift of the front $\varphi_c(X - ct)$ solution of the Fisher-KPP equation $u_t - u_{XX} = -\lambda_0^R u(1-u)$, see [136]. As a consequence, with the same calculation as in subsection 2.4.2, we deduce the existence of a level $\beta > 0$ such that for any $\mu \in (0, \beta)$, there holds

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} \left(\frac{1}{t} \min E_\mu^n(t) \right) \geq \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} c,$$

Since $c > 2\sqrt{-\lambda_0^R}$ may be chosen arbitrarily large, there holds $\min E_\mu^n(t)/t \rightarrow +\infty$ as $t \rightarrow +\infty$, for all $\mu \in (0, \beta)$, leading to the result of Theorem 2.6.

2.5 No acceleration for ill-directed heavy tails

In contradistinction with Section 2.4, we will keep the notation $\tilde{r}(Y) = r(y - Bx) = r(\sqrt{1+B^2}Y)$, since the two coordinate systems (x, y) and (X, Y) will be used in conjunction during the proof.

Proof of Theorem 2.11. We only give the proof for $c > c^*$, as the case $c < -c^*$ is similar. We first set the following positive constants

$$s^* := c^* \sqrt{1 + B^2} = 2\sqrt{-\lambda_0}, \quad \gamma := \sqrt{-\lambda_0}.$$

Fix any $s > s^*$, and define

$$\begin{aligned} \psi(t, x, y) &:= C e^{-\gamma(X-st)} \Gamma_0(Y), \\ \varphi(t, x, y) &:= e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y), \end{aligned}$$

where X, Y are given by (2.6), $\alpha \geq \gamma^2 (1 + \frac{1}{B^2})$ may be chosen arbitrarily large, $C > 0$ is a positive constant to be determined later, and the functions $u(t, x)$, $p(t, y)$ respectively solve

$$\begin{cases} \partial_t u - \partial_{xx} u = u(\|u_0\|_\infty - u) & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ u(0, x) = u_0(x) & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (2.42)$$

$$\begin{cases} \partial_t p - \partial_{yy} p = 0 & t > 0, y \in \mathbb{R}, \\ p(0, y) = \mathbf{1}_{[\sigma_-, \sigma_+]}(y) & y \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (2.43)$$

Since p solves the one-dimensional heat equation, it is expressed as the convolution

$$p(t, y) = \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} \int_{\sigma_-}^{\sigma_+} e^{-(y-z)^2/(4t)} dz. \quad (2.44)$$

We shall prove that $\psi + \varphi \geq n$ using the maximum principle. Notice that one clearly has $\psi(0, \cdot, \cdot) \geq 0$, and $\varphi(0, x, y) \geq n_0(x, y)$ with (2.20). Also, since nonnegative, n is a subsolution of the linear local operator :

$$\begin{aligned} \mathcal{L} &:= \partial_t - \partial_{xx} - \partial_{yy} - r(y - Bx), \\ &= \partial_t - \partial_{XX} - \partial_{YY} - \tilde{r}(Y), \end{aligned}$$

thus it suffices to prove that $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \mathbb{R}^2$ to conclude.

Given that $-\partial_{YY} \Gamma_0 - \tilde{r}(Y) \Gamma_0(Y) = \lambda_0 \Gamma_0(Y)$, we have

$$\mathcal{L}\psi = (\gamma s - \gamma^2 + \lambda_0) \psi > 0,$$

since $\gamma s^* - \gamma^2 + \lambda_0 = 0$. In particular, ψ is a supersolution.

Let us now turn our attention to the function φ . Since r satisfies Assumption 2.1, there exists $Y_0 > 0$ such that $\tilde{r}(Y) \leq -\alpha$ whenever $|Y| \geq Y_0$. Set

$$\Omega_0 := \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid |Y| = \frac{1}{\sqrt{1+B^2}} |y - Bx| < Y_0 \right\}.$$

On Ω_0^c , there holds $-\tilde{r}(Y) = -r(y - Bx) \geq \alpha$. Therefore this implies

$$\mathcal{L}\varphi = -\alpha\varphi + (\|u_0\|_\infty - u)\varphi - r(y - Bx)\varphi \geq (\|u_0\|_\infty - u)\varphi \geq 0.$$

Thus $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \Omega_0^c$.

Next, let us consider the domain Ω_0 . On this domain, φ may no longer be a supersolution because r may be greater than $-\alpha$. However we shall prove that $\psi + \varphi$ is a supersolution. Indeed, there holds

$$\mathcal{L}\psi \geq Q_1 e^{-\gamma(X-st)}, \quad (2.45a)$$

$$\mathcal{L}\varphi \geq -Q_2 e^{-\alpha t} p(t, y), \quad (2.45b)$$

where

$$Q_1 := (\gamma s - \gamma^2 + \lambda_0) C \min_{|Y| \leq Y_0} \Gamma_0(Y) > 0, \quad (2.46a)$$

$$Q_2 := (\alpha + r_{max}) \|u_0\|_\infty. \quad (2.46b)$$

Now, let us divide Ω_0 into two parts :

$$\Omega_- := \Omega_0 \cap \{(x, y) \mid BX - Y_0 \leq \theta\},$$

$$\Omega_+ := \Omega_0 \cap \{(x, y) \mid BX - Y_0 > \theta\},$$

where

$$\theta := \max\left(1, (\sigma_+ + 1)\sqrt{1 + B^2}\right) > 0.$$

On the domain Ω_- , one has

$$\begin{aligned} \mathcal{L}\psi &\geq Q_1 e^{-\gamma X} \geq Q_1 e^{-\gamma(Y_0 + \theta)/B} \\ \mathcal{L}\varphi &\geq -Q_2 e^{-\alpha t} \|p(0, \cdot)\|_\infty \geq -Q_2. \end{aligned}$$

In view of (2.46) it suffices to take C large enough to reach $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \Omega_-$.

It remains to prove that $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \Omega_+$. For any $(x, y) \in \Omega_+$, we have

$$y = \frac{BX + Y}{\sqrt{1 + B^2}} \geq \frac{BX - Y_0}{\sqrt{1 + B^2}} \geq \frac{\theta}{\sqrt{1 + B^2}} > \sigma_+.$$

Consequently, from (2.44) we obtain

$$\begin{aligned} p(t, y) &\leq \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} (\sigma_+ - \sigma_-) e^{-(y - \sigma_+)^2 / (4t)} \\ &= \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} (\sigma_+ - \sigma_-) \exp\left(-\frac{1}{4t} \left(\frac{BX + Y}{\sqrt{1 + B^2}} - \sigma_+\right)^2\right) \\ &\leq \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} (\sigma_+ - \sigma_-) e^{-Z^2 / 4t}, \end{aligned}$$

where

$$Z := \frac{BX - Y_0}{\sqrt{1 + B^2}} - \sigma_+ \geq \frac{\theta}{\sqrt{1 + B^2}} - \sigma_+ \geq 1.$$

As a result, from (2.45), there holds

$$\begin{aligned} \mathcal{L}(\psi + \varphi) &\geq Q_1 e^{-\gamma X} e^{\gamma st} - Q_2 e^{-\alpha t} p(t, y) \\ &\geq \widetilde{Q}_1 e^{-\gamma Z \sqrt{1 + 1/B^2}} e^{\gamma st} - \widetilde{Q}_2 t^{-1/2} e^{-\alpha t} e^{-Z^2 / 4t}, \end{aligned}$$

where

$$\begin{aligned}\widetilde{Q}_1 &:= Q_1 e^{-\gamma(Y_0 + \sqrt{1+B^2}\sigma_+)/B}, \\ \widetilde{Q}_2 &:= Q_2(\sigma_+ - \sigma_-) \frac{1}{\sqrt{4\pi}}.\end{aligned}$$

Thus $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \Omega_+$ if

$$\widetilde{Q}_1 e^{-\gamma Z \sqrt{1+B^2}/B} \geq \widetilde{Q}_2 t^{-1/2} e^{-Z^2/4t} e^{(-\alpha-\gamma s)t}, \quad (2.47)$$

for every $Z \geq 1$ and $t > 0$. For any such Z , the function

$$g: t \mapsto t^{-1/2} e^{-Z^2/4t} e^{(-\alpha-\gamma s)t},$$

defined on $(0, +\infty)$, attains its maximum at

$$t_{max} = \frac{\sqrt{1+4(\gamma s + \alpha)Z^2} - 1}{4(\gamma s + \alpha)} > 0,$$

which, since $\sqrt{1+a^2} - 1 \leq a \leq \sqrt{1+a^2}$ for any $a \geq 0$, leads to

$$\begin{aligned}g(t) &\leq Q_3 \exp\left(-\frac{(\gamma s + \alpha)Z^2}{\sqrt{1+4(\gamma s + \alpha)Z^2} - 1}\right) \exp\left(-\frac{\sqrt{1+4(\gamma s + \alpha)Z^2}}{4}\right) \\ &\leq Q_3 e^{-\sqrt{\gamma s + \alpha}Z},\end{aligned}$$

with $Q_3 := t_{max}^{-1/2} e^{1/4} > 0$. Therefore, (2.47) amounts to

$$\widetilde{Q}_1 e^{-\gamma Z \sqrt{1+B^2}} \geq \widetilde{Q}_2 Q_3 e^{-\sqrt{\gamma s + \alpha}Z}.$$

Now, let us recall that since $\alpha \geq \gamma^2(1 + \frac{1}{B^2})$, we have

$$\gamma \sqrt{1 + \frac{1}{B^2}} \leq \sqrt{\gamma s + \alpha}.$$

Finally, by increasing $C > 0$, if necessary, one has $\widetilde{Q}_1 \geq \widetilde{Q}_2 Q_3$, thus $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \Omega_+$.

Putting all together, we have thus proved $\mathcal{L}(\psi + \varphi) \geq 0$ on $(0, +\infty) \times \mathbb{R}^2$ and, from the comparison principle, $n(t, x, y) \leq \psi(t, x, y) + \varphi(t, x, y)$ on $(0, +\infty) \times \mathbb{R}^2$. In other words, for any $s > s^*$ and $\alpha \geq \gamma^2(1 + \frac{1}{B^2})$, there exists $C > 0$ such that for any $t > 0$ and $(x, y) \in \mathbb{R}^2$, there holds

$$n(t, x, y) \leq C e^{-\gamma(X-st)} \Gamma_0(Y) + e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y). \quad (2.48)$$

We are now in the position to complete the proof of (2.21). This requires an additional control of the tails of n which is postponed to Lemma 2.19. In the sequel, we select $C' > 0$ and $\kappa > 0$ such that (2.50) holds. Choose any $c > c^* = s^*/\sqrt{1+B^2}$ and $s \in (s^*, c\sqrt{1+B^2})$. Now, fix $\mu > 0$ and select $\zeta > 0$ large enough so that

$$C' \int_{-\infty}^{-\zeta} e^{-\kappa|y|} dy < \frac{\mu}{2}.$$

Additionally, there exists $T_{\alpha,\mu} \geq 0$ such that for any $t \geq T_{\alpha,\mu}$ and for all $x \in \mathbb{R}$, there holds

$$\int_{\mathbb{R}} e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y) dy \leq e^{-\alpha t} \|u_0\|_{\infty} (\sigma_+ - \sigma_-) \leq \frac{\mu}{2}.$$

Then, set $\xi := -\zeta + Bct$. For any $t \geq T_{\alpha,\mu}$, combining (2.48) and (2.50) one obtains

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} n(t, ct, y) dy &\leq \int_{-\infty}^{\xi} \left[C' e^{-\kappa|y-Bct|} + e^{-\alpha t} u(t, ct) p(t, y) \right] dy \\ &\quad + \int_{\xi}^{+\infty} [\varphi(t, ct, y) + \psi(t, ct, y)] dy \\ &\leq \int_{-\infty}^{-\zeta} C' e^{-\kappa|y|} dy + \int_{\mathbb{R}} e^{-\alpha t} u(t, ct) p(t, y) dy + \int_{\xi}^{+\infty} \psi(t, ct, y) dy \\ &\leq \mu + C \int_{\xi}^{+\infty} \exp\left(-\gamma \left(\frac{ct + By}{\sqrt{1+B^2}} - st\right)\right) \Gamma_0\left(\frac{y - Bct}{\sqrt{1+B^2}}\right) dy \\ &\leq \mu + C\sqrt{1+B^2} \int_{-\zeta/\sqrt{1+B^2}}^{+\infty} e^{-\gamma(\sqrt{1+B^2}ct + Bz - st)} \Gamma_0(z) dz \\ &\leq \mu + \tilde{C} e^{-\gamma(\sqrt{1+B^2}c-s)t} \end{aligned}$$

where $\tilde{C} = C\sqrt{1+B^2}e^{\gamma B\zeta/\sqrt{1+B^2}} \int_{\mathbb{R}} \Gamma_0(z) dz > 0$. From there we deduce that $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \int_{\mathbb{R}} n(t, ct, y) dy \leq \mu$. This proves (2.21) since μ may be taken arbitrarily small. \square

To conclude the above proof, we require the control (2.50).

Lemma 2.19. *Suppose r, K and n_0 satisfy the assumptions of Theorem 2.11. Let n be any global nonnegative solution of (2.1). Then there exists $N_{\infty} > 0$ such that*

$$\int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy \leq N_{\infty}. \quad (2.49)$$

Additionally, for every $\alpha > 0$ there exist $C', \kappa > 0$ such that

$$n(t, x, y) \leq C' e^{-\kappa|y-Bx|} + e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y), \quad (2.50)$$

where u and p respectively solve (2.42)-(2.43).

Proof of Lemma 2.19. The proof, very similar to that of [2, Lemma 2.4], is included here for the sake of completeness. The first assertion is straightforward. If we define the mass $N(t, x) := \int_{\mathbb{R}} n(t, x, y) dy$, an integration of (2.1) along the y variable provides the inequality

$$\partial_t N - \partial_{xx} N \leq N(r_{max} - k_- N).$$

Since $N_0(x) \leq \|u_0\|_{\infty} (\sigma_+ - \sigma_-)$, it follows from the maximum principle that the mass is uniformly bounded :

$$N(t, x) \leq N_{\infty} := \max\left(\|u_0\|_{\infty} (\sigma_+ - \sigma_-), \frac{r_{max}}{k_-}\right),$$

which proves (2.49).

Let us now turn to the second assertion. Fix $R > 0$ large enough such that $\tilde{r}(Y) \leq -\alpha$ whenever $|Y| \geq R$. Set

$$\Omega_R := \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 \mid |Y| = \frac{|y - Bx|}{\sqrt{1 + B^2}} < R \right\}.$$

Let us prove that n is uniformly bounded on Ω_R . In view of Assumption 2.1, there exists $M > 0$ such that for all $(x, y) \in \Omega_{R+1}$, there holds

$$\left| r(y - Bx) - \int_{\mathbb{R}} K(t, x, y, y') n(t, x, y') dy' \right| \leq \|r\|_{L^\infty(\Omega_R)} + k_+ N_\infty =: M.$$

As a consequence, n is the solution of a linear parabolic problem with bounded coefficients on $\overline{\Omega_{R+1}}$ (the nonlocal term being treated as a function of (t, x, y)), which allows us to apply the parabolic Harnack inequality (see [117] for instance). Fix any $\tau > 0$. There exists $C_H = C_H(\tau, R) > 0$ such that for all $t > 0$ and $\bar{x} \in \mathbb{R}$:

$$\max_{(x, y) \in B_R(\bar{x})} n(t, x, y) \leq C_H \min_{(x, y) \in B_R(\bar{x})} n(t + \tau, x, y),$$

where $B_R(\bar{x}) \subset \Omega_{R+1}$ denotes the closed ball of radius R of center $(\bar{x}, B\bar{x})$. This yields

$$\max_{(x, y) \in B_R(\bar{x})} n(t, x, y) \leq \frac{C_H}{2R} \int_{\mathbb{R}} n(t + \tau, \bar{x}, y) dy = \frac{C_H}{2R} N(t + \tau, \bar{x}) \leq \frac{C_H N_\infty}{2R}.$$

Seeing that C_H does not depend on \bar{x} , the population $n(t, x, y)$ is uniformly bounded by $\frac{C_H N_\infty}{2R}$ on $\mathbb{R}_+ \times \overline{\Omega_R}$.

To conclude, define, for any $\alpha > 0$,

$$\varphi(t, x, y) := C e^{-\kappa(|y - Bx| - R\sqrt{1+B^2})} + e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y),$$

where C, κ are positive constants, and u, p solve (2.42) and (2.43) respectively. Let us check that $n(t, x, y) \leq \varphi(t, x, y)$ on $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^2$. The inequality holds for $t = 0$ by (2.20). If we choose any $C \geq \frac{C_H N_\infty}{2R}$, there holds $n(t, x, y) \leq \varphi(t, x, y)$ on $\mathbb{R}_+ \times \overline{\Omega_R}$. Next, on the remaining region $(0, +\infty) \times \Omega_R^c$, we have $r(y - Bx) \leq -\alpha$, thus φ satisfies

$$\begin{aligned} & \partial_t \varphi - \partial_{xx} \varphi - \partial_{yy} \varphi - r(y - Bx) \varphi \\ &= (-\kappa^2(1 + B^2) - r(y - Bx)) C e^{-\kappa(|y - Bx| - R\sqrt{1+B^2})} \\ & \quad + (-\alpha + \|u_0\|_\infty - u(t, x) - r(y - Bx)) e^{-\alpha t} u(t, x) p(t, y), \\ & \geq (\alpha - \kappa^2(1 + B^2)) C e^{\kappa R \sqrt{1+B^2}} e^{-\kappa|Y|}, \end{aligned}$$

which is nonnegative if we fix any $\kappa \leq \sqrt{\frac{\alpha}{1+B^2}}$. Since $n \geq 0$, it is a subsolution of the same operator. The maximum principle allows us to conclude that $n(t, x, y) \leq \varphi(t, x, y)$ on $(0, +\infty) \times \Omega_R^c$. We deduce (2.50) by setting $C' := C e^{\kappa R \sqrt{1+B^2}}$. \square

Chapitre 3

Populations facing a nonlinear environmental gradient : steady states and pulsating fronts

Abstract

We consider a population structured by a space variable and a phenotypical trait, submitted to dispersion, mutations, growth and nonlocal competition. This population is facing an *environmental gradient* : to survive at location x , an individual must have a trait close to some optimal trait $y_{opt}(x)$. Our main focus is to understand the effect of a *nonlinear* environmental gradient.

We thus consider a nonlocal parabolic equation for the distribution of the population, with $y_{opt}(x) = \varepsilon\theta(x)$, $0 < |\varepsilon| \ll 1$. We construct steady states solutions and, when θ is periodic, pulsating fronts. This requires the combination of rigorous perturbation techniques based on a careful application of the implicit function theorem in rather intricate function spaces. To deal with the phenotypic trait variable y we take advantage of a Hilbert basis of $L^2(\mathbb{R})$ made of eigenfunctions of an underlying Schrödinger operator, whereas to deal with the space variable x we use the Fourier series expansions.

Our mathematical analysis reveals, in particular, how both the steady states solutions and the fronts (speed and profile) are distorted by the nonlinear environmental gradient, which are important biological insights.

Key Words : structured population, nonlocal reaction-diffusion equation, steady states, pulsating fronts, perturbation techniques.

3.1 Introduction

This paper is concerned with the nonlocal parabolic equation

$$\partial_t u = \partial_{xx} u + \partial_{yy} u + u \left(1 - A^2 (y - y_{opt}(x))^2 - \int_{\mathbb{R}} u(t, x, y') dy' \right), \quad (3.1)$$

where $t > 0, x, y \in \mathbb{R}$ and

$$y_{opt}(x) := \varepsilon\theta(x), \quad \theta \in C_b(\mathbb{R}), \quad (3.2)$$

which serves as a model in evolutionary biology. Here $u = u(t, x, y)$ denotes the distribution of a population which, at each time $t > 0$, is structured by a space variable $x \in \mathbb{R}$, and a phenotypic trait $y \in \mathbb{R}$. This population is submitted to spatial dispersion, mutations, growth and competition. The spatial dispersion and the mutations are modeled by diffusion operators, namely $\partial_{xx}u$ and $\partial_{yy}u$. The intrinsic *per capita growth rate* of the population depends on both the location x and the phenotypic trait y . It is modeled by the confining term $1 - A^2(y - y_{opt}(x))^2$, where $A > 0$ is a constant that measures the strength of the selection. This corresponds to a population living in an *environmental gradient*: to survive at location x , an individual must have a trait close to the optimal trait $y_{opt}(x) = \varepsilon\theta(x)$. Finally, we consider a logistic regulation of the population distribution that is local in the spatial variable x and nonlocal in the phenotypic trait y . In other words, we consider that there exists, at each location, an intra-specific competition which takes place with all individuals whatever their trait.

The main input of this work is to analyze the case of a *nonlinear* environmental gradient. To do so, we consider that the optimal trait is described by (3.2) with $0 < |\varepsilon| \ll 1$, which corresponds to a nonlinear perturbation of the linear case $\varepsilon = 0$. First, under some natural assumptions, we construct steady states solutions, shedding light on how Gaussian solutions (corresponding to $\varepsilon = 0$) are distorted by the nonlinear perturbation. Next, we consider the case of a periodic perturbation, $\theta \in C(\mathbb{R}/L\mathbb{Z})$ for some $L > 0$, for which we construct *pulsating fronts* with a semi infinite interval of admissible speeds.

In ecology, an *environmental gradient* refers to a gradual change in various factors in space that determine the favoured phenotypic traits. Environmental gradients can be related to factors such as altitude, temperature, and other environment characteristics. It is now well documented that invasive species need to evolve during their range expansion to adapt to local conditions [74], [103]. Such issues are highly relevant in the context of the global warming [69], [72], or of the evolution of resistance of bacteria to antibiotics [100], [21]. Theoretical models therefore need to incorporate evolutionary factors [90], [104], [100]. In this context, let us mention the so-called ‘‘cane toad equation’’ which has led to rich mathematical results [22], [37], [36], [39]. On the other hand, equations having the form of (3.1) were developed in [122], [126], [125], [114].

Before discussing propagation phenomena in (3.1), let us briefly recall that *traveling fronts* are particular solutions that consist of a constant profile connecting zero to ‘‘a non-trivial state’’ and shifting at a constant speed. This goes back to the seminal works [79], [108] on the Fisher-KPP equation

$$\partial_t u = \Delta u + u(1 - u), \quad t > 0, x \in \mathbb{R}^N,$$

and, among so many others, [16, 17], [77]. The construction of such solutions is much harder when the equation does not enjoy the comparison principle. One then usually needs to use topological degree arguments and the identification of the ‘‘non-trivial state’’ is typically missing, see e.g. [31], [4], [97] on the nonlocal Fisher-KPP equation.

As far as the mathematical analysis of (3.1) is concerned, one has to deal with the fine interplay between the space variable x and the phenotypic trait y , the fact that the phenotypic space is unbounded, and the nonlocal competition term. Because of the latter, equation (3.1) does not enjoy the comparison principle and its analysis is quite involved since many techniques based on the comparison principle — such as some monotone iterative schemes or the sliding method — are unlikely to be used.

Despite of that, the linear environmental gradient case, namely

$$y_{opt}(x) = Bx, \quad \text{for some } B \in \mathbb{R}, \quad (3.3)$$

is now rather well understood. In this case, depending on the sign of an underlying principal eigenvalue [6], either the population gets extinct, or it is able to adapt progressively to uncrowded zones and invade the environment. When propagation occurs, known results are the following. First, the $B = 0$ case allows a separation of variables trick, from which a rather exhaustive analysis can be performed [29]. Roughly speaking, traveling fronts can be written in the form $\Gamma_0(y)U(x - ct)$, where $\Gamma_0(y)$ is an underlying *ground state* or *principal eigenfunction* and $U(z := x - ct)$ a Fisher-KPP traveling wave with speed c . This fact will be precised and exploited later in the present work. On the other hand, when $B \neq 0$, variables cannot be separated and careful estimates of the nonlocal competition term are required. Thanks to rather sharp *a priori* estimates, Harnack and Bernstein type refined inequalities, traveling fronts are constructed in [6] and the determinacy of the spreading speed in the associated Cauchy problem is obtained in [2]. Very recently, accelerating invasions induced by initial *heavy tails* of the population distribution — see [95] and [83] for related results in absence of evolution— have been analysed in [123].

Last, let us mention that the case of a moving optimum

$$y_{opt}(t, x) = B(x - c_s t), \quad \text{for some } B \in \mathbb{R}, c_s > 0,$$

is also analyzed in [2]. This case serves as a model to study, e.g., the effect of global warming on the survival and propagation of a species : the favorable areas are shifted by the climate change at a given speed $c_s > 0$. The outcome is that there is an identified critical climate speed $c_s^* \geq 0$ such that $c > c_s^*$ implies extinction, whereas $c_s < c_s^*$ implies survival and invasion.

Nevertheless, the case of nonlinear environmental gradients is of great importance for applications, for instance in the context of development of resistance of pathogens to antibiotics. In this respect, let us mention the experimental set up of [21] where, thanks to mutation, *E. Coli* bacteria are able to cross a four feet long petri dish on which the antibiotic concentration sharply increases¹.

As far as we know no significant mathematical results exist for model (3.1) when the environmental gradient $y_{opt}(x)$ is nonlinear. The reasons are, at least, threefold. First of all, it is much harder, if possible, to relate the issue to a underlying eigenvalue problem. Second, it is expected that the population may survive while being blocked in a restricted zone (so that invasion does not occur). Last, if invasion occurs, tracking the propagation of the solution is far from obvious since, among others, geometrical effects (via curvature) may appear along the optimal curve $y = y_{opt}(x)$.

1. see the striking movie at <https://www.youtube.com/watch?v=yybsSqcB7mE>

Thus, in order to understand the situation where the optimal trait no longer depends linearly on space, our strategy is to consider the case (3.2) with $0 < |\varepsilon| \ll 1$, which we see as a nonlinear perturbation of the case (3.3) with $B = 0$ studied in [29].

Our first goal is to construct steady states, which we denote $n = n^\varepsilon(x, y)$, to (3.1). To do so, we will rely on rigorous perturbation techniques based on the implicit function theorem. We will also take advantage of the orthonormal basis of $L^2(\mathbb{R})$ consisting of eigenfunctions of the underlying operator

$$-\frac{d^2}{dy^2} - (1 - A^2y^2).$$

This requires to work in rather intricate function spaces. Besides this rigorous theoretical construction, asymptotic expansions combined with numerical explorations enable to capture the distortion of the steady state by the nonlinear perturbation of the environmental gradient.

Our second goal is to analyze the propagation phenomena arising from model (3.1). To do so, for θ being L -periodic, we construct *pulsating fronts*. These particular solutions were first introduced by [131] in a biological context, and by Xin [143–145] in the framework of flame propagation, as natural extensions, in the periodic framework, of the aforementioned traveling fronts. By definition, a pulsating front is a speed $c_\varepsilon \in \mathbb{R}$ and a profile $\tilde{u}^\varepsilon(z, x, y)$, that is L -periodic in the x variable, such that

$$u^\varepsilon(t, x, y) := \tilde{u}^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y)$$

solves equation (3.1) and such that, as $z \rightarrow \pm\infty$, $\tilde{u}^\varepsilon(z, x, y)$ connects zero to a “non-trivial periodic state”, a natural candidate being the steady state $n^\varepsilon(x, y)$ constructed previously. Equivalently, a pulsating front is a solution connecting zero to a “non-trivial periodic state”, and that satisfies the constraint

$$u^\varepsilon\left(t + \frac{L}{c_\varepsilon}, x, y\right) = u^\varepsilon(t, x - L, y), \quad \forall (t, x, y) \in \mathbb{R}^3.$$

As far as monostable pulsating fronts are concerned, we refer among others to the seminal works of Weinberger [141], Berestycki and Hamel [24]. Let us also mention [101], [27], [93], [96] for related results. In contrast with these results and as mentioned above, model (3.1) does not enjoy the comparison principle. In such a situation, construction of pulsating fronts in a Fisher-KPP situation was recently achieved in [9] (see [59], [98] for an ignition type nonlinearity and a different setting). Another inherent difficulty of the present situation is to deal with both variables x (space) and y (phenotypic trait). To do so, we will first use the orthonormal basis of $L^2(\mathbb{R})$ mentioned above to deal with y and then use the Fourier series expansions to deal with x . Again, this is combined with a careful use of rigorous perturbation techniques based on the implicit function theorem. As far as we know, such perturbation arguments to construct pulsating fronts are rather used in the ignition [19] or bistable cases [70]. Besides this rigorous theoretical construction, our analysis reveals how the speed and profile of the fronts are modified by the nonlinear perturbation of the environmental gradient, which are very relevant for biological applications.

3.2 Main results

Letting

$$r(y) := 1 - A^2 y^2, \quad A > 0, \quad (3.4)$$

equation (3.1) is recast

$$\partial_t u = \partial_{xx} u + \partial_{yy} u + u \left(r(y - \varepsilon \theta(x)) - \int_{\mathbb{R}} u(t, x, y') dy' \right). \quad (3.5)$$

Remark 3.1 (Quadratic choice). If $r : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ is continuous and confining, that is $\lim_{|y| \rightarrow \infty} r(y) = -\infty$, then the operator $-\frac{d^2}{dy^2} - r(y)$ is essentially self-adjoint on $C_c^\infty(\mathbb{R})$, and has discrete spectrum. There exists an orthonormal basis $\{\Gamma_k\}_{k \in \mathbb{N}}$ of $L^2(\mathbb{R})$ consisting of eigenfunctions, namely

$$-\Gamma_k'' - r(y)\Gamma_k = \lambda_k \Gamma_k, \quad \|\Gamma_k\|_{L^2} = 1,$$

with corresponding eigenvalues $\lambda_0 < \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_k \rightarrow +\infty$ of finite multiplicity. Assuming that the confinement is, say, polynomial we may handle such per capita growth rate r as in [11]. For the clarity of the exposition (in particular some relations between the eigenfunctions are helpful, see subsection 3.3.3) we have nonetheless decided to consider the quadratic case (3.4) which, anyway, reveals all the possible features of the model.

In the sequel, we denote by $(\lambda_0, \Gamma_0(y))$ the principal eigenelements of $-\frac{d^2}{dy^2} - r(y)$, namely

$$\begin{cases} -\Gamma_0'' - (1 - A^2 y^2)\Gamma_0 = \lambda_0 \Gamma_0 & \text{in } \mathbb{R}, \\ \Gamma_0 > 0 & \text{in } \mathbb{R}, \\ \|\Gamma_0\|_{L^2} = 1, \end{cases}$$

that is

$$\lambda_0 = A - 1, \quad \Gamma_0(y) = \left(\frac{A}{\pi}\right)^{\frac{1}{4}} e^{-\frac{1}{2}Ay^2}.$$

We first state that, as soon as $\lambda_0 > 0$ and $|\varepsilon| \ll 1$, extinction of the population occurs for rather general initial data, including in particular the case of continuous compactly supported ones.

Proposition 3.2 (Extinction). *Assume $\lambda_0 > 0$. Let us fix $0 < \mu_0 < \lambda_0$ and $\mu_0 + 1 < a < \lambda_0 + 1$. Let $\theta \in C_b(\mathbb{R})$. Then there is $\varepsilon_0 > 0$ such that, for any $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, the following holds : any global nonnegative solution $u = u^\varepsilon(t, x, y)$ of (3.5), starting from a initial data $u_0 = u_0(x, y)$ such that*

$$M = M(u_0) := \sup_{(x,y) \in \mathbb{R}^2} u_0(x, y) e^{\frac{1}{2}ay^2} < +\infty, \quad (3.6)$$

goes extinct exponentially fast as $t \rightarrow +\infty$. More precisely, we have

$$0 \leq u(t, x, y) \leq M e^{-\mu_0 t} e^{-\frac{1}{2}ay^2}, \quad \text{for all } t \geq 0, x \in \mathbb{R}, y \in \mathbb{R}.$$

When $\lambda_0 \geq 0$, extinction in the linear case $\varepsilon = 0$ is easily proved thanks to the comparison principle since the nonlocal term is ‘‘harmless’’ when searching an estimate *from above*. Hence, when $\lambda_0 > 0$, the proof of Proposition 3.2 follows

from a rather direct perturbation argument. Notice that the critical case $\lambda_0 = 0$ is much more subtle, since more sensitive to perturbations, and left open here.

We now focus on the case $\lambda_0 < 0$, for which survival is expected when $|\varepsilon| \ll 1$. We thus inquire for nonnegative and nontrivial steady state $n = n^\varepsilon(x, y)$ solving

$$\partial_{xx}n + \partial_{yy}n + n \left(r(y - \varepsilon\theta(x)) - \int_{\mathbb{R}} n(x, y') dy' \right) = 0. \quad (3.7)$$

Notice that, in this paper, we reserve the notations $n = n^\varepsilon(x, y)$ to steady states and $u = u^\varepsilon(t, x, y)$ to time dependent solutions. Observe first that, when $\varepsilon = 0$, an appropriate renormalization of the ground state $\Gamma_0 = \Gamma_0(y)$ provides a positive solution : it is obvious that

$$n^0(y) := \eta\Gamma_0(y), \quad \eta := \frac{-\lambda_0}{\|\Gamma_0\|_{L^1}} > 0, \quad (3.8)$$

solves (3.7) when $\varepsilon = 0$. Our first main result is concerned with the construction of steady states when $|\varepsilon|$ is small enough.

Theorem 3.3 (Steady states). *Assume $\lambda_0 < 0$. Let $\theta \in C_b(\mathbb{R})$. Let us fix $\beta > \frac{13}{4}$.*

Then there is $\varepsilon_0 > 0$ such that, for any $|\varepsilon| < \varepsilon_0$,

$$\text{there is a unique } n^\varepsilon \in Y \text{ such that } n^\varepsilon \text{ solves (3.7),} \quad (3.9)$$

where the function space Y is given by (3.29). Additionally, we have

$$n^\varepsilon = n^0 + \varepsilon n^1 + o(\varepsilon) \quad \text{in } Y, \text{ as } \varepsilon \rightarrow 0, \quad (3.10)$$

where Y is equipped with the norm (3.31), and where

$$n^1 = n^1(x, y) := A(\rho_A * \theta)(x)gn_0(y), \quad (3.11)$$

with ρ_A the probability density given by

$$\rho_A(z) := \frac{1}{2}\sqrt{2A}e^{-\sqrt{2A}|z|}. \quad (3.12)$$

If we assume further that $\theta \in C_b^m(\mathbb{R})$ for some $m \geq 1$, then the same conclusions hold true with Y replaced by Y_m given by (3.53).

The proof relies on rigorous perturbation techniques, and involves rather intricate function spaces, such as $Y \subsetneq C_b^2(\mathbb{R}^2)$, $Y_m \subsetneq C_b^{2+k}(\mathbb{R}^2)$, which are precisely defined in (3.29), (3.53).

The positivity of the constructed steady state is not provided by our proof. Nevertheless, it can be proved *a posteriori* in some prototype situations for the perturbation $\theta = \theta(x)$, in particular when it is periodic or *localized*. To state this, we denote

$$C_{per}^L(\mathbb{R}) := \{f \in C(\mathbb{R}) : \forall x \in \mathbb{R}, f(x+L) = f(x)\}, \quad \text{for } L > 0,$$

and

$$C_0(\mathbb{R}) := \{f \in C(\mathbb{R}) : \lim_{|x| \rightarrow +\infty} f(x) = 0\}.$$

Theorem 3.4 (Positive steady states, the periodic case). *Let the conditions of Theorem 3.3 hold and assume further that $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$ for some $L > 0$. Then, the steady states $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ constructed in Theorem 3.3 are L -periodic with respect to the x variable. Furthermore, up to reducing $\varepsilon_0 > 0$, there holds*

$$\forall a > 0, \exists C > 0, \forall |\varepsilon| < \varepsilon_0, \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2, \quad 0 < n^\varepsilon(x, y) \leq Ce^{-a|y|}. \quad (3.13)$$

Theorem 3.5 (Positive steady states, the localized case). *Let the conditions of Theorem 3.3 hold and assume further that $\theta \in C_0(\mathbb{R})$. Then, the steady states $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ constructed in Theorem 3.3 satisfy $n^\varepsilon - n_0 \in \tilde{Y}$, where the function space \tilde{Y} is given by (3.56) and equipped with the norm (3.57). In particular,*

$$n^\varepsilon(x, y) \rightarrow n^0(y), \quad \text{as } |x| \rightarrow +\infty, \text{ uniformly w.r.t. } y \in \mathbb{R}. \quad (3.14)$$

Furthermore, up to reducing $\varepsilon_0 > 0$, there holds

$$\forall a > 0, \exists C > 0, \forall |\varepsilon| < \varepsilon_0, \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2, \quad 0 < n^\varepsilon(x, y) \leq Ce^{-a|y|}. \quad (3.15)$$

The distortion of the positive steady state by the nonlinear (periodic or localized) perturbation $\theta = \theta(x)$ is encoded in (3.10)—(3.11) and will be discussed in details in subsections 3.6.1 and 3.6.2.

Next, still assuming $\lambda_0 < 0$, we enquire on the existence of fronts for equation (3.5). To deal with the $\varepsilon = 0$ case, let us recall the well-known fact concerning the Fisher-KPP traveling fronts : for any

$$c_0 \geq c_0^* := 2\sqrt{-\lambda_0} > 0,$$

there is a unique (up to translation) profile $U = U(z)$ solving

$$\begin{cases} U'' + c_0U' - \lambda_0U(1 - U) = 0 & \text{on } \mathbb{R}, \\ U(-\infty) = 1, \\ U(+\infty) = 0. \end{cases} \quad (3.16)$$

which moreover satisfies $U' < 0$. Equipped with a Fisher-KPP front (c_0, U) , a straightforward computation shows that, when $\varepsilon = 0$,

$$u^0(x - c_0t, y) := U(x - c_0t)n^0(y)$$

solves (3.5), where n^0 is the ground state given by (3.8). As explained above, this corresponds to a separation of the variables $z = x - c_0t$ and y . In other words, the profile $n^0(y)$ invades the trivial state along the x axis at the spreading speed c_0 .

Our second main result is concerned with the case $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$, for which we construct fronts when $|\varepsilon|$ is small enough. Because of the periodic term $\varepsilon\theta(x)$ in (3.5), we look for a pulsating front of the form $u^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y)$ with $u^\varepsilon = u^\varepsilon(z, x, y)$ satisfying

$$\begin{cases} u^\varepsilon(z, \cdot, y) \in C_{per}^L(\mathbb{R}) & \forall (z, y) \in \mathbb{R}^2, \\ u^\varepsilon(-\infty, x, y) = n^\varepsilon(x, y) & \text{uniformly w.r.t. } (x, y) \in \mathbb{R}^2, \\ u^\varepsilon(+\infty, x, y) = 0 & \text{uniformly w.r.t. } (x, y) \in \mathbb{R}^2, \end{cases} \quad (3.17)$$

where $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ is the (periodic in x) steady state provided by Theorem 3.4. That is, u^ε spreads at the perturbed speed c_ε and connects the steady state n^ε to the trivial one.

Theorem 3.6 (Pulsating fronts). *Assume $\lambda_0 < 0$. Let us fix $\beta > \frac{19}{4}$ and $\gamma > 3$. Assume $\theta \in C^{k,\delta}(\mathbb{R}) \cap C_{per}^L(\mathbb{R})$ with $L > 0$ and where $k \in \mathbb{N}$, $0 \leq \delta < 1$ satisfy $k + \delta > \gamma + \frac{1}{2}$. Let n^ε be the steady state solving (3.7) and obtained from Theorem 3.4.*

Then there is $\bar{\varepsilon}_0 > 0$ such that, for any $|\varepsilon| < \bar{\varepsilon}_0$, there are a speed $c_\varepsilon > 0$ and a profile $u^\varepsilon = u^\varepsilon(z, x, y) \in C_b^2(\mathbb{R}^3)$ such that

$$\begin{cases} u^\varepsilon \text{ satisfies (3.17),} \\ (t, x, y) \mapsto u^\varepsilon(x - c_\varepsilon t, x, y) \text{ solves (3.5).} \end{cases}$$

Additionally, we have

$$|c_\varepsilon - c_0| + \sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} \left| (1 + y^2)e^{b|z|} \left(u^\varepsilon(z, x, y) - U(z)n^\varepsilon(x, y) \right) \right| \rightarrow 0, \text{ as } \varepsilon \rightarrow 0. \quad (3.18)$$

for some $b > 0$.

An inherent difficulty to the construction of pulsating fronts is that the underlying elliptic operator, see (3.64), is degenerate. This requires to consider a regularization, see (3.65), via a parameter $0 < \mu \ll 1$. For a fixed such μ , we use rigorous perturbation techniques (from the $\varepsilon = 0$ situation), that involve very intricate function spaces, which are precisely defined in Section 3.5. To deal with the phenotypic trait variable y we take advantage of a Hilbert basis of $L^2(\mathbb{R})$ made of eigenfunctions of an underlying Schrödinger operator, whereas to deal with the space variable x we use the Fourier series expansions. Last, thanks to a judicious choice of function spaces, we can let the regularization parameter $\mu \rightarrow 0$ and then catch the desired pulsating front solution for a *nontrivial* range of small $|\varepsilon|$. We refer to Remark 3.15 for more technical and precise details.

Let us comment on the issue of the positivity of the constructed pulsating front which is not provided by our proof. One might be tempted to adapt the argument of subsection 3.4.5 which proves *a posteriori* the positivity of the constructed steady state, but this would require a precise control of the tail of the front as $z \rightarrow +\infty$, which is not reachable by our construction, nor by an adjustment of it. Nevertheless, we believe that a precise *a priori* argument, in the spirit of [93], may connect the “positivity issue” with some “minimal speed issue” denoted c_ε^* . Equipped with this, we conjecture that, up to reducing $\varepsilon_0 > 0$, one may prove *a posteriori* the positivity of the constructed pulsating front as soon as $c_0 > c_0^* = 2\sqrt{-\lambda_0}$. In other words, the positivity should not be lost, at least when we perturb from a *super-critical* traveling front. This is a very delicate issue, that would require lengthy arguments, and left here as an open question.

Our analysis, see subsection 3.6.3, reveals that

$$c_\varepsilon = c_0 + o(\varepsilon), \quad \text{as } \varepsilon \rightarrow 0. \quad (3.19)$$

In other words, the perturbation of the speed of the front by the periodic nonlinearity $\theta = \theta(x)$ vanishes *at the first order with respect to ε* , which is a relevant biological information. Notice, however, that this could be guessed from the fact that, in view of the model, the sign of ε is expected to be irrelevant for the speed issue. On the other hand, the distortion of the profile of the front is less predictable, but our mathematical analysis provides some clues. We refer to Example 3.32 in subsection 3.6.3.

The organization of the paper is as follows. In Section 3.3, we prove the extinction result, namely Proposition 3.2, and present some useful tools for the following, in particular some spectral properties. The steady states are constructed in Section 3.4 through the proofs of Theorem 3.3, Theorem 3.4 and Theorem 3.5. In Section 3.5, we construct pulsating fronts by proving Theorem 3.6. Last, in Section 3.6, we present some biological insights of our results, together with some numerical explorations.

3.3 Preliminaries

3.3.1 Extinction result

We here consider the case $\lambda_0 > 0$ for which we prove extinction, as stated in Proposition 3.2.

Proof of Proposition 3.2. For $M \geq 0$ given by (3.6), we consider

$$\phi(t, y) := Me^{-\mu_0 t} e^{-\frac{1}{2}ay^2}$$

which satisfies

$$\begin{aligned} \partial_t \phi - \partial_{xx} \phi - \partial_{yy} \phi - r(y - \varepsilon \theta(x)) \phi \\ = [(A^2 - a^2)y^2 - 2\varepsilon A^2 \theta(x)y + \varepsilon^2 A^2 \theta^2(x) + a - 1 - \mu_0] \phi. \end{aligned}$$

The discriminant of the quadratic polynomial in y is $4A^2 a^2 \theta^2(x) \varepsilon^2 - 4(A^2 - a^2)(a - 1 - \mu_0)$, which is uniformly (with respect to $x \in \mathbb{R}$) negative for $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0$ for $\varepsilon_0 > 0$ sufficiently small (recall that θ is bounded). As a result

$$\partial_t \phi - \partial_{xx} \phi - \partial_{yy} \phi - r(y - \varepsilon \theta(x)) \phi \geq 0 \geq \partial_t u - \partial_{xx} u - \partial_{yy} u - r(y - \varepsilon \theta(x)) u.$$

Since we know from (3.6) that $\phi(0, y) \geq u_0(x, y)$, we deduce from the comparison principle that $u(t, x, y) \leq \phi(t, y)$, which concludes the proof. \square

3.3.2 Implicit Function Theorem

We recall the *Implicit Function Theorem*, see [146, Theorem 4.B] for instance.

Theorem 3.7 (Implicit Function Theorem). *Let X, Y, Z be Banach spaces over $\mathbb{K} = \mathbb{R}$ or $\mathbb{K} = \mathbb{C}$ with their respective norms $\|\cdot\|_X, \|\cdot\|_Y$ and $\|\cdot\|_Z$. Let U be a open neighborhood of $(0, 0)$ in $X \times Y$. Let $F: U \rightarrow Z$ be a map. Suppose that*

- (i) $F(0, 0) = 0$, and F is continuous at $(0, 0)$,
- (ii) $D_y F$ exists as a partial Fréchet derivative on U , and $D_y F$ is continuous at $(0, 0)$,
- (iii) $D_y F(0, 0): Y \rightarrow Z$ is bijective.

Then the following are true :

- There are $r_0 > 0$ and $r_1 > 0$ such that, for every $x \in X$ satisfying $\|x\|_X < r_0$, there is a unique $y(x) \in Y$ for which $\|y(x)\|_Y \leq r_1$ and $F(x, y(x)) = 0$.
- If F is C^k on U with $0 \leq k \leq \infty$, then $x \mapsto y(x)$ is also C^k on a neighborhood of 0.

3.3.3 Linear material

In this subsection we fix $A > 0$ and consider the operator $\mathcal{H}w := -w'' - (1 - A^2y^2)w$, which corresponds to the harmonic oscillator. The following is well-known.

Proposition 3.8 (Eigenelements of the harmonic oscillator). *The operator $\mathcal{H}w := -w'' - (1 - A^2y^2)w$ admits a family of eigenelements $(\lambda_i, \Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$, where*

$$\lambda_i = -1 + (2i + 1)A, \quad (3.20)$$

and $\Gamma_i(y) = C_i H_i(\sqrt{A}y) e^{-\frac{1}{2}Ay^2}$. Here $(H_i)_{i \in \mathbb{N}}$ denotes the family of Hermite polynomials, that is the unique family of real polynomials satisfying

$$\int_{\mathbb{R}} H_i(x) H_j(x) e^{-x^2} dx = 2^i i! \sqrt{\pi} \delta_{ij}, \quad \deg H_i = i,$$

and

$$C_i = \left(\frac{A}{\pi}\right)^{1/4} \sqrt{\frac{1}{2^i i!}} \quad (3.21)$$

a normalization constant so that $\|\Gamma_i\|_{L^2} = 1$.

Additionally, the family $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ forms a Hilbert basis of $L^2(\mathbb{R})$.

We now present some relations between the eigenfunctions, which will prove useful in our proofs.

Lemma 3.9 (Some linear relations). *For any integer i , there holds*

$$y\Gamma_i(y) = p_i^+ \Gamma_{i+1}(y) + p_i^- \Gamma_{i-1}(y), \quad p_i^+ := \sqrt{\frac{i+1}{2A}}, \quad p_i^- := \sqrt{\frac{i}{2A}}. \quad (3.22)$$

and

$$\Gamma'_i(y) = q_i^+ \Gamma_{i+1}(y) + q_i^- \Gamma_{i-1}(y), \quad q_i^+ = -\sqrt{\frac{(i+1)A}{2}}, \quad q_i^- = \sqrt{\frac{iA}{2}}. \quad (3.23)$$

with the conventions $p_0^- \Gamma_{-1}(y) \equiv q_0^- \Gamma_{-1}(y) \equiv 0$.

Proof. The Hermite polynomials are known to satisfy the recursion relation

$$2xH_i(x) = H_{i+1}(x) + 2iH_{i-1}(x).$$

Multiplying this by C_i and setting $x = \sqrt{A}y$, we get $2\sqrt{A}y\Gamma_i(y) = \frac{C_i}{C_{i+1}}\Gamma_{i+1}(y) + \frac{2iC_i}{C_{i-1}}\Gamma_{i-1}(y)$ which, combined with (3.21), proves (3.22).

The Hermite polynomials are known to satisfy the relations

$$H'_i(x) = 2iH_{i-1}(x), \quad 2xH_i(x) = H_{i+1}(x) + 2iH_{i-1}(x).$$

Differentiating the expression $\Gamma_i(y) = C_i H_i(\sqrt{A}y) e^{-\frac{1}{2}Ay^2}$ and using the above relations, we reach

$$\begin{aligned} \Gamma'_i(y) &= C_i \left(i\sqrt{A}H_{i-1}(\sqrt{A}y) - \frac{1}{2}\sqrt{A}H_{i+1}(\sqrt{A}y) \right) e^{-\frac{1}{2}Ay^2} \\ &= \frac{i\sqrt{A}C_i}{C_{i-1}}\Gamma_{i-1}(y) - \frac{\sqrt{A}C_i}{2C_{i+1}}\Gamma_{i+1}(y), \end{aligned}$$

which, combined with (3.21), proves (3.23). \square

We pursue with some L^∞ and L^1 estimates on eigenfunctions, possibly with some polynomial weight.

