الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

Université Abou Bekr Belkaid جامعة أبي بكر بلقايد
Tlemcen Algérie تلمسان الجزائر

FACULTÉ DES SCIENCES

DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

MEMOIRE DE MASTER
EN MATHEMATIQUES

Option : Perturbations, Moyennisation et Applications aux Biomathématiques (PeMAB)

Sujet :

Sur le signe de la vitesse d'une onde progressive solution de certaines équations de réaction-diffusion et intégro-différences

---

Candidate : **Fatima Zohra HATHOUT**

Date : 22/06/2017

Membres du Jury :

Président :	Tewfik MAHDJOUB,	MCA, Université de Tlemcen
Examinateur :	Abdennasser CHEKROUN,	MCB, Université de Tlemcen
Examinateur :	Esma MELIANI,	MAA, Université de Tlemcen
Encadreur :	Mohammed MESK,	MCB, Université de Tlemcen

Année Universitaire 2016/2017

Dédicace

A mes parents

Remerciements

Je tiens à remercier, après Dieu, mon encadreur Mohammed MESK de m'avoir proposé ce sujet, mais aussi pour sa disponibilité , son écoute et son aide, il m'a beaucoup apporté, je lui en suis infiniment reconnaissante.

J'exprime également toute ma gratitude à monsieur Tewfik MAHDJOUB d'avoir accepté de présider ce jury, j'apprécie énormément son travaille sur la diapause prolongée chez certaines espèces, avec lequel j'ai approfondi mes connaissances.

Je suis très sensible à l'honneur que m'ont fait les examinateurs Abdennasser CHEKROUN et Esma MELIANI en acceptant d'évaluer ce simple travail.

Je tiens à remercier chaleureusement monsieur Karim YADI, le responsable de ce master, pour tout ce qu'il m'a apporté durant ces années, c'est grâce à lui que j'ai pu arriver à ce niveau.

J'adresse un remerciement particulier à monsieur Abdellatif BENCHAIB et Mustapha LAKRIB et tous les enseignants du département de mathématiques.

Table des figures

Introduction générale

Dans la nature, pendant que les animaux essayent de s'adapter à leur environnement, l'homme cherche toujours à le changer selon ses besoins, détruire des petites forets pour bénéficier du bois, construire des routes pour faciliter le transport et d'autres aspects, ont causé l'abondance de certaines espèces biologiques, mais l'effet a resté local jusqu'à avoir un progrès considérable dans la science et la technologie, et donc en économie. Ce développement a permet de faire des échanges commerciaux entre pays et même continents, d'où l'augmentation de la mobilité humaine, en parallèle, un autre phénomène a été remarqué, lié principalement au déplacement de l'homme, c'est l'apparition de certaines espèces biologiques dans des endroits où -en principe- elles ne devraient pas être, loin de leurs régions natives, il s'agit de ce qu'on appelle : invasion biologique.

Les exemples trouvés dans la littérature et beaucoup d'autres qui ne sont pas documentés, prouvent que ce phénomène n'est pas une nouveauté, c'est l'étude qui n'a commencé qu'au milieu du vingtième siècle [7] ; la naissance de l'écologie des invasions comme étant science est associée à la publication du livre de Elton en 1958, d'où l'évolution exponentielle du nombre de documents publiés sur le phénomène.

La présence d'une espèce étrangère dans un environnement, peut provoquer la survie de certaines espèces indigènes, donc il est très important de comprendre d'abord le phénomène, et de contrôler la croissance et la dispersion de l'espèce exotique.
Les méthodes écologiques traditionnelles basées sur les expérimentations ne sont pas suffisantes pour étudier le problème, en vertu de plusieurs raisons. La modélisation mathématique, à l'aide des simulations numériques, représente un complément très puissant de l'expérience, et parfois, elle peut même la remplacer [7].
Historiquement, le premier modèle décrivant la dispersion d'une population fut proposé par Fisher [1], il était de type "réaction-diffusion". Ce genre d'équations modélise la démographie et la dispersion d'une population où les générations se chevauchent, c-à-d, le temps est continu, sinon, s'il est discret alors d'autres types d'équations sont utilisées, par exemple "intégro-différences" [6].

Ces deux types d'équations ont une classe particulière de solutions : ondes progressives, caractérisées par une certaine vitesse c. Cette quantité sert à prédire si l'invasion a réussi ou non ; si la vitesse de l'onde c est positive alors ça signifie que la nouvelle espèce va remplir le milieu, sinon, elle fait un retrait ($c < 0$), ou elle reste dans un cas stationnaire ($c = 0$). Généralement, on ne peut pas calculer c analytiquement [13], mais on peut déduire son signe [12, 7, 14], il dépend fortement du taux de croissance de la population dans la présence ou non des effets Allee [7].

Dans ce présent mémoire, on va consacrer un chapitre (chapitre 1) pour introduire l'invasion biologique, ainsi que les outils mathématiques nécessaires pour la modélisation du phénomène, puis, un autre chapitre (chapitre 2) pour présenter deux résultats généraux concernant le signe de la vitesse d'invasion : en temps continu et discret.

Mots clés : invasion biologique, équations de réaction-diffusion, équations intégro-différences, onde progressive, vitesse d'invasion, effets Allee.

Table des matières

Chapitre 1

Invasion biologique et modélisation

L'invasion biologique est l'une des questions les plus stimulantes en écologie [1] contemporaine[12], c'est une conséquence du changement global actuel comme l'intensification des échanges commerciaux, l'augmentation des températures et le changement climatique ; en donnant une redistribution massive des espèces animales à l'échelle planétaire[2]. Le taux et le mode de propagation des espèces, l'impact de divers facteurs environnementaux et biologiques et d'autres problèmes liés, ont été étudiés d'une façon intensive pour une meilleure compréhension du phénomène[12].