Lemma 3.10 (L^∞ and L^1 estimates). *There is $C = C(A) > 0$ such that, for all $i \in \mathbb{N}$,*

$$\|\Gamma_i\|_{L^1} \leq Ci^{1/4}, \quad (3.24)$$

$$\|\Gamma_i\|_{L^\infty} \leq Ci^{1/4}, \quad (3.25)$$

together with

$$\|\Gamma'_i\|_{L^\infty} \leq Ci^{3/4}, \quad \|\Gamma''_i\|_{L^\infty} \leq Ci^{5/4}, \quad (3.26)$$

and

$$\|y^2\Gamma_i\|_{L^\infty} \leq Ci^{5/4}, \quad \|y^4\Gamma_i\|_{L^\infty} \leq Ci^{9/4}. \quad (3.27)$$

Proof. The non so standard L^1 estimate (3.24) can be found in [11, Proposition 2.4], whereas the L^∞ estimate (3.25) can be found in [11, Proposition 2.6]. Next, estimate (3.26) easily follows from the combination of (3.23) and (3.25), whereas estimate (3.27) easily follows from (3.22) and (3.25). Details are omitted. \square

Throughout this paper, we denote m_i the ‘‘mass’’ of the i -th eigenfunction, namely

$$m_i := \int_{\mathbb{R}} \Gamma_i(y) dy. \quad (3.28)$$

3.4 Construction of steady states

In this section, we prove Theorem 3.3 on steady states, Theorem 3.4 on the periodic case, and Theorem 3.5 on the localized case.

We look after a steady state solution to (3.7) in the perturbative form $n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + h^\varepsilon(x, y)$, where $n^0 = n^0(y)$, given by (3.8), is a steady state when $\varepsilon = 0$. From straightforward computations, we are left to find h^ε satisfying $F(\varepsilon, h^\varepsilon) = 0$, where

$$\begin{aligned} F(\varepsilon, h) := & h_{xx} + h_{yy} + n^0 \left(2A^2\varepsilon\theta(x)y - A^2\varepsilon^2\theta^2(x) - \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \right) \\ & + h \left(1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2 + \lambda_0 - \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \right). \end{aligned}$$

We thus aim at applying the Implicit Function Theorem, namely Theorem 3.7, to $F: \mathbb{R} \times Y \rightarrow Z$ where the function spaces Y, Z are to be appropriately chosen.

3.4.1 Function spaces

Let us fix $\beta > \frac{13}{4}$. Recall that $\Gamma_i = \Gamma_i(y)$ are the eigenfunctions defined in subsection 3.3.3. We set

$$Y := \left\{ h \in C^2(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 2, \quad |D^\alpha h(x, y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^2} \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall k \leq 2, \forall i \in \mathbb{N}, \quad \text{there holds} \\ \sup_{x \in \mathbb{R}} \left| \int_{\mathbb{R}} D_x^k h(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{K}{(1+i)^{\beta+1-k/2}} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.29)$$

and

$$Z := \left\{ f \in C(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, \quad |f(x, y)| \leq \frac{C}{1+y^2} \quad \text{on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall i \in \mathbb{N}, \quad \sup_{x \in \mathbb{R}} \left| \int_{\mathbb{R}} f(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{K}{(1+i)^\beta} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.30)$$

equipped with the norms

$$\|h\|_Y := \sum_{|\alpha| \leq 2} \sup_{(x, y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)^2 D^\alpha h(x, y)| + \sum_{k=0}^2 \|D_x^k h\|_{\beta+1-k/2}, \quad (3.31)$$

and

$$\|f\|_Z := \sup_{(x, y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)f(x, y)| + \|f\|_\beta, \quad (3.32)$$

where, for $m \in \mathbb{R}$, we define

$$\|w\|_m := \sup_{i \in \mathbb{N}} \left[(1+i)^m \sup_{x \in \mathbb{R}} \left| \int_{\mathbb{R}} w(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \right]. \quad (3.33)$$

Remark 3.11 (Choice of the function spaces). Let us comment on the spaces Y, Z and the two controls appearing in their definition. The crux of the proof is to show that $L := D_h F(0, 0)$, given by (3.40), is bijective from Y to Z : for every fixed $f \in Z$, there is a unique $h \in Y$ such that $Lh = f$. First, thanks to the controls on the y -tails, i.e. the first constraint in the definition of Y and Z , $h(x, \cdot), f(x, \cdot) \in L^2(\mathbb{R})$ for all $x \in \mathbb{R}$. This allows to decompose h and f along the eigenfunction basis $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$, leading to (3.41). From there we obtain an expression of $h_i = h_i(x)$ given by (3.46)–(3.47). Next, the control on $f_i(x) = \int_{\mathbb{R}} f(x, y) \Gamma_i(y) dy$, i.e. the second constraint in the definition of Z , allows to prove the bounds (3.49)–(3.51) for h_i . This in turn allows to prove the control on the y -tails for h . This is done by using (3.25)–(3.27) and by taking $\beta > \frac{13}{4}$.

In what follows, it is useful to keep in mind the straightforward estimates

$$\forall h \in Y, \forall |\alpha| \leq 2, \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2, \quad |D^\alpha h(x, y)| \leq \frac{\|h\|_Y}{(1+y^2)^2}, \quad (3.34)$$

$$\forall f \in Z, \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2, \quad |f(x, y)| \leq \frac{\|f\|_Z}{1+y^2}, \quad (3.35)$$

and

$$\forall h \in Y, \forall x \in \mathbb{R}, \quad \left| \int_{\mathbb{R}} h(x, y) dy \right| \leq \|h\|_Y \int_{\mathbb{R}} (1+y^2)^{-2} dy = \frac{\pi}{2} \|h\|_Y. \quad (3.36)$$

Lemma 3.12 (Y and Z are Banach). *The spaces Y given by (3.29), and Z given by (3.30), are Banach spaces when equipped with their respective norm $\|\cdot\|_Y$ given by (3.31), and $\|\cdot\|_Z$ given by (3.32).*

Proof. For the sake of completeness, let us give a short proof that Y is Banach, the proof for Z being similar. Let $(h_n)_{n \in \mathbb{N}}$ be a Cauchy sequence in Y . Since the injection $Y \hookrightarrow C_b^2(\mathbb{R}^2)$ is continuous and $C_b^2(\mathbb{R}^2)$ is Banach, there is $h \in C_b^2(\mathbb{R}^2)$ such that $h_n \rightarrow h$ in the norm $\|\cdot\|_{C_b^2(\mathbb{R}^2)}$.

Let us prove that $h \in Y$. Set

$$C_n := \sum_{|\alpha| \leq 2} \sup_{(x,y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)^2 D^\alpha h_n(x,y)|.$$

Since (h_n) is Cauchy, the sequence $(C_n)_{n \in \mathbb{N}}$ is bounded by some $C \geq 0$. Then, for all $|\alpha| \leq 2$ and $(x,y) \in \mathbb{R}^2$, there holds $|D^\alpha h_n(x,y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^2}$, and $n \rightarrow +\infty$ yields

$$|D^\alpha h(x,y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^2}.$$

Similarly, the sequence

$$K_n := \sum_{k \leq 2} \|D_x^k h_n\|_{\beta+1-k/2}$$

is bounded by some $K \geq 0$. Then, for all $0 \leq k \leq 2$, there holds

$$\forall i \in \mathbb{N}, \forall x \in \mathbb{R}, \left| \int_{\mathbb{R}} D_x^k h_n(x,y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{K}{(1+i)^{\beta+1-k/2}}.$$

Given that $|D_x^k h_n(x,y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^2}$, the dominated convergence theorem allows to let $n \rightarrow +\infty$ and obtain that the above estimate also holds for h . We conclude that $h \in Y$.

Now, very classical arguments (that we omit) yield that $h_n \rightarrow h$ in Y . \square

We conclude this subsection with a preliminary result, which in particular states that each “ h -term” appearing in $F(\varepsilon, h)$ has its Z -norm controlled by the Y -norm of h . For better readability we denote yh and y^2h the functions $(x,y) \mapsto yh(x,y)$ and $(x,y) \mapsto y^2h(x,y)$ respectively.

Lemma 3.13 (Controlling in Z the terms of $F(\varepsilon, h)$). *There is $C = C(A) > 0$ such that, for all $h \in Y$,*

$$\max(\|h\|_Z, \|yh\|_Z, \|y^2h\|_Z, \|h_{xx}\|_Z, \|h_{yy}\|_Z) \leq C\|h\|_Y. \quad (3.37)$$

Also, if $f = f(x,y) \in Z$ and $b = b(x) \in C_b(\mathbb{R})$, then

$$\|bf\|_Z \leq \|b\|_{L^\infty} \|f\|_Z. \quad (3.38)$$

Proof. The proof of assertion (3.38) is obvious. As for (3.37), the estimates for h and h_{xx} follow directly from the definitions of Y , Z and their respective norms. In the sequel, C denotes a positive constant that may change from line to line, but that always depends only on A .

Let us prove $\|h_{yy}\|_Z \leq C\|h\|_Y$. Since

$$|(1+y^2)h_{yy}(x,y)| \leq |(1+y^2)^2 h_{yy}(x,y)| \leq \|h\|_Y,$$

it remains to consider the second term appearing in the right hand side of (3.32),

that is $\|h_{yy}\|_\beta$. Integrating by parts and using (3.23) we have

$$\begin{aligned} \left| \int_{\mathbb{R}} h_{yy}(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| &= \left| \int_{\mathbb{R}} h(x, y) \Gamma'_i(y) dy \right| \\ &\leq q_i^+ q_{i+1}^+ \left| \int_{\mathbb{R}} h \Gamma_{i+2} dy \right| + (q_i^+ q_{i+1}^- + q_i^- q_{i-1}^+) \left| \int_{\mathbb{R}} h \Gamma_i dy \right| \\ &\quad + q_i^- q_{i-1}^- \left| \int_{\mathbb{R}} h \Gamma_{i-2} dy \right| \\ &\leq C \frac{\sqrt{(1+i)(2+i)}}{(1+i)^{\beta+1}} \|h\|_Y, \end{aligned}$$

from the expressions of q_i^\pm and the fact that $h \in Y$ so that $\|h\|_{\beta+1} \leq \|h\|_Y$. As a result $\|h_{yy}\|_\beta \leq C \|h\|_Y$ and we are done.

As for the cases of yh and y^2h , it suffices to use (3.22) instead of (3.23) and very similar arguments. \square

3.4.2 Checking assumptions of Theorem 3.7

Equipped with the function spaces Y and Z , we thus consider

$$\begin{aligned} F(\varepsilon, h) &:= h_{xx} + h_{yy} + n^0 \left(2A^2 \varepsilon \theta(x) y - A^2 \varepsilon^2 \theta^2(x) - \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \right) \\ &\quad + h \left(1 - A^2 (y - \varepsilon \theta(x))^2 + \lambda_0 - \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \right). \end{aligned} \quad (3.39)$$

Clearly $F(0, 0) = 0$. We prove below that the assumptions of Theorem 3.7 hold true.

Checking assumptions (i) and (ii) of Theorem 3.7. We first check that F is well defined. Recalling that $n^0(y) = \eta \Gamma_0(y)$ and since $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ is orthonormal in $L^2(\mathbb{R})$, it is clear that the conditions in (3.30) are satisfied, so that $n^0 \in Z$. Similarly and in view of (3.22), $yn^0 \in Z$. Next, for fixed $\varepsilon \in \mathbb{R}$ and $h \in Y$, the function $b(x) := -A^2 \varepsilon^2 \theta^2(x) - \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy'$ is continuous and bounded thanks to (3.36), and therefore $bn^0 \in Z$ from Lemma 3.13. In the same way, setting $\tilde{b}(x) := 2A^2 \varepsilon \theta(x)$, we obtain $\tilde{b}yn^0 \in Z$. Finally, the other terms in $F(\varepsilon, h)$ also belong to Z , again by virtue of Lemma 3.13.

We now compute $D_h F(0, 0)$ the Fréchet derivative of F along the second variable at point $(0, 0)$. We have $F(0, h) = Lh + R(h)$, where

$$Lh := h_{xx} + h_{yy} + h(1 - A^2 y^2 + \lambda_0) - n^0 \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy', \quad (3.40)$$

and $R(h) = -h \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy'$. From Lemma 3.13 and (3.36), the remainder $R(h)$ satisfies

$$\|R(h)\|_Z \leq \|h\|_Z \left\| \int_{\mathbb{R}} h(\cdot, y') dy' \right\|_{L^\infty} \leq C \|h\|_Y^2.$$

On the other hand, $L: Y \rightarrow Z$ is a linear continuous operator, which is readily seen by using Lemma 3.13 and (3.36). Since $F(0, 0) = 0$, we then have $D_h F(0, 0) = L$.

Using similar arguments, one shows that $D_h F$ is well-defined on a neighborhood of $(0, 0)$, as well as the continuity of F and $D_h F$ at $(0, 0)$. \square

Now, the main part is to prove the bijectivity of $D_h F(0, 0) = L : Y \rightarrow Z$.

Checking assumption (iii) of Theorem 3.7. We proceed by analysis and synthesis. Let $f \in Z$ be given, and assume there exists $h \in Y$ such that $Lh = f$. Thanks to (3.34) and (3.35), $f(x, \cdot)$ and $h(x, \cdot)$ are in $L^2(\mathbb{R})$ for any $x \in \mathbb{R}$. Since the family of eigenfunctions $(\Gamma_i)_{i \in \mathbb{N}}$ of Proposition 3.8 forms a Hilbert basis of $L^2(\mathbb{R})$, we can write

$$h(x, y) = \sum_{i=0}^{+\infty} h_i(x) \Gamma_i(y), \quad f(x, y) = \sum_{i=0}^{+\infty} f_i(x) \Gamma_i(y), \quad (3.41)$$

where, for any $i \in \mathbb{N}$,

$$h_i(x) := \int_{\mathbb{R}} h(x, y) \Gamma_i(y) dy, \quad f_i(x) := \int_{\mathbb{R}} f(x, y) \Gamma_i(y) dy.$$

Notice that, for any $x \in \mathbb{R}$, the equalities in (3.41) correspond, *a priori*, to a convergence of the series in the Hilbert space $L^2(\mathbb{R})$ norm. However, since $h \in Y$ and $f \in Z$, there holds

$$\|h_i\|_{L^\infty} \leq \frac{\|h\|_Y}{(1+i)^{\beta+1}}, \quad (3.42)$$

and

$$\|f_i\|_{L^\infty} \leq \frac{\|f\|_Z}{(1+i)^\beta}. \quad (3.43)$$

Consequently, since $\beta > \frac{13}{4} > \frac{5}{4}$ and (3.25) holds, the convergences in (3.41) are also valid pointwise in \mathbb{R}^2 . Similarly, thanks to (3.24), the equality

$$\int_{\mathbb{R}} h(x, y) dy = \sum_{i=0}^{+\infty} h_i(x) \int_{\mathbb{R}} \Gamma_i(y) dy$$

holds pointwise in \mathbb{R} . Also, thanks to (3.34) and (3.35), we obtain that $h_i \in C_b^2(\mathbb{R})$ and $f_i \in C_b(\mathbb{R})$, with

$$h'_i(x) = \int_{\mathbb{R}} h_{xx}(x, y) \Gamma_i(y) dy, \quad h''_i(x) = \int_{\mathbb{R}} h_{xxx}(x, y) \Gamma_i(y) dy.$$

Now, we project equality $f = Lh$ on each Γ_i so that, for all $x \in \mathbb{R}$,

$$\begin{aligned} f_i(x) &= \int_{\mathbb{R}} h_{xx}(x, y) \Gamma_i(y) dy + \int_{\mathbb{R}} h_{yy}(x, y) \Gamma_i(y) dy \\ &\quad + \int_{\mathbb{R}} (1 - A^2 y^2 + \lambda_0) h(x, y) \Gamma_i(y) dy - \left(\int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \right) \int_{\mathbb{R}} n^0(y) \Gamma_i(y) dy \\ &= h''_i(x) + \int_{\mathbb{R}} h(x, y) [\Gamma''_i(y) + (1 - A^2 y^2 + \lambda_0) \Gamma_i(y)] dy \\ &\quad - \eta \delta_{i0} \int_{\mathbb{R}} h(x, y') dy' \\ &= h''_i(x) - (\lambda_i - \lambda_0) h_i(x) - \eta \delta_{i0} \sum_{i=0}^{+\infty} h_i(x) \int_{\mathbb{R}} \Gamma_i(y) dy, \end{aligned}$$

where we have integrated by parts and used (3.8). Therefore, $Lh = f$ is reduced to an infinite system of linear ordinary differential equations for the h_i 's, namely

$$h_i'' - (\lambda_i - \lambda_0)h_i = f_i(x), \quad (i \geq 1), \quad (3.44)$$

and

$$h_0'' + \lambda_0 h_0 = f_0(x) + \eta \sum_{i=1}^{+\infty} m_i h_i(x), \quad (3.45)$$

where we recall the notation (3.28) for the mass m_i . Notice that, combining (3.42) with (3.24), the series appearing in the right-hand side of (3.45) converges to a function in $C_b(\mathbb{R})$.

We first deal with the case $i \geq 1$, that is (3.44). Since $\lambda_i - \lambda_0 > 0$ and $f_i \in C_b(\mathbb{R})$, there is a unique solution h_i to (3.44) which remains in $C_b^2(\mathbb{R})$, and it is explicitly given by

$$h_i(x) = -\rho_i * f_i(x) \quad \text{where} \quad \rho_i(z) := \frac{1}{2\sqrt{\lambda_i - \lambda_0}} e^{-\sqrt{\lambda_i - \lambda_0}|z|}, \quad (i \geq 1). \quad (3.46)$$

The functions h_i ($i \geq 1$) now determined, we can deal with the $i = 0$ case. Since $\lambda_0 < 0$, there is a unique solution h_0 to (3.45) which remains in $C_b^2(\mathbb{R})$, and it is explicitly given by

$$h_0(x) = -\rho_0 * \left(f_0 + \eta \sum_{i=1}^{+\infty} m_i h_i \right) (x) \quad \text{where} \quad \rho_0(z) := \frac{1}{2\sqrt{-\lambda_0}} e^{-\sqrt{-\lambda_0}|z|}. \quad (3.47)$$

Conversely, we need to prove that, for $h_i = h_i(x)$ provided by (3.46) and then (3.47), the function

$$h(x, y) := \sum_{i=0}^{+\infty} h_i(x) \Gamma_i(y), \quad (3.48)$$

does belong to Y and that $Lh = f$.

Let us first prove that $h \in C^2(\mathbb{R}^2)$. In the sequel, C denotes a positive constant that may change from line to line, but that always depends only on A and $\|f\|_Z$. From (3.43) and (3.20) we deduce that, for all $i \geq 1$,

$$\|h_i\|_{L^\infty} \leq \|\rho_i\|_{L^1} \|f_i\|_{L^\infty} \leq \frac{1}{\lambda_i - \lambda_0} \times \frac{\|f\|_Z}{(1+i)^\beta} \leq \frac{C}{(1+i)^{\beta+1}}, \quad (3.49)$$

$$\|h_i'\|_{L^\infty} \leq \|\rho_i'\|_{L^1} \|f_i\|_{L^\infty} \leq \frac{1}{\sqrt{\lambda_i - \lambda_0}} \times \frac{\|f\|_Z}{(1+i)^\beta} \leq \frac{C}{(1+i)^{\beta+1/2}}, \quad (3.50)$$

and thus, from equation (3.44),

$$\|h_i''\|_{L^\infty} \leq \|f_i\|_{L^\infty} + (\lambda_i - \lambda_0) \|h_i\|_{L^\infty} \leq \frac{C}{(1+i)^\beta}. \quad (3.51)$$

Therefore, with (3.25), the series in (3.48) is normally convergent, and the equality is valid pointwise. Now, since $\beta > \frac{13}{4} > \frac{5}{4}$, combining (3.49)—(3.51) and (3.25)—(3.26), we obtain that $h \in C^2(\mathbb{R}^2)$, with the pointwise expressions

$$D_x^p D_y^q h(x, y) = \sum_{i=0}^{+\infty} \frac{d^p h_i}{dx^p}(x) \frac{d^q \Gamma_i}{dy^q}(y), \quad (p+q \leq 2). \quad (3.52)$$

Also, recalling definition (3.33), we infer from (3.49)—(3.51) that

$$\sum_{k=0}^2 \|D_x^k h\|_{\beta+1-k/2} < +\infty.$$

In view of (3.31), we now need to prove that $(x, y) \mapsto (1+y^2)^2 D^\alpha h(x, y)$ is bounded for any multi-index $|\alpha| \leq 2$. Using (3.49) and (3.26), we find that, for all $(x, y) \in \mathbb{R}^2$,

$$\begin{aligned} |(1+y^2)^2 h(x, y)| &\leq \sum_{i=0}^{+\infty} |h_i(x)| \times |(1+2y^2+y^4)\Gamma_i(y)| \\ &\leq C \sum_{i=0}^{+\infty} \frac{i^{9/4}}{(1+i)^{\beta+1}} < +\infty, \end{aligned}$$

since $\beta > \frac{13}{4} > \frac{9}{4}$. Analogously, combining (3.49)—(3.51) with (3.26), we can deal with $D^\alpha h$ for any other multi-index $|\alpha| \leq 2$. For instance, notice the so-called “worst case” :

$$|(1+y^2)^2 h_{xx}(x, y)| \leq C \sum_{i=0}^{+\infty} \frac{i^{9/4}}{(1+i)^\beta} < +\infty,$$

since $\beta > 13/4$.

Eventually, we proved that $\|h\|_Y < +\infty$, therefore $h \in Y$ and the proof of $Lh = f$ is clear. \square

3.4.3 Completion of the proof of Theorem 3.3

Proof of Theorem 3.3. From the above two subsections, we can apply Theorem 3.7 to the function F around the point $(0, 0)$. Hence there are $\varepsilon_0 > 0$ and $r_1 > 0$ such that, for any $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, the following holds : there is a unique $h^\varepsilon \in Y$ for which $\|h^\varepsilon\|_Y \leq r_1$ and $F(\varepsilon, h^\varepsilon) = 0$. Recalling $n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + h^\varepsilon(x, y)$, this transfers into (3.9).

Let us now prove (3.10). Since F is of the class C^1 (the case of the variable h was treated in subsection 3.4.2 and the case of the ε variable is clear) we deduce from Theorem 3.7, $F(\varepsilon, h^\varepsilon) = 0$ and the chain rule that

$$D_\varepsilon F(\varepsilon, h^\varepsilon) + D_h F(\varepsilon, h^\varepsilon) \left(\frac{dh^\varepsilon}{d\varepsilon} \right) = 0,$$

which we evaluate at $\varepsilon = 0$ to get

$$D_\varepsilon F(0, 0) + L \left(\frac{dh^\varepsilon}{d\varepsilon} \Big|_{\varepsilon=0} \right) = 0.$$

From the expression of $F = F(\varepsilon, h)$ we compute $D_\varepsilon F(0, 0) = 2A^2 \theta(x) y n^0(y)$, so that, since $n^0(y) = \eta \Gamma_0(y)$,

$$\frac{dh^\varepsilon}{d\varepsilon} \Big|_{\varepsilon=0} = -2A^2 L^{-1} (\theta(x) y n^0(y)) = -2A^2 \eta L^{-1} (\theta(x) y \Gamma_0(y)).$$

From (3.22) we know $y\Gamma_0(y) = \frac{1}{\sqrt{2A}}\Gamma_1(y)$ so that

$$\left. \frac{dh^\varepsilon}{d\varepsilon} \right|_{\varepsilon=0} = -\sqrt{2}A^{3/2}\eta L^{-1}(\theta(x)\Gamma_1(y)).$$

Now, we compute $L^{-1}(\theta(x)\Gamma_1(y))$ via (3.46) and (3.47) and reach (recall that $m_1 = \int_{\mathbb{R}} \Gamma_1(y)dy = 0$)

$$\begin{aligned} \left. \frac{dh^\varepsilon}{d\varepsilon} \right|_{\varepsilon=0} &= -\sqrt{2}A^{3/2}\eta [\eta m_1 (\rho_0 * (\rho_1 * \theta))(x)\Gamma_0(y) - (\rho_1 * \theta)(x)\Gamma_1(y)] \\ &= \sqrt{2}A^{3/2} \left[y\sqrt{2A}(\rho_1 * \theta)(x) \right] n_0(y) \\ &= 2A^2(\rho_1 * \theta)(x) y n_0(y), \end{aligned}$$

which can be recast (3.10).

It remains to consider the case when we assume further that $\theta \in C_b^m(\mathbb{R})$ for some $m \geq 1$ which, in particular, improves the regularity of the solution $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$. In this case one can actually redo the proofs above by replacing the spaces Y, Z in (3.29) and (3.30) with Y_m, Z_m given by

$$Y_m := \left\{ h \in C^{m+2}(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq m+2, \text{ there holds} \\ |D^\alpha h(x, y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^\beta} \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall k \leq m+2, \forall i \in \mathbb{N}, \\ \sup_{x \in \mathbb{R}} \left| \int_{\mathbb{R}} D_x^k h(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{K}{(1+i)^{\beta+(m+2-k)/2}} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.53)$$

and

$$Z_m := \left\{ f \in C^m(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq m, |D^\alpha f(x, y)| \leq \frac{C}{1+y^2} \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall k \leq m, \forall i \in \mathbb{N}, \\ \sup_{x \in \mathbb{R}} \left| \int_{\mathbb{R}} D_x^k f(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{K}{(1+i)^{\beta+(m-k)/2}} \end{array} \right. \right\},$$

equipped with their respective norms

$$\|h\|_{Y_m} := \sum_{|\alpha| \leq m+2} \sup_{(x, y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)^\beta D^\alpha h(x, y)| + \sum_{k=0}^{m+2} \|D_x^k h\|_{\beta+(m+2-k)/2},$$

and

$$\|f\|_{Z_m} := \sum_{|\alpha| \leq m} \sup_{x, y \in \mathbb{R}} |(1+y^2)^\beta D^\alpha f(x, y)| + \sum_{k=0}^m \|D_x^k f\|_{\beta+(m-k)/2},$$

where we recall definition (3.33). Details are omitted. \square

3.4.4 Additional properties in the periodic and localized cases

In this subsection, we start the proof of Theorem 3.4 and Theorem 3.5, estimates (3.13) and (3.15) being postponed to the next subsection.

Proof of the periodicity of the steady states in Theorem 3.4. In addition to the conditions of Theorem 3.3, let us assume $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$ for some $L > 0$. Let us recall that, from subsection 3.4.3, for any $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, there is a unique $h^\varepsilon \in Y$ for which $\|h^\varepsilon\|_Y \leq r_1$ and $F(\varepsilon, h^\varepsilon) = 0$. Defining

$$\tilde{h}^\varepsilon(x, y) := h^\varepsilon(x + L, y),$$

one readily checks that $F(\varepsilon, \tilde{h}^\varepsilon) = 0$ and $\|\tilde{h}^\varepsilon\|_Y \leq r_1$. Therefore $h^\varepsilon \equiv \tilde{h}^\varepsilon$, that is h^ε is L -periodic in x , and so is $n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + h^\varepsilon(x, y)$. \square

Proof that $n^\varepsilon - n_0 \in \tilde{Y}$ where \tilde{Y} is defined by (3.56), in Theorem 3.5. In addition to the conditions of Theorem 3.3, let us assume $\theta \in C_0(\mathbb{R})$. Our proof relies on the following technical lemma, whose proof is postponed.

Lemma 3.14 (Function G). *Let $\theta \in C_0(\mathbb{R})$. Then there is a piecewise constant function $G > 0$ such that*

$$\begin{cases} G(x) \geq \max(|\theta(x)|, \theta^2(x)), & \forall x \in \mathbb{R}, \\ G \text{ is even on } \mathbb{R}, \text{ nonincreasing on } [0, +\infty), \\ \lim_{x \rightarrow +\infty} G(x) = 0, \end{cases} \quad (3.54)$$

together with the following property : there is $\sigma > 0$ such that, for all $i \in \mathbb{N}$,

$$(\rho_i * G)(x) \leq \frac{\sigma}{1+i} G(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}, \quad (3.55)$$

where the ρ_i 's are given by (3.46) and (3.47).

Then, equipped with such a function G , we can redo the proof of subsections 3.4.1 to 3.4.3 by replacing the spaces Y, Z in (3.29) and (3.30) with

$$\tilde{Y} := \left\{ h \in C^2(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 2, \text{ there holds} \\ |D^\alpha h(x, y)| \leq \frac{CG(x)}{(1+y^2)^2} \quad \text{on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall k \leq 2, \forall i \in \mathbb{N}, \text{ there holds} \\ \left| \int_{\mathbb{R}} D_x^k h(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{KG(x)}{(1+i)^{\beta+1-k/2}} \quad \text{on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.56)$$

and

$$\tilde{Z} := \left\{ f \in C(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} \exists C > 0, |f(x, y)| \leq \frac{CG(x)}{1+y^2} \quad \text{on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall i \in \mathbb{N}, \left| \int_{\mathbb{R}} f(x, y) \Gamma_i(y) dy \right| \leq \frac{KG(x)}{(1+i)^\beta} \quad \text{on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\},$$

equipped with the norms

$$\|h\|_{\tilde{Y}} := \sum_{|\alpha| \leq 2} \sup_{(x, y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)^2 G(x)^{-1} D^\alpha h(x, y)| + \sum_{k=0}^2 \left\| \frac{1}{G} D_x^k h \right\|_{\beta+1-k/2}, \quad (3.57)$$

and

$$\|f\|_{\tilde{Z}} := \sup_{(x, y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)G(x)^{-1} f(x, y)| + \left\| \frac{1}{G} f \right\|_{\beta},$$

where we recall definition (3.33), and $\beta > \frac{13}{4}$.

Let us make some comments on how the proof is modified. One can readily check that \tilde{Y}, \tilde{Z} are Banach, as in subsection 3.4.1. Also, since $G \geq \max(|\theta|, \theta^2)$, the map $F : \tilde{Y} \rightarrow \tilde{Z}$ in (3.39) is well-defined, and its continuity, differentiability are still valid, with $D_h F(0, 0) = L$ given by (3.40). To conclude, we need to prove that, for a fixed $f \in \tilde{Z}$, there exists a unique $h \in \tilde{Y}$ such that $Lh = f$. Following the same procedure as in subsection 3.4.2, we obtain that the h_i 's are necessarily given by (3.46) and (3.47). We claim (see below) that h defined by (3.48) does belong to \tilde{Y} . Then we conclude the proof by applying Theorem 3.7 in the same way as in subsection 3.4.3.

Let us show that h defined by (3.48) belongs to \tilde{Y} . Notice that since $f \in \tilde{Z}$ and (3.55) holds, we obtain, for all $i \geq 1$,

$$|h_i(x)| = |\rho_i * f_i(x)| \leq \frac{\|f\|_{\tilde{Z}}}{(1+i)^\beta} (\rho_i * G)(x) \leq \frac{\sigma \|f\|_{\tilde{Z}}}{(1+i)^{\beta+1}} G(x), \quad (3.58)$$

and similarly, since $\lambda_i - \lambda_0 = 2iA$ for all $i \geq 1$, we have

$$\begin{aligned} h'_i(x) &= \sqrt{\lambda_i - \lambda_0} (\rho_i * f_i)(x) \Rightarrow |h'_i(x)| \leq \frac{\sqrt{2A}\sigma \|f\|_{\tilde{Z}}}{(1+i)^{\beta+1/2}} G(x), \\ h''_i(x) &= (\lambda_i - \lambda_0) (\rho_i * f_i)(x) \Rightarrow |h''_i(x)| \leq \frac{2A\sigma \|f\|_{\tilde{Z}}}{(1+i)^\beta} G(x). \end{aligned}$$

The bounds on h_0, h'_0, h''_0 , can then be deduced. Indeed, from (3.58) we have

$$\left| f_0(x) + \eta \sum_{i=1}^{+\infty} m_i h_i(x) \right| \leq \left(1 + \eta\sigma \sum_{i=1}^{+\infty} \frac{|m_i|}{(1+i)^{\beta+1}} \right) \|f\|_{\tilde{Z}} G(x),$$

where the series converges from (3.24) and $\beta > \frac{13}{4} > \frac{1}{4}$. Combining this with (3.47) yields that (3.58) also holds for $i = 0$. For h'_0, h''_0 we proceed as above and thus deduce that $\sum_{k=0}^2 \|G^{-1} D_x^k h\|_{\beta+1-k/2} < +\infty$. It remains to prove the upper bound on $|D^\alpha h(x, y)|$ for $|\alpha| \leq 2$. As in subsection 3.4.2, we have that $h \in C^2(\mathbb{R}^2)$ and (3.52) holds. Additionally, combining Lemma 3.9 and Lemma 3.10, for any $p, q \in \mathbb{N}$ such that $p + q \leq 2$, there holds

$$\begin{aligned} |(1+y^2)^2 D_x^p D_y^q h(x, y)| &\leq \sum_{i=0}^{+\infty} |h_i^{(p)}(x)| \times |(1+y^2)^2 \Gamma_i^{(q)}(y)| \\ &\leq CG(x) \sum_{i=0}^{+\infty} \frac{1}{(1+i)^{\beta+1-p/2}} \times i^2 i^{1/4+q/2}, \end{aligned}$$

for some constant $C > 0$. The series converges since $\beta > 13/4$. Hence $h \in \tilde{Y}$. \square

It remains to prove Lemma 3.14.

Proof of Lemma 3.14. Set

$$0 < \alpha_i := \begin{cases} \sqrt{\lambda_i - \lambda_0} = \sqrt{2iA} & i \geq 1, \\ \sqrt{-\lambda_0} = \sqrt{1-A} & i = 0, \end{cases}$$

and $\tilde{\alpha} := \frac{1}{2} \min(\alpha_0, \alpha_1) > 0$. Notice that $\tilde{\alpha} \leq \frac{1}{2} \alpha_i$ for all $i \in \mathbb{N}$. Define

$$\tilde{G}(x) := \sup_{|t| \geq |x|} \max \left(|\theta(t)|, \theta^2(t), e^{-\frac{\tilde{\alpha}}{2}|t|} \right),$$

which clearly satisfies (3.54). Then the function

$$G(x) := \begin{cases} \tilde{G}(0) & 0 \leq |x| < 1, \\ \max \left(\frac{\tilde{G}(0)}{2}, \tilde{G}(1) \right) & 1 \leq |x| < 2, \\ \max \left(\frac{\tilde{G}(0)}{2^{k+2}}, \frac{\tilde{G}(1)}{2^{k+1}}, \frac{\tilde{G}(2)}{2^k}, \dots, \frac{\tilde{G}(2^k)}{2}, \tilde{G}(2^{k+1}) \right) & 2^{k+1} \leq |x| < 2^{k+2}, \end{cases}$$

where $k \in \mathbb{N}$ in the above, is piecewise constant, satisfies (3.54) as well as

$$G(x)e^{\tilde{\alpha}x} \rightarrow +\infty, \quad \text{as } x \rightarrow +\infty, \quad (3.59)$$

and

$$G(x/2) \leq 2G(x), \quad \forall x \geq 0. \quad (3.60)$$

It remains to prove (3.55). Since both G and $\rho_i * G$ are even, it suffices to consider $x \geq 0$. We write

$$\begin{aligned} I(x) &:= \frac{\alpha_i^2}{G(x)} (\rho_i * G)(x) \\ &= \frac{\alpha_i}{2G(x)} \left(\int_{-\infty}^{x/2} e^{-\alpha_i(x-z)} G(z) dz + \int_{x/2}^x e^{-\alpha_i(x-z)} G(z) dz \right. \\ &\quad \left. + \int_x^{+\infty} e^{\alpha_i(x-z)} G(z) dz \right) \\ &=: I_-(x) + I_0(x) + I_+(x). \end{aligned}$$

Since G is nonincreasing on $[0, +\infty)$ and satisfies (3.60), there holds

$$\begin{aligned} I_-(x) &\leq \frac{\alpha_i}{2G(x)e^{\alpha_i x}} \|G\|_\infty \int_{-\infty}^{x/2} e^{\alpha_i z} dz \leq \frac{\|G\|_\infty}{2G(x)e^{\tilde{\alpha}x}}, \\ I_+(x) &\leq \frac{\alpha_i}{2} e^{\alpha_i x} \int_x^{+\infty} e^{-\alpha_i z} dz = \frac{1}{2}, \\ I_0(x) &= \frac{\alpha_i}{2G(x)e^{\alpha_i x}} \int_{x/2}^x e^{\alpha_i z} G(z) dz \leq \frac{\alpha_i}{e^{\alpha_i x}} \int_{x/2}^x e^{\alpha_i z} dz \leq 1. \end{aligned}$$

Since G satisfies (3.59), $I(x)$ is uniformly bounded on $[0, +\infty)$ independently of $i \in \mathbb{N}$. Consequently, since $\alpha_i^2 = 2iA$ for $i \geq 1$, we see that (3.55) holds for some $\sigma > 0$. \square

3.4.5 Positivity and control on the y -tails in the periodic and localized cases

In this subsection, we prove estimates (3.13) and (3.15), thus completing the proof of Theorem 3.4 and Theorem 3.5.

Proof of (3.13) and (3.15). We assume either $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$ for some $L > 0$ (periodic case), or $\theta \in C_0(\mathbb{R})$ (localized case). From subsection 3.4.4, in the periodic case, $n^\varepsilon \in Y$ is L -periodic in x , while in the localized case, we have $n^\varepsilon - n^0 \in \tilde{Y}$ where \tilde{Y} is given by (3.56). Notice that, in both cases, $n^\varepsilon - n^0 \rightarrow 0$ as $\varepsilon \rightarrow 0$ (in Y or in \tilde{Y} respectively). As a result, by reducing $\varepsilon_0 > 0$ if necessary, there holds that, for any $|\varepsilon| < \varepsilon_0$,

$$|n^\varepsilon(x, y)| \leq \frac{\|n^\varepsilon\|_Y}{(1+y^2)^2} \leq \frac{2\|n^0\|_Y}{(1+y^2)^2}, \quad \text{in the periodic case,} \quad (3.61)$$

$$|n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)| \leq \frac{\|n^\varepsilon - n^0\|_{\tilde{Y}} G(x)}{(1+y^2)^2} \leq \frac{G(x)}{(1+y^2)^2}, \quad \text{in the localized case.} \quad (3.62)$$

Assume by contradiction that there is a sequence $\varepsilon_p \rightarrow 0$ with $p \geq 1$ such that n^{ε_p} is *not* nonnegative on \mathbb{R}^2 .

Step 1 : n^{ε_p} admits a minimum. Set $m_p := \inf_{(x,y) \in \mathbb{R}^2} n^{\varepsilon_p}(x, y) < 0$, and consider a sequence $(x_p^k, y_p^k)_{k \in \mathbb{N}}$ such that $n^{\varepsilon_p}(x_p^k, y_p^k) \rightarrow m_p$ as $k \rightarrow +\infty$. From (3.61)—(3.62), $n^{\varepsilon_p}(x, y)$ tends to zero as $|y| \rightarrow +\infty$ uniformly in $x \in \mathbb{R}$. Thus there exists $Y_p > 0$ such that, for all k , $|y_p^k| \leq Y_p$. Notice that, despite (3.61)—(3.62), Y_p depends a priori on p through the value of m_p . On the other hand, in the periodic case, we may consider that $x_p^k \in [0, L]$ while, in the localized case, from (3.62) we have in the same way $|x_p^k| \leq X_p$. Therefore, assuming $X_p \geq L$, we have in both cases

$$(x_p^k, y_p^k) \in [-X_p, X_p] \times [-Y_p, Y_p], \quad \forall k \in \mathbb{N}.$$

Hence, up to a subsequence, (x_p^k, y_p^k) converges to a point $(x_p, y_p) \in [-X_p, X_p] \times [-Y_p, Y_p]$, where n^{ε_p} is thus reaching its minimum.

Step 2 : bound on y_p that is uniform w.r.t. p . From the steady state equation (3.7) for n^{ε_p} evaluated at the minimum point (x_p, y_p) , we obtain (recall $m_p < 0$)

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{1}{m_p} \left[\Delta_{x,y} n^{\varepsilon_p}(x_p, y_p) + n^{\varepsilon_p}(x_p, y_p) \times \right. \\ &\quad \left. \left(1 - A^2(y_p - \varepsilon_p \theta(x_p))^2 - \int_{\mathbb{R}} n^{\varepsilon_p}(x_p, y') dy' \right) \right] \\ &\leq 1 - A^2(y_p - \varepsilon_p \theta(x_p))^2 - \int_{\mathbb{R}} n^{\varepsilon_p}(x_p, y') dy' \\ &\leq 1 - A^2 y_p^2 + 2A^2 \varepsilon_0 |y_p| \cdot \|\theta\|_\infty + A^2 \varepsilon_0^2 \|\theta\|_\infty^2 \\ &\quad + \begin{cases} \pi \|n^0\|_Y & \text{in the periodic case,} \\ -\lambda_0 + \frac{\pi}{2} \|G\|_\infty & \text{in the localized case,} \end{cases} \quad (3.63) \end{aligned}$$

where we used (3.61)—(3.62) in the last inequality. The above enforces the existence of some $Y > 0$ (independent of p) such that $|y_p| \leq Y$.

Step 3 : bound on x_p that is uniform w.r.t. p . In the periodic case, this is obvious since we can assume $x_p^k \in [0, L]$. In the localised case, thanks to (3.62),

we have for all $x \in \mathbb{R}$ and $|y| \leq Y$,

$$n^{\varepsilon p}(x, y) \geq n^0(y) - \frac{G(x)}{(1+y^2)^2} \|n^{\varepsilon p} - n^0\|_{\tilde{Y}} \geq n^0(Y) - G(x).$$

This implies the existence of $X > 0$ independent of p such that $n^{\varepsilon p}(x, y) \geq \frac{1}{2}n^0(Y) > 0$ for any $|x| \geq X$ and $|y| \leq Y$. Consequently, for k large enough, we have $|x_p^k| \leq X$. Assuming $X > L$, we thus have in both cases $|x_p| \leq X$.

Step 4 : deriving a contradiction. From what we proved the above, we can assert that $(x_p, y_p) \in [-X, X] \times [-Y, Y]$ for p large enough. However, let us underline that $n^0 > 0$ on \mathbb{R}^2 and, in both the periodic and the localized case,

$$\|n^\varepsilon - n^0\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \rightarrow 0, \quad \text{as } \varepsilon \rightarrow 0.$$

As a consequence, for p large enough, there holds $n^{\varepsilon p} > 0$ on $[-X, X] \times [-Y, Y]$, which contradicts $m_p = n^{\varepsilon p}(x_p, y_p) < 0$.

Therefore, by reducing $\varepsilon_0 > 0$ if necessary, we have that, for all $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0$, the steady state n^ε is nonnegative. Now, as already seen in (3.63), there is $C > 0$ such that, for all $x \in \mathbb{R}$, $\int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y) dy \leq C$. We thus deduce from (3.7) that $-n_{xx}^\varepsilon - n_{yy}^\varepsilon - n^\varepsilon [1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2 - C] \geq 0$. The maximum principle then implies

$$\forall |\varepsilon| \leq \varepsilon_0, \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2, \quad n^\varepsilon(x, y) > 0.$$

Last, we prove the exponential control appearing in (3.13) and (3.15). Let $a > 0$ be given. Set

$$\Omega := \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : 1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2 > -a^2\}.$$

From (3.62), there is $N > 0$ such that $0 < n^\varepsilon \leq N$. We now define

$$\bar{n}(x, y) := Ne^{ay_0} e^{-a|y|}, \quad y_0 := \varepsilon_0 \|\theta\|_\infty + \frac{1}{A} \sqrt{1 + a^2} > 0,$$

so that $\bar{n} \geq n^\varepsilon$ in $\bar{\Omega}$. It remains to prove that $\bar{n} \geq n^\varepsilon$ in Ω^c . Notice that, since $n^\varepsilon \geq 0$ solves (3.7), there holds

$$\mathcal{E}n^\varepsilon := -n_{xx}^\varepsilon - n_{yy}^\varepsilon - n^\varepsilon [1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2] \leq 0.$$

Meanwhile, in Ω^c ,

$$\mathcal{E}\bar{n} = -a^2\bar{n} - \bar{n} [1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2] \geq 0.$$

Due to the maximum principle, we deduce that $n \leq \bar{n}$ on Ω^c , and thus on \mathbb{R}^2 . This concludes the proof of (3.13) and (3.15). \square

3.5 Construction of pulsating fronts

In this section, we prove Theorem 3.6 on pulsating fronts.

Let $\varepsilon_0 > 0$ be as in Theorem 3.4 and, for $|\varepsilon| < \varepsilon_0$, let $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ be the periodic positive steady state provided by Theorem 3.4. Let us fix a speed $c_0 \geq c^* = 2\sqrt{-\lambda_0}$ and recall that $U = U(z)$ denotes the Fisher-KPP front given

by (3.16) and traveling at speed c_0 . We look after a pulsating front solution to (3.5) in the perturbative form

$$u^\varepsilon(z, x, y) = U(z)n^\varepsilon(x, y) + v_\varepsilon(z, x, y), \quad c_\varepsilon = c_0 + s_\varepsilon,$$

where we understand $z = x - c_\varepsilon t$, meaning that the front spreads at the perturbed speed $c_\varepsilon = c_0 + s_\varepsilon$. Plugging this into (3.5), using the steady state equation (3.7) for $n^\varepsilon(x, y)$ and the front equation (3.16) for $U(z)$, we are left to find $(s_\varepsilon, v_\varepsilon)$ satisfying $\mathcal{F}(\varepsilon, s_\varepsilon, v_\varepsilon) = 0$ where

$$\begin{aligned} \mathcal{F}(\varepsilon, s, v) &:= v_{zz} + 2v_{xz} + v_{xx} + v_{yy} + (c_0 + s)v_z + U'(z) \left[sn^\varepsilon(x, y) + 2n_x^\varepsilon(x, y) \right] \\ &\quad + v \left(1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2 - U(z) \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy' - \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \right) \\ &\quad - U(z)n^\varepsilon(x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \\ &\quad + U(z)(1 - U(z))n^\varepsilon(x, y) \left(\lambda_0 + \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy' \right). \end{aligned} \quad (3.64)$$

However, since the elliptic operator appearing in the right-hand side above is degenerate in the (z, x) variables, we need to consider the regularization

$$\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) := \mathcal{F}(\varepsilon, s, v) + \mu v_{xx}, \quad 0 < \mu \ll 1. \quad (3.65)$$

To prove Theorem 3.6, the very crude strategy is as follows. We first apply the Implicit Function Theorem, namely Theorem 3.7, to $\mathcal{F}^\mu: \mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \mathcal{Y}_\mu \rightarrow \mathcal{Z}$ where the function spaces \mathcal{Y}_μ and \mathcal{Z} are appropriately chosen. This will provide a couple $(s_{\varepsilon, \mu}, v_{\varepsilon, \mu}) \in \mathbb{R} \times \mathcal{Y}_\mu$ for any $\mu > 0$ small enough. Then, we shall obtain $s_\varepsilon, v_\varepsilon$ by passing to the limit $\mu \rightarrow 0$. See Remark in subsection 3.5.1 for more details on the key ideas of the proof.

By assumption, see Theorem 3.6, there are $\gamma > 3$, $k \geq 0$ and $0 \leq \delta < 1$ with $k + \delta > \gamma + \frac{1}{2}$ such that θ belongs to $C^{k, \delta}(\mathbb{R}) \cap C_{per}^L(\mathbb{R})$, and so does θ^2 . In particular, the Fourier coefficients of θ and θ^2 decay at least at speed $|m|^{-(k+\delta)}$ as $|m| \rightarrow \infty$, that is

$$\exists K_\theta > 0, \forall m \in \mathbb{Z}, \max(|\theta_m|, |(\theta^2)_m|) \leq \frac{K_\theta}{(1 + |m|)^{k+\delta}}, \quad (3.66)$$

where we denote

$$\theta_m := \frac{1}{L} \int_0^L \theta(x) e^{-\frac{2i\pi mx}{L}} dx, \quad (\theta^2)_m := \frac{1}{L} \int_0^L \theta^2(x) e^{-\frac{2i\pi mx}{L}} dx.$$

3.5.1 Function spaces

We first present a few notations that will be used below. For any function $f = f(z, x, y) \in C_b(\mathbb{R}^3)$ such that $f(z, x, \cdot) \in L^2(\mathbb{R})$ and $f(z, x + L, y) = f(z, x, y)$ for all z, x, y , we denote

$$f_j(z, x) := \int_{\mathbb{R}} f(z, x, y) \Gamma_j(y) dy, \quad (3.67)$$

that is f_j denotes the j -th coordinate of f along the basis of eigenfunctions $(\Gamma_j = \Gamma_j(y))_{j \in \mathbb{N}}$. We also define

$$f_j^n(z) := \frac{1}{L} \int_0^L f_j(z, x) e^{-\frac{2i\pi n}{L}x} dx = \frac{1}{L} \int_0^L f_j(z, x) e_{-n}(x) dx, \quad (3.68)$$

$$e_n(x) := e^{\frac{2i\pi n}{L}x} = e^{i\sigma n x}, \quad \sigma := \frac{2\pi}{L}, \quad n \in \mathbb{Z}, \quad (3.69)$$

that is $f_j^n(z)$ denotes the n -th Fourier coefficient of $x \mapsto f_j(z, x)$.