1.1 Qu'est ce qu'une invasion biologique ?

Le terme "invasion biologique" est un nom commun[12] pour plusieurs phénomènes liés à l'introduction et la propagation d'une certaine espèce étrangère ou exotique, c-à-d une espèce qui s'est arrivée à un nouvel environnement, en dehors de sa région native.

Cette espèce est aussi dite "envahissante", "alien", "allochtone", "non indigène" [8], ou tout simplement "invasive"[2].

Ce phénomène qui est très fréquent, a des conséquences dramatiques sur la communauté écologique natif, et il provoque la biodiversité dans le monde entier, en effet, une espèce envahissante peut causer parfois une éradication réelle de certaines espèces natives [12] surtout en agriculture.

1.2 Exemples

Il y a plein d'exemples d'invasion dans la nature [7], on cite les deux suivants :

1.2.1 *Muskrat*

Le muskrat "*Ondatra zibethica*"(figure 1.1), source importante pour la production de fourrure, a été amené de l'Amérique du Nord vers l'Europe où il commença à disperser. Cet exemple classique d'invasion biologique, été utilisé par Skellam (1951) pour développer l'une des premières approches mathématiques modélisant la dispersion spatiale des individus [12].

1. La science qui s'intéresse aux interactions entre les êtres vivants et les diverses composantes du milieu.

FIGURE 1.1 – Muskrat

1.2.2 *Popillia japonica*

Le pays d'origine de cette espèce connue par la fameuse appellation " le cafard japonais" (en anglais "Japanese beetle") est le Japon (figure1.2), où certains prédateurs et parasites empêchent son action ravageuse.
Environ 200 espèces végétales ont été perdues en Amérique du Nord [7] à cause de cet insecte.

FIGURE 1.2 – popillia japonica

1.3 Phases d'invasion

Les scientifiques associent généralement trois phases pour qualifier une invasion [2, 8] :

1.3.1 Phase d'introduction

L'invasion biologique commence, bien sûr, par l'étape de l'introduction, en effet, aucune chose ne va se passer avant que l'espèce étrangère s'introduit dans le nouveau milieu. Quant à la terminologie, on a le commentaire suivant [7] :
Par le terme "introduction", on veut indiquer le transport d'une espèce [2] donnée vers un nouvel emplacement géographique qui serait -en principe- inaccessible pour cette espèce selon des nécessités naturelles, par conséquent, cette étape est souvent un résultat de l'activité humaine plutôt que l'action des mécanismes naturels.

2. Plus précisément, d'un nombre d'individus d'une espèce donnée, qui sont capables de se reproduire.

1.3.2 Phase d'établissement

La réalisation de l'établissement d'une espèce dépend du degré de similitude entre le milieu natif et le nouvel environnement [7], ainsi que la densité initiale de population et la géométrie de son domaine d'introduction. Le défi principal des écologistes dans cette étape est de déterminer les facteurs qui affectent la survie de l'espèce invasive.

1.3.3 Phase de dispersion

Après l'étape d'établissement, l'espèce commence à se propager et envahir d'autres nouvelles régions.
Cependant, un temps de latence[8] peut procéder cette étape, car parfois, l'espèce occupe la région locale de son introduction pour plusieurs années avant de disperser[7].

1.4 Importance de la modélisation mathématique

Pendant plusieurs décades suivant la publication du fameux livre *"The Ecology of Invasions by Animals and Plants"*, de Charles Elton [7], de nombreuses études écologiques concernant les divers aspects de l'invasion d'une espèce étrangère, sont apparues. Une analyse comparative entre les différents cas d'invasion a été faite, dans le but de savoir les tendances générales du phénomène connu par sa complexité.

Cependant, l'utilisation des outils traditionnels en écologie, ne suffit pas pour avoir une bonne compréhension du problème.

Comme dans toutes les sciences naturelles, les études se basent sur des expérimentations soumises à des conditions contrôlées, ce qui est difficile en écologie à cause des changements naturels de l'environnement. En plus, ces expériences sont coûteuses, et dans le cas où les résultats sont mal compris, on aura des effets défavorables sur certaines espèces et sur la biodiversité.

La modélisation mathématique et les simulations numériques ont réalisé un "environnement virtuel", pratique, qui peut être un bon complément pour le domaine d'expérimentation et parfois, il peut même le remplacer. Ces méthodes sont devenues très utiles dans les recherches écologiques, en particulier, dans l'étude des invasions biologiques.

1.5 Introduction aux modèles de dispersion spatiale

On donne un bref aperçu sur l'évolution de l'outil de modélisation de la dispersion de point de vue macroscopique [8].
1/ Equation de réaction-diffusion de R.A.Fisher (1937)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = k\Delta u + mu(1-u), \quad x \in \mathbb{R}, t \geq 0, \tag{1.1}$$

où k un coefficient de diffusion, $\Delta(=\frac{\partial^2}{\partial x^2})$ l'opérateur Laplacien et m une constante mesurant l'intensité de la sélection en faveur du gène mutant.
2/ Modèle de J.G.Skellam (1951)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\Delta u + f(u)u \tag{1.2}$$

3/ Modèle spatial de contact de D.G.Kendall-Mollison (1972)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \beta(\int_{\Omega} k(x,y)u(y,t)dy)(M-u) \tag{1.3}$$

où
$\beta > 0$, Ω est un domaine spatiale.
4/ Modèle de H.F.Weinberger (1978)

$$u_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)f[u(y,t)]dy \tag{1.4}$$

5/ Modèle structuré de M.G.Neubert-H.Caswell (2000)

$$N_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} [K(x-y)oB_N]N(y,t)dy \tag{1.5}$$

où $K(x)$ est une matrice décrivant la matrice du type :

$$K(x) = \begin{pmatrix} k_{1,1} & \cdots & k_{1,p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ k_{p,1} & \cdots & k_{p,p} \end{pmatrix}$$

1.6 Mouvement d'individus dans l'espace

Généralement, la distribution spatiale d'une population change avec le temps pour différentes raisons [7], comme le mouvement des individus dans le cas des invasions, qui peut caractériser seulement une certaine période dans la vie ; par exemple (pour le mouvement active) les mammifères bougent durant toute leur vie, les insectes se déplacent en tant que adultes et non pas des œufs, et bien sûr, les plantes ne peuvent pas bouger alors que leurs graines se déplacent en tombant (suivant la géométrie de la plante et de l'espace). Par conséquent, la description de dispersion des individus consiste à comprendre leurs mouvements dans l'espace.