Now, for a $\kappa \in \left(0, -\frac{1}{2}c_0 + \frac{1}{2}\sqrt{c_0^2 - 4\lambda_0}\right)$ to be precised later, we define

$$\mathcal{Y}_\mu := \left\{ v \in C^2(\mathbb{R}^3) \left| \begin{array}{l} v(z, x+L, y) = v(z, x, y) \quad \text{on } \mathbb{R}^3, \\ \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 2, \quad |D^\alpha v(z, x, y)| \leq \frac{C e^{-\kappa|z|}}{(1+y^2)^2} \quad \text{on } \mathbb{R}^3, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \forall k \leq 2, \quad \text{there holds} \\ |(v_j^n)^{(k)}(z)| \leq \frac{K e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1+|n|^k + j^{k/2}}{1+\mu n^2 + j+|n|} \quad \text{on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.70)$$

$$\mathcal{Z} := \left\{ f \in C(\mathbb{R}^3) \left| \begin{array}{l} f(z, x+L, y) = f(z, x, y) \quad \text{on } \mathbb{R}^3, \\ \exists C > 0, \quad |f(z, x, y)| \leq \frac{C e^{-\kappa|z|}}{1+y^2} \quad \text{on } \mathbb{R}^3, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \quad \text{there holds} \\ |f_j^n(z)| \leq \frac{K e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \quad \text{on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\}. \quad (3.71)$$

We equip the space \mathcal{Y}_μ with the norm

$$\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} := \sum_{|\alpha| \leq 2} \sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} \left[|(1+y^2)^2 D^\alpha v(z, x, y)| e^{\kappa|z|} \right] + \|v\|_{\beta, \gamma, \mu}, \quad (3.72)$$

where

$$\|v\|_{\beta, \gamma, \mu} := \sum_{\substack{n \in \mathbb{Z} \\ j \in \mathbb{N}}}^2 \sup \left[(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma \frac{1+\mu n^2 + j + |n|}{1+|n|^k + j^{k/2}} \sup_{z \in \mathbb{R}} |(v_j^n)^{(k)}(z) e^{\kappa|z|}| \right].$$

We equip the space \mathcal{Z} with the norm

$$\|f\|_{\mathcal{Z}} = \sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} \left[|(1+y^2) f(z, x, y)| e^{\kappa|z|} \right] + \|f\|_{\beta, \gamma}, \quad (3.73)$$

where

$$\|f\|_{\beta, \gamma} := \sup_{n \in \mathbb{Z}, j \in \mathbb{N}} \left[(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma \sup_{z \in \mathbb{R}} |f_j^n(z) e^{\kappa|z|}| \right].$$

Remark 3.15 (Choice of the function spaces and overview of the proof of Theorem 3.6). Let us comment on the spaces $\mathcal{Y}_\mu, \mathcal{Z}$ and the two controls appearing in their definition. As in the stationary case, i.e. Section 3.4, the crux of the proof is to show that $\mathcal{L}^\mu := D_{(s,v)} \mathcal{F}^\mu(0, 0, 0)$, given by (3.95), is bijective from $\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu$ to \mathcal{Z} , where $\mathcal{S}_\mu \subset \mathcal{Y}_\mu$ is to be determined, that is for every fixed $f \in \mathcal{Z}$, there is a unique $s_\mu \in \mathbb{R}$ and a unique $v_\mu \in \mathcal{S}_\mu$ such that $\mathcal{L}^\mu(s_\mu, v_\mu) = f$. Using the

controls on the y -tails provided by the first constraint in the definition of \mathcal{Y}_μ and \mathcal{Z} , and then the L -periodicity in x , we decompose successively v_μ and f along the eigenfunction bases $(\Gamma_j)_{j \in \mathbb{N}}$ and $(e_n)_{n \in \mathbb{Z}}$ respectively, leading to (3.100), where we denoted $v = v_\mu$ to ease readability. Next, the control on f_j^n , i.e. the second constraint in the definition of \mathcal{Z} , allows to prove the bound (3.128).

However, the operators $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$ defined by (3.100), (3.102) and (3.103) might not be injective. Thus, in order to ensure the uniqueness, we require that $(v_\mu)_j^n$ belongs to a subspace $\mathcal{S}_{n,j,\mu}$ of the departure space of $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$. These additional conditions lead to $v_\mu \in \mathcal{S}_\mu$, after reconstruction of v_μ according to (3.138). To show that $v_\mu \in C_b^2(\mathbb{R}^3)$ and v_μ satisfies the first control in \mathcal{Y}_μ , we require $\beta > \frac{17}{4}$ and $\gamma > 2$. This allows to apply Theorem 3.7 and deduce the existence of $s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu}$ such that $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu}) = 0$ for any $|\varepsilon| \leq \bar{\varepsilon}_0$.

The next step is to let $\mu \rightarrow 0$ in $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu}) = 0$. However, to do so, we first require that $\bar{\varepsilon}_0$ may be fixed independently on μ . This is actually true from the crucial observation that, despite \mathcal{F}^μ is unbounded with respect to μ , both $(\mathcal{L}^\mu)^{-1}$ and $\mathcal{F}^\mu - \mathcal{L}^\mu$, see (3.141), are bounded (see subsection 3.5.4).

Last, to ensure that a subsequence of $(v_{\varepsilon,\mu})_\mu$ converges as $\mu \rightarrow 0$, we need to redo the above proof by replacing \mathcal{Y}_μ and \mathcal{Z} with (3.145) and (3.146) respectively. This allows to obtain C_b^3 regularity for $v_{\varepsilon,\mu}$, at the cost of the assumptions $\beta > \frac{19}{4}$ and $\gamma > 3$. Then, the L -periodicity on x and the controls on the y - and z -tails in the definition of (3.145) allow in some sense to compactify the domain of definition of $v_{\varepsilon,\mu}$, so that we can adapt the proof of the Arzelà-Ascoli theorem and conclude, see subsection 3.5.5.

In what follows, we will repeatedly use the following straightforward estimates, that hold for any $z, x, y \in \mathbb{R}$:

$$\forall v \in \mathcal{Y}_\mu, \forall |\alpha| \leq 2, \quad |D^\alpha v(z, x, y)| \leq \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+y^2)^2}, \quad (3.74)$$

$$\forall v \in \mathcal{Y}_\mu, \forall k \leq 2, \forall (n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}, \quad |(v_j^n)^{(k)}(z)| \leq \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \times \frac{e^{-\kappa|z|} (1 + |n|^k + j^{k/2})}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma (1+\mu n^2 + j + |n|)}, \quad (3.75)$$

$$\forall f \in \mathcal{Z}, \quad |f(z, x, y)| \leq \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{1+y^2}, \quad (3.76)$$

$$\forall f \in \mathcal{Z}, \forall (n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}, \quad |f_j^n(z)| \leq \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma}, \quad (3.77)$$

$$\forall v \in \mathcal{Y}_\mu, \quad \left| \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) dy \right| \leq \frac{\pi}{2} \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}. \quad (3.78)$$

Also, we claim that there exists $K_A > 0$, that depends only on A , such that

$$\forall v \in \mathcal{Y}_\mu, \forall n \in \mathbb{Z}, \quad \left| \frac{1}{L} \int_0^L \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) dy e_{-n}(x) dx \right| \leq K_A \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+|n|)^{\gamma+1}}, \quad (3.79)$$

for any $z \in \mathbb{R}$. Indeed, from (3.75), we have (as usual the constant $C > 0$ is independent of z, x, y, j and n but may change from line to line)

$$|v_j^n(z)| \leq C \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^{\gamma+1}}.$$

Let us recall that $\beta > \frac{19}{4}$ and $\gamma > 3$. Thus we obtain

$$|v_j(z, x)| \leq \sum_{n=-\infty}^{\infty} |v_j^n(z)| \leq C \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta}.$$

Since (3.24) holds, we deduce

$$\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) dy = \int_{\mathbb{R}} \left(\sum_{j \in \mathbb{N}} v_j(z, x) \Gamma_j(y) \right) dy = \sum_{j \in \mathbb{N}} m_j v_j(z, x),$$

where we recall the notation $m_j := \int_{\mathbb{R}} \Gamma_j(y) dy$. This in turn leads to

$$\begin{aligned} \left| \frac{1}{L} \int_0^L \left(\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) dy \right) e_{-n}(x) dx \right| &= \left| \sum_{j \in \mathbb{N}} m_j v_j^n(z) \right| \\ &\leq C \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+|n|)^{\gamma+1}} \sum_{j \in \mathbb{N}} \frac{|m_j|}{(1+j)^\beta}, \end{aligned}$$

which proves the claim (3.79) using again (3.24).

Lemma 3.16 (\mathcal{Y}_μ and \mathcal{Z} are Banach). *For all $0 < \mu < 1$, the spaces \mathcal{Y}_μ given by (3.70), and \mathcal{Z} given by (3.71), are Banach spaces when equipped with their respective norm $\|\cdot\|_{\mathcal{Y}_\mu}$ given by (3.72), and $\|\cdot\|_{\mathcal{Z}}$ given by (3.73).*

Proof. Let us fix $0 < \mu < 1$. For the sake of completeness, we give a short proof that \mathcal{Y}_μ is Banach, the proof for \mathcal{Z} being similar. Let $(v_m)_{m \in \mathbb{N}}$ be a Cauchy sequence in \mathcal{Y}_μ . Since the embedding $\mathcal{Y}_\mu \hookrightarrow C_b^2(\mathbb{R}^3)$ is continuous and $C_b^2(\mathbb{R}^3)$ is Banach, there is $v \in C_b^2(\mathbb{R}^3)$ such that $\|v_m - v\|_{C_b^2(\mathbb{R}^3)} \rightarrow 0$.

Let us prove that $v \in \mathcal{Y}_\mu$. The L -periodicity in x of v is obvious. Following the same arguments as in the proof of Lemma 3.12, there exists $C > 0$ such that

$$|D^\alpha v(z, x, y)| \leq \frac{C e^{-\kappa|z|}}{(1+y^2)^2}, \quad (3.80)$$

for all $|\alpha| \leq 2$ and $(z, x, y) \in \mathbb{R}^3$. Next, similarly to the proof of Lemma 3.12, the sequence $K_m := \sum_{k=0}^2 \|v_m\|_{\gamma, \beta, \mu}$ is bounded for all $m \in \mathbb{N}$ by some $K > 0$. Since (3.80) holds, we deduce by the dominated convergence theorem that for any $k \leq 2$,

$$\begin{aligned} |(v_j^n)^{(k)}(z)| &= \lim_{m \rightarrow \infty} \left| \frac{1}{L} \int_0^L \left(\int_{\mathbb{R}} D_z^k v_m(z, x, y) \Gamma_j(y) dy \right) e_{-n}(x) dx \right| \\ &\leq \frac{K e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1 + |n|^k + j^{k/2}}{1 + \mu n^2 + j + |n|}. \end{aligned}$$

Therefore $v \in \mathcal{Y}_\mu$. From there, classical arguments (that we omit) yield that $\|v_m - v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \rightarrow 0$. \square

We now state some preliminary results. For better readability, we denote yv the function $(z, x, y) \mapsto yv(z, x, y)$, and similarly for y^2v .

Lemma 3.17 (Controlling in \mathcal{Z} the v terms of $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v)$). *There exists $C > 0$ such that, for any $\mu \in (0, 1)$ and $v = v(z, x, y) \in \mathcal{Y}_\mu$,*

$$\max(\|v\|_{\mathcal{Z}}, \|D_z v\|_{\mathcal{Z}}, \|yv\|_{\mathcal{Z}}, \|y^2 v\|_{\mathcal{Z}}) \leq C\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \quad (3.81)$$

$$\max_{|\alpha| \leq 2} \|D^\alpha v\|_{\mathcal{Z}} \leq \mu^{-1} C\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}. \quad (3.82)$$

Also, set $\rho \geq 0$ and assume $b = b(z, x) \in C_b(\mathbb{R}^2)$ satisfies

$$\begin{cases} b(z, x + L) = b(z, x) & \forall z, x \in \mathbb{R}, \\ |b_m(z)| := \left| \frac{1}{L} \int_0^L b(z, x) e_{-m}(x) dx \right| \leq \frac{K_b}{(1+|m|)^{\gamma+\rho}} & \forall m \in \mathbb{Z}, \forall z \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (3.83)$$

for some $K_b > 0$. Then there are $C_\rho, C'_\rho > 0$ such that, for any $\mu \in (0, 1)$ and $v = v(z, x, y) \in \mathcal{Y}_\mu$,

$$\|bv\|_{\mathcal{Z}} \leq \begin{cases} (\mu^{-1} C_\rho K_b + \|b\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)})\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} & \text{if } \rho = 0, \\ (C_\rho K_b + \|b\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)})\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} & \text{if } \rho > 0, \end{cases} \quad (3.84)$$

and

$$\|byv\|_{\mathcal{Z}} \leq (C'_\rho K_b + \|b\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)})\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \quad \text{if } \rho > 1/2. \quad (3.85)$$

Proof. Fix any $\mu \in (0, 1)$. By definition of the set \mathcal{Y}_μ , for any function $w \in \{D^\alpha v, yv, y^2 v, bv, byv\}$, it is clear that w is L -periodic in x and satisfies, thanks to (3.74),

$$|w(z, x, y)| \leq \frac{C\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{1+y^2}, \quad \forall (z, x, y) \in \mathbb{R}^3,$$

with $C = \|b\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)}$ if $w \in \{bv, byv\}$, and $C = 1$ otherwise. Thus in order to prove (3.81) and (3.82), it is enough to control $\|w\|_{\beta, \gamma}$ for each $w \in \{D^\alpha v, yv, y^2 v, bv, byv\}$.

If $w = yv$, by virtue of (3.22), we have

$$\begin{aligned} (yv)_j^n(z) &= \frac{1}{L} \int_0^L \left(\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) y \Gamma_j(y) dy \right) e_{-n}(x) dx \\ &= \begin{cases} p_j^+ v_{j+1}^n(z) + p_j^- v_{j-1}^n(z) & j \geq 1, \\ p_0^+ v_1^n(z) & j = 0. \end{cases} \end{aligned}$$

From (3.75), we thus obtain $\|yv\|_{\beta, \gamma} \leq C\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}$ for some $C > 0$. One can readily check that the same is true for $w = y^2 v$.

Now, set $|\alpha| \leq 2$ and $w = D^\alpha v$. If $w = v$ or $w = D_z v$, then from (3.75), we deduce $\|w\|_{\beta, \gamma} \leq \|v\|_{\beta, \gamma, \mu} \leq \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}$. If $w = D_z^2 v$, then (3.75) yields $\|D_z^2 v\|_{\beta, \gamma} \leq \mu^{-1} \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}$ since $0 < \mu < 1$. Now, consider $w = D_x^k v$ with $k \in \{1, 2\}$. Then by integration by parts there holds

$$(D_x^k v)_j^n(z) = \frac{1}{L} \int_0^L D_x^k \left(\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) \Gamma_j(y) dy \right) e_{-n}(x) dx = (i n \sigma)^k v_j^n(z),$$

which, from (3.75) implies $\|D_x v\|_{\beta, \gamma} \leq \sigma \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}$ and $\|D_x^2 v\|_{\beta, \gamma} \leq \mu^{-1} \sigma \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}$. As for $w = D_y^k v$ with $k \leq 2$, the proof is similar to $w = y^k v$ by using (3.23) instead

of (3.22). Therefore (3.82) holds for $D^\alpha \in \{D_z^k, D_x^k, D_y^k\}$ with $0 \leq k \leq 2$. The proof for the cross derivatives $D^\alpha \in \{D_{xy}, D_{xz}, D_{yz}\}$ results from a combination of the above arguments. Therefore we proved (3.81)—(3.82).

Next, let us consider $w = bv$. Since (3.83) holds with $\gamma + \rho \geq \gamma > 3 > 1$, the Fourier series of $b(z, \cdot)$ converges uniformly on \mathbb{R} and we have pointwise

$$b(z, x) = \sum_{m=-\infty}^{\infty} b_m(z) e_m(x).$$

This leads to

$$\begin{aligned} (bv)_j^n(z) &= \frac{1}{L} \int_0^L b(z, x) \left(\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) \Gamma_j(y) dy \right) e_{-n}(x) dx \\ &= \frac{1}{L} \int_0^L \left(\sum_{m=-\infty}^{\infty} b_m(z) e_m(x) \right) v_j(z, x) e_{-n}(x) dx \\ &= \sum_{m=-\infty}^{\infty} b_m(z) v_j^{n-m}(z) = \sum_{m=-\infty}^{\infty} b_{n-m}(z) v_j^m(z). \end{aligned}$$

Let us first assume that $\rho = 0$. The controls (3.75) and (3.83) then yield

$$\begin{aligned} |(bv)_j^n(z)| &\leq \sum_{m=-\infty}^{\infty} |b_{n-m}(z)| \times |v_j^m(z)| \\ &\leq K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{(1+|n-m|)^\gamma} \times \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|m|)^\gamma} \times \\ &\quad \frac{1}{1+\mu m^2+j+|m|}. \end{aligned}$$

From there, one can readily check, by studying all possible cases on the signs of n , m and $n-m$, that

$$\frac{1}{(1+|n-m|)(1+|m|)} \leq \frac{1}{1+|n|}, \quad \forall m, n \in \mathbb{Z}.$$

Therefore

$$\begin{aligned} |(bv)_j^n(z)| &\leq \frac{K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{1+\mu m^2+j+|m|} \\ &\leq \frac{\mu^{-1} K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{1+m^2}, \end{aligned}$$

which gives (3.84) for $\rho = 0$. Meanwhile, if $\rho > 0$, similar calculations yield

$$\begin{aligned} |(bv)_j^n(z)| &\leq \frac{K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{(1+|n-m|)^\rho} \times \frac{1}{1+\mu m^2+j+|m|} \\ &\leq \frac{K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{(1+|n-m|)^\rho (1+|m|)}. \end{aligned}$$

Since $\rho > 0$, Hölder inequality shows that the sum of the infinite series above is bounded by some $C_\rho > 0$ which is independent of $n \in \mathbb{Z}$. This gives (3.84) for $\rho > 0$.

Finally, let us prove (3.85). With (3.22), we obtain that, for some $C_{A,\beta} > 0$,

$$\begin{aligned} |(byv)_j^n(z)| &\leq \frac{K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{(1+|n-m|)^\rho} \times \frac{C_{A,\beta} \sqrt{j}}{1+j+|m|} \\ &\leq \frac{K_b \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \sum_{m=-\infty}^{\infty} \frac{1}{(1+|n-m|)^\rho} \times \frac{C_{A,\beta}}{\sqrt{2}(1+|m|)^{\frac{1}{2}}}, \end{aligned}$$

as easily seen by studying the maximum of $j \in [0, +\infty) \mapsto \frac{\sqrt{j}}{1+j+|m|}$. Since $\rho > \frac{1}{2}$, Hölder inequality shows that the sum of the infinite series above is bounded by some $C'_\rho > 0$ which is independent of $n \in \mathbb{Z}$. This gives (3.85). \square

To conclude this subsection, we prove that, by taking $|\varepsilon|$ possibly smaller, we obtain some estimates on the steady state $n^\varepsilon = n^\varepsilon(x, y)$ in the $\mathcal{Y}_\mu, \mathcal{Z}$ norms. For better readability, we denote $e^{-\kappa|z|}h$ the function $(z, x, y) \mapsto e^{-\kappa|z|}h(x, y)$ and similarly for $e^{-\kappa|z|}h_x$.

Lemma 3.18 (The steady state n^ε when $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$ further satisfies (3.66)). *Fix $\beta > \frac{17}{4}$ and $\gamma > 2$. Let the conditions of Theorem 3.4 hold. Assume further that $\theta \in C_{per}^L(\mathbb{R})$ satisfies (3.66). Then, there is $\varepsilon_0^* > 0$ such that, for any $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0^*$,*

there is a unique $n^\varepsilon \in Y^$ such that n^ε solves (3.7),*

where the function space Y^ is given by (3.91). Additionally, we have $\|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} \rightarrow 0$, as $\varepsilon \rightarrow 0$, where $\|\cdot\|_{Y^*}$ is the norm given by (3.92). Finally, there are $K_\sigma > 0$ (depending only on $\sigma = \frac{2\pi}{L}$), $K_\kappa > 0$ (depending only on κ) and $K_A > 0$ (depending only on A) such that, for any $h \in Y^*$,*

$$\|e^{-\kappa|z|}h\|_{\mathcal{Z}} \leq \|h\|_{Y^*}, \quad (3.86)$$

$$\|e^{-\kappa|z|}h_x\|_{\mathcal{Z}} \leq K_\sigma \|h\|_{Y^*}, \quad (3.87)$$

$$\|e^{-\kappa|z|}h\|_{\mathcal{Y}_\mu} \leq K_\kappa \|h\|_{Y^*}, \quad \forall 0 < \mu < 1, \quad (3.88)$$

$$\left| \int_{\mathbb{R}} h(x, y) dy \right| \leq \frac{\pi}{2} \|h\|_{Y^*} \quad \forall x \in \mathbb{R}, \quad (3.89)$$

$$\left| \frac{1}{L} \int_0^L \left(\int_{\mathbb{R}} h(x, y) dy \right) e_{-n}(x) dx \right| \leq \frac{K_A \|h\|_{Y^*}}{(1+|n|)^{\gamma+2}} \quad \forall n \in \mathbb{Z}. \quad (3.90)$$

Proof. In the context of this proof, for any function $h = h(x, y) \in C_b(\mathbb{R}^2)$ such that $h(x, \cdot) \in L^2(\mathbb{R})$ and $h(x+L, y) = h(x, y)$ for all $(x, y) \in \mathbb{R}^2$, we denote

$$h_j(x) := \int_{\mathbb{R}} h(x, y) \Gamma_j(y) dy, \quad h_j^n := \frac{1}{L} \int_0^L h_j(x) e_{-n}(x) dx,$$

that is h_j^n is the n -th Fourier coefficient of h_j , which is the j -th coordinate of h

along the basis of eigenfunctions $(\Gamma_j)_{j \in \mathbb{N}}$. We now define

$$Y^* := \left\{ h \in C^2(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} h(x+L, y) = h(x, y) \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 2, \quad |D^\alpha h(x, y)| \leq \frac{C}{(1+y^2)^2} \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \quad \text{there holds} \\ |h_j^n| \leq \frac{K}{(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma} \times \frac{1}{1+j+n^2} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.91)$$

$$Z^* := \left\{ f \in C(\mathbb{R}^2) \left| \begin{array}{l} f(x+L, y) = f(x, y) \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists C > 0, \quad |f(x, y)| \leq \frac{C}{1+y^2} \text{ on } \mathbb{R}^2, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \quad |f_j^n| \leq \frac{K}{(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma} \end{array} \right. \right\},$$

$$\|h\|_{Y^*} := \sum_{|\alpha| \leq 2} \sup_{(x,y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)^2 D^\alpha h(x, y)| + \sup_{n \in \mathbb{Z}, j \in \mathbb{N}} [(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma(1+j+n^2) |h_j^n|], \quad (3.92)$$

$$\|f\|_{Z^*} := \sup_{(x,y) \in \mathbb{R}^2} |(1+y^2)f(x, y)| + \sup_{n \in \mathbb{Z}, j \in \mathbb{N}} [(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma |f_j^n|].$$

The proof of Lemma 3.18 relies on applying the Implicit Function Theorem, namely Theorem 3.7, to the function $F = F(\varepsilon, h)$ defined by (3.39). Firstly, adapting the proof of Lemmas 3.12 and 3.13, one can readily check that Y^*, Z^* are Banach spaces, that $F : \mathbb{R} \times Y^* \rightarrow Z^*$ is well-defined, and that conditions (i)—(ii) of Theorem 3.7 are satisfied, with $D_h F(0, 0) = L$ given by (3.40). It remains to prove that $L : Y^* \rightarrow Z^*$ is bijective. Following the same procedure as in subsection 3.4.2, we have that h_j, f_j satisfy (3.44)—(3.45). We now use the Fourier coefficients : for $n \in \mathbb{Z}$, we multiply equations (3.44)—(3.45) by $\frac{1}{L} e_{-n}(x)$ and integrate over $x \in [0, L]$. We obtain

$$\begin{cases} (-n^2\sigma^2 - (\lambda_j - \lambda_0)) h_j^n = f_j^n, & j \geq 1, \\ (-n^2\sigma^2 + \lambda_0) h_0^n = f_0^n + \eta \sum_{\ell=1}^{+\infty} m_\ell h_\ell^n, & j = 0. \end{cases} \quad (3.93)$$

For $j \geq 1$, since $0 < \lambda_j - \lambda_0$, we see that, for any $n \in \mathbb{Z}$, there is a unique $h_j^n \in \mathbb{C}$ solving the first equation in (3.93). Since $f \in Z^*$, we have

$$|f_j^n| \leq \frac{\|f\|_{Z^*}}{(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma},$$

which leads to

$$|h_j^n| = \frac{|f_j^n|}{n^2\sigma^2 + 2jA} \leq \frac{K\|f\|_{Z^*}}{(1+j)^\beta(1+|n|)^\gamma} \times \frac{1}{1+j+n^2},$$

for some $K = K(A, L) > 0$. From there, in view of (3.24) and $\beta > \frac{17}{4} > \frac{5}{4}$, the right-hand side of the second equation of (3.93) is well-defined, and bounded by $M\|f\|_{Z^*}(1+|n|)^{-\gamma}$ for some $M > 0$ independent of n . Therefore we obtain

$$|h_0^n| \leq \frac{K\|f\|_{Z^*}}{(1+|n|)^\gamma(1+n^2)},$$

by taking K possibly larger. It remains to reconstruct h and prove that it belongs to Y^* . Since $\gamma > 2 > 1$, we have for any $0 \leq k \leq 2$

$$h_j^{(k)}(x) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} h_j^n (i\sigma n)^k e_n(x),$$

from which we deduce

$$\|h_j^{(k)}\|_\infty \leq \frac{K\|f\|_{Z^*}}{(1+j)^\beta} \sum_{n \in \mathbb{Z}} \frac{(\sigma|n|)^k}{(1+|n|)^{\gamma+2}} \leq \frac{C\|f\|_{Z^*}}{(1+j)^\beta},$$

for some $C = C(A, L, \gamma) > 0$. In other words, we obtain the estimates playing the roles of (3.49)—(3.51). Then, like the rest of the proof in subsection 3.4.2, we prove that $h \in Y^*$ since $\beta > \frac{17}{4}$. Thus L is bijective. Finally, we apply Theorem 3.7, which leads to the existence of $\varepsilon_0^* > 0$ such that, for any $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0^*$, there exists a unique function $h^\varepsilon \in Y^*$ such that $F(\varepsilon, h^\varepsilon) = 0$, with $\|h^\varepsilon\|_{Y^*} \rightarrow 0$ as $\varepsilon \rightarrow 0$. Since $n^0 \in Y^*$, we deduce that $n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + h^\varepsilon(x, y) \in Y^*$ and n^ε solves (3.7).

To conclude, (3.86)—(3.88) simply follow from the definitions of $\mathcal{Z}, \mathcal{Y}_\mu, Y^*$, given that $(h_x)_j^n = (i\sigma)h_j^n$. Meanwhile, (3.89)—(3.90) is proved in the same way as (3.78)—(3.79). \square

3.5.2 Checking assumptions (i) and (ii) of Theorem 3.7

For the rest of this section, we assume that $|\varepsilon| \leq \varepsilon_0^*$, where ε_0^* is obtained from Lemma 3.18. We also recall that $\mu \in (0, 1)$. Equipped with the above spaces \mathcal{Y}_μ and \mathcal{Z} , we thus consider

$$\begin{aligned} \mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) &= v_{zz} + 2v_{xz} + (1 + \mu)v_{xx} + v_{yy} + (c_0 + s)v_z + sU'(z)n^\varepsilon(x, y) \\ &\quad + 2U'(z)n_x^\varepsilon(x, y) \\ &\quad + v\left(1 - A^2(y - \varepsilon\theta(x))^2 - U(z) \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy' - \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy'\right) \\ &\quad - U(z)n^\varepsilon(x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \\ &\quad + U(z)(1 - U(z))n^\varepsilon(x, y) \left(\lambda_0 + \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy'\right). \end{aligned}$$

Recall that $n^\varepsilon(x, y) = n^0(y)$ when $\varepsilon = 0$ and $\int_{\mathbb{R}} n^0(y') dy' = -\lambda_0$. Consequently $\mathcal{F}^\mu(0, 0, 0) = 0$.

Checking assumptions (i) and (ii) of Theorem 3.7. Fix $\mu \in (0, 1)$. Firstly, we prove that $\mathcal{F}^\mu: \mathcal{Y}_\mu \rightarrow \mathcal{Z}$ is well-defined and continuous at $(0, 0, 0)$. Since all terms of $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v)$ are obviously L -periodic in x , and since $\mathcal{F}^\mu(0, 0, 0) = 0$, it suffices to prove that each term of $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v)$ tends to zero in the norm $\|\cdot\|_{\mathcal{Z}}$ as $|\varepsilon| + |s| + \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \rightarrow 0$. Firstly, Lemma 3.17 and the fact that θ satisfies (3.66) imply

$$\exists C > 0, \forall \mu \in (0, 1), \forall v \in \mathcal{Y}_\mu, \quad \|w\|_{\mathcal{Z}} \leq \mu^{-1}C\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \xrightarrow{v \rightarrow 0} 0,$$

for any $w \in \{D^\alpha v, y^2 v, y\theta v, \theta^2 v\}$ and $|\alpha| \leq 2$. Next, let us recall that v satisfies (3.78)—(3.79), and from Lemma (3.18), n^ε satisfies (3.89)—(3.90). As a result,

since $|U(z)| \leq 1$ the functions $U(z) \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy'$ and $\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy'$ are uniformly bounded and satisfy (3.83) with $\rho = 1$ and $K_b = K_A$. From Lemma 3.17, we thus deduce

$$\begin{aligned} \left\| v(z, x, y) U(z) \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|n^\varepsilon\|_{Y^*} \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \xrightarrow{v \rightarrow 0} 0, \\ \left\| v(z, x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}^2 \xrightarrow{v \rightarrow 0} 0. \end{aligned} \quad (3.94)$$

We now look at the term $U(z) n^\varepsilon(x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy'$. Since $|U(z)| \leq 1$, n^ε satisfies (3.88), and v satisfies (3.79), we have

$$U(z) n^\varepsilon(x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' = \underbrace{n^\varepsilon(x, y) e^{-\kappa|z|}}_{\in \mathcal{Y}_\mu} \times \underbrace{U(z) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') e^{\kappa|z|} dy'}_{\text{satisfies (3.83) with } \rho=1, K_b=K_A}$$

Thus, thanks to (3.78) and (3.84), we have

$$\begin{aligned} \left\| U(z) n^\varepsilon(x, y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \|n^\varepsilon e^{-\kappa|z|}\|_{\mathcal{Y}_\mu} \\ &\leq K_\kappa \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \|n^\varepsilon\|_{Y^*} \xrightarrow{v \rightarrow 0} 0. \end{aligned}$$

Next, it is well-known that, since $\kappa < -\frac{1}{2}c_0 + \frac{1}{2}\sqrt{c_0^2 - 4\lambda_0}$,

$$\exists C_U > 0, \forall z \in \mathbb{R}, \quad U(1 - U)(z), |U'(z)| \leq C_U e^{-\kappa|z|}.$$

Therefore, from (3.86)–(3.88), there holds

$$\|sU'(z)n^\varepsilon(x, y)\|_{\mathcal{Z}} \leq C_U |s| \|e^{-\kappa|z|} n^\varepsilon(x, y)\|_{\mathcal{Z}} \leq C_U |s| \|n^\varepsilon\|_{Y^*} \xrightarrow{s \rightarrow 0} 0,$$

$$\|U'(z)n_x^\varepsilon(x, y)\|_{\mathcal{Z}} = \|U'(z)(n^\varepsilon - n^0)_x(x, y)\|_{\mathcal{Z}} \leq C_U K_\sigma \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} 0.$$

Finally, setting

$$\begin{aligned} b_\varepsilon(z, x) &:= U(z)(1 - U(z))e^{\kappa|z|} \left(\lambda_0 + \int_{\mathbb{R}} n^\varepsilon(x, y') dy' \right) \\ &= U(z)(1 - U(z))e^{\kappa|z|} \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon(x, y') - n^0(y')) dy', \end{aligned}$$

we have, since (3.89)–(3.90) holds, that $\|b_\varepsilon\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \leq C_U \frac{\pi}{2} \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*}$ and satisfies (3.83) with $\rho = 2$ and $K_{b_\varepsilon} = K_A C_U \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*}$. Therefore from (3.84) we deduce

$$\|b_\varepsilon(z, x) e^{-\kappa|z|} n^\varepsilon(x, y)\|_{\mathcal{Y}_\mu} \leq (C_2 K_{b_\varepsilon} + \|b_\varepsilon\|_\infty) \|n^\varepsilon\|_{Y^*} \underset{\varepsilon \rightarrow 0}{=} \|n^\varepsilon\|_{Y^*} \times o(1).$$

Therefore \mathcal{F}^μ is well-defined and continuous at $(0, 0)$.

We now compute $D_{(s,v)} \mathcal{F}^\mu(0, 0, 0)$, that is the Fréchet derivative of \mathcal{F}^μ along the (s, v) variables at point $(0, 0, 0)$. We have $\mathcal{F}^\mu(0, s, v) = \mathcal{L}^\mu(s, v) + \mathcal{R}(s, v)$ where $\mathcal{R}(s, v) = sv_z - v \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy'$ and

$$\begin{aligned} \mathcal{L}^\mu(s, v) &= v_{zz} + 2v_{xz} + (1 + \mu)v_{xx} + v_{yy} + c_0 v_z + sU'(z)n^0(y) \\ &\quad + v(1 - A^2 y^2 + \lambda_0 U(z)) - U(z)n^0(y) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy'. \end{aligned} \quad (3.95)$$

We readily check from (3.81) and (3.94) that $\mathcal{R}(s, v) = o(|s| + \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu})$. The continuity of \mathcal{L}^μ is a consequence of the controls obtained above. Consequently, $D_{(s,v)}\mathcal{F}^\mu(0, 0, 0) = \mathcal{L}^\mu$. It remains to prove the continuity of $D_{(s,v)}\mathcal{F}^\mu$ around $(0, 0, 0)$. This results from similar arguments as above. Details are omitted. \square

3.5.3 Bijectivity of \mathcal{L}^μ

In this subsection we prove that, if $\mu > 0$ is small enough, \mathcal{L}^μ is bijective from $\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu$ to \mathcal{Z} , where \mathcal{S}_μ is a subset of \mathcal{Y}_μ that will be determined later. We proceed by analysis and synthesis. Fix $f \in \mathcal{Z}$, and assume there exist $(s, v) \in \mathbb{R} \times \mathcal{Y}_\mu$ such that $\mathcal{L}^\mu(s, v) = f$. Naturally, s and v depend *a priori* on μ , but to ease the readability we shall omit this dependence in the notations.

Decoupling in x and y

Thanks to (3.74) and (3.76), we have $v(z, x, \cdot), f(z, x, \cdot) \in L^2(\mathbb{R})$ for all $z, x \in \mathbb{R}$. Since the family of eigenfunctions $(\Gamma_j)_{j \in \mathbb{N}}$ of Proposition 3.8 forms a Hilbert basis of $L^2(\mathbb{R})$, we can write

$$v(z, x, y) = \sum_{j=0}^{\infty} v_j(z, x) \Gamma_j(y), \quad f(z, x, y) = \sum_{j=0}^{\infty} f_j(z, x) \Gamma_j(y), \quad (3.96)$$

where we used the notation (3.67) for v_j and f_j . Since $(v, f) \in \mathcal{Y}_\mu \times \mathcal{Z}$, all functions v_j, f_j are L -periodic in x , we may compute their Fourier coefficients in x :

$$v_j(z, x) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} v_j^n(z) e_n(x), \quad f_j(z, x) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} f_j^n(z) e_n(x), \quad (3.97)$$

where we used the notation (3.68)–(3.69) for v_j^n, f_j^n , and e_n . Note that the equalities (3.96)–(3.97) correspond, *a priori*, to a convergence of the series in the $L^2(\mathbb{R})$ and $L^2(0, L)$ norms respectively. However, since $\gamma > 3 > 1$, we deduce from (3.75) and (3.77) that equalities in (3.97) hold pointwise. Additionally, $v_j \in C_b^2(\mathbb{R}^2)$ and $f_j \in C_b(\mathbb{R})$ with

$$\|f_j\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \leq \frac{\|f\|_{\mathcal{Z}}}{(1+j)^\beta},$$

and the pointwise equality

$$D_z^p D_x^q v_j(z, x) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} (v_j^n)^{(p)}(z) (i\sigma n)^q e_n(x), \quad (p+q \leq 2),$$

which leads to

$$\|D_z^p D_x^q v_j\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} \leq \frac{C \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}}{(1+j)^\beta}, \quad (p+q \leq 2),$$

for some $C = C(\gamma)$. Next, since $\beta > \frac{19}{4} > \frac{5}{4}$ and (3.25) holds, the series in (3.96) are also normally convergent, which leads to pointwise equalities in (3.96). Additionally, since $\beta > \frac{19}{4} > \frac{9}{4}$, with (3.26) we have the following pointwise equality :

$$D_z^p D_x^q D_y^r v(z, x, y) = \sum_{j \in \mathbb{N}} D_z^p D_x^q v_j(z, x) \Gamma_j^{(r)}(y), \quad (p+q+r \leq 2),$$

and since (3.24) holds, we also have

$$\int_{\mathbb{R}} v(z, x, y) dy = \sum_{j=0}^{\infty} v_j(z, x) \int_{\mathbb{R}} \Gamma_j(y) dy = \sum_{j=0}^{\infty} m_j v_j(z, x),$$

where we recall the notation $m_j := \int_{\mathbb{R}} \Gamma_j(y) dy$.

Let us recall that n^0 is given by (3.8) and that $\Gamma_j'' + (1 - A^2 y^2) \Gamma_j = -\lambda_j \Gamma_j$ from Proposition 3.8. Consequently, when projecting the equation $\mathcal{L}^\mu(s, v) = f$ along Γ_j , we obtain

$$(v_j)_{zz} + 2(v_j)_{xz} + (1 + \mu)(v_j)_{xx} + c_0(v_0)_z - (\lambda_j - \lambda_0 U(z)) v_j = f_j, \quad j \geq 1, \quad (3.98)$$

$$\begin{aligned} (v_0)_{zz} + 2(v_0)_{xz} + (1 + \mu)(v_0)_{xx} + c_0(v_0)_z - \lambda_0(1 - 2U(z)) v_0 \\ = f_0 - \eta U'(z) s + \eta U(z) \sum_{\ell=1}^{\infty} m_\ell v_\ell. \end{aligned} \quad (3.99)$$

Then, multiplying (3.98) and (3.99) by $\frac{1}{L} e_{-n}(x)$ and integrating over $x \in [0, L]$, we obtain

$$\begin{aligned} \mathcal{E}_{n,j,\mu}[v_j^n] &:= (v_j^n)'' + (2in\sigma + c_0)(v_j^n)' \\ &\quad - (\lambda_j - (1 + \delta_{0j})\lambda_0 U(z) + (1 + \mu)n^2\sigma^2) v_j^n \\ &= \begin{cases} f_j^n(z) & j \geq 1, \\ \widetilde{f}_0^n(z) & j = 0, \end{cases} \end{aligned} \quad (3.100)$$

where we recall $\sigma := \frac{2\pi}{L} > 0$ and denote

$$\widetilde{f}_0^n(z) := f_0^n(z) - \eta U'(z) s \delta_{n0} + \eta U(z) \sum_{\ell=1}^{\infty} m_\ell v_\ell^n(z). \quad (3.101)$$

Finally, we define the operator

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_{n,j,\mu} : E_\kappa^2 &\rightarrow E_\kappa^0 \\ u &\mapsto \mathcal{E}_{n,j,\mu}[u], \end{aligned} \quad (3.102)$$

where for any $k \in \mathbb{N}$ we set

$$E_\kappa^k := \{g \in C^k(\mathbb{R}, \mathbb{C}) : \|g\|_{\kappa,k} < \infty\}, \quad \|g\|_{\kappa,k} := \sum_{r=0}^k \|g^{(r)}(z) e^{\kappa|z|}\|_{L^\infty}. \quad (3.103)$$

The proof for the rest of subsection 3.5.3 is organized as follows.

- In subsection 3.5.3, we construct a fundamental system of solutions of the homogenous equations associated to (3.100).
- Then, in subsection 3.5.3, we fix the value of κ and investigate the injectivity of the linear operators $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$. To ensure that each $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$ is injective, we may redefine some of them on a smaller space $\mathcal{S}_{n,j,\mu} \subset E_\kappa^2$.

- Next, in subsection 3.5.3, for any $j \geq 1$, we construct explicitly the solution of (3.100), which proves the surjectivity of $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$. We also prove that, for any $n \in \mathbb{Z}$, $j \geq 1$ and $\mu > 0$ small enough, v_j^n satisfies (3.128).
- Afterwards, in subsection 3.5.3, we prove that \widetilde{f}_0^n satisfies a bound of the type (3.77). The construction of v_0^n then follows in the same way, except for the case $n = 0$, where we shall also prove the existence and uniqueness of s .
- Finally, in subsection 3.5.3, we prove the existence and uniqueness of $s \in \mathbb{R}$ and $v \in \mathcal{S}_\mu \subset \mathcal{Y}_\mu$ such that $\mathcal{L}^\mu(s, v) = f$, where \mathcal{S}_μ is constructed from the spaces $\mathcal{S}_{n,j,\mu}$.

Fundamental system of solutions for the homogeneous problem

We consider the homogeneous equation associated to (3.100), that is

$$k'' + (2in\sigma + c_0)k' - (\lambda_j - (1 + \delta_{0j})\lambda_0 U(z) + (1 + \mu)n^2\sigma^2)k = 0. \quad (3.104)$$

Although we assumed $0 < \mu < 1$, we also need to consider solutions of (3.104) for $\mu = 0$. For that reason we shall assume in this subsection that $0 \leq \mu < 1$ unless otherwise stated.

To construct a fundamental system of solutions of (3.104), we first take the limit $z \rightarrow \pm\infty$ in the coefficients of (3.104), and thus consider

$$k'' + (2in\sigma + c_0)k' - (\lambda_j - (1 + \delta_{0j})\lambda_0 + (1 + \mu)n^2\sigma^2)k = 0, \quad (3.105)$$

and

$$k'' + (2in\sigma + c_0)k' - (\lambda_j + (1 + \mu)n^2\sigma^2)k = 0. \quad (3.106)$$

A fundamental system of solutions of (3.105) is given by $z \mapsto e^{a_{n,j,\mu}^\pm z}$ with ²

$$a_{n,j,\mu}^\pm = \frac{1}{2} \left(-2in\sigma - c_0 \pm \sqrt{4\mu n^2\sigma^2 + c_0^2 + 4in\sigma c_0 + 4[(1 - \delta_{0j})\lambda_j - \lambda_0]} \right). \quad (3.107)$$

Similarly, a system for (3.106) is given by $z \mapsto e^{b_{n,j,\mu}^\pm z}$ with

$$b_{n,j,\mu}^\pm = \frac{1}{2} \left(-2in\sigma - c_0 \pm \sqrt{4\mu n^2\sigma^2 + c_0^2 + 4in\sigma c_0 + 4\lambda_j} \right). \quad (3.108)$$

Note that, for all $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ and $0 \leq \mu < 1$, one can straightforwardly check that

$$\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^- < 0 < \operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^+, \quad \operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^- < 0, \quad (3.109)$$

$$\operatorname{sign}(\operatorname{Re}(b_{n,j,\mu}^+)) = \operatorname{sign}(\lambda_j + (1 + \mu)n^2\sigma^2), \quad (3.110)$$

$$\operatorname{Re}(a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-) > 0, \quad \operatorname{Re}(b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-) \begin{cases} > 0 & \text{if } (n, j, c_0) \neq (0, 0, c^*), \\ = 0 & \text{otherwise,} \end{cases} \quad (3.111)$$

with the convention $\operatorname{sign}(0) = 0$ and where we recall $c_0 \geq c^* := 2\sqrt{-\lambda_0}$. We have the following estimates.

² In what follows, for any $z = re^{i\theta} \in \mathbb{C}$ with $r \geq 0$ and $\theta \in]-\pi, \pi]$, we denote $\sqrt{z} := \sqrt{r}e^{i\theta/2}$. In particular, $\operatorname{Re} \sqrt{z} > 0$ if $z \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}_-$.

Lemma 3.19 (Estimates related to $a_{n,j,\mu}^\pm, b_{n,j,\mu}^\pm$). *There exist $\underline{C}, \bar{C} > 0$ such that for any $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ and $0 \leq \mu < 1$, there holds*

$$|a_{n,j,\mu}^\pm|, |b_{n,j,\mu}^\pm| \leq \bar{C} \left(1 + |n| + \sqrt{j}\right), \quad (3.112)$$

$$|a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-|, |b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-| \geq \underline{C} \sqrt{\mu n^2 + j + |n|}, \quad (3.113)$$

$$|\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^\pm|, |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^\pm| \geq \underline{C} \sqrt{\mu n^2 + j + |n|} - c_0, \quad (3.114)$$

$$\operatorname{Re} (a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-), \operatorname{Re} (b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-) \geq \underline{C} \sqrt{j + |n|}, \quad (3.115)$$

$$|a_{n,j,\mu}^\pm - b_{n,j,\mu}^\pm| \leq \bar{C}. \quad (3.116)$$

Proof. The proofs of estimates (3.112)–(3.115) are straightforward and omitted. As for (3.116), notice that

$$\begin{aligned} -2(a_{n,j,\mu}^- - b_{n,j,\mu}^-) &= 2(a_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^+) \\ &= \sqrt{Z(n, j, \mu) - 4\lambda_0(1 + \delta_{0j})} - \sqrt{Z(n, j, \mu)}, \end{aligned}$$

where $Z(n, j, \mu)$ belongs to the half-plane $H_+ := \{z \in \mathbb{C} : \operatorname{Re} z \geq 0\}$ for all n, j, μ . Therefore, setting $\Lambda := -4\lambda_0(1 + \delta_{0j}) \in \{-4\lambda_0, -8\lambda_0\} > 0$, it is enough to prove that the function $h: Z \in H_+ \mapsto \sqrt{Z + \Lambda} - \sqrt{Z}$ is uniformly bounded, which is rather clear. \square

The construction of solutions for (3.104) follows from the following when $(n, j) \neq (0, 0)$.

Lemma 3.20 (Fundamental system of (3.104) for $(n, j) \neq (0, 0)$). *There exists $\mu_{max} > 0$ such that the following results hold. Fix any $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ with $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \mu_{max}$. There exists a fundamental system of solutions (φ_-, φ_+) of (3.104) such that*

$$\varphi_-(z) = \begin{cases} P_-(z)e^{a_{n,j,\mu}^- z} & z \leq 0, \\ Q_-(z)e^{b_{n,j,\mu}^- z} & z \geq 0, \end{cases} \quad \varphi_+(z) = \begin{cases} P_+(z)e^{a_{n,j,\mu}^+ z} & z \leq 0, \\ Q_+(z)e^{b_{n,j,\mu}^+ z} & z \geq 0, \end{cases} \quad (3.117)$$

with $P_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_-)$, $Q_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_+)$ and $a_{n,j,\mu}^\pm, b_{n,j,\mu}^\pm$ given by (3.107)–(3.108). Also, $\liminf_{z \rightarrow -\infty} |P_-(z)| > 0$ and $\liminf_{z \rightarrow +\infty} |Q_+(z)| > 0$.

Additionally, there exists $R_{max} > 0$ such that

$$\sup_{(n,j) \neq (0,0)} \sup_{0 \leq \mu < \mu_{max}} \sup_{R \in \{P_\pm, Q_\pm\}} (\|R\|_\infty + \|R'\|_\infty) \leq R_{max}, \quad (3.118)$$

where by convention the sup norm is taken over the domain of definition of R .

Next, there exists $W_0 > 0$ such that for all $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \mu_{max}$, the Wronskian of (φ_-, φ_+) at $z = 0$ satisfies

$$|W_\varphi| := |[\varphi'_- \varphi_+ - \varphi'_+ \varphi_-](0)| \geq W_0, \quad (3.119)$$

Also, there exist $C_W, N_0, J_0 > 0$ such that, if $|n| \geq N_0$ or $j \geq J_0$, we have for any such n, j

$$\frac{1}{|W_\varphi|} \leq \frac{C_W}{\sqrt{1 + \mu n^2 + j + |n|}}, \quad \forall \mu \in [0, \mu_{max}]. \quad (3.120)$$

Finally, there exist $\zeta_1, \zeta_2 > 0$ such that for all $(n, j) \neq 0$ and $0 \leq \mu < \mu_{max}$,

$$\int_{-\infty}^0 |\varphi_+(z)|^2 dz \geq \zeta_1 e^{-\zeta_2 \operatorname{Re} a^+}. \quad (3.121)$$

The proof of Lemma 3.20, lengthy and technical, is postponed to Appendix 3.7.1. The case $n = j = 0$ is simpler and reads as follows.

Lemma 3.21 (Fundamental system of (3.104) for $(n, j) = (0, 0)$). *For all $0 \leq \mu < 1$, a fundamental system of solutions of (3.104) when $n = j = 0$ is given by (U', Υ) , where U solves (3.16) and*

$$\Upsilon(z) := U'(z) \int_z^{+\infty} \frac{1}{U'(\omega)^2} e^{-c_0 \omega} d\omega. \quad (3.122)$$

Additionally, we have

$$U'(z) \approx_{-\infty} e^{a_{0,0,0}^+ z}, \quad U'(z) \approx_{+\infty} \begin{cases} e^{b_{0,0,0}^+ z} & \text{if } c_0 > c^*, \\ z e^{b_{0,0,0}^+ z} & \text{if } c_0 = c^*, \end{cases} \quad (3.123)$$

$$\Upsilon(z) \approx_{-\infty} e^{a_{0,0,0}^- z} \quad \Upsilon(z) \approx_{+\infty} \begin{cases} e^{b_{0,0,0}^- z} & \text{if } c_0 > c^*, \\ \frac{1}{z} e^{b_{0,0,0}^- z} & \text{if } c_0 = c^*, \end{cases} \quad (3.124)$$

where $A(z) \approx_{\pm\infty} B(z)$ with $B(z) > 0$ means

$$0 < \liminf_{\pm\infty} \frac{|A(z)|}{B(z)} < \limsup_{\pm\infty} \frac{|A(z)|}{B(z)} < +\infty.$$

Proof. Estimates (3.123) are classical results for the critical ($c_0 = c^*$) and supercritical ($c_0 > c^*$) Fisher-KPP traveling waves. When $n = j = 0$, (3.104) amounts to

$$k'' + c_0 k' - \lambda_0 (1 - 2U(z)) k = 0. \quad (3.125)$$

Note that μ does not play any role here. First, we see that U' solves (3.125) since U solves (3.16). In this case another solution (non-proportional to U') of (3.125) can be sought in the form of $\Upsilon(z) = g(z)U'(z)$. Using this, some straightforward computations yield that (3.122) is another solution. Then (3.124) follows straightforwardly from (3.122) and (3.123). \square

Fixing the values κ and μ_{max} , redefinitions of $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$

Here, we shall fix the value of κ with the following Lemma.

Lemma 3.22 (Choice of κ). *If $\mu_{max} > 0$ is small enough, there exists $\kappa > 0$ such that for all $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ and $0 \leq \mu < \mu_{max}$, we have*

$$\begin{cases} |\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^\pm|, |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^-| \geq 2\kappa, \\ |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+| \geq 2\kappa, & \text{if } \operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ < 0. \end{cases} \quad (3.126)$$

Also, there exist $C_\kappa, \bar{N}, \bar{J} \geq 0$ such that if $|n| \geq \bar{N}$ or $j \geq \bar{J}$, then for all $0 \leq \mu < \mu_{max}$, we have

$$0 < \frac{1}{|\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^\pm| - \kappa}, \frac{1}{|\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^\pm| - \kappa} \leq \frac{C_\kappa}{\sqrt{1 + \mu n^2 + j + |n|}}. \quad (3.127)$$

Proof. Let us first prove (3.126). We define the following sets :

$$\begin{aligned} \mathcal{I} &:= \{(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N} : \lambda_j + n^2 \sigma^2 < 0\} = \{(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N} : \operatorname{Re} b_{n,j,0}^+ < 0\}, \\ \mathcal{R}_\mu &:= (\cup_{(n,j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}} \{|\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^+|, |\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^-|, |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^-|\}) \\ &\quad \cup (\cup_{(n,j) \in \mathcal{I}} \{|\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+|\}), \end{aligned}$$

for all $0 \leq \mu < \mu_{max}$. Because of (3.109) and the definition of \mathcal{I} , there holds $0 \notin \mathcal{R}_0$. Note that, due to (3.114), the sets \mathcal{I} and $\mathcal{R}_0 \cap [0, a_{0,0,0}^+]$ are finite. Therefore we have

$$m := \min(\mathcal{R}_0 \cap [0, a_{0,0,0}^+]) = \min \mathcal{R}_0 > 0.$$

Now, because of (3.114), there exist $N, J \geq 0$ such that for all $0 \leq \mu < \mu_{max}$

$$\mathcal{R}_\mu \cap [0, a_{0,0,\mu}^+] \subset \cup_{|n| \leq N, j \leq J} \{|\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^+|, |\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^-|, |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^-|, |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+|\}.$$

From (3.107)—(3.108) we easily obtain that

$$\begin{aligned} \sup_{|n| \leq N, j \leq J} |\operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^\pm - \operatorname{Re} a_{n,j,0}^\pm| &\xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0, \\ \sup_{|n| \leq N, j \leq J} |\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^\pm - \operatorname{Re} b_{n,j,0}^\pm| &\xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0. \end{aligned}$$

As a result, taking μ_{max} small enough, we have

$$\inf_{0 \leq \mu < \mu_{max}} \min(\mathcal{R}_\mu \cap [0, a_{0,0,\mu}^+]) = \inf_{0 \leq \mu < \mu_{max}} \min \mathcal{R}_\mu \geq \frac{m}{2} > 0.$$

Consequently, (3.126) holds with $\kappa = \frac{m}{4} > 0$.

Finally, it remains to prove (3.127). Let $\underline{C} > 0$ being given by Lemma 3.19. There exist $\bar{N}, \bar{J} \geq 0$ such that, if $|n| \geq \bar{N}$ or $j \geq \bar{J}$, we have for all $0 \leq \mu < \mu_{max}$

$$\sqrt{\mu n^2 + j + |n|} \geq \frac{2}{\underline{C}}(c_0 + \kappa) + 1.$$

We then deduce that

$$\frac{1}{\underline{C}\sqrt{\mu n^2 + j + |n|} - c_0 - \kappa} \leq \frac{C_\kappa}{1 + \sqrt{\mu n^2 + j + |n|}} \leq \frac{C_\kappa}{\sqrt{1 + \mu n^2 + j + |n|}},$$

for $C_\kappa = 2/\underline{C} > 0$. This yields (3.127) thanks to (3.114). \square

Let us recall that $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$ and E_κ^k are defined by (3.102) and (3.103) respectively. We equip E_κ^2 with the Hermitian inner product $\langle g_1, g_2 \rangle := \int_{\mathbb{R}} g_1(z) \overline{g_2(z)} dz$.

Lemma 3.23 (Injectivity of $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$ after redefinitions). *Let $\mu_{max} > 0$ small enough so that both Lemmas 3.20 and 3.22 hold. Let $(n, j) \neq (0, 0)$, $\mu \in (0, \mu_{max})$ and $\kappa > 0$ given by Lemma 3.22.*

If $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ \geq 0$, then $\mathcal{L}_{n,j,\mu}$ is injective.

If $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ < 0$, then we set $\mathcal{S}_{n,j,\mu} := \{\varphi_+\}^\perp \subset E_\kappa^2$, and we redefine $\mathcal{L}_{n,j,\mu} : \mathcal{S}_{n,j,\mu} \rightarrow E_\kappa^0$ as an injective operator.

Finally, we set $\mathcal{S}_{0,0} := \{U'\}^\perp \subset E_\kappa^2$, and we redefine $\mathcal{L}_{0,0,\mu} : \mathcal{S}_{0,0} \rightarrow E_\kappa^0$ as an injective operator.

Proof. Let n, j, μ satisfy the above conditions. Let us recall that from Lemma 3.20, the solutions of $\mathcal{E}_{n,j,\mu}[u] = 0$ are exactly $C_- \varphi_- + C_+ \varphi_+$ with $C_\pm \in \mathbb{C}$. Note that $\varphi_- \notin E_\kappa^2$ since $|\varphi_-(-\infty)| = +\infty$ from (3.109) and (3.117).

If $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ \geq 0$, then from (3.117) we also have $\varphi_+ \notin C_0(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, so that $\varphi_+ \notin E_\kappa^2$, which implies $\ker \mathcal{L}_{n,j,\mu}$ is trivial.

If $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ < 0$, then from (3.117) and (3.126), we have $\varphi_+ \in E_\kappa^2$. Therefore $\ker \mathcal{L}_{n,j,\mu} = \operatorname{span}(\varphi_+)$. Setting $\mathcal{S}_{n,j,\mu} := \{\varphi_+\}^\perp$, we have that $\mathcal{L}_{n,j,\mu} : \mathcal{S}_{n,j,\mu} \rightarrow E_\kappa^0$ is injective.

The last assertion for $\mathcal{L}_{0,0,\mu}$ is proved similarly, using (3.123)–(3.124) and (3.126). \square

Solving (3.100) when $j \geq 1$

For the rest of this section, we fix $\mu_{max}, \kappa > 0$ small enough such that Lemmas 3.20 and 3.22 are valid. From Lemma 3.20, we are equipped with (φ_-, φ_+) given by (3.117), which is a fundamental system of solutions of (3.104). Let us mention that by construction $\kappa < a_{0,0,0}^+ = -\frac{1}{2}c_0 + \frac{1}{2}\sqrt{c_0^2 - 4\lambda_0}$, which is consistent with our assumption at the beginning of subsection 3.5.1.

In this subsection, we prove that, for each $n \in \mathbb{Z}$, $j \geq 1$, and $0 < \mu < \mu_{max}$ there exists a unique v_j^n such that $\mathcal{L}_{n,j,\mu} v_j^n = f_j^n$. Additionally, we shall prove the existence of $K > 0$ independent of n, j, μ, f such that for all $z \in \mathbb{R}$,

$$\left| (v_j^n)^{(k)}(z) \right| \leq K \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1 + |n|^k + j^{k/2}}{1 + \mu n^2 + j + |n|}, \quad 0 \leq k \leq 2. \quad (3.128)$$

Let us recall that f satisfies (3.77), and thus $f_j^n \in E_\kappa^0$. In what follows, we denote $a^\pm = a_{n,j,\mu}^\pm$ and $b^\pm = b_{n,j,\mu}^\pm$ when there is no confusion. We shall split the proof in two subcases, depending on the sign of $\operatorname{Re} b^+$.

Indexes (n, j, μ) such that $j \geq 1$ and $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ \geq 0$. For such n, j, μ , we have the injectivity of $\mathcal{L}_{n,j,\mu} : E_\kappa^2 \rightarrow E_\kappa^0$ from Lemma 3.23, so there is at most one solution $v_j^n \in E_\kappa^2$ of (3.100). To prove its existence, we construct explicitly a solution with the variation of the constant, that is

$$v_j^n(z) = \varphi_-(z) \int_{-\infty}^z \frac{1}{W(\omega)} \varphi_+(\omega) f_j^n(\omega) d\omega + \varphi_+(z) \int_z^{+\infty} \frac{1}{W(\omega)} \varphi_-(\omega) f_j^n(\omega) d\omega,$$

where we denote the Wronskian $W(\omega) := [\varphi'_- \varphi_+ - \varphi'_+ \varphi_-](\omega) \neq 0$. Also, notice that since (φ_-, φ_+) solve (3.100), there holds

$$W(\omega) = W(0) e^{-(c_0 + 2i n \sigma) \omega} = W(0) e^{(a^+ + a^-) \omega} = W(0) e^{(b^+ + b^-) \omega}.$$

To prove that v_j^n satisfies $\mathcal{L}_{n,j,\mu} v_j^n = f_j^n$, it suffices to prove that $v_j^n \in E_\kappa^2$. It is in particular enough to prove that v_j^n satisfies (3.128).

Let us first prove that (3.128) holds for $k = 0$. For all $z \geq 0$, there holds

$$\begin{aligned} v_j^n(z) &= Q_-(z) e^{b^- z} \left(\int_{-\infty}^0 \frac{P_+(\omega)}{W_\varphi} e^{-a^- \omega} f_j^n(\omega) d\omega + \int_0^z \frac{Q_+(\omega)}{W_\varphi} e^{-b^- \omega} f_j^n(\omega) d\omega \right) \\ &\quad + Q_+(z) e^{b^+ z} \left(\int_z^{+\infty} \frac{Q_-(\omega)}{W_\varphi} e^{-b^+ \omega} f_j^n(\omega) d\omega \right), \end{aligned}$$

where we recall that $W(0) = W_\varphi$ satisfies (3.119). Combining (3.77), (3.118) and (3.126), we obtain

$$\begin{aligned}
|v_j^n(z)| &\leq \frac{R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}}}{|W_\varphi| (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \\
&\quad \left[e^{\operatorname{Re} b^- z} \left(\int_{-\infty}^0 e^{-\operatorname{Re} a^- \omega} e^{\kappa \omega} d\omega + \int_0^z e^{-\operatorname{Re} b^- \omega} e^{-\kappa \omega} d\omega \right) \right. \\
&\quad \quad \quad \left. + e^{\operatorname{Re} b^+ z} \int_z^{+\infty} e^{-\operatorname{Re} b^+ \omega} e^{-\kappa \omega} d\omega \right] \\
&\leq \frac{R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}}}{|W_\varphi| (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \left(\frac{e^{\operatorname{Re} b^- z}}{\kappa - \operatorname{Re} a^-} + \frac{e^{-\kappa z} - e^{\operatorname{Re} b^- z}}{-\operatorname{Re} b^- - \kappa} + \frac{e^{-\kappa z}}{\operatorname{Re} b^+ + \kappa} \right) \\
&\leq \frac{R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{|W_\varphi| (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \left(\frac{1}{\kappa - \operatorname{Re} a^-} + \frac{1}{-\operatorname{Re} b^- - \kappa} + \frac{1}{\operatorname{Re} b^+ + \kappa} \right).
\end{aligned}$$

Let $\bar{N}_0 = \max(N_0, \bar{N})$ and $\bar{J}_0 = \max(J_0, \bar{J})$, where N_0, J_0 are given by Lemma 3.20 and \bar{N}, \bar{J} are given by Lemma 3.22. If $|n| \geq \bar{N}_0$ or $j \geq \bar{J}_0$, then (3.120) and (3.127) hold. Therefore

$$|v_j^n(z)| \leq \frac{3C_W C_\kappa R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1}{1 + \mu n^2 + j + |n|}, \quad \text{if } |n| \geq \bar{N}_0 \text{ or } j \geq \bar{J}_0. \quad (3.129)$$

Meanwhile, if $|n| \leq \bar{N}_0$ and $j \leq \bar{J}_0$, we have from (3.119) and (3.126) that

$$|v_j^n(z)| \leq \frac{3R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{\kappa W_0 (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma}, \quad \text{if } |n| \leq \bar{N}_0 \text{ and } j \leq \bar{J}_0. \quad (3.130)$$

Note that \bar{N}_0, \bar{J}_0 do not depend on $\mu \in (0, \mu_{max})$. Therefore, if we combine (3.129)–(3.130), there exists $K > 0$ independent of n, j, μ, f such that (3.128) holds for $k = 0, z \geq 0$. The proof is similar for $z \leq 0$.

Let us now prove that (3.128) is valid for $k = 1$. Note that

$$\begin{aligned}
(v_j^n)'(z) &= \varphi'_-(z) \int_{-\infty}^z \frac{1}{W(\omega)} \varphi_+(\omega) f_j^n(\omega) d\omega \\
&\quad + \varphi'_+(z) \int_z^{+\infty} \frac{1}{W(\omega)} \varphi_-(\omega) f_j^n(\omega) d\omega.
\end{aligned}$$

Then similar calculations and arguments yield that if $|n| \geq \bar{N}_0$ or $j \geq \bar{J}_0$, then for any $z \in \mathbb{R}$

$$|(v_j^n)'(z)| \leq \frac{3C_W C_\kappa R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1 + \max(|a^+|, |a^-|, |b^+|, |b^-|)}{\left(1 + \sqrt{\mu n^2 + j + |n|}\right)^2},$$

thus, using (3.112), we obtain

$$|(v_j^n)'(z)| \leq \frac{3C_W C_\kappa (1 + \bar{C}) R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1 + |n| + \sqrt{j}}{1 + \mu n^2 + j + |n|}.$$

Meanwhile, if $|n| \leq \bar{N}_0$ and $j \leq \bar{J}_0$, then in the same fashion, for any $z \in \mathbb{R}$, there holds

$$\begin{aligned} |(v_j^n)'(z)| &\leq \frac{3R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{\kappa W_0 (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times [1 + \max(|a^+|, |a^-|, |b^+|, |b^-|)] \\ &\leq \frac{3R_{max}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa z}}{\kappa W_0 (1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \\ &\quad \left(1 + \max_{|n| \leq \bar{N}_0, j \leq \bar{J}_0, 0 \leq \mu \leq \mu_{max}} \max(|a_{n,j,\mu}^+|, |a_{n,j,\mu}^-|, |b_{n,j,\mu}^+|, |b_{n,j,\mu}^-|) \right). \end{aligned}$$

Likewise, taking $K > 0$ possibly even larger, v_j^n satisfies (3.128) for $k = 1$. Finally, since (3.128) is proved for $k \in \{0, 1\}$, the proof for $k = 2$ is a direct consequence, with a possibly larger $K > 0$, since v_j^n solves (3.100) and (3.77) holds. Therefore, assuming $j \geq 1$ and $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ \geq 0$, (3.128) holds with $K > 0$ that does not depend on n, j, μ, f .

Indexes (n, j, μ) such that $j \geq 1$ and $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ < 0$. For such n, j, μ , from Lemma 3.23, the operator $\mathcal{L}_{n,j,\mu}: \mathcal{S}_{n,j,\mu} \rightarrow E_\kappa^0$ is injective with $\mathcal{S}_{n,j,\mu} = \{\varphi_+\}^\perp$. We define the family

$$\begin{aligned} \chi_\xi(z) &:= \xi \varphi_+(z) + \varphi_-(z) \int_{-\infty}^z \frac{1}{W(\omega)} \varphi_+(\omega) f_j^n(\omega) d\omega \\ &\quad + \varphi_+(z) \int_0^z \frac{1}{W(\omega)} \varphi_-(\omega) f_j^n(\omega) d\omega, \quad \xi \in \mathbb{C}. \end{aligned}$$

Owing to the variation of the constant, we see that χ_ξ solves (3.100). Using (3.77), (3.118)—(3.119) and (3.126) as we did above, one can readily check that $\chi_\xi \in E_\kappa^2$ for all $\xi \in \mathbb{C}$. Thus there is a unique $\xi_0 = -\frac{\langle \chi_0, \varphi_+ \rangle}{\langle \varphi_+, \varphi_+ \rangle} \in \mathbb{C}$ such that $\chi_{\xi_0} \in \mathcal{S}_{n,j,\mu}$. Therefore, the equation $\mathcal{L}_{n,j,\mu} v_j^n = f_j^n$ admits a unique solution, given by $v_j^n = \chi_{\xi_0}$.

It remains to prove that v_j^n satisfies (3.128). First, notice that $\operatorname{Re} b_{n,j,\mu}^+ < 0$ implies, from (3.110), that (n, j) belongs to a finite set $S \subset \mathbb{Z} \times \mathbb{N}_+$, independently of $\mu \in (0, \mu_{max})$. Fix now $(n, j) \in S$. It can be readily checked that there exists $C_{n,j} > 0$ independent of f such that

$$\|\varphi_+\|_{\kappa,2} \leq C_{n,j}, \quad \|\chi_0\|_{\kappa,2} \leq C_{n,j} \|f\|_{\mathcal{Z}}, \quad \forall \mu \in (0, \mu_{max}).$$

We claim that there exists $C'_{n,j} > 0$ independent of f such that $|\xi_0| \leq C'_{n,j} \|f\|_{\mathcal{Z}}$ for all $\mu \in (0, \mu_{max})$. On the one hand, by the Cauchy-Schwarz inequality

$$|\langle \chi_0, \varphi_+ \rangle| \leq \sqrt{\int_{\mathbb{R}} |\chi_0(z)|^2 dz} \sqrt{\int_{\mathbb{R}} |\varphi_+(z)|^2 dz} \leq \frac{1}{\kappa} \|\chi_0\|_{\kappa,0} \|\varphi_+\|_{\kappa,0} \leq \frac{1}{\kappa} C_{n,j}^2 \|f\|_{\mathcal{Z}}.$$

On the other hand, we have from (3.121)

$$|\langle \varphi_+, \varphi_+ \rangle| \geq \zeta_1 e^{-\zeta_2 \operatorname{Re} a^+} \geq \zeta_1 e^{-\zeta_2 M}, \quad M := \max_{(n,j) \in S} \max_{0 \leq \mu \leq 1} \operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^+ > 0.$$

Therefore we deduce that such $C'_{n,j}$ exists. Thus, we have

$$\|v_j^n\|_{\kappa,2} \leq (1 + C'_{n,j}) C_{n,j} \|f\|_{\mathcal{Z}},$$

for all $(n, j) \in S$ and $0 < \mu < \mu_{max}$. Since the set S is finite, taking $K > 0$ possibly even larger, independently of n, j, μ, f , we deduce that v_j^n satisfies (3.128).

Solving (3.100) when $j = 0$

From subsection 3.5.3, we are now equipped with $v_j^n = \mathcal{L}_{n,j,\mu}^{-1}(f_j^n)$ for every $n \in \mathbb{Z}$, $j \geq 1$ and $0 < \mu < \mu_{max}$. Also, there exists $K > 0$ independent of n, j, μ, f such that those v_j^n satisfy (3.128). Therefore, since (3.24) holds and $\beta > \frac{19}{4} > \frac{5}{4}$, we have

$$\left| \sum_{\ell=1}^{\infty} m_{\ell} v_{\ell}^n(z) \right| \leq K \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+|n|)^{\gamma}} \times \Sigma, \quad \Sigma := \sum_{\ell=1}^{\infty} \frac{|m_{\ell}|}{(1+j)^{\beta}} < \infty.$$

Let us recall that \widetilde{f}_0^n is defined by (3.101). Since (3.77) holds, we deduce that

$$\exists C > 0, \forall n \neq 0, \forall \mu \in (0, \mu_{max}) \quad \left| \widetilde{f}_0^n(z) \right| \leq C \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+|n|)^{\gamma}}, \quad (3.131)$$

As a consequence, for any $n \neq 0$, we prove, in the same manner as in subsection 3.5.3, that v_0^n satisfies (3.128) if $K > 0$ is large enough, independently of n, μ, f .

The case $n = j = 0$ is particular since this is the only equation where s , i.e. our perturbed speed, appears. Given that $\mathcal{L}_{0,0,\mu}$ does not depend on μ , we denote it $\mathcal{L}_{0,0}$ from now on. Let us recall that from Lemma 3.23, $\mathcal{L}_{0,0}: \mathcal{S}_{0,0} \rightarrow E_{\kappa}^0$ is injective. Repeating the same arguments as above, we prove that $\mathcal{L}_{0,0}$ is surjective, thus bijective. Now, we set

$$h(z) := \mathcal{L}_{0,0}^{-1}(U'), \quad \widehat{\mathcal{S}}_{0,0} := \{U'\}^{\perp} \cap \{h\}^{\perp} \subset E_{\kappa}^2, \quad (3.132)$$

and we define the following operator as a restriction of $\mathcal{L}_{0,0}$:

$$\widehat{\mathcal{L}}_{0,0}: \widehat{\mathcal{S}}_{0,0} \subset E_{\kappa}^2 \rightarrow E_{\kappa}^0.$$

It is clear that $\widehat{\mathcal{L}}_{0,0}$ is not bijective since $\widehat{\mathcal{S}}_{0,0} \subsetneq \mathcal{S}_{0,0}$. However, we shall prove that the linear operator

$$\begin{aligned} \mathcal{M}: \mathbb{C} \times \widehat{\mathcal{S}}_{0,0} &\rightarrow E_{\kappa}^0 \\ (s, v) &\mapsto \eta U'(z)s + \widehat{\mathcal{L}}_{0,0}v \end{aligned}$$

is bijective. Assume that $\mathcal{M}(s, v) = 0$. Then

$$\widehat{\mathcal{L}}_{0,0}v = \mathcal{L}_{0,0}v = -\eta U'(z)s,$$

which implies $v = -\eta sh$. Since $\widehat{\mathcal{S}}_{0,0} \subset \{h\}^{\perp}$, we deduce that $s = 0$, thus $v = 0$. Therefore \mathcal{M} is injective. Let us now prove that \mathcal{M} is surjective. For any $f \in E_{\kappa}^0$, we set

$$s = \frac{\langle \mathcal{L}_{0,0}^{-1}f, h \rangle}{\eta \langle h, h \rangle}, \quad v = \mathcal{L}_{0,0}^{-1}(f - \eta s U') = \mathcal{L}_{0,0}^{-1}f - \eta sh.$$

By definition of $\mathcal{L}_{0,0}$, we have $v \in \{U'\}^{\perp}$, thus $v \in \widehat{\mathcal{S}}_{0,0}$ by our choice of s . Finally, $\widehat{\mathcal{L}}_{0,0}v = \mathcal{L}_{0,0}v = f - \eta s U'$, so that we indeed have $\mathcal{M}(s, v) = f$. Hence \mathcal{M} is bijective.

To conclude, we return to (3.100) for $n = j = 0$. Note that, with $f \in \mathcal{Z}$ being given, the functions $(v_\ell^0)_{\ell \geq 1}$ are uniquely determined from subsection 3.5.3. From now on, we rewrite $\mathcal{L}_{0,\ell} := \mathcal{L}_{0,\ell,\mu}$ since those operators do not, in fact, depend on μ . Therefore we may recast (3.100) as

$$\eta U'(z)s + \mathcal{E}_{0,0,0}[v_0^0] = f_0^0(z) + \eta U(z) \sum_{\ell=1}^{\infty} m_\ell \mathcal{L}_{0,\ell}^{-1}(f_\ell^0) =: \Phi_f(z). \quad (3.133)$$

From the bijectivity of \mathcal{M} , there thus exists a unique couple $(s, v_0^0) \in \mathbb{C} \times \widehat{\mathcal{S}}_{0,0}$ solving (3.133). We claim that

$$s \in \mathbb{R}, \quad |s| \leq K_0 \|f\|_{\mathcal{Z}}, \quad |v_0^0(z)| \leq K_0 \|f\|_{\mathcal{Z}} e^{-\kappa|z|}, \quad \forall z \in \mathbb{R}, \quad (3.134)$$

for some $K_0 > 0$ independent of f, μ . On the one hand, from (3.67)—(3.69), we see that f_ℓ^0 is real-valued for all $\ell \in \mathbb{N}$. On the other hand, note that for any $\ell \in \mathbb{N}$, $\mathcal{L}_{0,\ell}$ has real coefficients. By uniqueness of the solution of $\mathcal{L}_{0,\ell} v_\ell^0 = f_\ell^0$ for all $\ell \geq 1$, the functions v_ℓ^0 are also real-valued. Therefore $\Phi_f(z) \in \mathbb{R}$ and does not depend on μ . Also, repeating the same arguments that we used to obtain (3.131), we have $\|\Phi_f\|_{\kappa,0} \leq C_\Phi \|f\|_{\mathcal{Z}}$ for some $C_\Phi > 0$ independent of f, μ . Now, inverting \mathcal{M} , we obtain

$$s = \frac{\int_{\mathbb{R}} [\mathcal{L}_{0,0}^{-1} \Phi_f](z) h(z) dz}{\eta \int_{\mathbb{R}} |h(z)|^2 dz}. \quad (3.135)$$

Similarly as above, $h = \mathcal{L}_{0,0}^{-1}(U')$ is real-valued and does not depend on μ . Therefore $s \in \mathbb{R}$ does not depend on μ , and there holds

$$|s| \leq \frac{C_\Phi \|\mathcal{L}_{0,0}^{-1}\| \|h\|_{\kappa,0}}{\kappa \eta \int_{\mathbb{R}} |h(z)|^2 dz} \|f\|_{\mathcal{Z}}. \quad (3.136)$$

Therefore, s satisfies (3.134) for K_0 large enough. One can readily check that the same is true for $v_0^0 = \mathcal{L}_{0,0}^{-1}(\Phi_f) - \eta sh$.

Combining the above results, we have thus proved the following.

Proposition 3.24 (Existence and uniqueness of v_j^n). *There exist $\mu_{max}, \kappa > 0$ so that for any fixed $\mu \in (0, \mu_{max})$, the following results hold : there exists a finite set $I_\mu \subset \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$, and a family of subsets $(\mathcal{S}_{n,j,\mu})_{(n,j) \in I_\mu}$ of E_κ^2 , such that there exist a unique $s \in \mathbb{R}$ and, for any $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$, a unique*

$$v_j^n \begin{cases} \in \mathcal{S}_{n,j,\mu} & \text{if } (n, j) \in I_\mu, \\ \in E_\kappa^2 & \text{otherwise,} \end{cases}$$

such that (3.100) holds. Additionally, there exists $K > 0$ independent of n, j, μ, f such that (3.128) holds.

Finally, with h, Φ_f being defined by (3.132)—(3.133), the real s is given by (3.135), satisfies (3.136), and does not depend on μ .

Reconstruction of $v = v_\mu$ so that $\mathcal{L}^\mu(s, v_\mu) = f$

The set \mathcal{S}_μ . Let us fix $0 < \mu < \mu_{max}$. Let us recall that e_n is defined by (3.69). We set

$$\mathcal{S}_\mu := \bigcap_{(n,j) \in I_\mu} \{(z, x, y) \mapsto V(z) e_n(x) \Gamma_j(y) : V \in \mathcal{S}_{n,j,\mu}^\perp\}^\perp \subset \mathcal{Y}_\mu,$$

the second orthogonal being taken according to the following hermitian product on \mathcal{Y}_μ :

$$\langle u, v \rangle_{\mathcal{Y}_\mu} = \int_{\mathbb{R}} \int_0^L \int_{\mathbb{R}} u(z, x, y) \bar{v}(z, x, y) dy dx dz.$$

Since I_μ is finite, it is clear that \mathcal{S}_μ is non-empty. Furthermore, \mathcal{S}_μ is closed for the topology associated to $\langle \cdot, \cdot \rangle$, and also for the topology of \mathcal{Y}_μ , by virtue of the dominated convergence theorem. Therefore \mathcal{S}_μ is a Banach space when equipped with $\|\cdot\|_{\mathcal{Y}_\mu}$ defined by (3.72). Note also that \mathcal{F}^μ redefined as a function of $\mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu$ to \mathcal{Z} still satisfies conditions (i)—(ii) of Theorem 3.7, since we only restrict the departure space.

Bijectivity of \mathcal{L}^μ . Let us prove that $\mathcal{L}^\mu: \mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu \rightarrow \mathcal{Z}$ given by (3.95) is bijective. From Proposition 3.24 and (3.96)—(3.97), we already have that \mathcal{L}^μ is injective. Let us now prove that \mathcal{L}^μ is surjective. Since most of the arguments were already used in subsection 3.4.2, we only give a short proof. We are equipped with s and $v_j^n = v_j^n(z)$ provided by Proposition 3.24. Notice that (3.128) implies

$$\left| (v_j^n)^{(k)}(z) \right| \leq K \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{1}{(1+j)^\beta (1+|n|)^{\gamma+1-k}}, \quad \forall \mu \in (0, \mu_{max}), \forall k \leq 2. \quad (3.137)$$

Now, we define

$$v_\mu(z, x, y) := \sum_{j=0}^{+\infty} \left(\sum_{n=-\infty}^{+\infty} v_j^n(z) e_n(x) \right) \Gamma_j(y). \quad (3.138)$$

Because (3.25)—(3.26) hold and v_j^n satisfies (3.137) with $\beta > \frac{19}{4} > \frac{9}{4}$ and $\gamma > 3 > 2$, the function v_μ is well-defined, L -periodic in x and belongs to $C^2(\mathbb{R}^3)$ with

$$D_z^p D_x^q D_y^r v_\mu(z, x, y) = \sum_{j=0}^{+\infty} \left(\sum_{n=-\infty}^{+\infty} (v_j^n)^{(p)}(z) (in\sigma)^q e_n(x) \right) \Gamma_j^{(r)}(y), \quad p+q+r \leq 2.$$

Similarly, using (3.27), since $\beta > \frac{19}{4} > \frac{17}{4}$ and $\gamma > 3 > 2$, and because K does not depend on μ, f , there holds

$$\exists C > 0, \forall \mu \in (0, \mu_{max}), \quad |D^\alpha v_\mu(z, x, y)| \leq C \|f\|_{\mathcal{Z}} \frac{e^{-\kappa|z|}}{(1+y^2)^2}, \quad (3.139)$$

for any $|\alpha| \leq 2$ and $(z, x, y) \in \mathbb{R}^3$. Thus $v_\mu \in \mathcal{Y}_\mu$. By construction $v_\mu \in \mathcal{S}_\mu$ and satisfies $\mathcal{L}^\mu(s, v_\mu) = f$. Therefore \mathcal{L}^μ is bijective.

Boundedness of $\|(\mathcal{L}^\mu)^{-1}\|$ w.r.t. μ . From Proposition 3.24 and (3.139), we see that

$$\|v_\mu\|_{\mathcal{Y}_\mu} \leq (C + K) \|f\|_{\mathcal{Z}}, \quad \forall \mu \in (0, \mu_{max}),$$

where $C, K > 0$ do not depend on f . Meanwhile, s satisfies a similar estimate in (3.136) and does not depend on μ . As a consequence,

$$\exists C_{\mathcal{L}} > 0, \forall \mu \in (0, \mu_{max}), \quad \|(\mathcal{L}^\mu)^{-1}\| \leq C_{\mathcal{L}}. \quad (3.140)$$

3.5.4 Construction of $(s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu})$ solving $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) = 0$

Let us fix $\mu \in (0, \mu_{max})$, and recall that $\varepsilon_0^* > 0$ has been fixed by Lemma 3.18. From subsections 3.5.1, 3.5.2 and 3.5.3, we can apply Theorem 3.7 to the function \mathcal{F}^μ at the point $(0, 0, 0)$. Hence there are $0 < \bar{\varepsilon}_0 \leq \varepsilon_0^*$ and $r > 0$ that depend *a priori* on μ , such that, for any $|\varepsilon| < \bar{\varepsilon}_0$, the following holds : there is a unique $s_{\varepsilon,\mu} \in \mathbb{R}$ and $v_{\varepsilon,\mu} \in \mathcal{S}_\mu \subset \mathcal{Y}_\mu$ for which $|s_{\varepsilon,\mu}| + \|v_{\varepsilon,\mu}\|_{\mathcal{Y}_\mu} \leq r$ and $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_{\varepsilon,\mu}, v_{\varepsilon,\mu}) = 0$.

We shall now prove that $\bar{\varepsilon}_0, r$ can be selected independently of μ , which is crucial for letting $\mu \rightarrow 0$ in the next subsection. To do so we have to redo the proof of Theorem 3.7 in a more accurate way than depicted in [146], which warrants to be detailed here. Set

$$\begin{aligned} T_{\varepsilon,\mu} : \mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu &\rightarrow \mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu \\ (s, v) &\mapsto (s, v) - (\mathcal{L}^\mu)^{-1}(\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v)). \end{aligned}$$

It is clear that $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) = 0$ if and only if (s, v) is a fixed point of $T_{\varepsilon,\mu}$. Now, notice that $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v) = \mathcal{L}^\mu(s, v) + \mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v)$, where

$$\begin{aligned} \mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v) &= sv_z + v \left(2A^2\varepsilon y\theta(x) - A^2\varepsilon^2\theta(x)^2 - U(z) \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon - n^0)(x, y') dy' \right) \\ &\quad - v \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' - U(z)(n^\varepsilon - n^0) \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' + 2U'(z)n_x^\varepsilon \\ &\quad + sU'(z)(n^\varepsilon - n^0) + U(z)(1 - U(z))n^\varepsilon \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon - n^0)(x, y') dy'. \end{aligned} \tag{3.141}$$

Therefore $T_{\varepsilon,\mu}(s, v) = -(\mathcal{L}^\mu)^{-1}(\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v))$. Note that

$$\begin{aligned} [D_{(s,v)}\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v)](\tau, w) &= s\tau_z + \tau v_z + w \left(2A^2\varepsilon y\theta(x) - A^2\varepsilon^2\theta(x)^2 - U(z) \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon - n^0)(x, y') dy' \right) \\ &\quad - w \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' - v \int_{\mathbb{R}} w(z, x, y') dy' \\ &\quad - U(z)(n^\varepsilon - n^0) \int_{\mathbb{R}} w(z, x, y') dy' + \tau U'(z)(n^\varepsilon - n^0). \end{aligned}$$

Let us recall that θ satisfies (3.66) with $k + \delta > \gamma + \frac{1}{2}$. In particular, θ satisfies (3.83) with $\rho = k + \delta - \gamma > 1/2$ and $K_b = K_\theta$. Repeating the same arguments as in subsection 3.5.2, we have

$$\begin{aligned} \|sw_z\|_{\mathcal{Z}} &\leq C|s|\|w\|_{\mathcal{Y}_\mu}, & \|\tau v_z\|_{\mathcal{Z}} &\leq C|\tau|\|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \\ \|y\theta w\|_{\mathcal{Z}} &\leq (C'_\rho K_\theta + \|\theta\|_\infty)\|w\|_{\mathcal{Y}_\mu}, & \|\theta^2 w\| &\leq (C_\rho K_\theta + \|\theta\|_\infty)\|w\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \\ \left\| U w \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon - n^0)(x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} \|w\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \\ \left\| w \int_{\mathbb{R}} v(z, x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}}, \left\| v \int_{\mathbb{R}} w(z, x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu} \|w\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \left\| U(n^\varepsilon - n^0) \int_{\mathbb{R}} w(z, x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} &\leq K_\kappa \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) \|w\|_{\mathcal{Y}_\mu} \|n^\varepsilon - n^0\|_{\mathcal{Y}_\mu}, \\ \|\tau U'(n^\varepsilon - n^0)\|_{\mathcal{Z}} &\leq C_U |\tau| \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*}. \end{aligned}$$

Consequently, we have

$$\|D_{(s,v)}\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v)\| \leq C (\|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} + |\varepsilon| + |\varepsilon|^2 + |s| + \|v\|_{\mathcal{Y}_\mu}),$$

where, crucially, $C > 0$ does not depend on μ . Fix now any $\ell > 0$. Since there holds $\|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} 0$ from Lemma 3.18, we may select $0 < r < \ell$ small enough such that for all $\mu \in (0, \mu_{max})$, we have

$$\min(|\varepsilon|, \|(s, v)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu}) \leq r \implies \|D_{(s,v)}\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v)\| \leq \frac{1}{2C_{\mathcal{L}}}. \quad (3.142)$$

Then, using (3.87), we have

$$\begin{aligned} \|\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, 0, 0)\|_{\mathcal{Z}} &= \left\| 2U'n_x^\varepsilon + U(1-U)n^\varepsilon \int_{\mathbb{R}} (n^\varepsilon - n^0)(x, y') dy' \right\|_{\mathcal{Z}} \\ &\leq 2C_U K_\sigma \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*} + \left(C_1 K_A + \frac{\pi}{2} \right) C_U \|n^\varepsilon - n^0\|_{Y^*}, \end{aligned}$$

and thus we may select $0 < \bar{\varepsilon}_0 < \min(r, \varepsilon_0^*)$ small enough such that

$$\forall \mu \in (0, \mu_{max}), \quad \forall |\varepsilon| \leq \bar{\varepsilon}_0, \quad \|\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, 0, 0)\|_{\mathcal{Z}} \leq \frac{1}{2C_{\mathcal{L}}} r. \quad (3.143)$$

Let $B_r = \{(s, v) \in \mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu : \|(s, v)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \leq r\}$ be a closed subset of the Banach space $\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu$. Note that $\mathcal{G}_\mu, D_{(s,v)}\mathcal{G}_\mu$ are continuous at $(0, 0)$. Then from Taylor's theorem, (3.140) and (3.142), we have for any $|\varepsilon| < \bar{\varepsilon}_0 < r$ and $(s, v), (s', v') \in B_r$,

$$\begin{aligned} \|T_{\varepsilon, \mu}(s, v) - T_{\varepsilon, \mu}(s', v')\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} &\leq \|(\mathcal{L}^\mu)^{-1}\| \|\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v) - \mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s', v')\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \\ &\leq C_{\mathcal{L}} \sup_{0 < \omega < 1} \|D_{(s,v)}\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s + \omega(s' - s), v + \omega(v' - v))\| \\ &\quad \times \|(s - s', v - v')\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \\ &\leq \frac{1}{2} \|(s - s', v - v')\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu}. \end{aligned}$$

Repeating this argument, along with (3.143), yields

$$\begin{aligned} \|T_{\varepsilon, \mu}(s, v)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} &\leq \|(\mathcal{L}^\mu)^{-1}\| \|\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, s, v) - \mathcal{G}_\mu(\varepsilon, 0, 0)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \\ &\quad + \|(\mathcal{L}^\mu)^{-1}\| \|\mathcal{G}_\mu(\varepsilon, 0, 0)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \\ &\leq \frac{1}{2} \|(s, v)\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} + \frac{1}{2} r \leq r. \end{aligned}$$

Consequently $T_{\varepsilon, \mu}$ maps B_r into itself and is contractive, thus by the fixed-point theorem it admits a unique fixed point in B_r . In conclusion, for any $\ell > 0$, we can select $0 < \bar{\varepsilon}_0 < r < \ell$ such that for each $|\varepsilon| < \bar{\varepsilon}_0$ and $\mu \in (0, \mu_{max})$, there exists a unique $(s_{\varepsilon, \mu}, v_{\varepsilon, \mu}) \in B_r$ satisfying $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_{\varepsilon, \mu}, v_{\varepsilon, \mu}) = 0$. Since $\ell > 0$ was taken arbitrarily, we also have

$$\sup_{0 < \mu < \mu_{max}} \|(s_{\varepsilon, \mu}, v_{\varepsilon, \mu})\|_{\mathbb{R} \times \mathcal{S}_\mu} \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} 0. \quad (3.144)$$

3.5.5 Letting the parameter μ tend to zero

Note that so far we only used the fact that $\beta > \frac{19}{4} > \frac{17}{4}$ and $\gamma > 3 > 2$ at most. Since by assumption $\beta > \frac{19}{4}$ and $\gamma > 3$, we may redo the above proof by replacing $\mathcal{Y}_\mu, \mathcal{Z}$ in (3.70) and (3.71) with

$$\widehat{\mathcal{Y}}_\mu := \left\{ v \in C^3(\mathbb{R}^3) \left| \begin{array}{l} v(z, x + L, y) = v(z, x, y) \text{ on } \mathbb{R}^3, \\ \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 3, \quad |D^\alpha v(z, x, y)| \leq \frac{C e^{-\kappa|z|}}{(1+y^2)^2} \text{ on } \mathbb{R}^3, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \forall k \leq 3, \quad \text{there holds} \\ |(v_j^n)^{(k)}(z)| \leq \frac{K e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times \frac{1+|n|^k + j^{k/2}}{1+\mu n^2 + j + |n|} \text{ on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.145)$$

and

$$\widehat{\mathcal{Z}} := \left\{ f \in C^1(\mathbb{R}^3) \left| \begin{array}{l} f(z, x + L, y) = f(z, x, y) \text{ on } \mathbb{R}^3, \\ \exists C > 0, \forall |\alpha| \leq 1, \quad |D^\alpha f(z, x, y)| \leq \frac{C e^{-\kappa|z|}}{1+y^2} \text{ on } \mathbb{R}^3, \\ \exists K > 0, \forall n \in \mathbb{Z}, \forall j \in \mathbb{N}, \forall k \leq 1, \text{ there holds} \\ |(f_j^n)^{(k)}(z)| \leq \frac{K e^{-\kappa|z|}}{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma} \times (1 + |n|^k + j^{k/2}) \text{ on } \mathbb{R} \end{array} \right. \right\}, \quad (3.146)$$

equipped with the respective norms

$$\begin{aligned} \|v\|_{\widehat{\mathcal{Y}}_\mu} &= \sum_{|\alpha| \leq 3} \left[\sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} |(1+y^2)^2 D^\alpha v(z, x, y)| e^{\kappa|z|} \right] \\ &\quad + \sum_{k=0}^3 \sup_{\substack{n \in \mathbb{Z} \\ j \in \mathbb{N}}} \left[(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma \frac{1+\mu n^2 + j + |n|}{1+|n|^k + j^{k/2}} \sup_{z \in \mathbb{R}} |(w_j^n)^{(k)}(z) e^{\kappa|z|}| \right], \\ \|f\|_{\widehat{\mathcal{Z}}} &= \sum_{|\alpha| \leq 1} \left[\sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} |(1+y^2) D^\alpha f(z, x, y)| e^{\kappa|z|} \right] \\ &\quad + \sum_{k \in \{0,1\}} \sup_{n \in \mathbb{Z}, j \in \mathbb{N}} \left[\frac{(1+j)^\beta (1+|n|)^\gamma}{1+|n|^k + j^{k/2}} \sup_{z \in \mathbb{R}} |(f_j^n)^{(k)}(z) e^{\kappa|z|}| \right]. \end{aligned}$$

The proof in itself requires only slightly more precision, for example the Young inequality $\sqrt{j}|n| \leq \frac{2}{3}j^{3/2} + \frac{1}{3}|n|^3$, or the proof of (3.84)—(3.85) which requires to split the summation over $m \in \mathbb{Z}$ into $m \leq 0$, $m \geq n$ and $0 \leq m \leq n$ (assuming $n \geq 0$). Details are omitted.

Let us fix $|\varepsilon| < \bar{\varepsilon}_0$. From subsections 3.5.1 to 3.5.4, for any $\mu \in (0, \mu_{max})$, we are thus equipped with $(s_{\varepsilon, \mu}, v_{\varepsilon, \mu}) \in \mathbb{R} \times \widehat{\mathcal{Y}}_\mu$, with $|s_{\varepsilon, \mu}|, \|v_{\varepsilon, \mu}\|_{\mathcal{Y}_\mu} \leq r$ where r does not depend on μ . Therefore there exists a sequence $(\mu_m)_{m \in \mathbb{N}}$ in $(0, \mu_{max})$ that tends to zero such that $s_{\varepsilon, \mu_m} \xrightarrow{m \rightarrow +\infty} s_\varepsilon$ for some $s_\varepsilon \in [-r, r]$. On the other hand, if we define for any $k \in \mathbb{N}$,

$$C_{w,L}^k(\mathbb{R}^3) := \{g \in C_b^k(\mathbb{R}^3) : g(z, x + L, y) = g(z, x, y) \text{ on } \mathbb{R}^3, \quad \|g\|_{w,k} < \infty\},$$

$$w(z, y) := (1+y^2)^2 e^{\kappa|z|}, \quad \|g\|_{w,k} := \sum_{|\alpha|=0}^k \sup_{(z,x,y) \in \mathbb{R}^3} |w(z, y) D^\alpha g(z, x, y)|,$$

we see that $\|v_{\varepsilon, \mu_m}\|_{w,3} \leq \|v_{\varepsilon, \mu_m}\|_{\widehat{\mathcal{Y}}_\mu} \leq r$. We claim that a subsequence of $(v_{\varepsilon, \mu_m})_{m \in \mathbb{N}}$ converges, as $m \rightarrow +\infty$, to some $v_\varepsilon \in C_{w_0, L}^2(\mathbb{R}^3)$, with $w_0(z, x, y) := (1+y^2)e^{\frac{\kappa}{2}z}$. First, one can readily check that $C_{w_0, L}^2(\mathbb{R}^3)$ is complete for $\|\cdot\|_{w_0, 2}$. Then, because $(v_{\varepsilon, \mu_m})_m$ is bounded in $C_{w, L}^3(\mathbb{R}^3)$, for any $\delta > 0$ there exist $z_\delta, y_\delta \geq 0$ such that for all $m, n \in \mathbb{N}$ and $|\alpha| \leq 2$,

$$\begin{aligned} |(D^\alpha v_{\varepsilon, \mu_m}(z, x, y) - D^\alpha v_{\varepsilon, \mu_n}(z, x, y)) w_0(z, y)| &\leq \delta, \\ \forall |z| \geq z_\delta, \forall |y| \geq y_\delta, \forall x \in [0, L]. \end{aligned}$$

From there, redoing the proof of the Arzelà-Ascoli theorem, we prove that with another extraction $(\mu'_m)_{m \in \mathbb{N}}$, we obtain for m, n large enough

$$\begin{aligned} |(D^\alpha v_{\varepsilon, \mu'_m}(z, x, y) - D^\alpha v_{\varepsilon, \mu'_n}(z, x, y)) w_0(z, y)| &\leq \delta, \\ \forall (z, x, y) \in [-z_\delta, z_\delta] \times [0, L] \times [-y_\delta, y_\delta]. \end{aligned}$$

Consequently the sequence v_{ε, μ'_m} is uniformly Cauchy in $C_{w_0, L}^2(\mathbb{R}^3)$, and thus convergent to some $v_\varepsilon \in C_{w_0, L}^2(\mathbb{R}^3)$.

Completion of the proof of Theorem 3.6. Let us fix $|\varepsilon| \leq \bar{\varepsilon}_0$. By construction we have $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_{\varepsilon, \mu'_m}, v_{\varepsilon, \mu'_m}) = 0$ for all $m \in \mathbb{N}$. Passing to the limit as $m \rightarrow +\infty$, thanks to the dominated convergence theorem, we obtain $\mathcal{F}(\varepsilon, s_\varepsilon, v_\varepsilon) = 0$. As a result,

$$u^\varepsilon(z, x, y) = U(z)n^\varepsilon(x, y) + v_\varepsilon(z, x, y), \quad z = x - (c_0 + s_\varepsilon)t,$$

solves (3.5) by construction, and satisfies (3.17). Finally, from (3.144) combined with

$$\|v_\varepsilon\|_{w_0, 2} \leq \limsup_{m \rightarrow +\infty} \|v_{\varepsilon, \mu'_m}\|_{w_0, 2} \leq \sup_{m \in \mathbb{N}} \|v_{\varepsilon, \mu'_m}\|_{\mathcal{Y}_\mu},$$

we deduce that $|s_\varepsilon|, \|v_\varepsilon\|_{w_0, 2} \rightarrow 0$ as $\varepsilon \rightarrow 0$. This yields (3.18) with $b = \frac{\kappa}{2} > 0$. \square

3.6 Insights of the results on the biological model

In this section, our goal is to discuss some biological implications of our mathematical analysis, completed by some numerical explorations, for a population facing a nonlinear environmental gradient.