Afin de construire un modèle mathématique, on doit décider si le mouvement d'individus sera considéré comme déterministe ou stochastique (aléatoire). Autrement dit, peut on déterminer la position exacte d'un individu donné en n'importe quel instant, ou bien on doit étudier les probabilités correspondantes aux diverses positions possibles ?

a) Mouvement des animaux

Selon des arguments biologiques, il semble improbable qu'un certain animal se déplace aléatoirement tout le temps ; une hypothèse courante est que la vitesse et la direction de ses mouvements sont gérées par un certain nombre de stimulants externes qui peut être grand. Même si la réponse de l'animal à chaque stimulant est bien définit et parfaitement déterministe, elle est probable d'être très compliquée. C'est exactement le contexte où l'approche Lagrangienne procède à une description probabiliste et aux mécanismes statistiques. Dans une situation similaire, il ne suffit pas de considérer qu'une raison particulière pour chaque déplacement de l'animal. On peut donner une description pratique concernant le mouvement individuel en considérant la densité de probabilité pour le déplacement d'un individu typique sur un intervalle donné.

b) Mouvement des graines

Dans le cas des plantes, les graines peuvent disperser par des vecteurs (e.g., les animaux, les insectes, les oiseaux), ici le même argument précédent s'applique. Si les graines sont transportées par le vent, alors leur dispersion sera stochastique.
Donc à la lumière de ces remarques, on va traiter le mouvement aléatoire.
Il est à noter que le déplacement individuel des animaux et des graines se fait dans un espace bidimensionnel (les surfaces naturelles) ou tridimensionnel (l'air et l'eau). Pour simplifier, prenons le cas uni-dimensionnel, supposons aussi que l'effet des frontières de l'habitat est négligeable, d'où l'illimité de l'espace. Une telle hypothèse est raisonnable dans les phases de l'établissement et la propagation.
Considérons que la taille de l'individu est négligeable comparativement aux distances de déplacement. Par conséquent, une seule composante notée y définit la position de l'individu à l'instant t. Pour pouvoir décrire le mouvement, on a besoin d'une information sur la nouvelle position x après un petit moment Δt.
Puisqu'on est dans le cas stochastique, on ne peut pas calculer juste une certaine valeur de x, on doit utiliser la densité de probabilité $k(x|y,t,\Delta t)$ correspondante à la prochaine position, et donc la probabilité de trouver un individu dans l'intervalle $(x, x+dx)$ est donnée par :

$$dP(x,t+\Delta t|y,t) = k(x|y,t,\Delta t)dx \tag{1.6}$$

où la fonction k est dite *"noyau de dispersion"*.
Le mouvement réel est compliqué à décrire, ce qui nous empêche de savoir ses tendances générales, et donc on suppose souvent que l'environnement est immobile et homogène.

Définition 1.6.1. *Un espace est dit homogène si les propriétés démographiques et de migrations sont les mêmes en tout point de l'espace.*

Dans un milieu homogène, la densité de probabilité k dépend seulement du déplacement $x-y$ plutôt que de x et y individuellement. Alors Le modèle (1.6) devient :

$$dP(x,t+\Delta t|y,t) = k(x-y,\Delta t)dx = k(\xi,\Delta t)dx, \tag{1.7}$$

où $\xi = x - y$.
Dans le cas général, la fonction k peut ne pas dépendre seulement de la distance du déplacement $|\xi|$ mais même de sa direction, ainsi, il est possible que les valeurs $k(\xi,\Delta t)$ et $k(-\xi,\Delta t)$ soient différentes. Dans cette étude, on va supposer que le mouvement est "isotrope", pour avoir $k(-\xi,\Delta t) = k(\xi,\Delta t)$.

Définition 1.6.2. *Un espace est dit isotrope si les propriétés de migrations sont les même pour toutes les directions de l'espace*

En négligeant la mortalité de l'individu, la probabilité totale de son arrivée à un certain endroit sera exactement égale à un :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} k(\xi,\Delta t)\,dx = 1. \tag{1.8}$$

La convergence de cette intégrale implique que $k \to 0$ quand $|\xi| \to \infty$, notons que ça n'implique pas que la fonction k décroît strictement pour tout $\xi > 0$.

1.7 Ondes progressives , vitesses minimales

Les individus de n'importe quelle espèce biologique se reproduisent, se déplacent au moins durant une certaine étape dans leur vie [7], et ils meurent éventuellement pour différentes raisons naturelles ou non ; par exemple être consommés par d'autres individus prédateurs.
Donc, un modèle décrivant l'invasion biologique doit tenir en compte le taux de croissance, de dispersion et de mortalité de la population envahissante. La construction d'un tel modèle dépend du trait biologique de l'espèce : si les générations se chevauchent ou non.

1.7.1 Temps continu : équations de réaction-diffusion

La théorie des ondes dans les équations de réaction-diffusion est apparue dans les années 1930 [15] à travers l'étude de propagation d'un gène dominant par Fisher [1], Kolmogorov, Petrovskii et Piskunov et par Frank-Kamenetskii à travers la théorie de combustion, ils ont introduit l'équation de réaction-diffusion scalaire [12] :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + F(u), \quad x \in \mathbb{R}, \tag{1.9}$$

avec

$u(x,t)$: densité de population supposée positive ou nulle.

D : paramètre de diffusion [9],

F : fonction démographique [8] (fonction de croissance [12]),

t : temps,

x : variable de l'espace.