Throughout this section, we assume $\theta \in C_b(\mathbb{R})$ and $0 < A < 1$ so that $\lambda_0 < 0$, meaning Theorems 3.3, 3.4 and 3.5 hold. Letting $\alpha := \sqrt{2A}$, (3.10), (3.11) and (3.12) are recast

$$n^\varepsilon(x, y) \approx n^0(y) \left(1 + \varepsilon \underbrace{A \rho_\alpha * \theta(x)}_{\text{deformation}} y + \dots \right), \quad \rho_\alpha(z) := \frac{1}{2} \alpha e^{-\alpha|z|}. \quad (3.147)$$

In the following, we discuss two types of error between $n^\varepsilon(x, y)$ and $n^0(y)$: firstly, the so-called relative error, whose leading order term is $A \rho_\alpha * \theta(x) y =: D(x)y$; secondly, the absolute error, whose leading order term is given by $\overline{D}(x, y) := D(x)yn^0(y)$.

We first present some general bounds on the two errors. Notice that there holds $\|D\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \leq A\|\theta\|_{L^\infty(\mathbb{R})}$, meaning $D(x)$ remains limited as $A \rightarrow 0$, and so does the relative error for bounded y . In other words, the shape of populations “far from extinction” (A small) when $\varepsilon = 0$ is very robust : such species can dampen the perturbation when $|\varepsilon| \neq 0$. As for \bar{D} , thanks to (3.8), we can compute

$$\|\bar{D}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} = C(1 - A)\|D\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \leq CA(1 - A)\|\theta\|_{L^\infty(\mathbb{R})}, \quad (3.148)$$

for some universal constant $C > 0$. Note that, for any x , the maximum of $|\bar{D}(x, \cdot)|$ is attained at $y = \pm A^{-1/2}$, independently of θ . From (3.148), the absolute error vanishes both far from extinction ($A \rightarrow 0$), and close to extinction ($A \rightarrow 1$). In the latter case, this is because $\|n^0\|_{L^\infty(\mathbb{R})}$ itself goes to zero, see (3.8).

In the sequel, we shall mostly discuss on $D(x)$, which is tied to the relative error and which we call the *deformation*. On the other hand, expansion (3.147) has the advantage to be uniform in y thanks to (3.9) and (3.29), and our numerical explorations will therefore mainly focus on the absolute error $\bar{D}(x, y)$.

Example 3.25 (Test case). If $\theta \equiv 1$, then the expansion (3.147) simply yields $n^\varepsilon(x, y) \approx n^0(y)(1 + \varepsilon Ay + \dots)$. On the other hand, in view of equation (3.7), the solution is explicitly computed as (recall (3.8) and Proposition 3.8)

$$\begin{aligned} n^\varepsilon(x, y) &= n^\varepsilon(y) = n_0(y - \varepsilon) = \eta C_0 e^{-\frac{1}{2}A(y-\varepsilon)^2} \\ &= n_0(y) e^{\varepsilon Ay - \varepsilon^2 \frac{A}{2}} \approx n_0(y) (1 + \varepsilon Ay + \dots). \end{aligned}$$

We thus recover that $D(x) \equiv A$.

3.6.1 Deformation of the steady state under localized perturbation

Example 3.26 (Localized prototype case). Consider $\theta(x) := \mathbf{1}_{(-\ell, \ell)}(x)$, with $\ell > 0$. This θ is not continuous but we may consider a smooth compactly supported approximation so it does not matter much for our discussion. From (3.14), the perturbation is localized so that we only consider $|x| \leq \frac{\ell}{2}$, for which we compute

$$\rho_\alpha * \theta(x) = \frac{1}{2} \left(\int_{-\ell}^x \alpha e^{-\alpha(x-z)} dz + \int_x^\ell \alpha e^{-\alpha(z-x)} dz \right) = 1 - e^{-\alpha\ell} \cosh(\alpha x).$$

In this case $D(x) = A \left(1 - e^{-\sqrt{2A}\ell} \cosh(\sqrt{2A}x) \right)$ for $|x| \leq \frac{\ell}{2}$, and

$$C_{A,\ell} := \|D\|_{L^\infty(-\frac{\ell}{2}, \frac{\ell}{2})} = A \left(1 - e^{-\sqrt{2A}\ell} \right).$$

For a given $\ell > 0$, $A \mapsto C_{A,\ell}$ is increasing on $(0, 1)$, $C_{A,\ell} \rightarrow 0$ as $A \rightarrow 0$, whereas $C_{A,\ell} \rightarrow c_\ell := 1 - e^{-\sqrt{2}\ell}$ as $A \rightarrow 1$. We thus recover the fact that the population can dampen the perturbation “far from extinction” (A small). On the other hand, populations “hardly surviving” (A close to 1) when $\varepsilon = 0$ are more sensitive to the perturbation which they suffer with the coefficient c_ℓ . Notice that letting $\ell \rightarrow +\infty$ yields $D(x) \rightarrow A$ and we naturally recover the above test case of Example 3.25.

Example 3.27 (“Dirac” case). Consider $\theta(x) = \theta_h(x) := \frac{1}{2h} \mathbf{1}_{(-h,h)}(x)$, with $h > 0$. Again, this θ_h is not continuous, and since $\|\theta_h\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \rightarrow +\infty$ as $h \rightarrow 0$, we expect that $\varepsilon_0 = \varepsilon_0(h)$ provided by Theorem 3.3 satisfies $\varepsilon_0(h) \rightarrow 0$ as $h \rightarrow 0$. Nevertheless, we formally obtain

$$D(x) = D_h(x) \rightarrow A\rho_\alpha(x), \text{ as } h \rightarrow 0.$$

Therefore, a large variation of the optimal trait on a very small spatial range ($h \rightarrow 0$) induces a deformation which is maximal at the singularity (here $x = 0$), and varies like $A^{\frac{3}{2}}$.

3.6.2 Deformation of the steady state under periodic perturbation

Example 3.28 (Periodic prototype case). Consider $\theta(x) := \sin(\frac{x}{\ell})$, with $\ell > 0$, which is $L = 2\pi\ell$ -periodic. Then

$$\rho_\alpha * \theta(x) = \text{Im} \int_{\mathbb{R}} \rho_\alpha(x-z) e^{i\frac{x}{\ell}} dz = \text{Im} e^{i\frac{x}{\ell}} \widehat{\rho_\alpha} \left(\frac{1}{\ell} \right) = \frac{\ell^2 \alpha^2}{\ell^2 \alpha^2 + 1} \sin \left(\frac{x}{\ell} \right). \quad (3.149)$$

In this case

$$D(x) = C_{A,\ell} \theta(x), \quad C_{A,\ell} := \frac{2\ell^2 A^2}{2\ell^2 A + 1}. \quad (3.150)$$

Hence the deformation is proportional to the perturbation $\theta(x)$ itself. Also, for a given $\ell > 0$, $A \mapsto C_{A,\ell}$ is increasing on $(0, 1)$, $C_{A,\ell} \rightarrow 0$ as $A \rightarrow 0$, whereas $C_{A,\ell} \rightarrow c_\ell := \frac{2\ell^2}{2\ell^2 + 1}$ as $A \rightarrow 1$. We thus recover the fact that the population can dampen the perturbation “far from extinction” (A small). On the other hand, populations “hardly surviving” (A close to 1) when $\varepsilon = 0$ are more sensitive to the perturbation which they suffer with the coefficient c_ℓ . Notice also that $c_\ell \rightarrow 0$ as $\ell \rightarrow 0$ so that rapidly changing environments are rather harmless (in the sense that the deformation is small). On the other hand, $c_\ell \rightarrow 1$ as $\ell \rightarrow +\infty$ meaning that, in slowly changing environments, populations hardly surviving when $\varepsilon = 0$ fully suffer the perturbation.

Remark 3.29 (Influence of L). Since the deformation $D(x)$ vanishes as $A \rightarrow 0$, let us assume here that $A \in (0, 1)$ is fixed. We also fix a 1-periodic profile $\tilde{\theta}(x)$ and set $\theta_L(x) := \tilde{\theta}(\frac{x}{L})$. We shall highlight how $D_L(x)$, the deformation corresponding to the perturbation $\theta_L(x)$, is affected by L . Firstly, D_L is obviously L -periodic. Then, we have

$$\tilde{D}_L(x) := A^{-1} D_L(Lx) = (\rho_\alpha * \theta_L)(Lx) = (\rho_{\tilde{\alpha}} * \tilde{\theta})(x), \quad \tilde{\alpha} := L\alpha = L\sqrt{2A}.$$

When $L \rightarrow 0$, one can check that \tilde{D}_L converges uniformly to the function $\Theta := \int_0^1 \tilde{\theta}(x) dx = \frac{1}{L} \int_0^L \theta_L(x) dx$, so that

$$D_L(x) \rightarrow A\Theta, \quad \text{uniformly as } L \rightarrow 0.$$

Note that a deformation $A\Theta$ also corresponds to the deformation assuming $\theta_L(x) \equiv \Theta$, see Example 3.25. In other words, in a rapidly changing environment, the population is deformed as if the optimal trait was uniformly equal to its average. In particular, if the average is zero, the steady state is not distorted at first order.

On the other hand, as $L \rightarrow +\infty$, $\rho_{\tilde{\alpha}}$ serves as an approximation of identity and $\|\tilde{D}_L - \tilde{\theta}\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \rightarrow 0$, so that

$$\|D_L - A\theta_L\|_{L^\infty(\mathbb{R})} \rightarrow 0, \quad \text{as } L \rightarrow +\infty.$$

Consequently, the deformation is directly proportional to the optimal trait, meaning the population fully suffers from the perturbation. Note that, since $\tilde{\theta}$ is continuous, the profile $\theta_L(x) = \tilde{\theta}\left(\frac{x}{L}\right)$ flattens as $L \rightarrow +\infty$. In particular, in the above limit, we could have replaced θ_L by $x \mapsto \frac{1}{2^p} \int_{x-p}^{x+p} \theta_L(z) dz$ for any fixed $p > 0$.

We now present some numerics for the periodic prototype case of Example 3.28. As mentioned above, we are mainly concerned with the *absolute* error

$$E^\varepsilon(x, y) := n^\varepsilon(x, y) - n^0(y) = \varepsilon \bar{D}(x, y) + o(\varepsilon). \quad (3.151)$$

To compute $n^\varepsilon(x, y)$ numerically, we consider the Cauchy problem with initial data $n^0(y)$, and retain the asymptotics $t \rightarrow +\infty$. The steady state $n^\varepsilon(x, y)$ being unique in a neighborhood of $n^0(y)$, one can reasonably assume such an asymptotic state to be $n^\varepsilon(x, y)$. This is confirmed by comparing with the expected theoretical result from Theorem 3.3, see Figures 3.1 and 3.2.

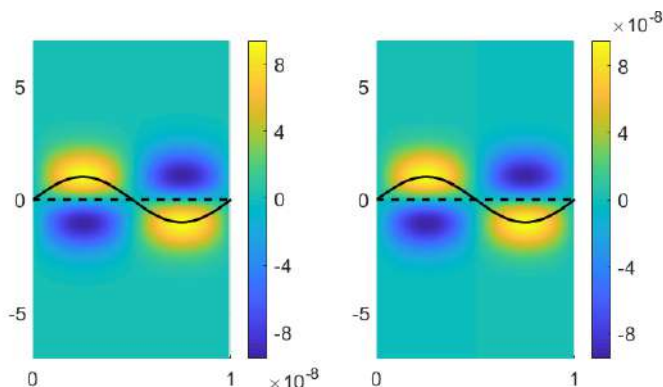


FIGURE 3.1 – Left : absolute error $E^\varepsilon(x, y) = n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, where $n^\varepsilon(x, y)$ is determined numerically. Right : theoretical absolute error $\varepsilon \bar{D}(x, y)$. In black, the function $\theta(x) = \sin(2\pi x)$, i.e. $L = 1$. In dotted line, the optimal trait $\varepsilon\theta(x)$. Here $A = 0.9$ and $\varepsilon = 10^{-4}$.

Remark 3.30 (Absolute error vs. population distribution). In Figure 3.1 (and the ones that follow), we represent $\theta(x)$ with a solid, black line. Notice however that this does not correspond to the optimal trait at position x , given by $\varepsilon\theta(x)$ and represented with a dotted line in Figure 3.1.

The maximum of the absolute error $|\bar{D}|$ occurs in positions x such that $|D(x)|$ is maximal and with trait $y = \pm y_A := \pm A^{-1/2}$, as mentioned above. As a consequence, at first order, the maximum of \bar{D} occurs at traits $y = \pm y_A$ that do not depend on θ , thus independently of the optimal traits. On the other hand, the positions x where that maximum is attained directly depends on θ through $D(x)$.

Let us underline that this observation concerns the absolute error $E^\varepsilon(x, y)$, but not the population distribution $n^\varepsilon(x, y)$ itself. For the latter, we observe numerically that its maximum remains close to $y = 0$, for $|\varepsilon|$ small enough. Moreover, thanks to (3.9) and (3.29), we have

$$\|n^\varepsilon - n^0 - \varepsilon D(x)yn^0(y)\|_Y = o(\varepsilon), \quad \text{as } \varepsilon \rightarrow 0,$$

so that, keeping only the term corresponding to the index $D^\alpha = D_y$ in (3.31), and looking at $y = 0$, we obtain

$$|n_y^\varepsilon(x, 0) - \varepsilon D(x)n^0(0)| = o(\varepsilon), \quad \text{as } \varepsilon \rightarrow 0.$$

Consequently, for positions x such that $D(x) \neq 0$, we see that, for $|\varepsilon|$ small enough, $n_y^\varepsilon(x, 0)$ is non-zero and has same (opposite) sign as $D(x)$ when $\varepsilon > 0$ ($\varepsilon < 0$ respectively). In particular, the maximum of $n^\varepsilon(x, y)$ is not attained for traits $y = 0$. For those x , the maximum of the population size is typically shifted towards the optimal trait. Note that this also applies for non-periodic profile θ .

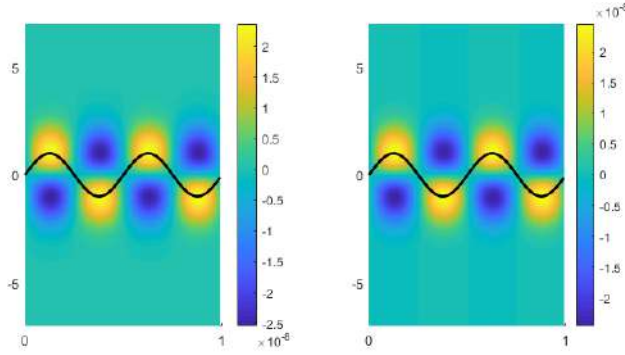


FIGURE 3.2 – Left : absolute error $E^\varepsilon(x, y) = n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, where $n^\varepsilon(x, y)$ is determined numerically. Right : theoretical absolute error $\varepsilon \overline{D}(x, y)$. In black, the function $\theta(x) = \sin(4\pi x)$, i.e. $L = 0.5$. Here $A = 0.9$ and $\varepsilon = 10^{-4}$.

Let us pursue with a few comments. Firstly, the error is small near $y = 0$ since $\overline{D}(x, 0) = 0$. Also, we see that $E^\varepsilon(x, y)$ has same sign as $y\theta(x)$, since here $D(x, y) = D(x)yn^0(y) = C_{A,\ell}\theta(x)yn^0(y)$. It can also be checked numerically that $\|E^\varepsilon - \varepsilon \overline{D}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)}$ decays numerically like $O(\varepsilon^2)$ as $\varepsilon \rightarrow 0$. Let us recall that, from (3.148),

$$\|\overline{D}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)} = C(1 - A)C_{A,\ell} = C(1 - A)\frac{2\ell^2 A^2}{2\ell^2 A + 1},$$

for some universal $C > 0$. Thus, at first order, we expect $E_{max}^\varepsilon := \|E^\varepsilon\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)}$ to be increasing with ℓ , which is highlighted by a comparison of Figures 3.1 and 3.2 (notice the different scales). More generally, $\|\overline{D}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^2)}$ is “maximal” for $\ell \rightarrow +\infty$, $A = \frac{1}{2}$.

Last, in order to allow a better comparison with Example 3.28, we also inquire for the numerical relative error. Note that for x such that $D(x) \neq 0$, the relative error goes to infinity as $|y| \rightarrow +\infty$, as can be seen from (3.147), and

we therefore focus on small values of y . We refer to Figure 3.3. We have also computed the relative errors for $A \in \{0.8, 0.9\}$ and $L \in \{0.5, 1\}$. We observed that the numerical outcomes are in agreement with the results discussed in Example 3.28.

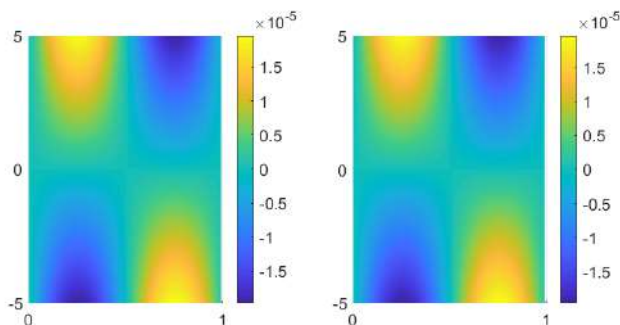


FIGURE 3.3 – Left : relative error $\frac{n^\varepsilon(x,y) - n^0(y)}{n^0(y)}$, where $n^\varepsilon(x,y)$ is determined numerically. Right : theoretical relative error $\frac{\varepsilon \overline{D}(x,y)}{n^0(y)}$. Here $A = 0.9$, $\varepsilon = 10^{-4}$ and $\theta(x) = \sin(2\pi x)$, i.e. $L = 1$.

Example 3.31 (Influence of skewness). We here perform numerical simulations in the 1-periodic step function case

$$\theta(x) = \begin{cases} +1 & \text{if } x \in (0, \frac{a}{2}) \cup (1 - \frac{a}{2}, 1), \\ -1 & \text{if } x \in (\frac{a}{2}, 1 - \frac{a}{2}), \end{cases} \quad (3.152)$$

where $0 < a < 1$ serves as a parameter which measures the asymmetry, or skewness, of the perturbation. Indeed, the optimal trait takes the values $y = +\varepsilon$ and $y = -\varepsilon$ with proportions (over a period) a and $1 - a$ respectively.

In the balanced case $a = \frac{1}{2}$, the steady state is symmetrically distorted and, therefore, the location of the maximal absolute error switches between $y = \frac{1}{\sqrt{A}}$ and $y = -\frac{1}{\sqrt{A}}$, see Figure 3.4.

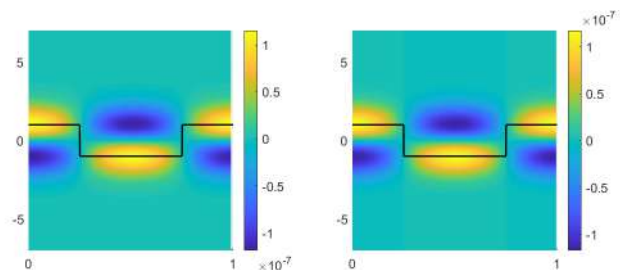


FIGURE 3.4 – Left : $E^\varepsilon(x,y) = n^\varepsilon(x,y) - n^0(y)$, where $n^\varepsilon(x,y)$ is determined numerically. Right : theoretical $\varepsilon \overline{D}(x,y)$. In black, the 1-periodic function θ given by (3.152) with $a = 0.5$. Here $A = 0.9$ and $\varepsilon = 10^{-4}$.

On the other hand, when $a \rightarrow 1$ (the $a \rightarrow 0$ case being similar), the $+\varepsilon$ optimum is much more prevalent and, therefore, there is no switch of the maximal absolute error, and the population leans to the upper side, see Figure 3.5 for $a = 0.8$. In other words, there is little advantage for the population to invest on displacements to visit the lower side.

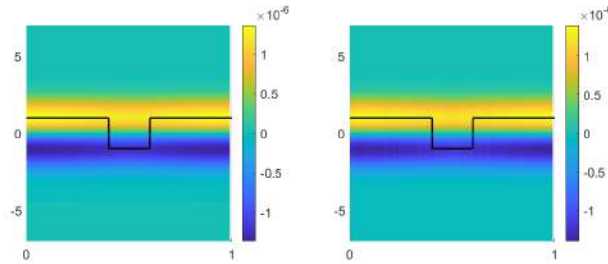


FIGURE 3.5 – Left : $E^\varepsilon(x, y) = n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, where $n^\varepsilon(x, y)$ is determined numerically. Right : theoretical $\varepsilon \bar{D}(x, y)$. In black, the 1-periodic function θ given by (3.152) with $a = 0.8$. Here $A = 0.9$ and $\varepsilon = 10^{-4}$.

Last, we consider an intermediate case : Figure 3.6, for $a = 0.52$, reveals that the population suffers less from the perturbation at positions x where the optimal trait is $y = -\varepsilon$ than at other positions.

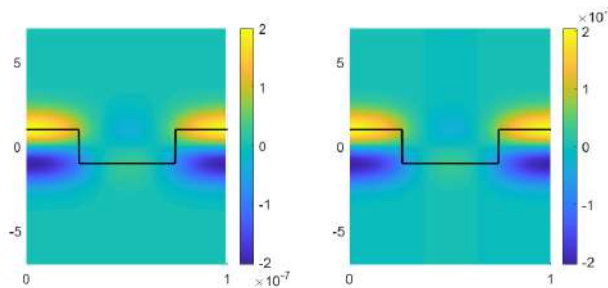


FIGURE 3.6 – Left : $E^\varepsilon(x, y) = n^\varepsilon(x, y) - n^0(y)$, where $n^\varepsilon(x, y)$ is determined numerically. Right : theoretical $\varepsilon \bar{D}(x, y)$. In black, the 1-periodic function θ given by (3.152) with $a = 0.52$. Here $A = 0.9$ and $\varepsilon = 10^{-4}$.

It is worth mentioning that Figures 3.4 to 3.6 highlight that the maximum absolute error increases (notice the different scales) with $|a - \frac{1}{2}|$ (i.e. the aforementioned skewness).

These remarks are consistent with the fact that the absolute error is given by $D(x)yn^0(y) = (\rho_\alpha * \theta)(x)yn^0(y)$. Indeed, in order to have a positive absolute error at the lower side of position x , one must have $D(x) < 0$. In the balanced case, one obviously has $D(x) < 0$ for all $x \in (0.25, 0.75)$, and $|D(x)|$ is maximal at $x = 0.5$. When $a = 0.8$, we have $D(x) \geq D(0.5) > 0$, so that the population always leans towards the upper side, albeit slightly less in $x = 0.5$.

In fact, for any fixed $\alpha = \sqrt{2A}$, one can explicitly compute the value $a = a_\alpha$ such that $D(0.5) = 0$. We omit the details (tedious but straightforward cutting

of the integral accordingly to the step function, computation of an infinite series and solving of a quadratic equation) and find

$$a_\alpha = \frac{2}{\alpha} \ln \left(\frac{4}{e^{-\alpha} - 1 + \sqrt{(e^{-\alpha} - 1)^2 + 16e^{-\alpha}}} \right) - 1.$$

Then for any $a > a_\alpha$, we have $D(x) \geq D(0.5) > 0$, so that the population leans to the upper side everywhere. For $A = 0.9$, we have $a_\alpha \approx 0.5273$, hence our choice of $a = 0.52$ for the intermediate case.

3.6.3 Deformation of the speed and profile of the front under periodic perturbation

Here, we formally reproduce the arguments of subsection 3.4.3 (performed to analyse the perturbation of the steady state) to analyse the perturbation of the pulsating front constructed through Section 3.5, to which we refer for notations and definitions. We differentiate $\mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s_\varepsilon, v_\varepsilon) = 0$ with respect to ε thanks to the chain rule and then evaluate at $\varepsilon = 0$ to get

$$D_\varepsilon \mathcal{F}^\mu(0, 0, 0) + \mathcal{L}^\mu \left(\left. \frac{\partial s_{\varepsilon, \mu}}{\partial \varepsilon} \right|_{\varepsilon=0}, \left. \frac{\partial v_{\varepsilon, \mu}}{\partial \varepsilon} \right|_{\varepsilon=0} \right) = 0.$$

From the expression of $D_\varepsilon \mathcal{F}^\mu = D_\varepsilon \mathcal{F}^\mu(\varepsilon, s, v)$ and

$$n^\varepsilon(x, y) = n^0(y) + \varepsilon n^1(x, y) + o(\varepsilon) \quad \text{in } Y, \text{ as } \varepsilon \rightarrow 0,$$

we compute

$$\begin{aligned} f(z, x, y) &:= D_\varepsilon \mathcal{F}^\mu(0, 0, 0) \\ &= 2U'(z)n_x^1(x, y) + U(z)(1 - U(z))n^0(y) \int_{\mathbb{R}} n^1(x, y') dy' \\ &= 2U'(z)n_x^1(x, y), \end{aligned}$$

since we know from Theorem 3.3 that $n^1(x, y)$ is odd with respect to y . From the above and (3.11), we reach

$$\begin{aligned} \left(\left. \frac{\partial s_{\varepsilon, \mu}}{\partial \varepsilon} \right|_{\varepsilon=0}, \left. \frac{\partial v_{\varepsilon, \mu}}{\partial \varepsilon} \right|_{\varepsilon=0} \right) &= (\mathcal{L}^\mu)^{-1}(f) \\ &= (\mathcal{L}^\mu)^{-1} \left(\sqrt{2A} \eta U'(z) (\rho_A * \theta)'(x) \Gamma_1(y) \right). \end{aligned}$$

Projecting on (Γ_j) we thus have $f_j(z, x) = \sqrt{2A} \eta U'(z) (\rho_A * \theta)'(x) \delta_{j,1}$, where we use the Kronecker symbol. Now, the key point is that $\frac{1}{L} \int_0^L (\rho_A * \theta)'(x) dx = 0$ so that the Fourier coefficient $f_1^0(z) \equiv 0$. As a result, recalling (3.133), $\Phi_f(z) \equiv 0$ so that $s = 0$, where s is given by (3.135). In our setting, the latter is recast $\left. \frac{\partial s_{\varepsilon, \mu}}{\partial \varepsilon} \right|_{\varepsilon=0} = 0$. Formally letting $\mu \rightarrow 0$, this provides $s_\varepsilon = o(\varepsilon)$ and, thus, (3.19).

As explained above, (3.19) means that the perturbation of the speed of the front by the nonlinearity $\theta = \theta(x)$ is of the second order with respect to ε . As far as the distortion of the profile of the front itself is involved, we focus on the following example which sheds light on the amplitude of the deformation.

Example 3.32 (Amplitude of the deformation of the profile). Here, following Example 3.28, we consider $\theta(x) := \sin\left(\frac{x}{\ell}\right)$, with $\ell > 0$, which is $L = 2\pi\ell$ -periodic. As a result, recalling (3.11), (3.12) and (3.149), we reach

$$f(z, x, y) = U'(z) \frac{\ell\alpha^4}{\ell^2\alpha^2 + 1} \cos\left(\frac{x}{\ell}\right) y n_0(y) = U'(z) \frac{\ell\alpha^3\eta}{\ell^2\alpha^2 + 1} \cos\left(\frac{x}{\ell}\right) \Gamma_1(y),$$

where, as above, we use the shortcut $\alpha = \sqrt{2A}$. Projecting on (Γ_j) , we get

$$f_j(z, x) = U'(z) \frac{\ell\alpha^3\eta}{\ell^2\alpha^2 + 1} \cos\left(\frac{x}{\ell}\right) \delta_{j,1},$$

whose Fourier coefficients are

$$f_j^n(z) = U'(z) \frac{\ell\alpha^3\eta}{2(\ell^2\alpha^2 + 1)} \delta_{|n|,1} \delta_{j,1} =: C\eta U'(z) \delta_{|n|,1} \delta_{j,1},$$

and where

$$C = C_{A,\ell} := \frac{\ell A \sqrt{2A}}{2\ell^2 A + 1}. \quad (3.153)$$

In other words $f_1^1(z) = f_1^{-1}(z) = C\eta U'(z)$ and all other coefficients vanish. As a result, the profile of the pulsating front is described by

$$u^\varepsilon(z, x, y) \approx U(z) n^\varepsilon(x, y) + \varepsilon (v_1^{-1}(z) e_{-1}(x) + v_1^1(z) e_1(x)) \Gamma_1(y) + \dots,$$

where $\mathcal{E}_{\pm 1,1,\mu}[v_1^{\pm 1}] = f_1^{\pm 1}(z) = C\eta U'(z)$, see (3.100). Clearly, we have $\overline{v_1^1} = v_1^{-1}$ so that

$$\begin{aligned} u^\varepsilon(z, x, y) &\approx U(z) n^\varepsilon(x, y) + \varepsilon 2 \operatorname{Re} (v_1^1(z) e_1(x)) \Gamma_1(y) + \dots \\ &\approx U(z) n^0(y) \left(1 + \varepsilon C_{A,\ell} \theta(x) y + \varepsilon \frac{2 \operatorname{Re} (v_1^1(z) e_1(x))}{\eta U(z)} \sqrt{2A} y + \dots \right). \end{aligned}$$

Here we have used Example 3.28, in particular $C_{A,\ell}$ is given by (3.150). Next, since $\ell\sqrt{2A} C_{A,\ell} = C_{A,\ell}$, we end up with

$$u^\varepsilon(z, x, y) \approx U(z) n^0(y) \times \left[1 + \varepsilon C_{A,\ell} \left(\theta(x) + \frac{2 \operatorname{Re} (\mathcal{L}_{1,1,\mu}^{-1}[U'](z) e_1(x))}{\ell U(z)} \right) y + \dots \right].$$

At this stage, since the term $w(z) := \mathcal{L}_{1,1,\mu}^{-1}[U'](z)$ also depends on A and ℓ , the amplitude of (the leading order term of) the deformation of the profile of the front is not transparent. Nevertheless we can formally obtain some clues in some asymptotic regimes. Recall that, up to letting $\mu \rightarrow 0$, w solves

$$w'' + \left(\frac{2i}{\ell} + c_0 \right) w' - \left(\lambda_1 - \lambda_0 U(z) + \frac{1}{\ell^2} \right) w = U'(z). \quad (3.154)$$

Letting $\ell \rightarrow 0$, (3.154) formally provides $w(z) \sim -\ell^2 U'(z)$ thus $\frac{\operatorname{Re}(w(z) e_1(x))}{\ell U(z)}$ is of ‘‘magnitude ℓ ’’, and thus $u^\varepsilon(z, x, y) \approx U(z) n^0(y) (1 + \varepsilon C_{A,\ell} \theta(x) y + \dots)$. On the other hand, letting $\ell \rightarrow +\infty$, (3.154) formally shows that $w(z)$ is independent on ℓ so that $\frac{\operatorname{Re}(w(z) e_1(x))}{\ell U(z)}$ is of ‘‘magnitude $1/\ell$ ’’ and thus, again, $u^\varepsilon(z, x, y) \approx$

$U(z)n^0(y)(1 + \varepsilon C_{A,\ell}\theta(x)y + \dots)$. As a result, at least in any of the asymptotic regimes $\ell \rightarrow 0$, $\ell \rightarrow +\infty$, the amplitude of (the leading order term of) the deformation of the profile of the front is again measured by $C_{A,\ell}$, so that the biological insights are similar to those of Example 3.28.

On the other hand, letting $A \rightarrow 0$ or $A \rightarrow 1$, $w(z)$ formally becomes independent on A and thus

$$u^\varepsilon(z, x, y) \approx U(z)n^0(y) \left(1 + \varepsilon C_{A,\ell}(\theta(x) + \Psi_\ell(z, x))y + \dots \right),$$

so that an additional deformation term, denoted $\Psi_\ell(z, x)$, is involved.

3.7 Appendix

3.7.1 Proof of Lemma 3.20

We first need to construct solutions of (3.104) on \mathbb{R}_- and \mathbb{R}_+ . The proof mainly consists in rewriting the ordinary differential equation (3.104) as a fixed point problem, and then to perform careful estimates by considering separately large values of $\min(|n|, j)$ from bounded values of $\min(|n|, j)$.

Lemma 3.33 (Fundamental system of (3.104) on \mathbb{R}_- and \mathbb{R}_+). *Let $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ with $(n, j) \neq (0, 0)$, and $0 \leq \mu < 1$. On \mathbb{R}_- , we can construct a system of fundamental solutions $(\tilde{\varphi}_-, \tilde{\varphi}_+)$ of (3.104), such that*

$$\tilde{\varphi}_\pm(z) = \tilde{P}_\pm(z)e^{a_{n,j,\mu}^\pm z}, \quad \tilde{P}_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_-, \mathbb{C}), \quad \liminf_{z \rightarrow -\infty} |\tilde{P}_-(z)| > 0, \quad (3.155)$$

with $a_{n,j,\mu}^\pm$ given by (3.107). On \mathbb{R}_+ , we can construct a system of fundamental solutions $(\tilde{\psi}_-, \tilde{\psi}_+)$ of (3.104) such that

$$\tilde{\psi}_\pm(z) = \tilde{Q}_\pm(z)e^{b_{n,j,\mu}^\pm z}, \quad \tilde{Q}_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_+, \mathbb{C}), \quad \liminf_{z \rightarrow +\infty} |\tilde{Q}_+(z)| > 0, \quad (3.156)$$

with $b_{n,j,\mu}^\pm$ given by (3.108). Also, there is $\tilde{R}_{max} > 0$ such that

$$\sup_{(n,j) \neq (0,0)} \sup_{0 \leq \mu < 1} \sup_{\tilde{R} \in \{\tilde{P}_\pm, \tilde{Q}_\pm\}} \left(\|\tilde{R}\|_{L^\infty} + \|\tilde{R}'\|_{L^\infty} \right) \leq \tilde{R}_{max}, \quad (3.157)$$

where by convention the sup norm is taken over the domain of definition of \tilde{R} .

Additionally, there exist $n_0, j_0 > 0$ such that if $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$, there holds for all $0 \leq \mu < 1$,

$$\left| \tilde{P}_+(0) - 1 \right|, \left| \tilde{Q}_-(0) - 1 \right| \leq \frac{1}{2}, \quad \tilde{P}_-(0) = \tilde{Q}_+(0) = 1, \quad (3.158)$$

$$\left| \tilde{P}'_+(0) \right|, \left| \tilde{Q}'_-(0) \right| \leq 1, \quad \tilde{P}'_-(0) = \tilde{Q}'_+(0) = 0. \quad (3.159)$$

Besides, denoting $\tilde{P}_\pm = \tilde{P}_\pm^{n,j,\mu}$ and $\tilde{Q}_\pm = \tilde{Q}_\pm^{n,j,\mu}$, we have for any $N_0, J_0 > 0$

$$\begin{aligned} & \sup_{\substack{|n| \leq N_0, j \leq J_0 \\ (n,j) \neq (0,0)}} \sup_{\tilde{R} \in \{\tilde{P}_\pm, \tilde{Q}_\pm\}} \left(\left| \tilde{R}^{n,j,\mu}(0) - \tilde{R}^{n,j,0}(0) \right| \right. \\ & \quad \left. + \left| \left(\tilde{R}^{n,j,\mu} \right)'(0) - \left(\tilde{R}^{n,j,0} \right)'(0) \right| \right) \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0. \quad (3.160) \end{aligned}$$

Next, by taking $\tilde{\mu}_{max} > 0$ small enough, there exists $W_{min} > 0$ such that for all $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$, the Wronskians of $(\tilde{\varphi}_-, \tilde{\varphi}_+)$ and $(\tilde{\psi}_-, \tilde{\psi}_+)$ in zero satisfy :

$$\begin{cases} |W_{\tilde{\varphi}}| := |[\tilde{\varphi}'_- \tilde{\varphi}_+ - \tilde{\varphi}'_+ \tilde{\varphi}_-](0)| \geq W_{min}, \\ |W_{\tilde{\psi}}| := |[\tilde{\psi}'_- \tilde{\psi}_+ - \tilde{\psi}'_+ \tilde{\psi}_-](0)| \geq W_{min}, \end{cases} \quad (3.161)$$

and if $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$, we have as well

$$|W_{\tilde{\varphi}}| \geq \frac{1}{4} |a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-| + 1, \quad |W_{\tilde{\psi}}| \geq \frac{1}{4} |b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-| + 1. \quad (3.162)$$

Furthermore, there exist $\zeta_1, \zeta_2 > 0$ such that for all $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$

$$\int_{-\infty}^0 |\tilde{\varphi}_+(z)|^2 dz \geq \zeta_1 e^{-\zeta_2 \operatorname{Re} a_{n,j,\mu}^+}. \quad (3.163)$$

Proof. In the context of this proof, we always assume $(n, j) \neq (0, 0)$. Also, for the sake of readability, we drop the ‘‘tilde’’ notations for $\tilde{\varphi}, \tilde{\psi}, \tilde{P}, \tilde{Q}$ and denote $a_{n,j,\mu}^\pm = a^\pm, b_{n,j,\mu}^\pm = b^\pm$. We first construct the solutions φ_\pm . Let us fix n, j and $0 \leq \mu < 1$. We only treat the case $j \geq 1$, the proof for $j = 0$ being similar. Set $\varphi_\pm(z) = P_\pm(z)e^{a^\pm z}$ where $P_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_-, \mathbb{C})$ is to be determined. Plugging it into (3.104), we obtain

$$P_\pm'' \pm r P_\pm' - \lambda_0(1 - U(z))P_\pm = 0, \quad (3.164)$$

where $r := 2a^+ + 2in\sigma + c_0 = a^+ - a^-$, so that $\operatorname{Re} r > 0$ from (3.111).

Let us first construct φ_+ . Using a Sturm-Liouville approach, we may recast (3.164) as

$$(P_+'e^{rz})' - \lambda_0(1 - U(z))P_+'e^{rz} = 0,$$

so that, assuming $P_+'(-\infty) = 0$, we obtain after integration on $(-\infty, z)$,

$$P_+'(z) = \lambda_0 \int_{-\infty}^z e^{r(\omega-z)}(1 - U(\omega))P_+(\omega)d\omega, \quad (3.165)$$

and thus, assuming $P_+(-\infty) = 1$, after another integration and a ,

$$P_+(z) = 1 - \lambda_0 \int_{-\infty}^z \frac{e^{r(\omega-z)} - 1}{r} (1 - U(\omega))P_+(\omega)d\omega. \quad (3.166)$$

Hence, P_+ is written as the solution of a fixed-point problem. Since $1 - U \in L^1(\mathbb{R}_-)$, for a given $z_0 \leq 0$, the operator in the right-hand side of (3.166) is globally Lipschitz continuous on $C_b((-\infty, z_0], \mathbb{C})$ with Lipschitz constant $2|\lambda_0 r^{-1}| \int_{-\infty}^{z_0} (1 - U(\omega))d\omega$. Hence, for $|z_0|$ large enough, the fixed-point theorem yields the existence and uniqueness of a solution $P_+ \in C_b((-\infty, z_0], \mathbb{C})$ to the problem (3.166). One can readily check that P_+ indeed solves (3.164) and belongs to $C_b^2((-\infty, z_0], \mathbb{C})$. We extend it to \mathbb{R}_- by solving the Cauchy problem associated to (3.164). We have therefore constructed a function $\varphi_+(z) = P_+(z)e^{a^+ z}$ that solves (3.104).

We now construct φ_- . We can repeat the same procedure, and obtain that $\varphi_-(z) = P_-(z)e^{a^- z}$ solves (3.104) if and only if P_- satisfies

$$(P_-'e^{-rz})' - \lambda_0(1 - U(z))P_-'e^{-rz} = 0.$$

By integrating on $[z, z_0]$ instead of $(-\infty, z]$, and assuming $P'_-(z_0) = 0$, $P_-(z_0) = 1$, we deduce successively that

$$P'_-(z) = -\lambda_0 \int_z^{z_0} e^{-r(\omega-z)} (1 - U(\omega)) P_-(\omega) d\omega, \quad (3.167)$$

$$P_-(z) = 1 + \lambda_0 \int_z^{z_0} \frac{1 - e^{-r(\omega-z)}}{r} (1 - U(\omega)) P_-(\omega) d\omega, \quad (3.168)$$

so that P_- solves a fixed-point problem. Assuming $|z_0|$ large enough, there exists a unique solution $P_- \in C_b((-\infty, z_0], \mathbb{C})$ by the fixed-point theorem. One can then readily check that $P_- \in C_b^2((-\infty, z_0], \mathbb{C})$, and after extending it to \mathbb{R}_- by solving the Cauchy problem associated to (3.164), we obtain another solution $\varphi_-(z) = P_-(z)e^{a^-z}$ of (3.104) on \mathbb{R}_- . Finally, the solutions (φ_-, φ_+) are linearly independent since $\operatorname{Re} a^+ \neq \operatorname{Re} a^-$.

We shall now prove that there exist $n_0, j_0 > 0$ such that P_\pm satisfy (3.158)—(3.159) when $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$. Also, for those indexes n, j , we shall prove that P_\pm satisfy (3.155) and (3.157). Here we denote $r = r_{n,j,\mu}$. Since (3.113) and (3.115) hold, there exist $n_0, j_0 > 0$ such that if $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$, we have

$$|r_{n,j,\mu}| \geq 8, \quad \frac{|\lambda_0|}{\operatorname{Re} r_{n,j,\mu}} \leq \frac{2}{3}, \quad \left| \frac{\lambda_0}{r_{n,j,\mu}} \right| \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \leq \frac{1}{6}, \quad \forall \mu \in [0, 1]. \quad (3.169)$$

Let us assume that $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$. Then (3.166) and (3.168) hold for any $z \leq z_0 = 0$, independently of $0 \leq \mu < 1$. Therefore $P_-(0) = 1$, $P'_-(0) = 0$ and

$$\begin{aligned} \|P_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} &\leq 1 + \left(2 \left| \frac{\lambda_0}{r_{n,j,\mu}} \right| \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \right) \|P_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} \\ &\leq 1 + \frac{1}{3} \|P_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)}, \end{aligned}$$

and thus $\|P_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} \leq \frac{3}{2}$. Combining this bound with (3.165)—(3.169), we deduce on the one hand,

$$\|P_\pm - 1\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} \leq 2 \left| \frac{\lambda_0}{r_{n,j,\mu}} \right| \|P_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \leq \frac{1}{2},$$

and on the other hand,

$$\|P'_\pm\|_{C_b^0(\mathbb{R}_-)} \leq |\lambda_0| \int_{-\infty}^0 e^{\omega \operatorname{Re} r_{n,j,\mu}} (1 - U(\omega)) |P_\pm(\omega)| d\omega \leq \frac{3|\lambda_0|}{2 \operatorname{Re} r_{n,j,\mu}} \leq 1.$$

In conclusion, assuming $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$, P_\pm satisfy (3.155) and (3.157)—(3.159) with $\tilde{R}_{max} = \frac{5}{2}$.

Let us now fix n, j such that $|n| \leq n_0$ and $j \leq j_0$. We shall prove that, up to taking \tilde{R}_{max} possibly larger, P_\pm satisfy (3.155) and (3.157). Note that

$$|r_{n,j,\mu}| \leq |r_{n_0,j_0,1}| =: r_{max} > 0,$$

while we also have, since $(n, j) \neq (0, 0)$,

$$|r_{n,j,\mu}| \geq \operatorname{Re} r_{n,j,\mu} \geq \inf_{(n,j) \neq (0,0)} \operatorname{Re} r_{n,j,0} \geq \min(\operatorname{Re} r_{1,0,0}, r_{0,1,0}) =: r_{min} > 0. \quad (3.170)$$

We now select $z_0 \leq 0$ independent of n, j, μ such that

$$|\lambda_0| \int_{-\infty}^{z_0} (1 - U(\omega)) d\omega \leq \min\left(\frac{2}{3}, \frac{r_{min}}{6}\right), \quad (3.171)$$

and thus (3.166) and (3.168) hold for any $z \leq z_0$. Similarly as above, we deduce

$$\|P_{\pm} - 1\|_{C_b^0((-\infty, z_0))} \leq \frac{1}{2}, \quad \|P'_{\pm}\|_{C_b^0((-\infty, z_0))} \leq 1. \quad (3.172)$$

From there, we recall that the functions P_{\pm} are extended to \mathbb{R}_- by solving the Cauchy problem associated to (3.164), which we recast

$$Y'_{\pm} = A_{\pm}(z)Y_{\pm}, \quad Y_{\pm} = \begin{pmatrix} P_{\pm} \\ P'_{\pm} \end{pmatrix}, \quad A_{\pm}(z) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \mp r_{n,j,\mu} & \lambda_0(1 - U(z)) \end{pmatrix}.$$

If we denote $\|\cdot\|_{\infty}$ both the supremum norm on \mathbb{C}^2 and its associated subordinate norm on $M_2(\mathbb{C})$, we thus obtain

$$\|Y'_{\pm}(z)\|_{\infty} \leq \|A_{\pm}(z)\|_{\infty} \|Y_{\pm}(z)\|_{\infty} \leq M \|Y_{\pm}(z)\|_{\infty},$$

where

$$M := \left\| \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ r_{max} & |\lambda_0| \end{pmatrix} \right\|_{\infty}.$$

Using the Gronwall's Lemma, this leads to, for all $z_0 \leq z \leq 0$:

$$\|Y_{\pm}(z)\|_{\infty} \leq \|Y_{\pm}(z_0)\|_{\infty} e^{M(z-z_0)} \leq \frac{3}{2} e^{M|z_0|}, \quad \forall |n| \leq n_0, \forall j \leq j_0, \forall \mu \in [0, 1].$$

In conclusion, combining this paragraph and the previous one, we deduce that P_{\pm} satisfy (3.155) and (3.157) for $\tilde{R}_{max} = \max\left(\frac{5}{2}, \frac{3}{2} e^{M|z_0|}\right)$. Note that n_0, j_0, z_0 do not depend on μ , so that this is also the case for \tilde{R}_{max} .

Let us prove that $W_{\tilde{\varphi}}$ satisfies (3.162). Given that

$$W_{\tilde{\varphi}} = [(a^- - a^+)P_+P_- + P'_-P_+ - P'_+P_-](0), \quad (3.173)$$

and using (3.158)—(3.159) with (3.169), we have, for all $0 \leq \mu < 1$,

$$|W_{\tilde{\varphi}}| \geq \frac{1}{2} |a^+ - a^-| - 1 \geq \frac{1}{4} |a^+ - a^-| + 1, \quad \text{if } |n| \geq n_0 \text{ or } j \geq j_0,$$

so that (3.162) holds.

We now fix $N_0, J_0 > 0$ and show that P_{\pm} satisfies (3.160). We first consider fixed indexes $|n| < n_0$ and $j < j_0$. Let us recall that for those n, j we selected $z_0 \leq 0$ such that (3.171) holds for all $0 \leq \mu < 1$, which means (3.166) and (3.168) hold for any $z \leq z_0$. To begin with, we first prove that

$$\sup_{\substack{|n| \leq n_0 \\ j \leq j_0}} \left(\left| P_{\pm}^{n,j,\mu}(z_0) - P_{\pm}^{n,j,0}(z_0) \right| + \left| \left(P_{\pm}^{n,j,\mu} \right)'(z_0) - \left(P_{\pm}^{n,j,0} \right)'(z_0) \right| \right) \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0, \quad (3.174)$$

where we denoted $P_{\pm} = P_{\pm}^{n,j,\mu}$. Let us mention that P_- satisfies (3.174) since by construction $P_-^{n,j,\mu}(z_0) = 1$ and $(P_-^{n,j,\mu})'(z_0) = 0$ for all $0 \leq \mu < 1$. It thus suffices to show that $P_+^{n,j,\mu}$ satisfies (3.174). Fix $\varepsilon > 0$. We set

$$g_{n,j,\mu}(z) := \frac{e^{r_{n,j,\mu}z} - 1}{r_{n,j,\mu}}, \quad 0 \leq \mu < 1, \quad z \leq 0.$$

Note that, due to (3.170), we have $\|g_{n,j,\mu}\|_\infty \leq \frac{2}{r_{min}}$. Also, we fix $z_\varepsilon \leq z_0$ such that $\int_{-\infty}^{z_\varepsilon} (1 - U(\omega))d\omega \leq \varepsilon$. Consequently, we have for all $z \leq z_0$

$$\begin{aligned}
& \left| P_+^{n,j,\mu}(z) - P_+^{n,j,0}(z) \right| \\
& \leq |\lambda_0| \left| \int_{-\infty}^{z_\varepsilon} [(g_{n,j,\mu} - g_{n,j,0})(\omega - z)] (1 - U(\omega)) P_+^{n,j,\mu}(\omega) d\omega \right| \\
& \quad + |\lambda_0| \left| \int_{z_\varepsilon}^z [(g_{n,j,\mu} - g_{n,j,0})(\omega - z)] (1 - U(\omega)) P_+^{n,j,\mu}(\omega) d\omega \right| \mathbf{1}_{(z_\varepsilon, z_0]}(z) \\
& \quad + |\lambda_0| \left| \int_{-\infty}^z g_{n,j,0}(\omega - z)(1 - U(\omega)) \left[P_+^{n,j,\mu}(\omega) - P_+^{n,j,0}(\omega) \right] d\omega \right| \\
& \leq 2\varepsilon |\lambda_0| \|g_{n,j,\mu}\|_\infty \|P_+^{n,j,\mu}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^-)} \\
& \quad + |\lambda_0| \|P_+^{n,j,\mu}\|_{L^\infty(\mathbb{R}^-)} \sup_{z_\varepsilon \leq \omega \leq 0} |(g_{n,j,\mu} - g_{n,j,0})(\omega)| \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \\
& \quad + |\lambda_0| \|g_{n,j,0}\|_\infty \int_{-\infty}^z (1 - U(\omega)) \left| P_+^{n,j,\mu}(\omega) - P_+^{n,j,0}(\omega) \right| d\omega.
\end{aligned}$$

Also, one can readily check that

$$\sup_{|n| < n_0, j < j_0} \sup_{z_\varepsilon \leq \omega \leq 0} |(g_{n,j,\mu} - g_{n,j,0})(\omega)| \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0.$$

Therefore there exists $\mu_\varepsilon > 0$ such that for all $|n| < n_0$, $j < j_0$, $0 \leq \mu \leq \mu_\varepsilon$ and $z \leq z_0$, there holds

$$\left| P_+^{n,j,\mu}(z) - P_+^{n,j,0}(z) \right| \leq C\varepsilon + D \int_{-\infty}^z (1 - U(\omega)) \left| P_+^{n,j,\mu}(\omega) - P_+^{n,j,0}(\omega) \right| d\omega,$$

$$C := |\lambda_0| \tilde{R}_{max} \left(\frac{4}{r_{min}} + \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \right) > 0, \quad D := \frac{2|\lambda_0|}{r_{min}} > 0.$$

From the Gronwall's Lemma, we obtain

$$\left| P_+^{n,j,\mu}(z) - P_+^{n,j,0}(z) \right| \leq C\varepsilon \exp \left(D \int_{-\infty}^0 (1 - U(\omega)) d\omega \right).$$

Since ε is arbitrary, we see that $\left| P_+^{n,j,\mu}(z_0) - P_+^{n,j,0}(z_0) \right| \rightarrow 0$ as $\mu \rightarrow 0$ uniformly in $|n| < n_0$ and $j < j_0$. The proof for $(P_+^{n,j,\mu})'$ is similar and is thus omitted. Therefore (3.174) holds. We are now ready to prove (3.160) for indexes $|n| < n_0$ and $j < j_0$. Let us recall that $P_\pm^{n,j,\mu}$ is extended to \mathbb{R}_- by solving the Cauchy problem associated to (3.164) with initial data taken at $z = z_0$. Because z_0 does not depend on μ , we deduce from classical results of ODEs and continuous dependency of the solutions with respect to the parameter μ , that

$$\sup_{|n| \leq n_0, j \leq j_0} \left(\left| P_\pm^{n,j,\mu}(0) - P_\pm^{n,j,0}(0) \right| + \left| (P_\pm^{n,j,\mu})'(0) - (P_\pm^{n,j,0})'(0) \right| \right) \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0.$$

We now consider indexes (n, j) such that $n_0 \leq |n| \leq N_0$ or $j_0 \leq j \leq J_0$, assuming $N_0 \geq n_0$ or $J_0 \geq j_0$. Let us recall that for such indexes, (3.169) holds

for all $0 \leq \mu < 1$, which means (3.166) and (3.168) hold for any $z \leq 0$. Then using the same arguments, we have that (3.174) holds where (n_0, j_0, z_0) are replaced by $(N_0, J_0, 0)$, and thus $P_{\pm}^{n,j,\mu}$ satisfies (3.160).

We are now ready to prove (3.161). We first consider fixed indexes $|n| \leq n_0$ and $j \leq j_0$. Then one can readily check that

$$\sup_{|n| \leq n_0, j \leq j_0} |a_{n,j,\mu}^{\pm} - a_{n,j,0}^{\pm}| \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0.$$

Since (3.160) holds with $(N_0, J_0) = (n_0, j_0)$, we deduce from (3.173) that

$$\sup_{|n| \leq n_0, j \leq j_0} \left| W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,\mu} - W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,0} \right| \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0,$$

where we denoted $W_{\tilde{\varphi}} = W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,\mu}$. We have $W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,0} \neq 0$ for all n, j , since it is the Wronskian of (φ_-, φ_+) when $\mu = 0$. Therefore there exists $m > 0$ such that $\inf_{|n| \leq n_0, j \leq j_0} |W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,0}| \geq m$. Thus taking $\tilde{\mu}_{max} > 0$ small enough, we obtain for any $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$

$$\inf_{|n| \leq n_0, j \leq j_0} \left| W_{\tilde{\varphi}}^{n,j,\mu} \right| \geq \frac{m}{2}.$$

Combining this with (3.162), we obtain (3.161) with $W_{min} := \min(1, \frac{m}{2})$.

Finally, let us prove (3.163). Let us consider indexes (n, j) such that $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$. Then $|P_+(0)| \geq \frac{1}{2}$ from (3.158). Set $\rho = (4\tilde{R}_{max})^{-1} > 0$. Then by the mean value inequality we have for all $\mu \in [0, 1)$

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^0 |\varphi_+(z)|^2 dz &\geq \int_{-\rho}^0 |P_+(z)|^2 e^{2\operatorname{Re} a^+ z} dz \\ &\geq \left(\frac{1}{2} - \tilde{R}_{max} \rho \right)^2 \int_{-\rho}^0 e^{2\operatorname{Re} a^+ z} dz \\ &\geq \frac{\rho}{16} e^{-2\operatorname{Re} a^+ \rho}. \end{aligned}$$

Let us now assume that $|n| \leq n_0$ and $j \leq j_0$. Then from (3.172) we have $|P_+(z_0)| \geq \frac{1}{2}$, with $z_0 \leq 0$ independent of n, j, μ , see (3.171). Redoing the same calculations with $\int_{-\rho}^0$ being replaced by $\int_{z_0-\rho}^{z_0}$, we obtain

$$\int_{-\infty}^0 |\varphi_+(z)|^2 dz \geq \frac{\rho}{16} e^{2\operatorname{Re} a^+ (z_0 - \rho)}.$$

Combining those estimates, we obtain (3.163).

As for the construction of solutions (ψ_-, ψ_+) on \mathbb{R}_+ , the procedure is similar and leads to the construction of a system of fundamental solutions (ψ_-, ψ_+) of (3.104) on \mathbb{R}_+ such that (3.156)–(3.162) hold. Let us however underline a key difference : there may happen that $\operatorname{Re} b^+ \leq 0$ since (3.110) holds. Despite that, $r := 2b^+ + 2in\sigma + c_0 = b^+ - b^-$ still satisfies $\operatorname{Re} r > 0$ from (3.111). If however $(n, j, c_0) = (0, 0, c^*)$, then $r = 0$ and the above proof does not work, which is why we excluded the case $n = j = 0$. \square

We are now in the position to prove Lemma 3.20 concerning a fundamental system of solutions to (3.104) on \mathbb{R} .

Proof of Lemma 3.20. In the context of this proof, we always assume $(n, j) \neq (0, 0)$, and for the sake of readability, we denote $a_{n,j,\mu}^\pm = a^\pm$, $b_{n,j,\mu}^\pm = b^\pm$. From Lemma 3.33, for all n, j and $0 \leq \mu < 1$, we are equipped with the functions

$$\tilde{\varphi}_\pm(z) = \tilde{P}_\pm(z)e^{a^\pm z}, \quad \tilde{\psi}_\pm(z) = \tilde{Q}_\pm(z)e^{b^\pm z},$$

that we extend to \mathbb{R} by solving the Cauchy problem associated to (3.104). Let us fix n, j and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$, where $\tilde{\mu}_{max}$ is obtained from Lemma 3.33. Let us first assume that (n, j, μ) are such that $\tilde{\varphi}_+, \tilde{\psi}_-$ are linearly independent. Then we set $(\varphi_-, \varphi_+) := (\tilde{\psi}_-, \tilde{\varphi}_+)$, which is indeed a fundamental system of solutions. In particular, there exist $c_- \in \mathbb{C}$ and $c_+ \in \mathbb{C} \setminus \{0\}$ such that for any $z \geq 0$, there holds

$$\varphi_+(z) = c_- \tilde{\psi}_-(z) + c_+ \tilde{\varphi}_+(z) = c_- \tilde{Q}_-(z)e^{b^- z} + c_+ \tilde{Q}_+(z)e^{b^+ z}.$$

Setting

$$P_+(z) = \tilde{P}_+(z), \quad Q_+(z) = c_- \tilde{Q}_-(z)e^{(b^- - b^+)z} + c_+ \tilde{Q}_+(z), \quad (3.175)$$

yields that φ_+ satisfies (3.117) with $P_+ \in C_b^2(\mathbb{R}_-)$ and $Q_+ \in C_b^2(\mathbb{R}_+)$, thanks to (3.111) and (3.155)–(3.156). Also, since $c_+ \neq 0$, we have $\liminf_{z \rightarrow +\infty} |Q_+(z)| \geq |c_+| \liminf_{z \rightarrow +\infty} |\tilde{Q}_+(z)| > 0$ from (3.156). We can prove in the same way that φ_- satisfies (3.117) with P_-, Q_- belonging to $C_b^2(\mathbb{R}_-), C_b^2(\mathbb{R}_+)$ respectively, and $\liminf_{z \rightarrow -\infty} |P_-(z)| > 0$.

Next, we claim that $\tilde{\varphi}_+, \tilde{\psi}_-$ are never collinear. Let us assume by contradiction that there exist $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$ such that $\tilde{\varphi}_+, \tilde{\psi}_-$ are collinear. Then adapting the above proof yields that $(\psi_\infty, \psi_0) := (\tilde{\varphi}_-, \tilde{\varphi}_+)$ is a fundamental system of solutions of (3.104) such that

$$\psi_\infty(z) = \begin{cases} P_-(z)e^{a^- z} & z \leq 0, \\ Q_+(z)e^{b^+ z} & z \geq 0, \end{cases} \quad \psi_0(z) = \begin{cases} P_+(z)e^{a^+ z} & z \leq 0, \\ Q_-(z)e^{b^- z} & z \geq 0, \end{cases} \quad (3.176)$$

with $P_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_-), Q_\pm \in C_b^2(\mathbb{R}_+)$, and

$$\liminf_{z \rightarrow -\infty} |P_-(z)| > 0, \quad \liminf_{z \rightarrow +\infty} |Q_+(z)| > 0.$$

Next, set $0 < \delta < 1$, and let $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ be the operator defined by (3.188), with $\rho = \frac{c_0}{2}$. We shall prove that $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ is surjective. For any $f \in C_\rho^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, using the variation of the constant, we set

$$v(z) := \psi_\infty(z) \int_{-\infty}^z \frac{1}{W(\omega)} \psi_0(\omega) f(\omega) d\omega - \psi_0(z) \int_0^z \frac{1}{W(\omega)} \psi_\infty(\omega) f(\omega) d\omega,$$

with the Wronskian $W(\omega) := [\psi'_\infty \psi_0 - \psi'_0 \psi_\infty](\omega) \neq 0$. By construction, $v \in C^2(\mathbb{R}, \mathbb{C})$ and satisfies $\mathcal{E}_{n,j,\mu}[v] = f$. Thus to conclude, it suffices to prove that $v \in C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, or equivalently that $\bar{v}(z) := v(z)e^{\rho z} \in C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Firstly, we clearly have $\bar{v} \in C^2(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Also, notice that since (ψ_∞, ψ_0) solve (3.104), there holds

$$W(\omega) = W(0)e^{-(c_0+2in\sigma)\omega} = W(0)e^{(a^+ + a^-)\omega} = W(0)e^{(b^+ + b^-)\omega}.$$

Let us prove that $\bar{v} \in C_b^2(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Setting $\bar{f} := fe^{\rho z} \in C^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, for any $z \leq 0$, there holds

$$\begin{aligned} |\bar{v}(z)| &\leq \left| P_-(z)e^{(a^-+\rho)z} \int_{-\infty}^z \frac{P_+(\omega)}{W(0)} e^{-(a^-+\rho)\omega} \bar{f}(\omega) d\omega \right| \\ &\quad + \left| P_+(z)e^{(a^++\rho)z} \int_z^0 \frac{P_-(\omega)}{W(0)} e^{-(a^++\rho)\omega} \bar{f}(\omega) d\omega \right| \\ &\leq \frac{1}{|W(0)|} \|P_-\|_\infty \|P_+\|_\infty \|\bar{f}\|_\infty \left(e^{(\operatorname{Re} a^- + \rho)z} \int_{-\infty}^z e^{-(\operatorname{Re} a^- + \rho)\omega} d\omega \right. \\ &\quad \left. + e^{(\operatorname{Re} a^+ + \rho)z} \int_z^0 e^{-(\operatorname{Re} a^+ + \rho)\omega} d\omega \right) \\ &\leq \frac{1}{|W(0)|} \|P_-\|_\infty \|P_+\|_\infty \|\bar{f}\|_\infty \left(-\frac{1}{\operatorname{Re} a^- + \rho} + \frac{1 - e^{(\operatorname{Re} a^+ + \rho)z}}{\operatorname{Re} a^+ + \rho} \right) \\ &\leq \frac{1}{|W(0)|} \|P_-\|_\infty \|P_+\|_\infty \|\bar{f}\|_\infty \left(-\frac{1}{\operatorname{Re} a^- + \rho} + \frac{1}{\operatorname{Re} a^+ + \rho} \right), \end{aligned}$$

where the last two lines of calculation are valid since $\operatorname{Re} a^\pm + \rho = \pm \frac{1}{2} \operatorname{Re}(a^+ - a^-)$ and (3.111) holds. Therefore \bar{v} is uniformly bounded on \mathbb{R}_- , and similarly on \mathbb{R}_+ . Next, because

$$\bar{v}'(z) = \psi'_\infty(z) \int_{-\infty}^z \frac{1}{W(\omega)} \psi_0(\omega) f(\omega) d\omega - \psi'_0(z) \int_0^z \frac{1}{W(\omega)} \psi_\infty(\omega) f(\omega) d\omega,$$

and $P_\pm, Q_\pm \in C_b^1(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, we prove in the same way that $\bar{v} \in C_b^1(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Finally, plugging $v = \bar{v}e^{-\rho z}$ into $\mathcal{E}_{n,j,\mu}[v] = f$, we deduce that

$$\begin{aligned} \bar{\mathcal{E}}_{n,j,\mu}[\bar{v}] &:= \bar{v}'' + 2in\sigma\bar{v}' + \left[-\frac{c_0^2}{4} - (\lambda_j - (1 + \delta_{0j})\lambda_0 U(z) + (1 + \mu)n^2\sigma^2) \right] \bar{v} \\ &= \bar{f}. \end{aligned}$$

Therefore $\bar{v} \in C_b^2(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, and since $\bar{f} \in C^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, we deduce immediately that $\bar{v} \in C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$, so that $v \in C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Therefore $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ is surjective. From Lemma 3.35 in Appendix 3.7.2, this operator is also Fredholm of index zero, and is thus injective. We shall obtain a contradiction by showing that $\psi_0 \in \ker \mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$. First, setting $\bar{\psi}_0(z) := \psi_0(z)e^{\rho z}$, we have $\bar{\psi}_0 \in C_b^2(\mathbb{R}, \mathbb{C})$ from (3.176). Then, since $\bar{\mathcal{E}}_{n,j,\mu}[\bar{\psi}_0] = 0$, we also have $\bar{\psi}_0 \in C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$. Therefore $\psi_0 \in C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})$ satisfies $\mathcal{E}_{n,j,\mu}[\psi_0] = 0$, which means $\psi_0 \in \ker \mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$. Consequently our assumption that $\tilde{\varphi}_+, \tilde{\psi}_-$ are collinear is absurd. Therefore for all $(n, j) \neq (0, 0)$ and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$, the functions (φ_-, φ_+) defined by (3.117) form a fundamental system of solutions of (3.104).

Let us prove that P_\pm, Q_\pm satisfy (3.118). We shall only prove it for P_+, Q_+ , the equivalent for P_-, Q_- being similar. Since $P_+ = \tilde{P}_+$ satisfies (3.157), P_+ satisfies (3.118) if $R_{max} \geq \tilde{R}_{max}$. As for Q_+ , we first need upper bounds on c_\pm . Since φ_+, φ'_+ are continuous at $z = 0$, we obtain from (3.117) and (3.175), the

following linear system in (c_-, c_+)

$$\begin{cases} c_- \tilde{Q}_-(0) + c_+ \tilde{Q}_+(0) & = \tilde{P}_+(0), \\ c_- \left(\tilde{Q}'_-(0) + b^- \tilde{Q}_-(0) \right) + c_+ \left(\tilde{Q}'_+(0) + b^+ \tilde{Q}_+(0) \right) & = \tilde{P}'_+(0) + a^+ \tilde{P}_+(0). \end{cases} \quad (3.177)$$

Let us recall that we denoted $W_{\tilde{\psi}}$ the Wronskian in $z = 0$ of the family $(\tilde{\psi}_-, \tilde{\psi}_+)$, and there holds (3.161) since $\mu < \tilde{\mu}_{max}$. Therefore the system (3.177) admits a unique solution for all n, j and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$, given by

$$c_- = - \frac{\left(\tilde{Q}'_+(0) + b^+ \tilde{Q}_+(0) \right) \tilde{P}_+(0) - \left(\tilde{P}'_+(0) + a^+ \tilde{P}_+(0) \right) \tilde{Q}_+(0)}{W_{\tilde{\psi}}}, \quad (3.178)$$

$$c_+ = - \frac{\left(\tilde{P}'_+(0) + a^+ \tilde{P}_+(0) \right) \tilde{Q}_-(0) - \left(\tilde{Q}'_-(0) + b^- \tilde{Q}_-(0) \right) \tilde{P}_+(0)}{W_{\tilde{\psi}}}. \quad (3.179)$$

Let $n_0, j_0 > 0$ being given by Lemma 3.33 and fix n, j such that $|n| \geq n_0$ or $j \geq j_0$. Then we deduce from (3.116), (3.158)—(3.159) and (3.162) that

$$\begin{aligned} |c_-| &\leq \frac{\frac{3}{2}|b^+ - a^+| + 1}{\frac{1}{4}|b^+ - b^-| + 1} \leq \frac{6\bar{C} + 4}{|b^+ - b^-| + 4}, \\ |c_+| &\leq \frac{\frac{9}{4}|a^+ - b^-| + 3}{\frac{1}{4}|b^+ - b^-| + 1} \leq \frac{9(|b^+ - b^-| + \bar{C}) + 12}{|b^+ - b^-| + 4}. \end{aligned}$$

Thus there exists $C > 0$ such that for all n, j and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$,

$$|c_-| \leq \frac{C}{1 + |b^+ - b^-|}, \quad |c_+| \leq C, \quad \text{if } |n| \geq n_0 \text{ or } j \geq j_0. \quad (3.180)$$

This leads to, thanks to (3.157) and (3.175),

$$\|Q_+\|_{L^\infty(\mathbb{R}_+)} \leq 2C\tilde{R}_{max}, \quad \text{if } |n| \geq n_0 \text{ or } j \geq j_0, \quad (3.181)$$

$$\begin{aligned} \|Q'_+\|_{L^\infty(\mathbb{R}_+)} &\leq \frac{C \left(\tilde{R}_{max} + |b^+ - b^-| \tilde{R}_{max} \right)}{1 + |b^+ - b^-|} + C\tilde{R}_{max} \\ &\leq 2C\tilde{R}_{max}, \quad \text{if } |n| \geq n_0 \text{ or } j \geq j_0, \end{aligned} \quad (3.182)$$

so that Q_+ satisfies (3.118) for any such n, j . We now consider fixed indexes $|n| \leq n_0$ and $j \leq j_0$. It is clear that there exists $M > 0$ such that

$$\max(|b_{n,j,\mu}^\pm|, |a_{n,j,\mu}^\pm|) \leq M, \quad \forall |n| \leq n_0, \quad \forall j \leq j_0, \quad \forall 0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}.$$

Then combining this with (3.157) and (3.161), we have

$$|c_\pm| \leq \frac{2(M+1)\tilde{R}_{max}^2}{W_{min}} =: K,$$

so that we deduce

$$\|Q_+\|_{L^\infty(\mathbb{R}_+)} \leq 2K\tilde{R}_{max}, \quad \forall |n| \leq n_0, \quad \forall j \leq j_0. \quad (3.183)$$

$$\begin{aligned} \|Q'_+\|_{L^\infty(\mathbb{R}_+)} &\leq K \left(\tilde{R}_{max} + |b^+ - b^-| \tilde{R}_{max} \right) + K \tilde{R}_{max} \\ &\leq 2K(1+M) \tilde{R}_{max}, \quad \forall |n| \leq n_0, \forall j \leq j_0. \end{aligned} \quad (3.184)$$

Consequently, from (3.181)—(3.184), we obtain that Q_+ satisfies (3.118) for all n, j and $0 \leq \mu < \tilde{\mu}_{max}$.

Let us now prove that W_φ satisfies (3.120). Let us consider indexes n, j such that $|n| \geq N_0 \geq n_0$ or $j \geq J_0 \geq j_0$, where $N_0, J_0 > 0$ are large enough so that, thanks to (3.113), we have

$$|b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-| \geq \max(2\bar{C} + 24, 702(2R_{max}^2 + 1)), \quad \forall \mu \in [0, 1), \quad (3.185)$$

$$\frac{\frac{1}{12} |b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-| - \frac{3}{2}C}{|b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-| + 1} \geq \frac{1}{13}, \quad \forall \mu \in [0, 1). \quad (3.186)$$

Since $N_0 \geq n_0$ and $J_0 \geq j_0$, we also have thanks to (3.158)—(3.159)

$$|W_{\tilde{\psi}}| \leq \frac{3}{2} |b^+ - b^-| + 1 \leq \frac{3}{2} (1 + |b^+ - b^-|),$$

and thus, using (3.116), (3.158)—(3.159) and (3.179), we deduce

$$|c_+| \geq \frac{\frac{1}{4} |b^+ - b^-| - \frac{1}{4}\bar{C} - 3}{\frac{3}{2} (1 + |b^+ - b^-|)} \geq \frac{\frac{1}{12} |b^+ - b^-|}{1 + |b^+ - b^-|},$$

where we used (3.185) for the last inequality. Combining this lower bound with (3.158), (3.175) and (3.180), we have

$$|Q_+(0)| \geq |c_+| - \frac{3}{2} |c_-| \geq \frac{1}{13},$$

where we used (3.186) for the last inequality. Let us also recall that, by construction, we have $|Q_-(0)| = |\tilde{Q}_-(0)| \geq \frac{1}{2}$ from (3.158) and because $|n| \geq N_0 \geq n_0$. Combining that with (3.118), we obtain

$$\begin{aligned} W_\varphi &:= [(b^- - b^+)Q_-Q_+ + Q'_-Q_+ - Q'_+Q_-] (0) \quad (3.187) \\ |W_\varphi| &\geq \frac{1}{26} |b^+ - b^-| - 2R_{max}^2 \\ &\geq \frac{1}{27} |b^+ - b^-| + 1, \end{aligned}$$

since (3.185) holds. Thanks to (3.113), one can readily show that W_φ satisfies (3.120) with $C_W = \min(1, \frac{1}{27}C)^{-1}$.

Let us prove that $W_\varphi = W_\varphi^{n,j,\mu}$ satisfies (3.119) for indexes $|n| \leq N_0$ and $j \leq J_0$. From (3.187), since $Q_- = \tilde{Q}_-$ by construction, since Q_+ satisfies (3.175) with c_\pm given by (3.178)—(3.179), and because $W_{\tilde{\psi}}$ is given by (3.161), there exists a polynomial function \mathcal{P} such that for all n, j, μ , we have

$$\begin{aligned} W_\varphi^{n,j,\mu} &= \frac{1}{W_{\tilde{\psi}}^{n,j,\mu}} \mathcal{P} \left(\tilde{Q}_-(0), \tilde{Q}'_-(0), \tilde{Q}_+(0), \tilde{Q}'_+(0), \tilde{P}_+(0), \tilde{P}'_+(0), a^+, b^+, b^- \right) \\ &=: \frac{1}{W_{\tilde{\psi}}^{n,j,\mu}} \mathcal{P}^{n,j,\mu}. \end{aligned}$$

One can readily check that $|a_{n,j,\mu}^\pm - a_{n,j,0}^\pm|, |b_{n,j,\mu}^\pm - b_{n,j,0}^\pm| \rightarrow 0$ as $\mu \rightarrow 0$ uniformly in $|n| \leq N_0$ and $j \leq J_0$. Combining this with (3.160), we obtain

$$\sup_{|n| \leq N_0, j \leq J_0} |\mathcal{P}^{n,j,\mu} - \mathcal{P}^{n,j,0}| \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0.$$

Meanwhile, the same holds for $W_\psi^{n,j,\mu}$, as we showed in the proof of (3.161). Since (3.161) holds, we have

$$\sup_{|n| \leq N_0, j \leq J_0} |W_\varphi^{n,j,\mu} - W_\varphi^{n,j,0}| \xrightarrow{\mu \rightarrow 0} 0.$$

Also, there holds $W_\varphi^{n,j,0} \neq 0$ for all n, j since φ_-, φ_+ are linearly independent. Thus there exists $m > 0$ such that

$$\inf_{|n| \leq N_0, j \leq J_0} |W_\varphi^{n,j,0}| \geq m.$$

Therefore, and because N_0, J_0 are uniform in $\mu \in [0, 1)$ from (3.185)—(3.186), we deduce the existence of $0 < \mu_{max} \leq \tilde{\mu}_{max}$ such that for all $0 \leq \mu < \mu_{max}$ we have

$$\inf_{|n| \leq N_0, j \leq J_0} |W_\varphi^{n,j,\mu}| \geq \frac{m}{2}.$$

Combining this with (3.120), we see that (3.119) holds with $W_0 = \min(\frac{1}{C_W}, \frac{m}{2})$.

Finally, (3.121) simply follows from (3.163) since $\varphi_+ = \tilde{\varphi}_+$ by construction. The proof of Lemma 3.20 is thus complete. \square

3.7.2 Fredholm analysis

We recall below [137, Theorem 2.4, p. 366].

Theorem 3.34 (Fredholm property in $C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^d)$). *Fix $0 < \delta < 1$ and $d \in \mathbb{N}_+$. Consider the operator $L: C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^d) \rightarrow C^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^d)$ defined by*

$$Lu := \alpha(x)u'' + \beta(x)u' + \gamma(x)u,$$

where the coefficients $\alpha(x), \beta(x), \gamma(x)$ are smooth $d \times d$ matrices and there is $\alpha_0 > 0$ such that $\langle \alpha(x)\xi, \xi \rangle \geq \alpha_0|\xi|^2$ for any $\xi \in \mathbb{R}^d$. Assume that the coefficients $\alpha(x), \beta(x), \gamma(x)$ have finite limits as $x \rightarrow \pm\infty$, denoted respectively $\alpha_\pm, \beta_\pm, \gamma_\pm$. Finally, we define the limiting operators

$$L^\pm u = \alpha_\pm u'' + \beta_\pm u' + \gamma_\pm u,$$

and assume that

$$\forall \xi \in \mathbb{R}, \quad T^\pm(\xi) = -\alpha_\pm \xi^2 + \beta_\pm i\xi + \gamma_\pm \quad \text{is an invertible matrix.}$$

Then L is a Fredholm operator, and its index is given by $\text{ind } L = k_+ - k_-$, where

$$k_\pm := \text{Sp}(M^\pm) \cap \{z \in \mathbb{C} : \text{Re } z > 0\},$$

$$M^\pm := \begin{pmatrix} 0 & -I_d \\ \alpha_\pm^{-1}\gamma_\pm & \alpha_\pm^{-1}\beta_\pm \end{pmatrix} \in M_{2d \times 2d}(\mathbb{R}).$$

We now apply Theorem 3.34 to our case.

Lemma 3.35 (Fredholm property on weighted spaces). *Let $(n, j) \in \mathbb{Z} \times \mathbb{N}$ with $(n, j) \neq (0, 0)$, and $0 \leq \mu < 1$. Set $0 < \delta < 1$, $\rho := \frac{c_0}{2} > 0$ and*

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} : C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C}) &\rightarrow C_\rho^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C}) \\ u &\mapsto \mathcal{E}_{n,j,\mu}[u], \end{aligned} \quad (3.188)$$

where $\mathcal{E}_{n,j,\mu}[u]$ is given by (3.100), and for any $k \in \mathbb{N}$, we set

$$\begin{aligned} C_\rho^{k,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C}) &:= \left\{ f \in C^k(\mathbb{R}, \mathbb{C}) : \|f\|_{C_\rho^{k,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})} < \infty \right\}, \\ \|f\|_{C_\rho^{k,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})} &:= \|z \mapsto f(z)e^{\rho z}\|_{C^{k,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{C})}. \end{aligned}$$

Then $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ is Fredholm with index zero.

Proof. We cannot apply Theorem 3.34 to $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ because of the weighted space and the functions involved being complex. Thus we define successively the real counterpart of $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ by

$$\begin{aligned} L_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} : C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) &\rightarrow C_\rho^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) \\ u = (u_1, u_2) &\mapsto \begin{pmatrix} u_1'' + c_0 u_1' - 2n\sigma u_2' - C_{n,j,\mu}(z)u_1 \\ u_2'' + c_0 u_2' + 2n\sigma u_1' - C_{n,j,\mu}(z)u_2 \end{pmatrix}, \\ C_{n,j,\mu}(z) &:= (\lambda_j - (1 + \delta_{0j})\lambda_0 U(z) + (1 + \mu)n^2\sigma^2) \end{aligned}$$

as well as the operator $M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} : C_\rho^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) \rightarrow C_\rho^{0,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$ with

$$\begin{aligned} M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} u &= e^{\rho z} L_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} (u e^{-\rho z}) \\ &= \begin{pmatrix} u_1'' + [\rho^2 - \rho c_0 - C_{n,j,\mu}(z)] u_1 - 2n\sigma (u_2' - \rho u_2) \\ u_2'' + [\rho^2 - \rho c_0 - C_{n,j,\mu}(z)] u_2 + 2n\sigma (u_1' - \rho u_1) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

We may rewrite the above operator as

$$\begin{aligned} M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} u &= \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} u'' + \begin{pmatrix} 0 & -2n\sigma \\ 2n\sigma & 0 \end{pmatrix} u' + \begin{pmatrix} q(z) & 2n\sigma\rho \\ -2n\sigma\rho & q(z) \end{pmatrix} u \\ &=: I_2 u'' + \beta u' + \gamma(z)u, \end{aligned}$$

with, given that $\rho = \frac{c_0}{2}$,

$$q(z) := -\frac{c_0^2}{4} - C_{n,j,\mu}(z).$$

We also set

$$\begin{aligned} \gamma_\pm &= \lim_{z \rightarrow \pm\infty} \gamma(z) = \begin{pmatrix} q_\pm & n\sigma c_0 \\ -n\sigma c_0 & q_\pm \end{pmatrix}, \\ q_\pm &= \lim_{z \rightarrow \pm\infty} q(z) = -\frac{c_0^2}{4} - (\lambda_j + (1 + \mu)n^2\sigma^2) + \begin{cases} (1 + \delta_{0j})\lambda_0, & \text{if } q_\pm = q_-, \\ 0, & \text{if } q_\pm = q_+. \end{cases} \end{aligned}$$

Finally, we define

$$T_\rho^\pm : \xi \in \mathbb{R} \mapsto -\xi^2 I + i\xi\beta + \gamma_\pm \in M_{2 \times 2}(\mathbb{R}).$$

In order to apply Theorem 3.34, we have to check if $T_\rho^\pm(\xi)$ is invertible for any $\xi \in \mathbb{R}$. We compute

$$\begin{aligned} \det T_\rho^\pm(\xi) &= \begin{vmatrix} -\xi^2 + q_\pm & -2in\sigma\xi + 2n\sigma\rho \\ 2in\sigma\xi - 2n\sigma\rho & -\xi^2 + q_\pm \end{vmatrix} \\ &= (-\xi^2 + q_\pm)^2 + (2in\sigma\xi - 2n\sigma\rho)^2 \\ &= P_\mathbb{R}(\xi) - 8in^2\sigma^2\rho\xi, \end{aligned}$$

with $P_\mathbb{R}(\xi)$ a real polynomial function of ξ . Assume by contradiction that there exists $\xi \in \mathbb{R}$ such that $\det T_\rho^\pm(\xi) = 0$. Then necessarily $n\xi = 0$. Then n has to be zero, for otherwise we would have $\xi = 0$, while

$$\det T_\rho^\pm(0) = q_\pm^2 + (2n\sigma\rho)^2 > 0.$$

Therefore $n = 0$, but this would yield

$$\det T_\rho^\pm(\xi) = (-\xi^2 + q_\pm)^2.$$

However, since $(n, j) \neq (0, 0)$

$$q_+ = -\frac{c_0^2}{4} - \lambda_j < -\frac{1}{4}(c_0^2 + 4\lambda_0) \leq 0, \quad q_- = q_+ + \lambda_0 < q_+ \leq 0,$$

which means that if $n = 0$, we again have $\det T_\rho^\pm(\xi) \neq 0$ for any $\xi \in \mathbb{R}$, which contradicts our assumption. Consequently, $T_\rho^\pm(\xi)$ is invertible for any $\xi \in \mathbb{R}$.

Hence, from Theorem 3.34, we deduce that $L_{n,j,\mu}^\delta$ is Fredholm with

$$\text{ind } M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} = k^+ - k^-, \quad k^\pm = \text{Sp} M^\pm \cap \{z : \text{Re } z > 0\},$$

where

$$M^\pm := \begin{pmatrix} 0 & -I_2 \\ \gamma_\pm & \beta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -1 \\ q_\pm & n\sigma c_0 & 0 & -2n\sigma \\ -n\sigma c_0 & q_\pm & 2n\sigma & 0 \end{pmatrix}.$$

Let us first determine k^+ . We compute

$$\begin{aligned} \det(M^+ - XI_4) &= \begin{vmatrix} q_+ + X^2 & n\sigma c_0 + 2n\sigma X \\ -n\sigma c_0 - 2n\sigma X & q_+ + X^2 \end{vmatrix} \\ &= (q_+ + X^2)^2 + (n\sigma c_0 + 2n\sigma X)^2 \\ &= (X^2 + q_+ - in\sigma c_0 - 2in\sigma X)(X^2 + q_+ + in\sigma c_0 + 2in\sigma X), \end{aligned}$$

from which we deduce that the eigenvalues of M^+ are

$$X_\pm^1 = \frac{2in\sigma \pm \sqrt{(2in\sigma)^2 - 4(q_+ - in\sigma c_0)}}{2},$$

$$X_{\pm}^2 = \frac{-2in\sigma \pm \sqrt{(2in\sigma)^2 - 4(q_+ + in\sigma c_0)}}{2},$$

and thus

$$\begin{aligned} \operatorname{Re}(2X_{\pm}^1) &= \pm \operatorname{Re} \sqrt{-4n^2\sigma^2 - 4q_+ + 4in\sigma c_0} \\ &= \pm \operatorname{Re} \sqrt{c_0^2 + 4\lambda_j + 4in\sigma c_0 + 4\mu n^2\sigma^2} \\ &= \pm \operatorname{Re}(b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-). \end{aligned}$$

Notice that, since $(n, j) \neq (0, 0)$, we have $\operatorname{Re}(b_{n,j,\mu}^+ - b_{n,j,\mu}^-) > 0$, so that $\operatorname{Re} X_{\pm}^1 < 0 < \operatorname{Re} X_{\pm}^2$. Similar calculations yield

$$\operatorname{Re}(2X_{\pm}^2) = \pm \operatorname{Re} \sqrt{c_0^2 + 4\lambda_j - 4in\sigma c_0 + 4\mu n^2\sigma^2} = \pm \operatorname{Re}(b_{-n,j,\mu}^+ - b_{-n,j,\mu}^-),$$

therefore we also have $\operatorname{Re} X_{\pm}^2 < 0 < \operatorname{Re} X_{\pm}^1$. As a result $k^+ = 2$.

Let us now turn our attention to k^- . Similar calculations yield that the eigenvalues of M^- are

$$\begin{aligned} Y_{\pm}^1 &= \frac{2in\sigma \pm \sqrt{(2in\sigma)^2 - 4(q_- - in\sigma c_0)}}{2}, \\ Y_{\pm}^2 &= \frac{-2in\sigma \pm \sqrt{(2in\sigma)^2 - 4(q_- + in\sigma c_0)}}{2}, \end{aligned}$$

which yields

$$\begin{aligned} \operatorname{Re}(2Y_{\pm}^1) &= \pm \operatorname{Re} \sqrt{-4n^2\sigma^2 + 4in\sigma c_0 - 4q_-} \\ &= \pm \operatorname{Re} \sqrt{c_0^2 + 4in\sigma c_0 + 4\lambda_j + 4\mu n^2\sigma^2 - 4(1 + \delta_{0j})\lambda_0} \\ &= \pm \operatorname{Re}(a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-). \end{aligned}$$

Notice that $\operatorname{Re}(a_{n,j,\mu}^+ - a_{n,j,\mu}^-) > 0$, so that $\operatorname{Re} Y_{\pm}^1 < 0 < \operatorname{Re} Y_{\pm}^2$, and similarly $\operatorname{Re} Y_{\pm}^2 < 0 < \operatorname{Re} Y_{\pm}^1$. Hence, $k^- = 2$, which means $\operatorname{ind} M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} = 0$. Since the operator $S_{\rho}: u \in C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) \mapsto ue^{-\rho z} \in C_{\rho}^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$ is continuously invertible with $S_{\rho}^{-1}: u \in C_{\rho}^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2) \mapsto ue^{\rho z} \in C^{2,\delta}(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$, we have that $L_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} u = S_{\rho} M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} S_{\rho}^{-1} u$ shares the same Fredholm property and index as $M_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$. From there, we prove similarly that the operator $\mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho}$ defined by (3.188) is also Fredholm and satisfies $\operatorname{ind} \mathcal{L}_{n,j,\mu}^{\delta,\rho} = 0$. The proof is thus complete. \square

Chapitre 4

On the modelling of spatially heterogeneous nonlocal diffusion : deciding factors and preferential position of individuals

Abstract

We develop general heterogeneous nonlocal diffusion models and investigate their connection to local diffusion models by taking a singular limit of focusing kernels. We reveal the link between the two groups of diffusion equations which include both spatial heterogeneity and anisotropy. In particular, we introduce the notion of deciding factors which single out a nonlocal diffusion model and typically consist of the *total jump rate* and the *average jump length*. In this framework, we also discuss the dependence of the profile of the steady state solutions on these deciding factors, thus shedding light on the preferential position of individuals.

Key Words : nonlocal diffusion, heterogeneity, focusing kernels, deciding factors, shape of steady states.

4.1 Introduction

The purpose of this exploratory paper is to investigate the modelling of heterogeneous nonlocal diffusion and the connection with local diffusion. Starting from the most general nonlocal heterogeneous diffusion, we will see how to obtain a large class of local heterogeneous diffusion equations by taking a *focusing kernel limit*. This process sheds new light on the underlying dynamics of these models. In particular, the notion of *deciding factors*, and its implications on the shape of the steady state solutions, may help to find out whether a heterogeneous diffusion model is appropriate or not for a given application.

4.1.1 Homogeneous diffusion

Under a homogeneous environment, a local diffusion equation is often given by the classical heat equation

$$u_t = D\Delta u, \quad (4.1)$$

where the diffusivity $D > 0$ is constant. This diffusion equation is used in a wide range of applications from physics problems to ecology ones, where the homogeneous diffusion, $D\Delta u$, describes a random dispersal and $x \in \mathbb{R}^N$ the spatial position. Such a linear diffusion model can be recovered from a probabilistic individual based model. In the study of evolutionary biology, the linear diffusion also models the mutation process, where $x \in \mathbb{R}^N$ denotes a phenotypic trait (see [3, 79, 106, 108, 130, 132] among many other references). Remember that the diffusion equation (4.1) is for an environment where there is no advantageous direction (isotropic) nor location (homogeneous). In ecology, evolutionary biology, epidemiology, etc. the model usually comes with a nonlinear reaction term, which takes into account birth, death, competition, etc. Throughout this paper, we neglect the nonlinear population dynamics and focus on the role of diffusion.

When the spatial domain is the whole Euclidean space \mathbb{R}^N , the nonlocal counterpart of the heat equation (4.1) is

$$u_t = \int_{\mathbb{R}^N} K(x-y)u(t,y) dy - mu(t,x), \quad (4.2)$$

where $K : \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}^+$ is a nonnegative integrable kernel and the coefficient m is the total jump rate,

$$m = \int_{\mathbb{R}^N} K(z) dz > 0.$$

The way to recover the local equation (4.1) from the nonlocal one (4.2) through a *focusing kernel limit* is classical and will be made precise in Section 4.3. The integro-differential equation (4.2) is motivated by the long-range dispersal phenomenon meaning that an individual may “travel” long distance in a short time scale. Nonlocal diffusions are therefore very popular in population models for which long-distance dispersal events are relevant. The propagation of epidemics [112, 118] and dispersal of seeds [57] are such examples. Note that, in evolutionary biology, the mutation is also typically modeled in terms of integral operators [7, 45, 46, 80, 86, 106, 109]. In the following, we mainly refer to “spatial dispersal” but, obviously, our analysis also applies to “mutations”.

In the context of a spatial dispersal, the kernel $K(z)$ stands for the *jump rate* for an individual to move from x to $x+z$ or, equivalently, $K(x-y)$ is the jump rate from y to x . Hence, the constant m is the *total jump rate* from a given point $x \in \mathbb{R}^N$. In particular, the last term in (4.2) models the amount of species departing the position x . By integrating (4.2), one may check that the total population of the solution is preserved, i.e. $\int_{\mathbb{R}^N} u(t,x)dx$ is constant.

The central underlying assumption in the nonlocal diffusion model (4.2) is that the jump rate from x to $x+z$ is independent from the departure point x and the arrival one $x+z$. In most mathematical literature, the constant m is normalized to 1 which can be done without loss of generality and the function K is assumed to be radial (see [5, 13, 54, 67, 83] and references therein). As a result, the obtained nonlocal equation (4.2) is isotropic and homogeneous in space, as is (4.1).

4.1.2 Heterogeneous diffusion

However, the motility of biological species (in both local and nonlocal cases) depends on the environment, which is usually spatially heterogeneous. This spatial heterogeneity gives us a challenge to develop diffusion models that take into account the spatial heterogeneity properly in local and nonlocal equations. One of our goals is to address both issues jointly and to draw new connections between those models.

To give the motivation, let us first illustrate the challenge in modelling heterogeneous diffusion starting with a local diffusion case. A naive approach would be to simply replace the diffusivity D in (4.1) by a real-valued function $D(x)$ and obtain “ $u_t = D(x)\Delta u$ ”. However, the resulting evolution equation does not satisfy the mass conservation property (even under the zero-flux boundary condition) and one should instead consider a diffusion model in a *divergence form* for the motion of biological organisms.

On the other hand, there are infinitely many choices of diffusion equations in a divergence form when the diffusivity D is not constant, which can be written

$$u_t = \nabla \cdot (D(x)^q \nabla (D(x)^{1-q} u)), \quad q \in \mathbb{R}. \quad (4.3)$$

Obviously, when the diffusivity coefficient D is constant, these diffusion laws are all equivalent to the heat equation (4.1). In a heterogeneous case, they lead to different solutions. Furthermore, if D is not smooth enough, the “classical weak solution” is not defined and a different approach, depending on the choice of the diffusion law, is required.

Many well-known diffusion equations are written in the form of (4.3). First, one recovers the so-called Fick’s diffusion law [76] when $q = 1$:

$$u_t = \nabla \cdot (D(x) \nabla u), \quad (\text{Fick's law}).$$

This is a case without an advection phenomenon and constants are steady states. When $q = 0$, the equation is written as

$$u_t = \Delta(D(x)u). \quad (\text{Chapman's law})$$

Chapman derived this diffusion law using the kinetic theory in [53] where his main purpose is to explain the thermal diffusion phenomenon. Before Chapman’s derivation, Wereide [142] derived a diffusion law that corresponds to the case with $q = \frac{1}{2}$,

$$u_t = \nabla \cdot (\sqrt{D(x)} \nabla (\sqrt{D(x)} u)), \quad (\text{Wereide's law})$$

using basic physical intuitive relations. The latter two equations are also respectively called Itô and Stratonovich type since they are satisfied by probability density functions of the corresponding stochastic interpretations of the Brownian motion. Unlike Fick’s law, the two contain drift phenomena and hence they may also be called Fokker-Planck equations.

The diffusion laws in (4.3) satisfy the mass conservation property, and it is not obvious to see which one is the right diffusion law among all possibilities. The related question of whether heterogeneous dispersal is advantageous to a species has been addressed from the evolutionary point of view in several works [18, 50, 51]. Recently, two of the authors of the present work derived heterogeneous diffusion equations from reversible kinetic systems and compared

the properties of diffusion laws using a thought experiment [105]. In particular, they obtained Wereide's diffusion law as a special case. In this paper we see that the same questions and issues exist and need to be addressed for the spatially heterogeneous nonlocal diffusion case. In this process we hope to obtain new insights on the long standing issue of heterogeneous diffusion (see, e.g., [121] and the references therein).

4.1.3 Organization of the paper

In Section 4.2, we propose a general model for nonlocal heterogeneous diffusion, introducing in particular the notion of *deciding factors*, from which a wide range of nonlocal heterogeneous diffusion laws can be derived. Next, in Section 4.3, we draw a connection between the nonlocal and the local diffusion cases by a singular limit argument. This provides some new interpretation for equation (4.3). However, as was pointed out by two of the present authors in an earlier work [105], the diffusivity function $D(x)$ may not be sufficient to describe heterogeneous diffusion accurately, because it does not fully cover velocity jump processes given by kinetic equations. In subsection 4.3.3, we make a related observation that the nonlocal diffusion equation, or position jump process, also leads to a range of local equations wider than (4.3). In Section 4.4, in order to answer the question "Where are the individuals?", we investigate steady states solutions (through both rigorous computations and numerical simulations) of the equations with heterogeneous nonlocal diffusion. This in particular reveals the role of deciding factors on the repartition of individuals, and may guide the use of these models in the applications. Finally, in Section 4.5, we briefly summarize our main contributions and present some perspectives.

4.2 Heterogeneous nonlocal diffusion equations

In a nonlocal ecological diffusion model, it is assumed that individuals have the ability to jump from one position to another at any given time. In particular, we occasionally refer to the corresponding equation as the (position) jump process in order to distinguish it from kinetic equations which take integro-differential terms of velocity jumps. As mentioned earlier, a commonly used jump process is the homogeneous case (4.2), where the jump rate depends only on the distance between two points.

However, if the environment is heterogeneous, the jump rate may depend on the departing point or arrival one. We may denote the jump rate by

$$J(x, y) : \text{the jump rate from } x \text{ to } y.$$

Let us emphasize again that this jump rate depends not only on the distance between the two points, but also on the direction of the jump. Thus the spatial heterogeneity of the environment along the way is counted by considering the distance *and* direction. This leads to a general nonlocal heterogeneous equation

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} J(y, x)u(t, y) dy - \int_{\mathbb{R}^N} J(x, y)u(t, x) dy. \quad (4.4)$$

Here, the first integral term stands for individuals arriving at x from all possible positions, whereas the second one accounts for individuals leaving from the

position x . We refer to [102] for its derivation from a discrete model in space and time. Notice that, provided that J is integrable with respect to each variable, the above equation is well-posed and satisfies the mass conservation property (at least formally) by Fubini's theorem.

Observe that (4.4) is recast

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} J(y, x)u(t, y) dy - m(x)u(t, x),$$

where

$$m(x) := \int_{\mathbb{R}^N} J(x, y)dy \quad (4.5)$$

stands for the total jump rate from position x . For later use, we also define

$$J_1(x) := \int_{\mathbb{R}^N} \|y - x\|J(x, y)dy \quad (4.6)$$

the absolute first moment at position x . In other words, $J_1(x)$ stands for the average jump length among individuals jumping from the position x . Both the total jump rate and the average jump length are natural quantities which may be impacted by spatial heterogeneity.

Obviously, equation (4.4) turns into the homogeneous nonlocal diffusion equation (4.2) by selecting $J(y, x) = K(x - y)$ and defining $m := \int_{\mathbb{R}^N} K(z)dz$. Yet our purpose is now to find practical ways to take into account the spatial heterogeneity and anisotropy in the choice of the jump rate function J . We will see that it is advantageous to specify J by distinguishing the effects of heterogeneity on the distance and on the direction of jumps.

4.2.1 A few illuminating examples

Before we introduce general ways to handle heterogeneity, we start with some revealing examples. First, in the context of evolutionary biology, let us mention the work [87] which considers a mathematical model for the fitness distribution in an asexual population under mutation and selection. Due to the presence of a phenotype optimum, the distribution of mutation effects on fitness depends on the parent's fitness (corresponding to x). Hence the authors need to consider "context-dependent" mutation kernels, corresponding in our setting to the case where

$$J(x, y) = K(x; y - x). \quad (4.7)$$

In other words a dispersal kernel $K(x; \cdot)$ has been assigned to each point x in the spatial domain, accounting for heterogeneity. In this above form, $J(x, y)$ is the jump rate from x to y , and therefore the heterogeneity factor is considered at the *departure point*. This case arises from an Itô interpretation of a stochastic Poisson jump process, and therefore by analogy with the local diffusion we may call it nonlocal Itô type diffusion.