En invasions biologiques, la dispersion d'une espèce exotique est décrite par un *front* [12, 7, 15, 8, 9] séparant la région où cette espèce est absente de celle où sa densité est considérable.
Les solutions de (1.9) sont de la forme

$$u(x,t) = U(\xi) \tag{1.10}$$

où

$$\xi = x - ct \tag{1.11}$$

reliant l'état de densité maximale $u = 1$ à l'état de densité nulle $u = 0$ voir figure 1.3.

Définitions [8, 9]

1) La solution (1.10) est dite *onde progressive* ou *front progressif* dans la direction de l'axe des x.

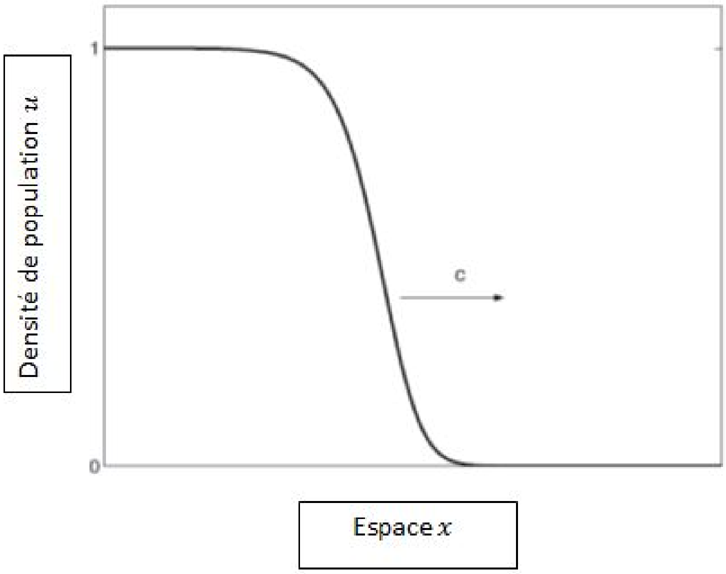

FIGURE 1.3 – Front progressif décrit par une équation de réaction-diffusion [12]

2) La variable ξ est dite *variable de l'onde.*

3) La quantité c est appelée *vitesse d'invasion* ou *vitesse d'onde.*

4) Le graphe représentant la fonction U est *le profil d'onde* .

Dans les systèmes à une seule espèce, ces solutions vérifient l'équation [12]

$$D\frac{d^2U}{d\xi^2} + c\frac{dU}{d\xi} + F(U) = 0 \tag{1.12}$$

avec les conditions

$$U(-\infty) = 1, \quad U(+\infty) = 0 \tag{1.13}$$

1.7.2 Vitesse minimale.Théorème de Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov : KPP-Fisher

La vitesse d'invasion dépend fortement de la fonction F, qui est déterminée par des facteurs biologiques.

Supposons que la fonction F vérifie les conditions suivante (pas d'effet Allee) [12] :

$$F(0) = F(K) = 0 \tag{1.14}$$

et

$$F'(0) = \alpha > 0, \quad F'(u) < \alpha, \quad \forall u > 0. \tag{1.15}$$

où K est la capacité limite de la population.
alors, la valeur minimale de la vitesse d'invasion est donnée par :

$$c_{min} = 2(D\alpha)^{1/2} \tag{1.16}$$

Dans le cas où l'effet Allee est présent, le résultat (1.13) n'est pas valable.

Théorème 1.7.1. *(Kolmogorov et al., 1937) Soit l'équation de réaction-diffusion suivante :*

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + F(u) \tag{1.17}$$

où f est concave satisfaisant $F(0) = F(1) = 0$.

Si $\quad u(0;x) = \begin{cases} 1 & , x < 0 \\ 0 & , x > 0 \end{cases}$ *et* $m(t)$ *est telle que* $u(t, m(t)) = \frac{1}{2}$

alors :

$$\lim_{t \to +\infty} \frac{m(t)}{t} = c_{min}$$

et

$$\lim_{t \to \infty} u(t, x + m(t)) = U_{c_{min}}$$

où $U_{c_{min}}(x - c_{min}t)$ est la solution front progressif avec la vitesse d'invasion c_{min}. Cette vitesse est asymptotique.

1.7.3 Effets Allee

Considérons l'équation démographique :

$$\frac{du}{dt} = F(u) \tag{1.18}$$

où u est la taille de population au temps t. Supposons que la fonction $F(u)$ satisfait

$$F(0) = 0, F(1) = 0 \tag{1.19}$$

i.e. il existe un équilibre triviale à l'origine et un équilibre non trivial normalisé à un. Nous supposons, qu'il existe au plus un autre équilibre entre 0 et 1.

Sous ces hypothèses, la population présente un effet Allee, s'il existe un intervalle $[0, a] \subset [0, 1]$ tel que :

$$F(u) > F'(0)u \qquad \text{pour} \quad u \in \ [0.a] \tag{1.20}$$

où $(')$ désigne la dérivée ordinaire par rapport à u.

Définition 1.7.1. *L'effet Allee est dit fort « strong Allee effect » si le taux de croissance per capita est négatif pour des petites densités :*

$$F'(0) < 0 \tag{1.21}$$

il est faible « weak Allee effect » si et seulement si :

$$F'(0) > 0 \tag{1.22}$$

(voir figure 1.4).