To make the above form more meaningful, one may further specify the kernel function K , for instance by letting

$$K(x; y - x) = m(x)\tilde{K}(y - x), \quad (4.8)$$

or

$$K(x; y - x) = \frac{1}{g(x)^N}\tilde{K}\left(\frac{y - x}{g(x)}\right), \quad (4.9)$$

where in either cases \tilde{K} denotes a probability density, which we may rescale without loss of generality so that its absolute first moment

$$\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| \tilde{K}(z) dz = 1.$$

In the former case, the x -dependence appears only in the factor $m(x)$ which as outlined before stands for the total jump rate from the position x . In the latter case, one may compute that the total jump rate from x is constant equal to 1, while the average jump length (or absolute first moment at position x) is $g(x)$ and now accounts for the heterogeneity. Both of these forms provide a tractable way to include heterogeneity in the model.

However, depending on the context, one may want to consider a symmetrical situation where the jump rate from x to y is the same as the jump rate from x to y . The reasoning behind that may be that the jump rate of individuals may only depend on the path of the displacement, and not necessarily on heterogeneous conditions at the departure point. The above examples are ill-suited for such a situation, and leads us to instead consider the form

$$J(x, y) = K\left(\frac{x+y}{2}; y-x\right). \quad (4.10)$$

The symmetry of $J(x, y)$ can then be reformulated as the evenness of the kernel $K(p; \cdot)$, for any $p \in \mathbb{R}^N$. Here $p = \frac{x+y}{2}$ stands for the point where heterogeneity dependence is involved : in this framework, heterogeneity is taken at the *middle point of the jump*.

The common trait to the above two forms (4.7) and (4.10) is that we assign a kernel to each position in the space domain. Then the heterogeneity corresponding to the path (x, y) is determined by environmental conditions at a single point p , which is then called a *deciding factor*. Extrapolating on the above examples, we are led to pick

$$p = \alpha x + \beta y,$$

with $\alpha + \beta = 1$, in other words as a barycenter of the departure and arrival points. When $\alpha = 1$, we find the nonlocal Itô type diffusion where the influential environmental conditions are those at the starting point x . Let us notice that this particular case has been considered in [60–63]. When $\alpha = \frac{1}{2}$ we recover the symmetrical case when the jump rates are the same from both x to y and y to x . A key input of this work is to allow any barycenter of the starting and arrival points to be a deciding factor. This will be discussed again in subsection 4.2.3.

Still, it turns out that a single deciding factor may not be enough to fully understand the diffusion process, and we provide one last example to illustrate this. Let us consider, in spatial dimension $N = 1$, the case

$$J(x, y) = \frac{1}{h(y)} \tilde{K}\left(\int_x^y \frac{1}{h(s)} ds\right), \quad (4.11)$$

where, as above, \tilde{K} is a probability density and h is positive. This nonlocal model arises from a Stratonovich (also referred to as Marcus [14]) integral of a Poisson jump process [20]. Another way to derive it is to check that the

heterogenous equation (4.4) with (4.11) reduces to the homogenous nonlocal diffusion model (4.2) by to the change of variables

$$x' = \int_0^x \frac{1}{h(s)} ds.$$

This is consistent with the property that the Stratonovich integral preserves the chain rule of standard calculus. From the biological point of view, this means that the heterogeneity distorts the distances, as in the jump rate the (Euclidean) distance between x and y is replaced by the integral from x to y of the inverse of the function h . This integral may be understood as a distance with respect to a so-called *food metric* [56].

Due to the integral term in (4.11), one cannot isolate a single deciding point and it is the *whole path* which determines the heterogeneity. This partly explains why, in the next subsection, we will introduce a general framework where a kernel is assigned not only to any point (though, as suggested by the above examples, it is sufficient in some situations) but to any possible path. Such generality also allows us to consider the case of two deciding factors, which is convenient to distinguish the effects of heterogeneity on the total jump rate and on the average jump length.

4.2.2 Assignment of a kernel to any possible path

In order to encompass all the above examples in a very general setting, our idea is the following : for any possible path, i.e. for any pair of points (x, y) , we *assign* a dispersal kernel $K(x, y; \cdot)$. Notice that the case $K(x, y; \cdot) = K(x, \cdot)$ corresponds to the situation in [87] mentioned above.

Precisely, we assume the form

$$J(x, y) = K(x, y; y - x),$$

where

$$K : (x, y; z) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N \mapsto K(x, y; z) \in \mathbb{R},$$

is a nonnegative function such that, for any $(x, y) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N$,

$$m(x, y) := \int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz \in (0, +\infty),$$

and

$$J_1(x, y) := \int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(x, y; z) dz \in (0, +\infty).$$

Notice that, in particular, to any pair of points (x, y) there “corresponds” a nonlocal equation of type (4.2), where $m(x, y)$ and $K(x, y; \cdot)$ are respectively the total jump rate and the dispersal kernel. Such a “fictive” equation could be interpreted as the diffusion law in a homogeneous medium where environmental conditions are everywhere the same as they are perceived by individuals jumping from x to y . In the sequel, even if “possibly fictive”, we denote $m(x, y)$ the total jump rate and $J_1(x, y)$ the absolute first moment, corresponding to the path (x, y) .

With the above choice of the jump rate J , the general equation (4.4) is recast

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} K(y, x; x - y) u(t, y) dy - \int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; y - x) u(t, x) dy. \quad (4.12)$$

To ensure that the right hand side of the above equation is “meaningful”, we will also always assume that there exists $\bar{K} \in L^1(\mathbb{R}^N)$ such that

$$\forall (x, y) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N, \quad K(x, y; \cdot) \leq \bar{K}.$$

Equations (4.4) and (4.12), together with the above assumptions, provide a general heterogeneous framework within which all the following sections will fit. Obviously, the latter equation (4.12) still includes the homogeneous equation : it naturally arises when we associate the same dispersal kernel to all paths, i.e. regardless of the departure and arrival points. It also includes (4.11), by letting

$$K(x, y; z) = \frac{1}{h(y)} \tilde{K} \left(z \int_0^1 \frac{1}{h(x + s(y-x))} ds \right),$$

provided that $0 < \inf_{\mathbb{R}^N} h \leq \sup_{\mathbb{R}^N} h < +\infty$.

In order to emphasize the role of the total jump rate and the absolute first moment, we point out that a natural generalization of example (4.8) consists in

$$K(x, y; z) = m(x, y) \tilde{K}(z), \quad (4.13)$$

where \tilde{K} is a probability density. In this case, the heterogeneity only appears in the total jump rate $m(x, y)$ but not in the actual jump distribution \tilde{K} .

Similarly, a natural generalization of example (4.9) consists in

$$K(x, y; z) = \frac{1}{g(x, y)^N} \tilde{K} \left(\frac{z}{g(x, y)} \right), \quad (4.14)$$

where \tilde{K} is a probability density, rescaled so that its absolute first moment

$$\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| \tilde{K}(z) dz = 1, \quad (4.15)$$

and the function $g : \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}$ has positive infimum and supremum. Moreover, the total jump rate

$$m(x, y) = \int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz = \int_{\mathbb{R}^N} \tilde{K}(z) dz$$

is actually spatially constant. However, the heterogeneity appears in the function $g(x, y)$, which is the (fictive) *relative absolute first moment* of the dispersal kernel $K(x, y; \cdot)$, see (4.17) below, and can be interpreted as a (fictive) *average jump length*.

Finally, we may combine (4.13) and (4.14) so that both the total jump rate and the average jump length are spatially heterogeneous. The heterogeneous dispersal kernel can then be written as

$$K(x, y; z) = \frac{m(x, y)}{g(x, y)^N} \tilde{K} \left(\frac{z}{g(x, y)} \right), \quad (4.16)$$

where \tilde{K} is a probability density, rescaled so that its absolute first moment is equal to one. The relative absolute first moment of the dispersal kernel $K(x, y; \cdot)$ is defined by

$$\frac{\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(x, y; z) dz}{\int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz} \quad (4.17)$$

and is $g(x, y)$ when assuming form (4.16).

4.2.3 The notion of deciding factors

In Section 4.3, we will compute the singular limits of (4.12) with focusing kernels to recover a wide range of local diffusion equations, including, but not limited to, (4.3). The point of such focusing kernels is that the average jump length goes to 0 as a singular limit parameter $\varepsilon > 0$ tends to 0. In this context, it turns out that it is mainly sufficient that the distribution kernel depends on a finite number of points. For instance, in the above example (4.16), one may assume that

$$\begin{aligned} g(x, y) &= \tilde{g}(\alpha x + \beta y), \\ m(x, y) &= \tilde{m}(\alpha' x + \beta' y), \end{aligned}$$

where $\alpha + \beta = \alpha' + \beta' = 1$, so that

$$J(x, y) = \frac{\tilde{m}(\alpha' x + \beta' y)}{(\tilde{g}(\alpha x + \beta y))^N} \tilde{K} \left(\frac{y - x}{\tilde{g}(\alpha x + \beta y)} \right).$$

This means that the total jump rate m of the dispersal kernel corresponding to the path (x, y) is determined by environmental conditions at the single point $\alpha' x + \beta' y$, which as outlined before we then call a *deciding factor*. On the other hand, the relative absolute first moment of the dispersal kernel corresponding to the path (x, y) , which is also the average jump length $g(x, y)$, is determined by environmental conditions at the (possibly) distinct deciding factor $\alpha x + \beta y$. It is left to decide how to choose those two points, and to observe the consequences in the singular limit depending on that choice. For instance, one may pick $\alpha = 1$ and $\beta = 0$, so that the average jump length $g(x, y)$ is decided at the departure point x , while $\alpha' = \beta' = \frac{1}{2}$, which means that the total jump rate $m(x, y)$ is decided by the middle point $\frac{x+y}{2}$. We believe that this interpretation, together with the connection between local and nonlocal diffusion which we next establish, provide a new perspective on the understanding of heterogeneous diffusion.

4.3 Singular limits : from nonlocal to local diffusion

In this section, we show how to obtain a large class of local diffusion laws from heterogeneous jump processes of the type (4.12). Recall that, in the homogeneous case, one can recover the heat equation (4.1) as the *focusing kernel limit* of the integro-differential (4.2). Precisely, assuming that K has a finite second moment the following holds : as $\varepsilon \rightarrow 0$, the solution u_ε of (4.2), with the kernel $K(x)$ replaced by the focused kernel

$$K_\varepsilon(x) := \frac{1}{\varepsilon^{N+2}} K \left(\frac{x}{\varepsilon} \right),$$

tends (in a sense we do not precise in this exploratory paper) to the solution of (4.1) with D depending on the second moment of K , starting with the same initial datum. This can be understood from a simple formal Taylor expansion that we will indicate below in a much more general setting. Hence, in some situations, nonlocal dispersal operators can be approximated by the local diffusion

operator. This fact was long known : for instance, in evolutionary biology models, we refer to [106] and [47, Chapter VI, subsection 6.4]. For a rigorous proof, one can use the explicit writing of the solution of (4.2) in the Fourier variable, see [13, Theorem 1.24].

As far as the singular limit of heterogeneous nonlocal diffusion equations is concerned, we refer to the recent works [115, 116, 135] for some particular cases that all fall into our general framework below. Let us also notice the preprint [71] which starts from a local/nonlocal heterogeneous model.

In view of the very general framework outlined in Section 4.2, hereafter we will use the focusing kernels

$$K_\varepsilon(x, y; z) := \frac{1}{\varepsilon^{N+2}} K\left(x, y; \frac{z}{\varepsilon}\right).$$

Thanks to the “additional” variable z (ultimately replaced by $y - x$ in the diffusion equation), the above form drives the average jump length to 0 as $\varepsilon \rightarrow 0$, while preserving the scale of the heterogeneity in the singular limit.

4.3.1 The diffusivity matrix

The limiting local equation will involve the following notion of diffusivity.

Definition 4.1 (The diffusivity matrix). *Let a dispersal kernel $K(x, y; z)$ as in Section 4.2. For all $p \in \mathbb{R}^N$, we define a diffusivity matrix by*

$$\mathbb{D}(p) := \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} z \otimes z K(p, p; z) dz. \quad (4.18)$$

Alternatively, the matrix $\mathbb{D}(p) = (d_{ij}(p))_{1 \leq i, j \leq n}$ can be written component-wise as

$$d_{ij}(p) = \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} z_i z_j K(p, p; z) dz. \quad (4.19)$$

Notice that in the integral terms of the above definition, we only need to evaluate $K(p, p'; z)$ at $p = p'$. The reason is that the local equation arises in the limit of focusing kernels where the average jump length goes to 0, hence the departure and arrival point eventually coincide. There is however no mathematical obstacle to extend the above diffusivity matrix to the case where $p \neq p'$. Notice also that it is implicitly assumed that the kernel K is such that $d_{ij}(p) \in \mathbb{R}$ for any $p \in \mathbb{R}^N$.

In order to illustrate this notion, let us consider the aforementioned example (4.16), namely

$$K(x, y; z) = \frac{m(x, y)}{g(x, y)^N} \tilde{K}\left(\frac{z}{g(x, y)}\right),$$

for which the diffusivity matrix is straightforwardly computed as

$$\mathbb{D}(p) := m(p, p)g(p, p)^2 \tilde{\mathbb{D}}.$$

Here, $\tilde{\mathbb{D}}$ is the constant diffusivity matrix associated with the homogeneous dispersal kernel \tilde{K} , while the total jump rate m and the average jump length g account for the environment’s heterogeneities. Unsurprisingly, the diffusivity depends monotonically on both the total jump rate and the average jump length.

4.3.2 The case of a single deciding factor

As outlined at the end of Section 4.2, we consider the nonlocal heterogeneous model (4.12) with

$$K(x, y; \cdot) = \tilde{K}(\alpha x + \beta y; \cdot),$$

where

$$\alpha + \beta = 1.$$

In other words, the nonlocal dispersal kernel associated with a path (x, y) is determined by the single point $\alpha x + \beta y$. We immediately drop the tilde for convenience and rewrite (4.12) as

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} K(\alpha y + \beta x; x - y) u(t, y) dy - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^N} K(\alpha x + \beta y; y - x) dy. \quad (4.20)$$

We point out that, when $\alpha = 0$ and $\beta = 1$, the kernel is chosen from the arrival point and the equation is recast

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} K(x; x - y) u(t, y) dy - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^N} K(y; y - x) dy.$$

When $\alpha = 1$ and $\beta = 0$, the kernel is chosen from the departing point and the equation is recast

$$u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} K(y; x - y) u(t, y) dy - u(t, x) m(x),$$

where as before m denotes the integral of K with respect to its last variable. When $\alpha \notin \{0, 1\}$ the dispersal kernel is selected by a nontrivial linear combination of the departure and the arrival points. If we integrate (4.20) over $x \in \mathbb{R}^N$ and use Fubini's theorem, we obtain as explained earlier the mass conservation property :

$$\frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^N} u(t, x) dx = 0.$$

Here we implicitly assumed the framework introduced in Section 4.2 : the function $K(p; \cdot)$ is nonnegative and bounded by some $\bar{K} \in L^1(\mathbb{R}^N)$ uniformly with respect to $p \in \mathbb{R}^N$.

Moreover, we make the additional assumption that K is symmetric with respect to its last variable, i.e.

$$\forall (p, z) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N, \quad K(p; -z) = K(p; z). \quad (4.21)$$

We also assume that K is “sufficiently smooth” in the p -variable, and that its derivatives with respect to the p -variable are “sufficiently z -integrable” (typically quadratic weights have to be supported). These assumptions play an important role in the singular limit argument, as will be clear from the terms appearing in the computations below.

Let us point out that a typical example of such dispersal kernels is

$$K(p; z) = m(p) \tilde{K}(z),$$

where \tilde{K} is a symmetric probability density, and thus only the mass $m(p)$ of the dispersal kernel depends on position p . One may also assume that the relative

absolute first moment, or average jump length, is spatially heterogeneous by considering

$$K(p; z) = \frac{m(p)}{g(p)^N} \tilde{K}\left(\frac{z}{g(p)}\right).$$

We now formally derive local diffusion equations from the nonlocal diffusion equations (4.20). To do so, we actually take a sequence of focusing kernels. Denote, for any $z \in \mathbb{R}^N$,

$$K_\varepsilon(p; z) := \frac{1}{\varepsilon^{N+2}} K\left(p; \frac{z}{\varepsilon}\right), \quad 0 < \varepsilon \ll 1. \quad (4.22)$$

Notice that these still satisfy our assumptions. However, with obvious notations, the total jump rate and the average jump length are related through

$$m_\varepsilon(p) := \int_{\mathbb{R}^N} K_\varepsilon(p; z) dz = \frac{1}{\varepsilon^2} m(p), \quad g_\varepsilon(p) := \frac{\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K_\varepsilon(p; z) dz}{\int_{\mathbb{R}^N} K_\varepsilon(p; z) dz} = \varepsilon g(p).$$

Hence, as $\varepsilon \rightarrow 0$, the average jump length goes to 0 but, in some sense, this is compensated by the fact that $m_\varepsilon(p) \rightarrow +\infty$, i.e. individuals jump more often. In particular, the corresponding diffusivity matrix \mathbb{D}_ε of the focusing kernels is unchanged. This can be understood from the fact that, in the homogeneous case, the kernels (4.22) naturally arise from the change of variables

$$t \leftarrow \varepsilon^2 t, \quad x \leftarrow \varepsilon x.$$

Thus, in our context, focusing kernels can be understood as having the motion of individuals occur on a smaller scale than the heterogeneity.

Let us proceed with our computation of the singular limit $\varepsilon \rightarrow 0$. First, we plug the above focusing kernels into (4.20), use a change of variable $z = \frac{y-x}{\varepsilon}$, and obtain

$$\varepsilon^2 u_t(t, x) = \int_{\mathbb{R}^N} K(x + \varepsilon \alpha z; z) u(t, x + \varepsilon z) dz - \int_{\mathbb{R}^N} K(x + \varepsilon \beta z; z) u(t, x) dz,$$

where we used the symmetry of the dispersal kernel with respect to its last variable. Then

$$\begin{aligned} \varepsilon^2 u_t(t, x) &\approx \int_{\mathbb{R}^N} \left(K(x; z) + \varepsilon \alpha z \cdot \nabla_p K(x; z) + \varepsilon^2 \frac{1}{2} \alpha^2 \langle D_p^2 K(x; z) z, z \rangle \right) \\ &\times \left(u(t, x) + \varepsilon z \cdot \nabla u(t, x) + \varepsilon^2 \frac{1}{2} \langle D^2 u(t, x) z, z \rangle \right) dz \\ &- \int_{\mathbb{R}^N} \left(K(x; z) + \varepsilon \beta z \cdot \nabla_p K(x; z) + \varepsilon^2 \frac{1}{2} \beta^2 \langle D_p^2 K(x; z) z, z \rangle \right) u(t, x) dz, \end{aligned}$$

where $\nabla_p K(x; z)$ and $D_p^2 K(x; z)$ respectively denote the gradient vector and the Hessian matrix of the map of dispersal kernels, $p \mapsto K(p; z)$.

Clearly the ε^0 order terms in the right hand side cancel each other. Moreover, since $K(p; z)$ is symmetric with respect to z , we have

$$\int_{\mathbb{R}^N} z \cdot \nabla_p K(x; z) dz = 0, \quad \int_{\mathbb{R}^N} K(x; z) z \cdot v dz = 0,$$

for any $v \in \mathbb{R}^N$. Therefore, the ε^1 order terms in the right hand side also cancel out. As a result, recalling that $\beta = 1 - \alpha$, we reach the local equation

$$\begin{aligned} u_t(t, x) &\approx \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} K(x; z) \langle D^2 u(t, x) z, z \rangle dz \\ &+ \alpha \int_{\mathbb{R}^N} \left(z \cdot \nabla_p K(x; z) \right) \left(z \cdot \nabla u(t, x) \right) dz \\ &+ \frac{2\alpha - 1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} \langle D_p^2 K(x; z) z, z \rangle u(t, x) dz. \end{aligned}$$

We now define the “exponent”

$$q := 2 - 2\alpha (= 2\beta). \tag{4.23}$$

Then, using the exponent q and the coefficients $d_{ij}(p)$ of the diffusivity matrix from (4.19), we may rewrite the above diffusion equation as

$$\begin{aligned} u_t(t, x) &\approx \sum_{i,j} d_{ij}(x) \partial_{x_i x_j} u(t, x) + (2 - q) \sum_{i,j} \partial_{p_j} d_{ij}(x) \partial_{x_i} u(t, x) \\ &+ (1 - q) \left(\sum_{i,j} \partial_{p_i p_j} d_{ij}(x) \right) u(t, x). \end{aligned}$$

We pursue and, omitting to write the (t, x) variable, get

$$\begin{aligned} u_t &\approx \sum_{i,j} \partial_{x_j} \left(d_{ij}(x) \partial_{x_i} u \right) \\ &+ (1 - q) \left(\sum_{i,j} \partial_{p_j} d_{ij}(x) \partial_{x_i} u + \left(\sum_{i,j} \partial_{p_i p_j} d_{ij}(x) \right) u \right) \\ &\approx \sum_{i,j} \partial_{x_j} \left(d_{ij}(x) \partial_{x_i} u \right) + (1 - q) \sum_{i,j} \partial_{x_i} \left(\partial_{p_j} d_{ij}(x) u \right) \\ &\approx \sum_i \partial_{x_i} \left(\sum_j \left(d_{ij}(x) \partial_{x_j} u + (1 - q) \partial_{p_j} d_{ij}(x) u \right) \right), \end{aligned}$$

which is in the so-called divergence form. We finally obtain, in the singular limit, the (possibly anisotropic) diffusion equation

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(\sum_j \left(d_{ij}^q(x) \partial_{x_j} \left(d_{ij}^{1-q}(x) u \right) \right) \right), \tag{4.24}$$

which is an anisotropic generalization of the form (4.3).

Remark 4.2 (Isotropic diffusion). *The relation between (4.24) and (4.3) becomes obvious in the isotropic case, i.e. when radial symmetry is assumed for the mapping $z \mapsto K(p; z)$, which is a stronger assumption than (4.21). In this case, we obtain $\mathbb{D}(p) = D(p)\mathbf{I}$, where \mathbf{I} is the identity matrix and*

$$D(p) := \frac{1}{2N} \int_{\mathbb{R}^N} \|z\|^2 K(p; z) dz.$$

The diffusion equation (4.24) is then recast

$$u_t = \nabla \cdot \left(D^q(x) \nabla \left(D^{1-q}(x) u \right) \right),$$

which is exactly (4.3).

Let us first observe that, if $q = 1$ in (4.24), we reach Fick's law :

$$u_t = \nabla \cdot (\mathbb{D}(x)\nabla u). \quad (q = 1, \alpha = \frac{1}{2})$$

This is the case when $\alpha = \beta = \frac{1}{2}$, meaning that the middle point between departure and arrival points is used to define the spatial heterogeneity in the nonlocal model (for instance, in a heterogeneous total jump rate m).

The next case is when $q = 0$ in (4.24), which yields Chapman's law :

$$u_t = \nabla \cdot (\nabla \cdot (\mathbb{D}(x)u)). \quad (q = 0, \alpha = 1)$$

Here, $\nabla \cdot (\mathbb{D}u)$ is the vector that consists of the divergence of the rows of the matrix $\mathbb{D}u$, that is

$$\nabla \cdot (\mathbb{D}u) = \left(\nabla \cdot (d_{i1}u, \dots, d_{iN}u) \right)_{1 \leq i \leq N}.$$

This is the case when $\alpha = 1, \beta = 0$, meaning that only the departure point is used to define the spatial heterogeneity in the nonlocal model.

For a general q , we may rewrite equation (4.24) as follows. First, observe that

$$\sum_j \partial_{x_j} (d_{ij}u) = \sum_j d_{ij}^q \partial_{x_j} (d_{ij}^{1-q}u) + \sum_j (\partial_{x_j} (d_{ij}^q) d_{ij}^{1-q})u.$$

Let $N_q(x) = ((N_q)_i(x))$ be the vector given by

$$(N_q)_i(x) = \left(\sum_j \partial_{x_j} (d_{ij}^q(x)) d_{ij}^{1-q}(x) \right). \quad (4.25)$$

Then, the component-wise equation (4.24) can be written as

$$u_t = \nabla \cdot \left(\nabla \cdot (\mathbb{D}(x)u) - N_q(x)u \right). \quad (4.26)$$

Remark 4.3 (Orthotropic diffusion). *Assume the component-wise symmetry, which is a stronger than the symmetry assumption (4.21) : for all $(p, z) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N$,*

$$K(p; \alpha_1 z_1, \dots, \alpha_N z_N) = K(p; z) \quad \text{for all } (\alpha_i) \in \{\pm 1\}^N. \quad (4.27)$$

Then, the diffusivity matrix $\mathbb{D}(p)$ becomes diagonal, which is often called orthotropic. Under assumption (4.27), equation (4.24) turns into

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(d_{ii}^q(x) \partial_{x_i} \left(d_{ii}^{1-q}(x) u \right) \right).$$

Furthermore, since the diffusivity matrix $\mathbb{D}(p)$ is diagonal, $\mathbb{D}^q(p)$ can be defined element-wise, and the equation is recast

$$u_t = \nabla \cdot \left(\mathbb{D}^q(x) \left(\nabla \cdot (\mathbb{D}^{1-q}(x)u) \right) \right).$$

4.3.3 The case of two deciding factors

We now consider the nonlocal heterogeneous model (4.12) with

$$K(x, y; \cdot) = \nu(\alpha'x + \beta'y)\tilde{K}(\alpha x + \beta y; \cdot), \tag{4.28}$$

where

$$\alpha + \beta = \alpha' + \beta' = 1,$$

and ν, \tilde{K} will be precised below. As explained at the end of Section 4.2, this means that the heterogeneity in the nonlocal dispersal kernel associated with a path (x, y) is no longer determined by a single point, but by the two points $\alpha x + \beta y$ and $\alpha'x + \beta'y$. As in the previous subsection, both points are still chosen as linear combinations of the departure and arrival points.

Notice that the diffusivity matrix associated with a dispersal kernel of the form (4.28) remains the same, regardless of whether $\alpha = \alpha'$ or not, that is regardless of whether the two deciding factors are actually the same or not. Therefore one may expect that the limit local equation is also unchanged. As we will see below, it turns out that this is not the case. In some sense, the diffusivity matrix does not convey all the information of the motion in the heterogeneous case. This is quite similar to the observation made by two of the present authors in [105] in the kinetic model.

The motivation behind such a double heterogeneity is the fact that the dispersal kernel $K(x, y; \cdot)$ can be mostly characterized by its mass (or zero moment)

$$m(x, y) := \int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz,$$

and its relative absolute first moment

$$g(x, y) := \frac{\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(x, y; z) dz}{\int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz}.$$

Indeed, as we explained in Section 4.2, the former can be interpreted as the total jump rate of individuals, and the latter as the average jump length. Both notions are crucial in the modelling of diffusion in ecology. It is then natural to allow these two functions not only to depend on space, but also to vary independently and be decided at possibly distinct points.

A typical example of dispersal kernel in the form (4.28) is provided by

$$K(x, y; z) = \frac{m(\alpha'x + \beta'y)}{g(\alpha x + \beta y)^N} \tilde{K}\left(\frac{z}{g(\alpha x + \beta y)}\right), \tag{4.29}$$

where \tilde{K} is a fixed probability density, rescaled so that (4.15) holds.

We now proceed with the general form (4.28). Dropping again the tilde for convenience, the nonlocal equation (4.12) rewrites

$$\begin{aligned} u_t(t, x) &= \int_{\mathbb{R}^N} \nu(\alpha'y + \beta'x)K(\alpha y + \beta x; x - y)u(t, y) dy \\ &\quad - u(t, x) \int_{\mathbb{R}^N} \nu(\alpha'x + \beta'y)K(\alpha x + \beta y; y - x) dy. \end{aligned} \tag{4.30}$$

According to (4.28), it is assumed that the two variables accounting for the heterogeneity are separable in the dispersal kernel. Moreover, in order to satisfy the assumptions of Section 4.2, we take $\nu : \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}$ to have positive infimum and supremum, and $K : \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}$ a nonnegative and nontrivial function. We also assume that $K(p; z) \leq \bar{K}(z)$ for some $\bar{K} \in L^1(\mathbb{R}^N)$. As in the previous section, we impose the symmetry condition,

$$\forall (p, z) \in \mathbb{R}^N \times \mathbb{R}^N, \quad K(p; -z) = K(p; z),$$

that both $\nu(p')$ and $K(p; z)$ are “sufficiently smooth”, and that all derivatives of $\nu(p')K(p; \cdot)$ in the p, p' -variables are “sufficiently z -integrable”.

We now consider the focusing kernels

$$\nu_\varepsilon(p') := \frac{1}{\varepsilon^2} \nu(p') \quad K_\varepsilon(p; z) := \frac{1}{\varepsilon^N} K\left(p; \frac{z}{\varepsilon}\right), \quad 0 < \varepsilon \ll 1. \quad (4.31)$$

Plugging these into the nonlocal equation, and by a change of variable $z = \frac{y-x}{\varepsilon}$, we obtain

$$\begin{aligned} \varepsilon^2 u_t(t, x) &= \int_{\mathbb{R}^N} \nu(x + \varepsilon\alpha'z) K(x + \varepsilon\alpha z; z) u(t, x + \varepsilon z) dz \\ &\quad - \int_{\mathbb{R}^N} \nu(x + \varepsilon\beta'z) K(x + \varepsilon\beta z; z) u(t, x) dz. \end{aligned}$$

After performing formal asymptotic expansions and using similar arguments as in subsection 4.3.2, we reach

$$\begin{aligned} u_t(t, x) &\approx \nu(x) \int_{\mathbb{R}^N} K(x; z) \frac{1}{2} \langle D^2 u(t, x) z, z \rangle dz \\ &\quad + \alpha \nu(x) \int_{\mathbb{R}^N} (z \cdot \nabla_p K(x; z)) (z \cdot \nabla u(t, x)) dz \\ &\quad + \alpha' \int_{\mathbb{R}^N} (z \cdot \nabla \nu(x)) K(x; z) (z \cdot \nabla u(t, x)) dz \\ &\quad + \left\{ (2\alpha - 1) \nu(x) \int_{\mathbb{R}^N} \frac{1}{2} \langle D_p^2 K(x; z) z, z \rangle dz \right. \\ &\quad \quad + (\alpha + \alpha' - 1) \int_{\mathbb{R}^N} (z \cdot \nabla \nu(x)) (z \cdot \nabla_p K(x; z)) dz \\ &\quad \quad \left. + (2\alpha' - 1) \int_{\mathbb{R}^N} \frac{1}{2} \langle D^2 \nu(x) z, z \rangle K(x; z) dz \right\} u(t, x). \end{aligned}$$

Denote

$$q := 2 - 2\alpha = 2\beta, \quad q' := 2 - 2\alpha' = 2\beta'.$$

In the setting (4.28) and after dropping the tilde, we observe that the coefficients $d_{ij}(p)$ of the diffusivity matrix $\mathbb{D}(p)$ of Definition 4.1 are given by

$$d_{ij}(p) = \nu(p) \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} z_i z_j K(p; z) dz.$$

In light of this, proceeding as in subsection 4.3.2, we can rewrite the above equation in a conservative form as

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(\sum_j \left(\nu^{q'-q}(x) d_{ij}^q(x) \partial_{x_j} \left(\nu^{q-q'}(x) d_{ij}^{1-q}(x) u \right) \right) \right). \quad (4.32)$$

Notice that there are two degrees of freedom, given by q and q' . First, find that, if $q = q'$, then (4.32) is written as

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(\sum_j \left(d_{ij}^q(x) \partial_{x_j} \left(d_{ij}^{1-q}(x) u \right) \right) \right). \quad (4.33)$$

In this case, diffusivity in the sense of Definition 4.1 alone decides the diffusion phenomenon. This is exactly the situation considered in subsection 4.3.2 with “a single deciding factor”. For instance, we reach

$$u_t = \nabla \cdot (\nabla \cdot (\mathbb{D}(x)u)), \quad (q, q') = (0, 0)$$

$$u_t = \nabla \cdot (\mathbb{D}(x)\nabla u). \quad (q, q') = (1, 1).$$

However, as seen in (4.32), this is no longer the case when two different types of heterogeneity are considered.

Example 4.4. Let us return to our previous example (4.29) to better understand the meaning and the role of ν : when

$$K(x, y; z) = \frac{m(\alpha'x + \beta'y)}{g(\alpha x + \beta y)^N} \tilde{K} \left(\frac{z}{g(\alpha x + \beta y)} \right),$$

then $\nu = m$ is the total jump rate. Therefore the limiting local equation (4.32) typically involves not only the diffusivity matrix but also the total jump rate of the original nonlocal model. Let us also recall that, in this example, the diffusivity matrix is

$$\mathbb{D}(p) = m(p)g(p)^2 \tilde{\mathbb{D}},$$

where $\tilde{\mathbb{D}} = (\tilde{d}_{ij})_{ij}$ is spatially homogeneous. Then (4.32) rewrites

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(m^{q'}(x) g^{2q}(x) \sum_j \tilde{d}_{ij} \partial_{x_j} \left(m^{1-q'}(x) g^{2-2q}(x) u \right) \right). \quad (4.34)$$

In this form, one may identify the role of not only the total jump rate m but also the average jump length g . In particular, the parameters q and (α, β) correspond to the average jump length g while q' and (α', β') correspond to the total jump rate m .

Example 4.5. Let us first consider the case when $\alpha' = 1$ and $\alpha = 1/2$. In the above example, this means that the total jump rate is determined by the departure point, while the average jump length is determined by local conditions on the travel path, which can be reasonably simplified by choosing the middle point. From (4.32), we get

$$u_t = \nabla \cdot (\nu^{-1}(x)\mathbb{D}(x)\nabla(\nu(x)u)). \quad (q, q') = (1, 0)$$

Yet, we may instead consider the opposite case where the average jump length is determined at the departure point while the total jump rate is determined at the middle point (for instance, individuals may choose to go back to the departure point if they see a decline in the environmental conditions). This corresponds to $\alpha' = 1/2$ and $\alpha = 1$. From (4.32), we get

$$u_t = \nabla \cdot (\nu(x)\nabla \cdot (\nu^{-1}(x)\mathbb{D}(x)u)), \quad (q, q') = (0, 1)$$

This equation is similar to a local equation derived in [105] from a velocity jump process. The only difference is that ν here should be μ^{-1} in [105]. To make it exactly the same, one needs to choose $q = 0$, $q' = -1$ so that we get

$$u_t = \nabla \cdot (\nu^{-1}(x) \nabla \cdot (\nu(x) \mathbb{D}(x)u)). \quad (q, q') = (0, -1)$$

Still, from the point of view of the position jump process, the case $(q, q') = (0, 1)$ seems more reasonable. Indeed, it is clear that diffusivity here is increasing with respect to ν , which is typically the total jump rate. However, in the kinetic model of [105] the function μ stands for the turning frequency, with respect to which the diffusivity was decreasing. Thus, both notions should not be confused and it is not surprising that positive and negative exponents are swapped.

For general q and q' , there are many ways to write the limiting local equation (4.32). We decide to write it as a ‘‘perturbation’’ of the case $(q, q') = (0, 1)$ considered in the above example. To do so we write

$$\begin{aligned} \sum_j \nu \partial_{x_j} (\nu^{-1} d_{ij} u) &= \sum_j \nu^{q'-q} d_{ij}^q \partial_{x_j} (\nu^{q-q'} d_{ij}^{1-q} u) \\ &\quad + \sum_j \partial_{x_j} (\nu^{q'-q-1} d_{ij}^q) \nu^{1+q-q'} d_{ij}^{1-q} u \\ &= \sum_j \nu^{q'-q} d_{ij}^q \partial_{x_j} (\nu^{q-q'} d_{ij}^{1-q} u) \\ &\quad + \nu u (N_{q,q'})_i, \end{aligned}$$

where $N_{q,q'}(x) = ((N_{q,q'})_i(x))$ is a correction vector given by

$$(N_{q,q'})_i := \sum_j \partial_{x_j} (\nu^{q'-q-1} d_{ij}^q) \nu^{q-q'} d_{ij}^{1-q}, \quad (4.35)$$

which vanishes in the case $(q, q') = (0, 1)$. As a result, the diffusion equation (4.32) is recast

$$u_t = \nabla \cdot \left(\nu(x) \nabla \cdot (\nu^{-1}(x) \mathbb{D}(x)u) - \nu(x) N_{q,q'}(x)u \right). \quad (4.36)$$

Remark 4.6 (Orthotropic diffusion). *Under the assumption (4.27) for orthotropic diffusion, equation (4.32) turns into*

$$u_t = \sum_i \partial_{x_i} \left(\nu^{q'-q}(x) d_{ii}^q(x) \partial_{x_i} \left(\nu^{q-q'}(x) d_{ii}^{1-q}(x) u \right) \right).$$

Furthermore, since the diffusivity matrix $\mathbb{D}(p)$ is diagonal, $\mathbb{D}^q(p)$ can be defined element-wise. Then, we may write it as

$$u_t = \nabla \cdot \left(\nu^{q'-q}(x) \mathbb{D}^q(x) \left(\nabla \cdot (\nu^{q-q'}(x) \mathbb{D}^{1-q}(x)u) \right) \right). \quad (4.37)$$

Remark 4.7 (Isotropic diffusion). *If $z \mapsto K(p; z)$ is radial symmetric, we obtain*

$$\mathbb{D}(p) = D(p)\mathbf{I}, \quad D(p) := \frac{\nu(p)}{2N} \int_{\mathbb{R}^N} \|z\|^2 K(p; z) dz.$$

The isotropic diffusion equation is now

$$u_t = \nabla \cdot \left(\nu^{q'-q}(x) D^q(x) \nabla \left(\nu^{q-q'}(x) D^{1-q}(x) u \right) \right). \quad (4.38)$$

For instance, if $(q, q') = (\frac{1}{2}, 1)$, we obtain

$$u_t = \nabla \cdot \left(\sqrt{\nu(x) D(x)} \nabla \left(\sqrt{\nu^{-1}(x) D(x)} u \right) \right).$$

4.4 Steady states and numerical simulations

In this section we present some enlightening observations regarding the steady states of (4.4), when the jump rate is of the form

$$J(x, y) = m(\alpha x + \beta y) \tilde{K}(y - x). \quad (4.39)$$

This connects with the issue discussed in, e.g., [52, 64] and is complemented by some numerical simulations. Those simulations are performed on a bounded domain, $B(0, R) \subset \mathbb{R}^N$, see subsection 4.4.2 for details.

4.4.1 Steady states

We consider the case of a single deciding factor with $J(x, y)$ of the form (4.39). In what follows, we omit the tilde notation for readability. The nonlocal model (4.4) is then recast

$$u_t = \int_{\mathbb{R}^N} [m(\alpha y + \beta x) u(t, y) - m(\alpha x + \beta y) u(t, x)] K(y - x) dy, \quad \alpha + \beta = 1. \quad (4.40)$$

As seen in subsection 4.3.2, taking the focusing kernel limit leads, in the isotropic case, to the local model

$$u_t = \nabla \cdot \left(D^q(x) \nabla \left(D^{1-q}(x) u \right) \right), \quad q = 2 - 2\alpha, \quad (4.41)$$

with $D(x) = \frac{1}{2} m(x) k$, where $k := \frac{1}{N} \int_{\mathbb{R}^N} \|z\|^2 K(z) dz$. For the rest of this section, we consider a nonnegative, nontrivial initial data $u_0 \in L^1(\mathbb{R}^N)$. Also, we assume that m is a nonnegative continuous function. Finally, for numerical simulations and unless otherwise stated, we shall use the Gaussian kernel

$$K(z) := C_N e^{-a_N \|z\|^2},$$

where $C_N > 0$, $a_N > 0$ are such that not only $\int_{\mathbb{R}^N} K(z) dz = 1$ but also $\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(z) dz = 1$. In particular $C_1 = a_1 = \frac{1}{\pi}$.

The case $\alpha = 0$ ($q = 2$). In this case, we observe that $u(x) \equiv Cm(x)$ is a steady state of (4.40) for any constant $C \geq 0$. This is consistent with the local counterpart, that is (4.41), for which $u(x) \equiv CD(x)$ is also a steady state. In other words, at equilibrium, the population is mainly localized at positions x where $m(x)$, or equivalently $D(x)$, is large. This is in agreement with the model since the total jump rate from x to y is given by $m(y)$, meaning the jump rate is higher for jumps that arrive at high values of m , and conversely smaller for

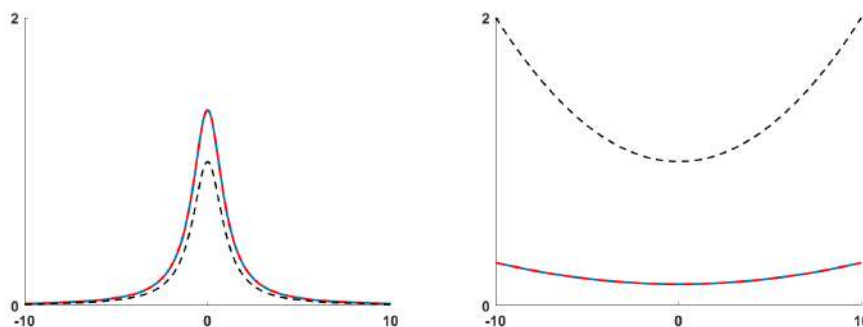


FIGURE 4.1 – Here $\alpha = 0$ and $R = 10$. In dotted black, the function m . In blue, the numerical approximation of u at time $t = 4000$. In dotted red, the expected profile $p_R(x)$. On the left $m(x) = \frac{1}{1+x^2}$, and on the right $m(x) = 1 + \frac{1}{100}x^2$. The outcome depends only on the initial mass, here $\int_{\Omega_R} u_0(x)dx = 4$.

jumps that arrive at low values of m . Therefore the solution of (4.40) is expected to converge, at large time, to

$$p(x) := Cm(x), \quad C = \frac{\int_{\mathbb{R}^N} u_0(x)dx}{\int_{\mathbb{R}^N} m(x)dx} \geq 0, \quad (4.42)$$

the value of C ensuring the mass conservation. In particular, if $m \notin L^1(\mathbb{R}^N)$, we expect that $p(x) \equiv 0$.

We now present some numerical simulations to illustrate the above. Since these simulations are done on the bounded domain $\Omega_R = B(0, R) \subset \mathbb{R}^N$, the expected profile is (see subsection 4.4.2 for details)

$$p_R(x) := C_R m(x), \quad C_R = \frac{\int_{\Omega_R} u_0(x)dx}{\int_{\Omega_R} m(x)dx} > 0, \quad (4.43)$$

which is consistent with our simulations, see Figure 4.1. Moreover, we readily check that $p_R \rightarrow p$ uniformly on compact sets of \mathbb{R}^N , and uniformly on \mathbb{R}^N for bounded m . However, for general m , this convergence may not be uniform on \mathbb{R}^N , as can be seen with $N = 1$, $m(x) = e^x$, for which $\|p_R\|_\infty \rightarrow \int_{\mathbb{R}} u_0(x)dx$ while $p \equiv 0$.

The case $\alpha = 1$ ($q = 0$). Here, we assume $m(x) > 0$ for all x . We observe that $u(x) \equiv Cm(x)^{-1}$ is a steady state of (4.40) for any constant $C \geq 0$. This is again consistent with the local counterpart, that is (4.41), for which $u \equiv CD(x)^{-1}$ is also a steady state. The situation is thus reversed compared to the case $\alpha = 0$: the population will mainly concentrate at positions x where $m(x)$ is small. This is, again, in agreement with the model since the jump rate from x to y is given by $m(x)$, meaning the jump rate is higher for jumps that depart from high values of m , and conversely smaller for jumps that depart from low values of m . Therefore the solution of (4.40) is expected to converge, at large time, to

$$p(x) := Cm(x)^{-1}, \quad C = \frac{\int_{\mathbb{R}^N} u_0(x)dx}{\int_{\mathbb{R}^N} \frac{1}{m(x)}dx} \geq 0, \quad (4.44)$$

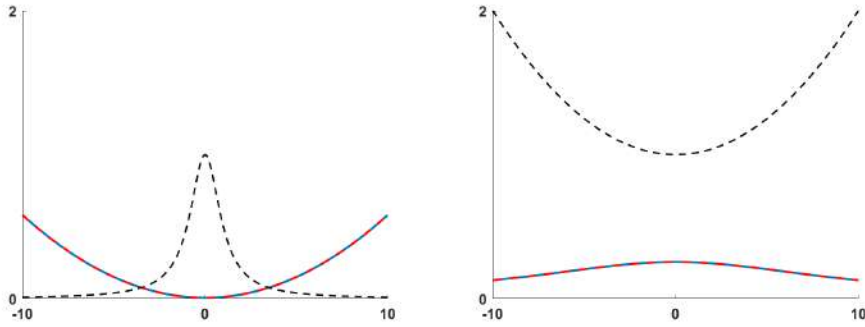


FIGURE 4.2 – Conditions are the same as in Figure 4.1, except $\alpha = 1$.

the value of C ensuring the mass conservation. In particular, if $m^{-1} \notin L^1(\mathbb{R}^N)$, we expect that $p(x) \equiv 0$.

Similarly to the case $\alpha = 0$, on the bounded domain $\Omega_R = B(0, R) \subset \mathbb{R}^N$, the expected profile would be

$$p_R(x) := C_R m(x)^{-1}, \quad C_R = \frac{\int_{\Omega_R} u_0(x) dx}{\int_{\Omega_R} \frac{1}{m(x)} dx} > 0, \quad (4.45)$$

which is consistent with our simulations, see Figure 4.2. As in the case $\alpha = 0$, we readily check that $p_R \rightarrow p$ uniformly on compact sets of \mathbb{R}^N .

The case $\alpha = \frac{1}{2}$ ($q = 1$). In that setting, it is clear that constants are steady states of both (4.40) and (4.41). Therefore the profile of m plays no role in the distribution of population at equilibrium. This is again expected since then

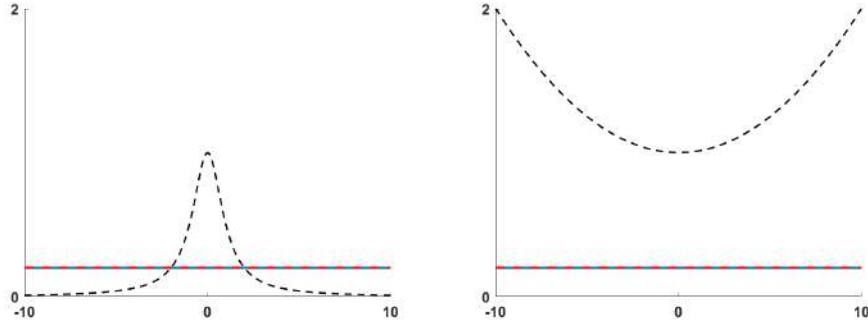
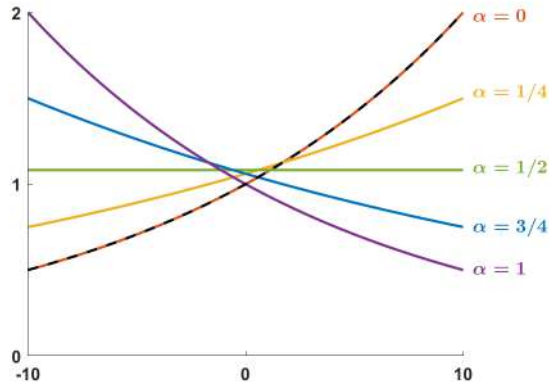
$$J(x, y) = m\left(\frac{x+y}{2}\right) K(y-x) = J(y, x),$$

that is the jump rate from x to y is equal to that from y to x . Therefore the solution of (4.40) is expected to converge, at large time, to $p(x) \equiv 0$, due to the mass conservation. Note that on a bounded domain $\Omega_R = B(0, R) \subset \mathbb{R}^N$, we however expect a convergence towards the constant $p_R = \frac{1}{|\Omega_R|} \int_{\Omega_R} u_0(x) dx$, which is in agreement with our numerics, see Figure 4.3. Clearly, $p_R \rightarrow 0$ as $R \rightarrow +\infty$.

Towards general $0 \leq \alpha \leq 1$. The steady states are thus well-understood for general functions m in the cases $\alpha \in \{0, \frac{1}{2}, 1\}$. In particular, those steady states depend only on the total jump rate m , and not on the jump distribution K . We aim at extending those results for general α . Hence, for a given $\alpha \notin \{0, \frac{1}{2}, 1\}$ and a given nonnegative and nontrivial m , we look for a nonnegative and nontrivial u such

$$m(\alpha y + \beta x)u(y) = m(\alpha x + \beta y)u(x), \quad \forall x, y \in \mathbb{R}^N, \quad (4.46)$$

which makes $u = u(x)$ a steady state for (4.40). Notice that such a function u is not ensured to exist, as can be seen with $m(\cdot) = \|\cdot\|$: in this case, for $x = 0$, (4.46) enforces $u(y) \equiv \frac{\beta}{\alpha} u(0)$ for any $y \neq 0$; returning to (4.46), this is absurd if $\alpha \neq \frac{1}{2}$.

FIGURE 4.3 – Conditions are the same as in Figure 4.1, except $\alpha = \frac{1}{2}$.FIGURE 4.4 – In dotted black, the function $u_0(x) = m(x) = e^{ax}$ with $a = \frac{\ln 2}{10}$. In solid lines, for various α , the numerical approximation of u at $t = 4000$, which all coincide with p_R^α .