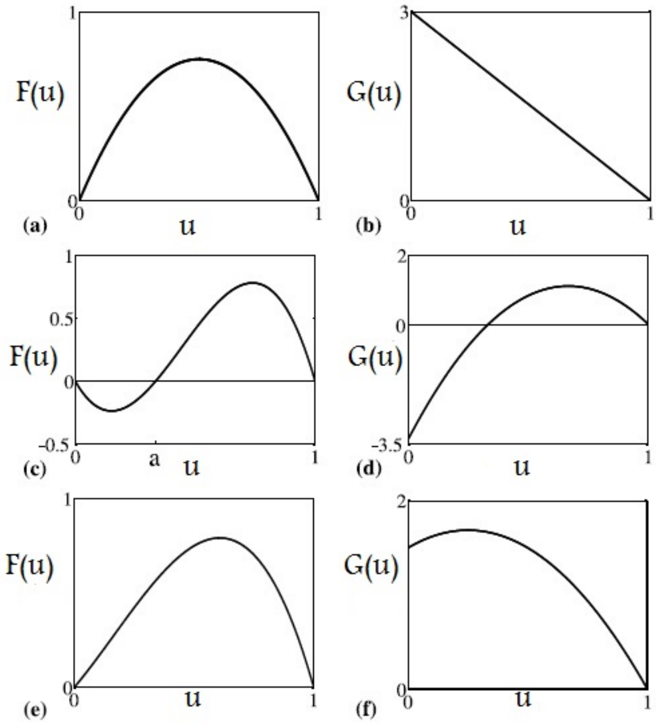

FIGURE 1.4 – Taux de croissance per capita $G(u)$, où $F(u) = G(u)u$ et effets Allee [13]

1.7.4 Temps discret : équations intégro-différences (E.I.D)

Supposons que, sur un cycle de vie, le processus de sédentarisation où la population s'accroît ou décroît démographiquement précède le processus de dispersion [8]. Si les générations ne se chevauchent pas, alors la croissance de la population est décrite par l'équation

$$N_{t+1} = f(N_t) \tag{1.23}$$

où
N_t est la taille de population à la génération t.

l'équation intégro-différence (E.I.D) modélisant la démographie et la dispersion des individus est la suivante[9] :

$$N_{t+1}(x) = \int_a^b k(x, y) f(N_t(y), y)\, dy. \tag{1.24}$$

avec

• $N_t(x)$ représente la densité de population à la position x et au début de la $t^{\text{ème}}$ phase sédentaire,

• L'espace étant continu, la variable x varie dans un intervalle (a, b),

• Le noyau $k(x, y)$ est la fonction densité de probabilité, vérifiant les conditions suivantes :

$$\forall\, x, y \in (a, b) \qquad k(x, y) \geq 0, \tag{1.25}$$

$$\forall\, x \in (a, b) \qquad \int_a^b k(x, y) dy = 1, \tag{1.26}$$

$$\int_a^b \int_a^b k(y,s)\, ds\, dy = |(a,b)| = b - a, \tag{1.27}$$

• $k(x,y)\,dy$ est la probabilité qu'un individu, durant la phase de dispersion, se déplace de l'intervalle $[y, y+dy]$ à la position x.

Dans le cas où l'espace est homogène et isotrope, la fonction démographique f dans (1.24) ne dépend pas de la position y et le noyau de dispersion k est symétrique, c-à-d, $k(x,y) = k(y,x)$, et dépend de la distance entre x et y, c-à-d, $k(x,y) = k(x-y)$, le modèle (1.24) devient :

$$N_{t+1}(x) = \int_a^b k(x-y) f(N_t(y))\, dy. \tag{1.28}$$

1.7.5 Théorème de Weinberger (Weinberger, 1982)

Théorème 1.7.2. *Soit l'E.I.D* (1.24)*, si*

i) $f'(N) \geq 0$ *pour tout* $N > 0$,

ii) $f(N) \leq f'(0)N$ *pour tout* $N > 0$,

iii) $\hat{k}(s) = \int k(|x|)\, e^{sx}\, dx$ *est défini pour un intervalle de* s *autour de* 0*, i.e le noyau de dispersion est exponentiellement borné,*

alors il existe des ondes progressives $N_t(x) = \Psi(x - ct)$ *solutions de l'E.I.D. Ces ondes possèdent une vitesse d'invasion minimale :*

$$c_W^* = \min_{s>0} \{ \frac{1}{s} \log[f'(0)\hat{k}(x)] \} \tag{1.29}$$

De plus, si l'ensemble des conditions initiales $\{N_0(x)\} \subset (a,b)$ *est compact, alors la vitesse minimale* c_W^* *est asymptotique.*

1.7.6 Effets Allee

Considérons l'équation démographique :

$$N_{t+1} = f(N_t) \tag{1.30}$$

Supposons que :

$$f(0) = 0, f(1) = 1 \tag{1.31}$$

i.e. il existe un équilibre triviale à l'origine et un équilibre non trivial normalisé à un. Nous supposons, qu'il existe au plus un autre équilibre entre 0 et 1.

Sous ces hypothèses, la population présente un effet Allee, s'il existe un intervalle $[0, a] \subset [0, 1]$ tel que :

$$f(N_t) > f'(0)N_t \qquad \text{pour} \quad N_t \in \ [0.a] \tag{1.32}$$

où $(')$ désigne la dérivée ordinaire par rapport à N.

Définition 1.7.2. *L'effet Allee est dit fort si et seulement si :*

$$0 \leq f'(0) < 1 \tag{1.33}$$

il est faible si et seulement si :

$$f'(0) > 1 \tag{1.34}$$

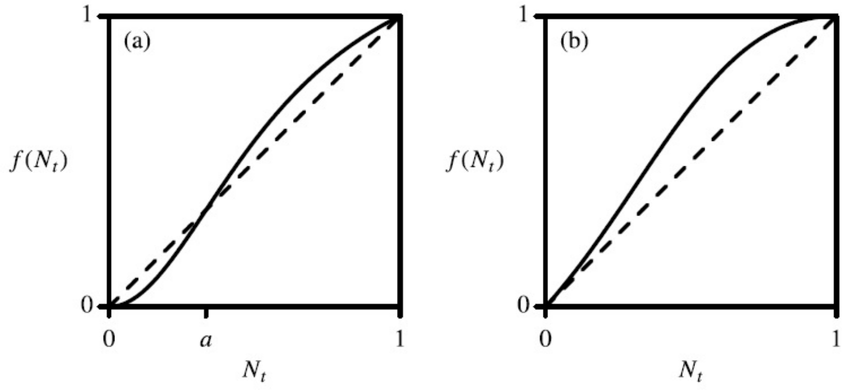

FIGURE 1.5 – Allure de la courbe de la fonction f décrivant la démographie d'une population présentant un effet Allee. [14].