However, there are some profiles m for which such a function u exists for any $0 \leq \alpha \leq 1$. Indeed, assuming $N = 1$, $m(x) = e^{ax}$ with $a \in \mathbb{R}$, we see that for each α , the function $u^\alpha(x) = e^{(\beta-\alpha)ax} = m(x)^{\beta-\alpha}$ solves (4.46). Because $u^\alpha \notin L^1(\mathbb{R})$, we expect the solution of (4.40) to converge towards $p^\alpha(x) \equiv 0$ due to the mass conservation. However, on the bounded domain $\Omega_R = [-R, R]$, the expected profile is

$$p_R^\alpha(x) := C_R^\alpha u^\alpha(x), \quad C_R^\alpha = \frac{\int_{\Omega_R} u_0(x) dx}{\int_{\Omega_R} u^\alpha(x) dx} > 0, \quad (4.47)$$

which is consistent with our simulations, see Figure 4.4, for which we have chosen $u_0 \equiv m$ which, obviously, is not in $L^1(\mathbb{R})$. Nevertheless, our goal here is to illustrate the fact that, as α increases, there is a smooth transition from m (when $\alpha = 0$) to m^{-1} (when $\alpha = 1$), the “switch” precisely occurring at $\alpha = \frac{1}{2}$. Last, one can extend this example to $N \geq 2$ with $m(x) = e^{(a,x)}$ and $a \in \mathbb{R}^N$, for which $u(x) = e^{(\beta-\alpha)(a,x)}$ solves (4.46).

Another example with $N = 1$ is given by the Gaussian profile $m(x) = e^{-ax^2}$

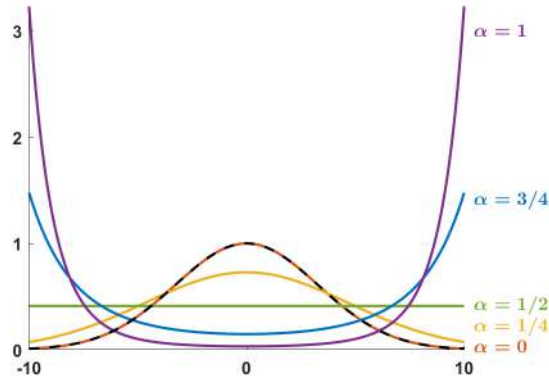


FIGURE 4.5 – In dotted black, the function $u_0(x) = m(x) = e^{-ax^2}$ with $a = \frac{\ln 100}{100}$. In solid lines, for various α , the numerical approximation of u at $t = 4000$, which all coincide with p_R^α .

with $a > 0$, for which $u^\alpha(x) = e^{-(\beta^2 - \alpha^2)ax^2}$ solves (4.46). Since $u^\alpha \in L^1(\mathbb{R})$ if and only if $\alpha < \frac{1}{2}$, we expect that the solution of (4.40) converges towards

$$p^\alpha(x) = \begin{cases} C^\alpha u^\alpha(x) & \text{if } \alpha < \frac{1}{2}, \\ 0 & \text{if } \alpha \geq \frac{1}{2}, \end{cases} \quad C^\alpha = \frac{\int_{\mathbb{R}^N} u_0(x) dx}{\int_{\mathbb{R}^N} u^\alpha(x) dx} > 0.$$

Meanwhile, on the bounded domain $\Omega_R = [-R, R]$, since $u^\alpha \in L^1(\Omega_R)$ for all α , we expect that the solution converges towards p_R^α given by (4.47). This is what we observe numerically, see Figure 4.5. Note that the above comments for the exponential profile still apply here. Last, one can extend this example to $N \geq 2$ with $m(x) = e^{-\langle a, x^2 \rangle}$, where $a \in (0, +\infty)^N$ and $x^2 := (x_1^2, \dots, x_N^2)$, for which $u(x) = e^{-(\beta^2 - \alpha^2)\langle a, x^2 \rangle}$ solves (4.46).

Where are the individuals? The role of α . Our above observations and results can be summarized as follows : when $\alpha = 0$ (resp. $\alpha = 1$, resp. $\alpha = \frac{1}{2}$), some steady states are proportional to m (resp. m^{-1} , resp. $x \mapsto 1$). We therefore conjecture that, as α increases, the population should concentrate at positions x where $m(x)$ is small. This was proved above for the particular cases of exponential and Gaussian profiles of m . To further support this conjecture, we investigate the case of a two-patch asymmetric function m , namely

$$m(x) = \gamma(x + 5) + 2\gamma(x - 5), \quad \gamma(x) = \frac{1}{1 + x^2}. \quad (4.48)$$

The numerical solutions are displayed in Figure 4.6, for different values of α . We observe indeed that, as α increases, the population shifts away from the positions where m is large and settles in positions where m is small.

The role of the tails of K . In all the above simulations, we always considered that the probability density K (rescaled so that $\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(z) dz = 1$) has Gaussian tail, that is (say $N = 1$)

$$K(z) = \frac{1}{\pi} e^{-\frac{1}{\pi} z^2} =: K_1(z).$$

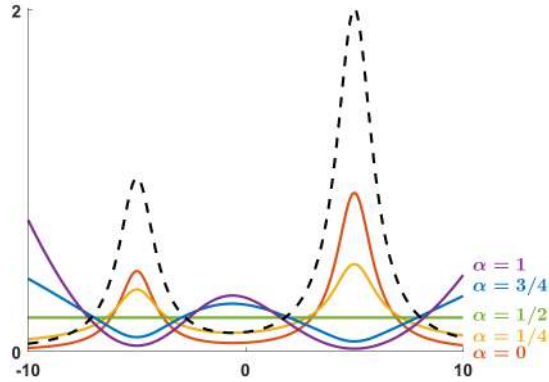


FIGURE 4.6 – In dotted black, the function m given by (4.48). In solid lines, for various α , the numerical approximation of u at $t = 4000$. The initial data is of mass $\int_{\Omega_R} u_0(x)dx = 4$.

In order to draw a comparison, we also consider the following kernels :

$$K_2(z) := \frac{1}{2}e^{-|z|}, \quad K_3(z) := \frac{1}{\pi} \frac{1}{1 + z^4/4}.$$

Note that, denoting $k_i = \int_{\mathbb{R}} z^2 K(z) dz$, we have $k_1 = \frac{\pi}{2}$ and $k_2 = k_3 = 2$. Finally, we consider one last kernel K_4 with a heavier tail, namely

$$K_4(z) := \frac{1}{1 + |z|^3} \left(\frac{A}{\log(2 + |z|)^3} - \frac{B}{\log(2 + |z|)^5} + \frac{C}{\log(2 + |z|)^7} \right),$$

where $A \approx 2.32$, $B \approx 2.38$ and $C \approx 0.62$ are numerically selected such that $\int_{\mathbb{R}} K_4(z) dz = 1$, $\int_{\mathbb{R}} |z| K_4(z) dz = 1$ and $k_4 = 2$. Notice that $K_4 \geq 0$ does hold and that K_4 is not radially decreasing. In particular, for $i \geq 2$, all the kernels K_i have the same second moment, which means that they all lead to the same local model in the focusing kernel limit.

Our goal here is to numerically compare the steady states depending on the chosen kernel. When $\alpha \in \{0, \frac{1}{2}, 1\}$, we do not observe, as expected, any difference, for various functions m . The situation is quite different when, say, $\alpha = \frac{1}{4}$, see Figure 4.7. Indeed, we observe the following : the heavier the tails of K_i , the more the corresponding solution u_i tends to concentrate at positions where m is large, as can be seen from the first and last zoomed parts. Knowing that, one may expect that $u_j - u_i$ changes sign only once on $(0, +\infty)$. It turns out to be the case for $(i, j) = (4, 3)$ but not for $(i, j) = (2, 3)$, see Figure 4.8. The latter also indicates that, in a neighbourhood of $x = 0$, $u_3 - u_2$ is (positive and) very small while u_4 and u_3 are clearly distinct.

4.4.2 Numerical implementation

Since any numerical computation has to be done on a bounded domain $\Omega \subset \mathbb{R}^N$, the numerical integration of the right-hand side of (4.4) is not trivial, even for simple cases such as $J(x, y) = K(y - x)$. Indeed, in order to compute

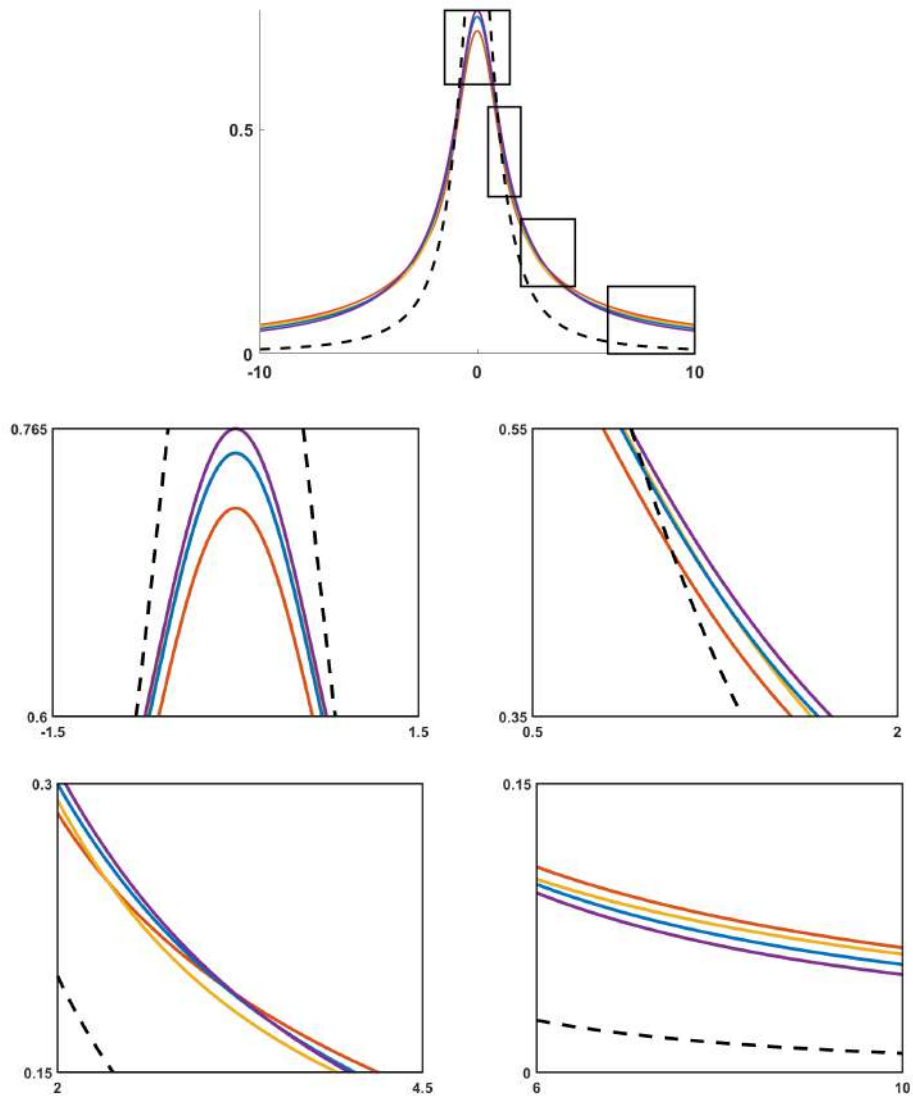


FIGURE 4.7 – Here $\alpha = \frac{1}{4}$. In dotted black, the function $m(x) = \frac{1}{1+x^2}$. In red, the numerical approximation of the solution at $t = 10^4$, corresponding to the kernel K_1 (red), K_2 (yellow), K_3 (blue) and K_4 (purple). Some parts of the first image have been zoomed in to improve visibility. On the first and second zooms, the yellow curve almost coincides with the blue one. The initial data is of mass $\int_{\Omega_R} u_0(x)dx = 4$. The results are similar on larger domains.

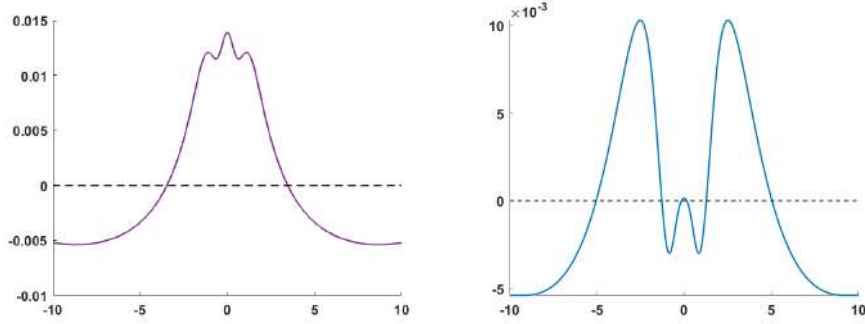


FIGURE 4.8 – Left : $u_4 - u_3$. Right : $u_3 - u_2$. Here u_i corresponds to the numerical solution when $K = K_i$, in the conditions of Figure 4.7.

the convolution $K * u$ close to the boundary $\partial\Omega$, one would have to extrapolate u outside of Ω itself. To circumvent this, we consider the following problem on the bounded domain $\Omega \subset \mathbb{R}^N$:

$$u_t = \int_{\Omega} [m(\alpha y + \beta x)u(t, y) - m(\alpha x + \beta y)u(t, x)] K(y - x) dy. \quad (4.49)$$

In other words, we assume that any jump that would leave Ω is in fact omitted. The functions p_R and p_R^α appearing in subsection 4.4.1 are in fact steady states of (4.49) with $\Omega = \Omega_R = B(0, R) \subset \mathbb{R}^N$, and we have checked that our numerical solution converge towards them for some large values of R . As mentioned in subsection 4.4.1, the steady states p_R and p_R^α typically converge, as $R \rightarrow +\infty$, to a steady state of (4.40), locally uniformly in \mathbb{R}^N .

4.5 Summary and perspectives

For the modelling of multi-dimensional nonlocal heterogeneous diffusion, we have proceeded as follows : to any possible path (x, y) we have assigned a dispersal kernel $K(x, y; \cdot)$ such that $K(x, y; -z) = K(x, y; z)$, and relevant quantities for this path are

$$m(x, y) := \int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz \quad \text{the total jump rate,}$$

and

$$g(x, y) := \frac{\int_{\mathbb{R}^N} \|z\| K(x, y; z) dz}{\int_{\mathbb{R}^N} K(x, y; z) dz} \quad \text{the average jump length.}$$

Also, for $p \in \mathbb{R}^N$, we have defined

$$\mathbb{D}(p) := \left(d_{ij}(p) := \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^N} z_i z_j K(p, p; z) dz \right)_{1 \leq i, j \leq n} \quad \text{the diffusivity matrix.}$$

4.5.1 A single deciding factor

First we have considered the case

$$K(x, y; z) \leftarrow K(\alpha x + \beta y; z), \quad \alpha + \beta = 1.$$

We have revealed, in the focusing kernel limit, the connection

Nonlocal model (4.20) $\xrightarrow{q=2-2\alpha}$ diffusion equation (4.24), or (4.26),

which is possibly anisotropic. In the so-called orthotropic case, the diffusivity matrix is diagonal and the limit diffusion equation is recast

$$u_t = \nabla \cdot \left(\mathbb{D}^q(x) \left(\nabla \cdot (\mathbb{D}^{1-q}(x)u) \right) \right).$$

In the so-called isotropic case, the diffusivity matrix is scalar and the limit diffusion equation is recast

$$u_t = \nabla \cdot \left(D^q(x) \nabla \left(D^{1-q}(x)u \right) \right).$$

The following examples recover some standard diffusion laws and are worth being mentioned.

Deciding factor	Limit diffusion equation	Limit law
$\alpha = 1$, departure point	$u_t = \Delta(D(x)u)$	Chapman's law
$\alpha = \frac{3}{4}$, "close to departure"	$u_t = \nabla \cdot \left(D(x)^{\frac{1}{2}} \nabla (D(x)^{\frac{1}{2}}u) \right)$	Wereide's law
$\alpha = \frac{1}{2}$, middle point	$u_t = \nabla \cdot (D(x)\nabla u)$	Fick's law
$\alpha = 0$, arrival point	$u_t = \nabla \cdot \left(D^2(x) \nabla \left(\frac{u}{D(x)} \right) \right)$	

Furthermore, in the framework $K(\alpha x + \beta y; z) \leftarrow m(\alpha x + \beta y)K(z)$, we have investigated the form of the steady state solutions. This revealed that, as α increases, the population shifts away from the positions where m is large and settles in positions where m is small. In some situations, the steady states are fully determined by α and m . Nevertheless, when $\alpha \notin \{0, \frac{1}{2}, 1\}$, we have tested the influence of different kernels K and noticed some subtle differences on the shape of the steady states. It seems that, the heavier the tails of K , the more the solution concentrates, which is slightly counter-intuitive. Understanding how the steady states are determined by the interplay of α , m and K appears very challenging and deserves further investigations.

4.5.2 Two deciding factors

Next we have considered the case

$$K(x, y; z) \leftarrow \nu(\alpha'x + \beta'y)K(\alpha x + \beta y; z), \quad \alpha + \beta = \alpha' + \beta' = 1.$$

We have revealed, in the focusing kernel limit, the connection

Nonlocal model (4.30) $\xrightarrow[q'=2-2\alpha']{q=2-2\alpha}$ diffusion equation (4.32), or (4.36),
--

which is possibly anisotropic. In the so-called orthotropic case, we refer to Remark 4.6. In the so-called isotropic case, we refer to Remark 4.7 and the following examples are worth being mentioned (where D.F. means deciding factor).

D.F. for average jump length	D.F. for total jump rate	Limit diffusion equation
$\alpha = 1$, departure point	$\alpha' = \frac{1}{2}$, middle point	$u_t = \nabla \cdot (\nu(x) \nabla \cdot (\nu^{-1}(x) D(x) u))$
$\alpha = 1$, departure point	$\alpha' = \frac{3}{2}$, “strange” point	$u_t = \nabla \cdot (\nu^{-1}(x) \nabla \cdot (\nu(x) D(x) u))$
$\alpha = \frac{1}{2}$, middle point	$\alpha' = 1$, departure point	$u_t = \nabla \cdot (\nu^{-1}(x) D(x) \nabla \cdot (\nu(x) u))$
$\alpha = \frac{3}{4}$, “close to departure”	$\alpha' = \frac{1}{2}$, middle point	$u_t = \nabla \cdot (\sqrt{\nu D(x)} \nabla \cdot (\sqrt{\nu^{-1} D(x)} u))$

In particular this reveals that, in the case of two distinct deciding factors, the diffusivity matrix is not enough to characterize heterogeneous diffusion. More precisely, the choice of two deciding factors allows us to recover the whole range of local diffusion equations that has been derived from kinetic equations in [105].

4.5.3 Many or infinitely many deciding factors.

The two above subsections suggest that, as the number of deciding factors increase to account for more general heterogeneity, one may recover new local models through the singular limit procedure. In particular, it is worth pointing out that Wereide’s law does not only appear as a limit of a single deciding factor “close to departure” (see subsection 4.5.1), but also as the singular limit of the focusing kernels associated with (4.11). We did not detail this computation since it proceeds similarly to what we have presented. In other words, the nonlocal Stratonovich model does converge to the Stratonovich type diffusion, as one may expect. We believe that generalizations of (4.11), for which the *whole path decides*, deserve further investigations.

Bibliographie

- [1] M. ALFARO, *Slowing Allee effect versus accelerating heavy tails in monostable reaction diffusion equations*, Nonlinearity, 30 (2017), p. 687.
- [2] M. ALFARO, H. BERESTYCKI, AND G. RAOUL, *The effect of climate shift on a species submitted to dispersion, evolution, growth, and nonlocal competition*, SIAM Journal on Mathematical Analysis, 49 (2017), pp. 562–596.
- [3] M. ALFARO AND R. CARLES, *Explicit solutions for replicator-mutator equations : extinction versus acceleration*, SIAM J. Appl. Math., 74 (2014), pp. 1919–1934.
- [4] M. ALFARO AND J. COVILLE, *Rapid traveling waves in the nonlocal Fisher equation connect two unstable states*, Applied Mathematics Letters, 25 (2012), pp. 2095–2099.
- [5] M. ALFARO AND J. COVILLE, *Propagation phenomena in monostable integro-differential equations : acceleration or not ?*, J. Differential Equations, 263 (2017), pp. 5727–5758.
- [6] 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*, Communications in Partial Differential Equations, 38 (2013), pp. 2126–2154.
- [7] M. ALFARO, P. GABRIEL, AND O. KAVIAN, *Confining integro-differential equations from evolutionary biology : ground states and long time dynamics*, in preparation.
- [8] M. ALFARO, T. GILETTI, Y.-J. KIM, G. PELTIER, AND H. SEO, *On the modelling of spatially heterogeneous nonlocal diffusion : deciding factors and preferential position of individuals*, submitted, (2021).
- [9] M. ALFARO AND Q. GRIETTE, *Pulsating fronts for fisher-kpp systems with mutations as models in evolutionary epidemiology*, Nonlinear Analysis : Real World Applications, 42 (2018), pp. 255–289.
- [10] M. ALFARO AND G. PELTIER, *Populations facing a nonlinear environmental gradient : steady states and pulsating fronts*, Submitted.
- [11] M. ALFARO AND M. VERUETE, *Evolutionary branching via replicator-mutator equations*, Journal of Dynamics and Differential Equations, 31 (2019), pp. 2029–2052.
- [12] W. C. ALLEE, *The social life of animals.*, (1938).
- [13] F. ANDREU-VAILLO, J. M. MAZÓN, J. D. ROSSI, AND J. J. TOLEDO-MELERO, *Nonlocal diffusion problems*, vol. 165 of Mathematical Surveys

- and Monographs, American Mathematical Society, Providence, RI; Real Sociedad Matemática Española, Madrid, 2010.
- [14] D. APPLEBAUM, *Lévy Processes and Stochastic Calculus*, Cambridge Studies in Advanced Mathematics, Cambridge University Press, 2 ed., 2009.
 - [15] A. ARNOLD, L. DESVILLETES, AND C. PRÉVOST, *Existence of non-trivial steady states for populations structured with respect to space and a continuous trait*, Communications on Pure & Applied Analysis, 11 (2012), p. 83.
 - [16] 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), Springer, Berlin, 1975, pp. 5–49. Lecture Notes in Math., Vol. 446.
 - [17] D. G. ARONSON AND H. F. WEINBERGER, *Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics*, Advances in Mathematics, 30 (1978), pp. 33–76.
 - [18] I. AVERILL, K.-Y. LAM, AND Y. LOU, *The role of advection in a two-species competition model : a bifurcation approach*, Mem. Amer. Math. Soc., 245 (2017), pp. v+117.
 - [19] M. BAGES AND P. MARTINEZ, *Existence of pulsating waves of advection-reaction-diffusion equations of ignition type by a new method*, Nonlinear Anal., 71 (2009), pp. e1880–e1903.
 - [20] M. S. BARTLETT AND A. PORPORATO, *State-dependent jump processes : Itô-stratonovich interpretations, potential, and transient solutions*, Phys. Rev. E, 98 (2018), p. 052132.
 - [21] M. BAYM, T. D. LIEBERMAN, E. D. KELSIC, R. CHAIT, R. GROSS, I. YELIN, AND R. KISHONY, *Spatiotemporal microbial evolution on antibiotic landscapes*, Science, 353 (2016), pp. 1147–1151.
 - [22] O. BENICHO, V. CALVEZ, N. MEUNIER, AND R. VOITURIEZ, *Front acceleration by dynamic selection in Fisher population waves*, Physical Review E, 86 (2012), p. 041908.
 - [23] H. BERESTYCKI AND G. CHAPUISAT, *Traveling fronts guided by the environment for reaction-diffusion equations*, Netw. Heterog. Media, 8 (2013), pp. 79–114.
 - [24] H. BERESTYCKI AND F. HAMEL, *Front propagation in periodic excitable media*, Comm. Pure Appl. Math., 55 (2002), pp. 949–1032.
 - [25] H. BERESTYCKI, F. HAMEL, AND N. NADIRASHVILI, *The speed of propagation for kpp type problems. i : Periodic framework*, Journal of The European Mathematical Society, 7 (2005), pp. 173–213.
 - [26] H. BERESTYCKI, F. HAMEL, AND L. ROQUES, *Analysis of the periodically fragmented environment model : I-species persistence*, Journal of Mathematical Biology, 51 (2005), pp. 75–113.
 - [27] ———, *Analysis of the periodically fragmented environment model. II. Biological invasions and pulsating travelling fronts*, J. Math. Pures Appl. (9), 84 (2005), pp. 1101–1146.

- [28] H. BERESTYCKI, F. HAMEL, AND L. ROSSI, *Liouville-type results for semilinear elliptic equations in unbounded domains*, *Annali Di Matematica Pura Ed Applicata*, 186 (2007), p. 469.
- [29] H. BERESTYCKI, T. JIN, AND L. SILVESTRE, *Propagation in a non local reaction diffusion equation with spatial and genetic trait structure*, *Nonlinearity*, 29 (2016), pp. 1434–1466.
- [30] H. BERESTYCKI AND B. LARROUTUROU, *Quelques aspects mathématiques de la propagation des flammes prémélangées*, (1988).
- [31] H. BERESTYCKI, G. NADIN, B. PERTHAME, AND L. RYZHIK, *The non-local Fisher–KPP equation : traveling waves and steady states*, *Nonlinearity*, 22 (2009), p. 2813.
- [32] H. BERESTYCKI AND L. NIRENBERG, *On the method of moving planes and the sliding method*, *Boletim da Sociedade Brasileira de Matemática-Bulletin/Brazilian Mathematical Society*, 22 (1991), pp. 1–37.
- [33] H. BERESTYCKI, L. NIRENBERG, AND S. S. VARADHAN, *The principal eigenvalue and maximum principle for second-order elliptic operators in general domains*, *Communications on Pure and Applied Mathematics*, 47 (1994), pp. 47–92.
- [34] H. BERESTYCKI, N. RODRIGUEZ, AND L. RYZHIK, *Traveling wave solutions in a reaction-diffusion model for criminal activity*, *Multiscale Modeling & Simulation*, 11 (2013), pp. 1097–1126.
- [35] H. BERESTYCKI AND L. ROSSI, *Reaction-diffusion equations for population dynamics with forced speed I – the case of the whole space*, *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 21 (2008), p. 41.
- [36] N. BERESTYCKI, C. MOUHOT, AND G. RAOUL, *Existence of self-accelerating fronts for a non-local reaction-diffusion equations*, arXiv preprint arXiv :1512.00903, (2015).
- [37] 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*, *Comptes Rendus Mathématique*, 350 (2012), pp. 761–766.
- [38] E. BOUIN, V. CALVEZ, AND G. NADIN, *Front propagation in a kinetic reaction-transport equation*, in *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, (2014).
- [39] E. BOUIN, C. HENDERSON, AND L. RYZHIK, *Super-linear spreading in local and non-local cane toads equations*, *Journal de mathématiques Pures et Appliquées*, 108 (2017), pp. 724–750.
- [40] E. BOUIN AND S. MIRRAHIMI, *A Hamilton-Jacobi approach for a model of population structured by space and trait*, *Communications in Mathematical Sciences*, 13 (2015), pp. 1431–1452.
- [41] M. BRAMSON, *Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves*, vol. 285, American Mathematical Soc., 1983.
- [42] N. F. BRITTON, *Spatial structures and periodic travelling waves in an integro-differential reaction-diffusion population model*, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 50 (1990), pp. 1663–1688.

- [43] N. F. BRITTON ET AL., *Reaction-diffusion equations and their applications to biology.*, Academic Press, 1986.
- [44] É. BRUNET, *Some aspects of the Fisher-KPP equation and the branching Brownian motion*, habilitation à diriger des recherches, UPMC, 2016.
- [45] R. BÜRGER, *On the maintenance of genetic variation : global analysis of Kimura's continuum-of-alleles model*, J. Math. Biol., 24 (1986), pp. 341–351.
- [46] ———, *Perturbations of positive semigroups and applications to population genetics*, Math. Z., 197 (1988), pp. 259–272.
- [47] ———, *The mathematical theory of selection, recombination, and mutation*, Wiley Series in Mathematical and Computational Biology, John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, 2000.
- [48] X. CABRÉ AND J.-M. ROQUEJOFFRE, *The influence of fractional diffusion in Fisher–KPP equations*, Communications in Mathematical Physics, 320 (2013), pp. 679–722.
- [49] R. S. CANTRELL AND C. COSNER, *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*, John Wiley & Sons, 2004.
- [50] R. S. CANTRELL, C. COSNER, AND Y. LOU, *Movement toward better environments and the evolution of rapid diffusion*, Math. Biosci., 204 (2006), pp. 199–214.
- [51] R. S. CANTRELL, C. COSNER, AND Y. LOU, *Evolution of dispersal in heterogeneous landscapes*, Spatial ecology, Chapman Hall/CRC Press, Boca Raton, FL, 2009.
- [52] R. S. CANTRELL, C. COSNER, Y. LOU, AND D. RYAN, *Evolutionary stability of ideal free dispersal strategies : a nonlocal dispersal model*, Can. Appl. Math. Q., 20 (2012), pp. 15–38.
- [53] S. CHAPMAN, *On the brownian displacements and thermal diffusion of grains suspended in a non-uniform fluid*, Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character, 119 (1928), pp. 34–54.
- [54] E. CHASSEIGNE, M. CHAVES, AND J. D. ROSSI, *Asymptotic behavior for nonlocal diffusion equations*, J. Math. Pures Appl. (9), 86 (2006), pp. 271–291.
- [55] M. CHINTALAPATI AND P. MOORJANI, *Evolution of the mutation rate across primates*, Current Opinion in Genetics & Development, 62 (2020), pp. 58–64. Genetics of Human Origin.
- [56] S.-H. CHOI AND Y.-J. KIM, *Chemotactic traveling waves by the metric of food*, SIAM J. Appl. Math., 75 (2015), pp. 2268–2289.
- [57] J. S. CLARK, *Why trees migrate so fast : confronting theory with dispersal biology and the paleorecord*, The American Naturalist, 152 (1998), pp. 204–224.
- [58] J. S. CLARK, C. FASTIE, G. HURTT, S. T. JACKSON, C. JOHNSON, G. A. KING, M. LEWIS, J. LYNCH, S. PACALA, C. PRENTICE, ET AL., *Reid's paradox of rapid plant migration : dispersal theory and interpretation of paleoecological records*, BioScience, 48 (1998), pp. 13–24.

- [59] P. CONSTANTIN, K. DOMELEVO, J.-M. ROQUEJOFFRE, AND L. RYZHIK, *Existence of pulsating waves in a model of flames in sprays*, J. Eur. Math. Soc. (JEMS), 8 (2006), pp. 555–584.
- [60] C. CORTÁZAR, J. COVILLE, M. ELGUETA, AND S. MARTÍNEZ, *A nonlocal inhomogeneous dispersal process*, J. Differential Equations, 241 (2007), pp. 332–358.
- [61] C. CORTÁZAR, M. ELGUETA, J. GARCÍA-MELIÁN, AND S. MARTÍNEZ, *Existence and asymptotic behavior of solutions to some inhomogeneous nonlocal diffusion problems*, SIAM J. Math. Anal., 41 (2009), pp. 2136–2164.
- [62] ———, *Finite mass solutions for a nonlocal inhomogeneous dispersal equation*, Discrete Contin. Dyn. Syst., 35 (2015), pp. 1409–1419.
- [63] ———, *An inhomogeneous nonlocal diffusion problem with unbounded steps*, J. Evol. Equ., 16 (2016), pp. 209–232.
- [64] C. COSNER, J. DÁVILA, AND S. MARTÍNEZ, *Evolutionary stability of ideal free nonlocal dispersal*, J. Biol. Dyn., 6 (2012), pp. 395–405.
- [65] J. COVILLE, *Singular measure as principal eigenfunction of some nonlocal operators*, Applied Mathematics Letters, 26 (2013), pp. 831–835.
- [66] J. COVILLE, J. DÁVILA, AND S. MARTÍNEZ, *Nonlocal anisotropic dispersal with monostable nonlinearity*, Journal of Differential Equations, 244 (2008), pp. 3080–3118.
- [67] J. COVILLE AND L. DUPAIGNE, *On a non-local equation arising in population dynamics*, Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. A, 137 (2007), pp. 727–755.
- [68] C. M. CUESTA, S. HITTMEIR, AND C. SCHMEISER, *Traveling waves of a kinetic transport model for the kpp-fisher equation*, SIAM Journal on Mathematical Analysis, 44 (2012), pp. 4128–4146.
- [69] M. B. DAVIS, R. G. SHAW, AND J. R. ETTERTSON, *Evolutionary responses to changing climate*, Ecology, 86 (2005), pp. 1704–1714.
- [70] W. DING, F. HAMEL, AND X.-Q. ZHAO, *Bistable pulsating fronts for reaction-diffusion equations in a periodic habitat*, Indiana Univ. Math. J., 66 (2017), pp. 1189–1265.
- [71] B. C. DOS SANTOS, S. M. OLIVA, AND J. D. ROSSI, *A local/nonlocal diffusion model*, arXiv 2020, <https://arxiv.org/abs/2003.02015>.
- [72] A. DUPUTIÉ, F. MASSOL, I. CHUINE, M. KIRKPATRICK, AND O. RONCE, *How do genetic correlations affect species range shifts in a changing environment ?*, Ecology Letters, 15 (2012), pp. 251–259.
- [73] U. EBERT AND W. VAN SAARLOOS, *Front propagation into unstable states : universal algebraic convergence towards uniformly translating pulled fronts*, Physica D : Nonlinear Phenomena, 146 (2000), pp. 1–99.
- [74] J. R. ETTERTSON, D. E. DELF, T. P. CRAIG, Y. ANDO, AND T. OHGUSHI, *Parallel patterns of clinal variation in solidago altissima in its native range in central usa and its invasive range in japan*, Botany, 86 (2008), pp. 91–97.
- [75] G. FAYE AND M. HOLZER, *Modulated traveling fronts for a nonlocal Fisher–KPP equation : a dynamical systems approach*, Journal of Differential Equations, 258 (2015), pp. 2257–2289.

- [76] A. FICK, *V. On liquid diffusion*, The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, 10 (1855), pp. 30–39.
- [77] P. C. FIFE AND J. B. MCLEOD, *The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions*, Arch. Ration. Mech. Anal., 65 (1977), pp. 335–361.
- [78] S. FIGUEROA IGLESIAS AND S. MIRRAHIMI, *Selection and mutation in a shifting and fluctuating environment*. accepted in Comm. Math. Sci., 2021.
- [79] R. A. FISHER, *The wave of advance of advantageous genes*, Annals of eugenics, 7 (1937), pp. 355–369.
- [80] W. H. FLEMING, *Equilibrium distributions of continuous polygenic traits*, SIAM J. Appl. Math., 36 (1979), pp. 148–168.
- [81] M. I. FREIDLIN, *Functional integration and partial differential equations*, no. 109, Princeton university press, 1985.
- [82] H. FUJITA, *On the blowing up of solutions fo the cauchy problem for $u_t = \delta u + u^{\alpha}$* , J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 13 (1966), pp. 109–124.
- [83] J. GARNIER, *Accelerating solutions in integro-differential equations*, SIAM Journal on Mathematical Analysis, 43 (2011), pp. 1955–1974.
- [84] J. GARNIER, T. GILETTI, F. HAMEL, AND L. ROQUES, *Inside dynamics of pulled and pushed fronts*, Journal de mathématiques pures et appliquées, 98 (2012), pp. 428–449.
- [85] J. GÄRTNER AND M. I. FREIDLIN, *On the propagation of concentration waves in periodic and random media*, Doklady Akademii Nauk, 249 (1979), pp. 521–525.
- [86] M.-E. GIL, F. HAMEL, G. MARTIN, AND L. ROQUES, *Mathematical properties of a class of integro-differential models from population genetics*, SIAM J. Appl. Math., 77 (2017), pp. 1536–1561.
- [87] ———, *Dynamics of fitness distributions in the presence of a phenotypic optimum : an integro-differential approach*, Nonlinearity, 32 (2019), pp. 3485–3522.
- [88] S. A. GOURLEY, *Travelling front solutions of a nonlocal fisher equation*, Journal of mathematical biology, 41 (2000), pp. 272–284.
- [89] Q. GRIETTE, *Singular measure traveling waves in an epidemiological model with continuous phenotypes*, Transactions of the American Mathematical Society, 371 (2019), pp. 4411–4458.
- [90] T. M. GRIFFITH AND M. A. WATSON, *Is evolution necessary for range expansion ? manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range*, The American Naturalist, 167 (2006), pp. 153–164.
- [91] P. GRINDROD, *Mathematical underpinnings of analytics : theory and applications*, OUP Oxford, 2014.
- [92] K.-P. HADELER AND F. ROTHE, *Travelling fronts in nonlinear diffusion equations*, Journal of Mathematical Biology, 2 (1975), pp. 251–263.
- [93] F. HAMEL, *Qualitative properties of monostable pulsating fronts : exponential decay and monotonicity*, J. Math. Pures Appl. (9), 89 (2008), pp. 355–399.

- [94] F. HAMEL, J. NOLEN, J.-M. ROQUEJOFFRE, AND L. RYZHIK, *A short proof of the logarithmic bramson correction in fisher-kpp equations*, *Netw. Heterog. Media*, 8 (2013), pp. 275–279.
- [95] F. HAMEL AND L. ROQUES, *Fast propagation for KPP equations with slowly decaying initial conditions*, *Journal of Differential Equations*, 249 (2010), pp. 1726–1745.
- [96] ———, *Uniqueness and stability properties of monostable pulsating fronts*, *J. Eur. Math. Soc. (JEMS)*, 13 (2011), pp. 345–390.
- [97] F. HAMEL AND L. RYZHIK, *On the nonlocal Fisher-KPP equation : steady states, spreading speed and global bounds*, *Nonlinearity*, 27 (2014), pp. 2735–2753.
- [98] C. HENDERSON, *Pulsating fronts in a 2D reactive Boussinesq system*, *Comm. Partial Differential Equations*, 39 (2014), pp. 1555–1595.
- [99] ———, *Propagation of solutions to the fisher-kpp equation with slowly decaying initial data*, *Nonlinearity*, 29 (2016), p. 3215.
- [100] R. HERMSEN, J. B. DERIS, AND T. HWA, *On the rapidity of antibiotic resistance evolution facilitated by a concentration gradient*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (2012), pp. 10775–10780.
- [101] W. HUDSON AND B. ZINNER, *Existence of traveling waves for reaction diffusion equations of Fisher type in periodic media*, in *Boundary value problems for functional-differential equations*, World Sci. Publ., River Edge, NJ, 1995, pp. 187–199.
- [102] V. HUTSON, S. MARTINEZ, K. MISCHAIKOW, AND G. T. VICKERS, *The evolution of dispersal*, *Journal of mathematical biology*, 47 (2003), pp. 483–517.
- [103] S. R. KELLER AND D. R. TAYLOR, *History, chance and adaptation during biological invasion : separating stochastic phenotypic evolution from response to selection*, *Ecology Letters*, 11 (2008), pp. 852–866.
- [104] J. E. KEYMER, P. GALAJDA, C. MULDOON, S. PARK, AND R. H. AUSTIN, *Bacterial metapopulations in nanofabricated landscapes*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (2006), pp. 17290–17295.
- [105] Y.-J. KIM AND H. SEO, *Model for heterogeneous diffusion*, submitted, <http://amath.kaist.ac.kr/papers/Kim/57.pdf>.
- [106] M. KIMURA, *A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 54 (1965), pp. 731–736.
- [107] J. KOCH, J. DUPUIS, M.-K. JARDELEZA, N. OUEDRAOGO, S. GEIB, P. FOLLETT, AND D. PRICE, *Population genomic and phenotype diversity of invasive drosophila suzukii in hawaii*, *Biological Invasions*, 22 (2020).
- [108] A. N. KOLMOGOROV, I. G. PETROVSKY, AND N. S. PISKUNOV, *Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique*, *Bull. Univ. Etat Moscou, Sér. Inter. A 1* (1937), pp. 1–26.
- [109] R. LANDE, *The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci*, *Genetics Research*, 26 (1975), pp. 221–235.

- [110] M. A. LEWIS AND P. KAREIVA, *Allee dynamics and the spread of invading organisms*, Theoretical Population Biology, 43 (1993), pp. 141–158.
- [111] J.-F. MALORDY AND J.-M. ROQUEJOFFRE, *A parabolic equation of the kpp type in higher dimensions*, SIAM Journal on Mathematical Analysis, 26 (1995), pp. 1–20.
- [112] J. MEDLOCK AND M. KOT, *Spreading disease : integro-differential equations old and new*, Mathematical biosciences, 184 (2003), pp. 201–222.
- [113] S. MIRRAHIMI, B. PERTHAME, AND P. E. SOUGANIDIS, *Time fluctuations in a population model of adaptive dynamics*, Annales de l’Institut Henri Poincaré (C) Non Linear Analysis, 32 (2015), pp. 41–58.
- [114] S. MIRRAHIMI AND G. RAOUL, *Dynamics of sexual populations structured by a space variable and a phenotypical trait*, Theoretical Population Biology, 84 (2013), pp. 87–103.
- [115] A. MOLINO AND J. D. ROSSI, *Nonlocal diffusion problems that approximate a parabolic equation with spatial dependence*, Z. Angew. Math. Phys., 67 (2016), pp. Art. 41, 14.
- [116] ———, *Nonlocal approximations to Fokker-Planck equations*, Funkcial. Ekvac., 62 (2019), pp. 35–60.
- [117] J. MOSER, *A Harnack inequality for parabolic differential equations*, Communications on pure and applied mathematics, 17 (1964), pp. 101–134.
- [118] J. D. MURRAY, *Mathematical biology II : Spatial models and biomedical applications*, Springer New York, 2001.
- [119] ———, *Mathematical biology I : An introduction*, vol. 17, Springer Science & Business Media, 2007.
- [120] S. NORDMANN, *Équations de réaction-diffusion, propriétés qualitatives et dynamique des populations*, PhD thesis, Sorbonne université, 2019.
- [121] S. NOVAK, *Habitat heterogeneities versus spatial type frequency variances as driving forces of dispersal evolution*, Ecology and evolution, 4 (2014), pp. 4589–4597.
- [122] J. R. PECK, J. M. YEARSLEY, AND D. WAXMAN, *Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations*, Nature, 391 (1998), pp. 889–892.
- [123] G. PELTIER, *Accelerating invasions along an environmental gradient*, Journal of Differential Equations, 268 (2020), pp. 3299–3331.
- [124] J. POLECHOVÁ AND N. H. BARTON, *Speciation through competition : a critical review*, Evolution, 59 (2005), pp. 1194–1210.
- [125] ———, *Speciation through competition : a critical review*, Evolution, 59 (2005), pp. 1194–1210.
- [126] C. PREVOST, *Applications of partial differential equations and their numerical simulations of population dynamics*, PhD thesis, University of Orleans, 2004.
- [127] L. ROQUES, F. HAMEL, J. FAYARD, B. FADY, AND E. KLEIN, *Recolonisation by diffusion can generate increasing rates of spread*, Theoretical population biology, 77 (2010), pp. 205–212.
- [128] F. ROTHE, *Convergence to pushed fronts*, The Rocky Mountain Journal of Mathematics, (1981), pp. 617–633.

- [129] A. SCALLY AND R. DURBIN, *Revising the human mutation rate : implications for understanding human evolution*, Nature Reviews Genetics, 13 (2012), pp. 745–753.
- [130] N. SHIGESADA AND K. KAWASAKI, *Biological invasions : theory and practice*, Oxford University Press, UK, 1997.
- [131] N. SHIGESADA, K. KAWASAKI, AND E. TERAMOTO, *Traveling periodic waves in heterogeneous environments*, Theoret. Population Biol., 30 (1986), pp. 143–160.
- [132] J. G. SKELLAM, *Random dispersal in theoretical populations*, Biometrika, 38 (1951), pp. 196–218.
- [133] A. STIGALL, *Speciation collapse and invasive species dynamics during the late devonian "mass extinction"*, GSA Today, 22 (2012), pp. 4–9.
- [134] A. STOKES, *On two types of moving front in quasilinear diffusion*, Mathematical Biosciences, 31 (1976), pp. 307–315.
- [135] J.-W. SUN, W.-T. LI, AND F.-Y. YANG, *Approximate the Fokker-Planck equation by a class of nonlocal dispersal problems*, Nonlinear Anal., 74 (2011), pp. 3501–3509.
- [136] K. UCHIYAMA ET AL., *The behavior of solutions of some non-linear diffusion equations for large time*, Journal of Mathematics of Kyoto University, 18 (1978), pp. 453–508.
- [137] V. VOLPERT, *Elliptic partial differential equations. Volume 1 : Fredholm theory of elliptic problems in unbounded domains*, vol. 101 of Monographs in Mathematics, Birkhäuser/Springer Basel AG, Basel, 2011.
- [138] Z.-C. WANG, W.-T. LI, AND S. RUAN, *Travelling wave fronts in reaction–diffusion systems with spatio-temporal delays*, Journal of Differential Equations, 222 (2006), pp. 185–232.
- [139] D. J. WEBRE, P. M. WOLANIN, AND J. B. STOCK, *Bacterial chemotaxis*, Current Biology, 13 (2003), pp. R47–R49.
- [140] H. F. WEINBERGER, *Long-time behavior of a class of biological models*, SIAM journal on Mathematical Analysis, 13 (1982), pp. 353–396.
- [141] H. F. WEINBERGER, *On spreading speeds and traveling waves for growth and migration models in a periodic habitat*, J. Math. Biol., 45 (2002), pp. 511–548.
- [142] M. T. WEREIDE, *La diffusion d'une solution dont la concentration et la température sont variables*, in Annales de Physique, vol. 9, EDP Sciences, 1914, pp. 67–83.
- [143] J. XIN, *Front propagation in heterogeneous media*, SIAM Rev., 42 (2000), pp. 161–230.
- [144] J. X. XIN, *Existence and nonexistence of traveling waves and reaction-diffusion front propagation in periodic media*, J. Statist. Phys., 73 (1993), pp. 893–926.
- [145] X. XIN, *Existence and stability of traveling waves in periodic media governed by a bistable nonlinearity*, J. Dynam. Differential Equations, 3 (1991), pp. 541–573.

- [146] E. ZEIDLER, *Nonlinear functional analysis and its applications. I*, Springer-Verlag, New York, 1986. Fixed-point theorems, Translated from the German by Peter R. Wadsack.
- [147] A. ZLATOŠ, *Quenching and propagation of combustion without ignition temperature cutoff*, *Nonlinearity*, 18 (2005), p. 1463.

Résumé

Dans cette thèse nous considérons des équations aux dérivées partielles non-locales, et des équations intégro-différentielles, qui servent de modèles pour la biologie évolutive. L'objectif est de faire une analyse mathématique rigoureuse des phénomènes d'extinction, de survie et d'invasion dans ces modèles puis d'en retirer une interprétation biologique pertinente. Dans un premier temps, nous envisageons une population affrontant un gradient environnemental linéaire, i.e. le trait optimal dépend linéairement de la position en espace (par exemple la température selon l'axe Nord-Sud). On montre que, sous certaines conditions sur la donnée initiale, la solution se propage en espace en *accélérant*. Nous donnons également une estimation fine de la position asymptotique des ensembles de niveau de la solution. Dans un deuxième temps, nous considérons un modèle avec un gradient environnemental *non-linéaire*. Par des techniques de perturbation, nous construisons des états stationnaires et, lorsque le gradient est périodique, des fronts pulsatoires. Notre analyse révèle ainsi comment la répartition à l'équilibre de la population et sa dynamique d'invasion sont affectées par le gradient non-linéaire. Enfin, nous introduisons de nouveaux modèles de diffusion non-locale, hétérogène et anisotrope. Nous en étudions les liens avec des modèles de diffusion locale présents dans la littérature ainsi que les états stationnaires. Notre approche fait intervenir la notion de "points décideurs", et apporte un éclairage nouveau sur la "position préférentielle des individus".

Mots-clés : écologie évolutive, équations de réaction-diffusion, modèles non-locaux, phénomènes d'invasion, gradient environnemental, diffusion hétérogène.

Abstract

In this thesis we consider several nonlocal partial differential equations and integro-differential equations, arising from evolutionary biology models. We aim at performing a rigorous mathematical analysis of extinction, survival and invasion phenomena of these models that lead to relevant biological insights. Firstly, we look at a population facing a linear environmental gradient, that is the optimal trait is linearly dependent of the spatial position (say the temperature along a north-south axis). We show that, under certain conditions on the initial data, the solution spreads in space by *accelerating*. We also give precise estimates of the asymptotic position of the level sets of the solution. Secondly, we consider a model with a *nonlinear* environmental gradient. Using perturbative techniques, we construct steady states and, when the gradient is periodic, pulsating fronts. Our analysis reveals how the distribution of the population at equilibrium and its invasion dynamics are affected by the nonlinear gradient. Finally, we introduce new models with nonlocal, heterogeneous, anisotropic diffusion. We investigate their connections with local diffusion models found in the literature, as well as their steady states. Our approach involves the notion of "deciding factors", and sheds light on the "preferential position of individuals".

Keywords : evolutionary ecology, reaction-diffusion equations, nonlocal models, invasion phenomena, environmental gradient, heterogeneous diffusion.