L'effet Allee fort est caractérisé par un seuil de densité, que doit la population dépasser pour croître. En revanche, l'effet Allee faible n'a aucun seuil de densité, et généralement, les auteurs le négligent en considérant que l'effet fort. Cependant, à travers ses exemples, Allee a considéré toujours les deux types[14]. La figure 1.5, donne l'allure de la courbe de la fonction f décrivant la démographie d'une population présentant les effets Allee : fort et faible.

Chapitre 2

Vitesse d'invasion

Connaitre le signe de la vitesse d'invasion suffit pour prévoir la survie d'une population invasive. Dans les sections suivantes, on se donne des résultats importants déterminant le signe de la vitesse de l'onde progressive, et à travers des exemples, on montre l'impact de la présence des effets Allee sur la vitesse d'invasion dans un modèle donné.

2.1 Signe de la vitesse d'invasion

2.1.1 Temps continu

Considérons l'équation (1.9) dans le cas général où le paramètre de diffusion D devient une fonction de u :

$$u_t(x,t) = (D(u)u_x)_x + F(u), \tag{2.1}$$

proposition 2.1.1. *[12] Soit*

$$M = \int_0^K D(U)F(U)\,dU, \tag{2.2}$$

où K est la capacité limite de population et U vérifie (1.10) *et* (1.11)*, on a la propriété suivante :*

$$sign(c) = sign(M) \tag{2.3}$$

Preuve 2.1.1. *Dans ce cas général, l'équation* (1.12) *devient*

$$\frac{d}{d\xi}\left(D(U)\frac{dU}{d\xi}\right) + c\frac{dU}{d\xi} + F(U) = 0 \tag{2.4}$$

Supposons que l'espèce invasive disperse de la gauche vers la droite, avec les conditions :

$$U(\xi) = K \quad quand\ \xi \to -\infty, \qquad U(\xi) = 0 \quad quand\ \xi \to +\infty \tag{2.5}$$

Multiplions l'équation(2.4) *par $D(U)dU/d\xi$ et intégrons sur $\mathbb{R}$, on obtient :*

$$\begin{aligned}\frac{1}{2}\left[\left(D(U)\frac{dU}{d\xi}\right)^2\right]_{-\infty}^{+\infty} &+ c\int_{-\infty}^{+\infty} D(U)\left(\frac{dU}{d\xi}\right)^2 d\xi \\ &- \int_0^K D(U)F(U)dU = 0\end{aligned} \tag{2.6}$$

En vertu de la condition (2.5) *on a* $dU/d\xi = 0$ *quand* $\xi \to \pm\infty$ *, en effet :*

$$K = \lim_{\xi\to-\infty} U(\xi) = \lim_{\xi\to-\infty} \frac{\xi U(\xi)}{\xi} = \lim_{\xi\to-\infty} [\xi U'(\xi) + U(\xi)]$$

$$= \lim_{\xi\to-\infty} \xi U'(\xi) + K$$

$$\Longrightarrow \lim_{\xi\to-\infty} \xi U'(\xi) = 0$$

où $(')$ *désigne la dérivée ordinaire par rapport à* ξ*. La démonstration est analogue pour l'autre cas* $(\xi \to +\infty)$.

D'après (2.6) *on déduit que*

$$\begin{aligned} c &= \int_0^K D(U)F(U)dU. \left[\int_{-\infty}^{+\infty} D(U)\left(\frac{dU}{d\xi}\right)^2 d\xi\right]^{-1} \\ &= M\left[\int_{-\infty}^{+\infty} D(U)\left(\frac{dU}{d\xi}\right)^2 d\xi\right]^{-1} \end{aligned} \tag{2.7}$$

comme l'intégrale

$$\int_{-\infty}^{+\infty} D(U)\left(\frac{dU}{d\xi}\right)^2 d\xi$$

est strictement positive, alors la vitesse d'invasion c *et la quantité* M *ont le même signe (cqfd) .*

Remarque

Généralement, on ne peut pas calculer la vitesse d'onde c donnée par l'expression (2.7), car $U(\xi)$ est inconnue.

2.1.2 Temps discret

Supposons que les dynamiques d'une certaine populations sont décrites par l'E.I.D suivante :

$$N_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)\, f(N_t(y))\, dy, \tag{2.8}$$

où le noyau $k(x-y)$ est une densité de probabilité bornée et symétrique, satisfaisant :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} k(\zeta)\, d\zeta = 1$$

On suppose aussi, que la fonction démographique f satisfait les conditions suivantes :
$i)$ $f \in C^\infty[0,1]$
$ii)$ f est croissante :

$$f'(N) > 0$$

$iii)$ Positivité et conditions au bord

$$f(N) \geq 0, \quad f(0) = 0, \quad f(1) = 1$$

Comme f est strictement croissante, on peut définir la fonction réciproque f^{-1}.

Sous ces hypothèses, on aura les solutions sous forme ondes progressives suivantes :

$$N_{t+1}(x) = N_t(x-c)$$

Satisfaisant

$$\lim_{x\to-\infty} N_t(x) = 1, \qquad \lim_{x\to+\infty} N_t(x) = 0$$

et

$$N(x-c) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)\, f(N(y))\, dy, \tag{2.9}$$

On suppose que N est strictement décroissante et infiniment dérivable, et que

$$\lim_{x\to-\infty} \frac{d^i N}{dx^i} = \lim_{x\to+\infty} \frac{d^i N}{dx^i} = 0, \quad i = 1, 2, \ldots \tag{2.10}$$

Aussi on supposera que : $\exists M > 0$ tel que

$$\left| \frac{d^i f(N(x))}{dx^i} \right| \leq M, \, \forall x \quad i = 1, 2, \ldots \tag{2.11}$$

Sous ces hypothèses, on a le résultat suivant :

Théorème 2.1.1. *[14] Pour les ondes progressives solutions de l'E.I.D* (2.8) *, on a le résultat suivant :*

$$c < 0 \Leftrightarrow \int_0^1 [f(N) - N]\, dN < 0, \tag{2.12}$$

$$c > 0 \Leftrightarrow \int_0^1 [f(N) - N]\, dN > 0, \tag{2.13}$$

$$c = 0 \Leftrightarrow \int_0^1 [f(N) - N]\, dN = 0. \tag{2.14}$$

Si $c > 0$ alors la population va remplir le milieu au cours du temps, si $c < 0$, la population fait un retrait. Si la vitesse est nulle ($c = 0$) alors la population est dans un état stationnaire.

Preuve 2.1.2. *On commence par soustraire $N(x)$ de l'équation* (2.9)*, et posons $z \equiv x - y$, on obtient :*

$$\begin{aligned} N(x-c) - N(x) &= \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y)\, f(N_t(y))\, dy - N(x) \\ &= \int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f(N(x-z))\, dz - N(x) \end{aligned}$$

Ecrivons $f(N(x-z))$ sous forme d'une somme de deux fonctions : paire et impaire,

$$f(N(x-z)) = f_i(x,z) + f_p(x,z)$$

où

$$\begin{aligned} f_i(x,z) &= \frac{1}{2}[f(N(x-z)) - f(N(x+z))] \\ f_p(x,z) &= \frac{1}{2}[f(N(x-z)) - f(N(x+z))] \end{aligned}$$

($\boldsymbol{i}$: impaire, $\boldsymbol{p}$: paire).
Comme $f(N(x-z))$ et $f(N(x+z))$ sont bornées par 0 et 1, et puisque le noyau s'intègre à 1, l'équation (3.20), les intégrales de $k(z)\, f(N(x-z)), k(z)\, f_i(x,z)$, et $k(z)\, f_p(x,z)$, en z, existent, et donc on a :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f(N(x-z))\, dz = \int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f_i(x,z)\, dz + \int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f_p(x,z)\, dz \tag{2.15}$$

La première intégrale de la somme est nulle car la fonction $k(z)\, f_i(x,z)$ est impaire en z, d'où :

$$N(x-c) - N(x) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f_p(x,z)\, dz - N(x) \tag{2.16}$$

Si on multiplie l'équation (2.16) *par $df(N(x))/dx$, puis on l'intègre par rapport à x, de $-\infty$ à $+\infty$, on obtient :*

$$\begin{aligned}\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)]\, \frac{df}{dx}\, dx = &\int_{-\infty}^{+\infty}\int_{-\infty}^{+\infty} k(z)\, f_p(x,z)\, \frac{df}{dx}\, dz\, dx \\ &- \int_{-\infty}^{+\infty} N(x) \frac{df}{dx}\, dx\end{aligned} \tag{2.17}$$

où

$$\frac{df}{dx} = \frac{d}{dx}\, [f(N(x))]. \tag{2.18}$$

On a que f est une fonction strictement croissante en N, et N est une fonction strictement décroissante en x, donc la dérivée de f par rapport à x sera négative, et par suite, le terme $k(z)\, f_p(x,z)\, \frac{df}{dx}$ aura le même signe. Grâce au théorème de Tonelli (Wheeden and Zygmund 1977), on peut changer l'ordre d'intégration pour ce dernier terme dans l'équation (2.17)*.*
Soit le développement en série de la fonction $f_p(x,z)$ en z :

$$f_p(x,z) = f(N(x)) + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{z^{2i}}{(2i)!}\, \frac{d^{2i}}{dx^{2i}}\, [f(N(x))] \tag{2.19}$$

On a :

$$\begin{aligned}\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)]\, \frac{df}{dx}\, dx \quad &- \int_{-\infty}^{+\infty} [f(N(x)) - N(x)] \frac{df}{dx}\, dx \\ &= \int_{-\infty}^{+\infty}\int_{-\infty}^{+\infty} \sum_{i=1}^{\infty} J_i(x,z)\, dx\, dz,\end{aligned} \tag{2.20}$$

où

$$J_i(x,z) \equiv\; k(z)\, \frac{z^{2i}}{(2i)!}\, \frac{d^{2i} f}{dx^{2i}}\, \frac{df}{dx}$$

et

$$\frac{d^{2i} f}{dx^{2i}} \equiv \frac{d^{2i}}{dx^{2i}}\, [f(N(x))]$$

Maintenant, on va montrer que la deuxième intégrale dans le second membre de l'équation (2.20) *va disparaître. L'hypothèse* (2.11) *confirme que $\{J_i(x,z)\}$ est une suite de fonctions intégrables en x. De plus, pour z fixé, on a :*

$$\begin{aligned}\sum_{i=1}^{\infty}\int_{-\infty}^{+\infty}|J_i(x,z)|\,dx &= \sum_{i=1}^{\infty}\int_{-\infty}^{+\infty}k(z)\,\frac{z^{2i}}{(2i)!}\left|\frac{d^{2i}f}{dx^{2i}}\right|\left|\frac{df}{dx}\right|\,dx\\ &\leq \sum_{i=1}^{\infty}Mk(z)\frac{z^{2i}}{(2i)!}\int_{-\infty}^{+\infty}\left|\frac{df}{dx}\right|\,dx\\ &\leq Mk(z)\sum_{i=1}^{\infty}\frac{z^{2i}}{(2i)!}\\ &\leq Mk(z)\,[\cosh(z)-1]<\infty\end{aligned}$$

Donc, par le théorème de Levi pour les séries (Apostol, 1975),

$$\int_{-\infty}^{+\infty}\int_{-\infty}^{+\infty}\sum_{i=1}^{\infty}J_i(x,z)\,dx\,dz=\int_{-\infty}^{+\infty}\sum_{i=1}^{\infty}\int_{-\infty}^{+\infty}J_i(x,z)\,dx\,dz \tag{2.21}$$

or

$$\int_{-\infty}^{+\infty}\int_{-\infty}^{+\infty}\sum_{i=1}^{\infty}J_i(x,z)\,dx\,dz=\int_{-\infty}^{+\infty}\sum_{i=1}^{\infty}k(z)\frac{z^{2i}}{(2i)!}S_i\,dz,$$

où

$$S_i=\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^{2i}f}{dx^{2i}}\frac{df}{dx}\,dx$$

Mais, l'intégration par partie montre que tous les S_i vont disparaître :

$$S_1=\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^2f}{dx^2}\frac{df}{dx}\,dx=\frac{1}{2}\left(\frac{df}{dx}\right)^2\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}=\frac{1}{2}\left(\frac{df}{dN}\,\frac{dN}{dx}\right)^2\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}=0, \tag{2.22}$$

$$\begin{aligned}S_2=\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^4f}{dx^4}\frac{df}{dx}\,dx&=\left(\frac{d^3f}{dx^3}\frac{df}{dx}\right)\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}-\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^3f}{dx^3}\frac{d^2f}{dx^2}\,dx\\ &=0-\frac{1}{2}\left(\frac{d^2f}{dx^2}\right)^2\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}=0,\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}S_i&=\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^{2i}f}{dx^{2i}}\,\frac{df}{dx}\,dx\\ &=\left(\frac{d^{2i-1}f}{dx^{2i-1}}\frac{df}{dx}\right)\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}-\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^{2i-1}f}{dx^{2i-1}}\,\frac{d^2f}{dx^2}\,dx\\ &=\cdots=(-1)^{i-1}-\int_{-\infty}^{+\infty}\frac{d^{i+1}f}{dx^{i+1}}\frac{d^if}{dx^i}\,dx\\ &=\frac{(-1)^{i-1}}{2}\left(\frac{d^if}{dx^i}\right)^2\Bigg|_{-\infty}^{+\infty}=0,\ i\geq 3\end{aligned}$$

Sachant que :

$$\lim_{x\to-\infty}\frac{d^if}{dx^i}=\lim_{x\to+\infty}\frac{d^if}{dx^i}=0,\quad i=1,2,\cdots, \tag{2.23}$$

(voir les hypothèses (2.10) *et* (2.11)*).*
Comme les intégrales dans l'équation (2.21) *sont égales à zéro, alors* (2.20) *se réduit à*

$$\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)] \frac{df}{dx} dx = \int_{-\infty}^{+\infty} [f(N(x)) - N(x)] \frac{df}{dx} dx$$

ou, par le changement de variable $N \equiv N(x)$ dans le second membre,

$$\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)] \frac{df}{dx} dx = \int_{1}^{0} [f(N) - N] \, df(N).$$

Remarquons que en posant $y \equiv f(N)$, on obtient :

$$\int_{1}^{0} [f(N) - N] \, df(N) = -\int_{0}^{1} y \, dy + \int_{0}^{1} f^{-1}(y) \, dy.$$

Maintenant, comme la somme des deux surfaces bornées par :

$$y = 1, \quad N = 0, \quad y = f(N)$$

$$y = 0, \quad N = 1, \quad y = f(N)$$

vaut 1, alors on a

$$\int_{0}^{1} f^{-1}(y) \, dy = 1 - \int_{0}^{1} f(N) \, dN.$$

Il s'en suit que

$$\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)] \frac{df}{dx} dx = -\int_{0}^{1} N \, dN + 1 - \int_{0}^{1} f(N) \, dN.$$

d'ou

$$\int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)] \frac{df}{dx} dx = \int_{0}^{1} [N - f(N)] \, dN.$$

Du fait que N est une fonction strictement décroissante en x et la dérivée de f par rapport à x est négative, on a

$$\begin{aligned} c > 0 &\Leftrightarrow N(x-c) - N(x) > 0 \quad \forall x \in \mathbb{R} \\ &\Leftrightarrow \int_{-\infty}^{+\infty} [N(x-c) - N(x)] \frac{df}{dx} dx < 0 \\ &\Leftrightarrow \int_{0}^{1} [f(N) - N] \, dN > 0. \end{aligned}$$

L'implication dans le sens direct est évidente car N est décroissante, l'implication dans l'autre sens est vraie si la fonction $N(x-c) - N(x)$ ne change pas le signe, et c'est le cas.

Par analogie, on démontre les résultats (2.12) *et* (2.14) *pour le signe négatif et l'état stable*$(c = 0)$ *de la vitesse d'onde.*

Le théorème (2.1.1) implique que l'onde est **progressive** si et seulement si

$$\int_{0}^{1} [f(N) - N] \, dN > 0,$$

elle fait un **retrait** si et seulement si

$$\int_0^1 [f(N) - N]\, dN < 0$$

L'onde est en **état stable** si la surface qui est au dessous de la fonction f et au dessus de la première bisectrice est égale à celle qui est dans la position contraire (c-à-d au dessus de f et au dessous de la première bisectrice),

$$\int_0^1 [f(N) - N]\, dN = 0$$

Exemple
Consdérons l' E.I.D (2.8) avec la fonction

$$f(N) = \frac{RN^2}{1 + (R-1)N^2}, \quad (R > 2).$$

Sous les hypothèses données au début de cette section, on peut déterminer le signe de la vitesse c de l'onde solution de l'E.I.D pour plusieurs choix de la valeur de R.
on a

$$\int_0^1 [f(N) - N]\, dN = \frac{R}{R-1}\left(1 - \frac{\arctan(\sqrt{R-1})}{\sqrt{R-1}}\right) - \frac{1}{2},$$

on déduit que $c > 0$ si et seulement si

$$\frac{R}{R-1}\left(1 - \frac{\arctan(\sqrt{R-1})}{\sqrt{R-1}}\right) > \frac{1}{2},$$

c-à-d

$$R > 3.2952....$$

ainsi, $c < 0$ pour $R < 3.2952...$ et $c = 0$ pour $R = 3.2952....$.

La figure 2.1 représente la fonction f et les ondes progressives pour $R = 5.0$, 3.2952, et 2.3 .

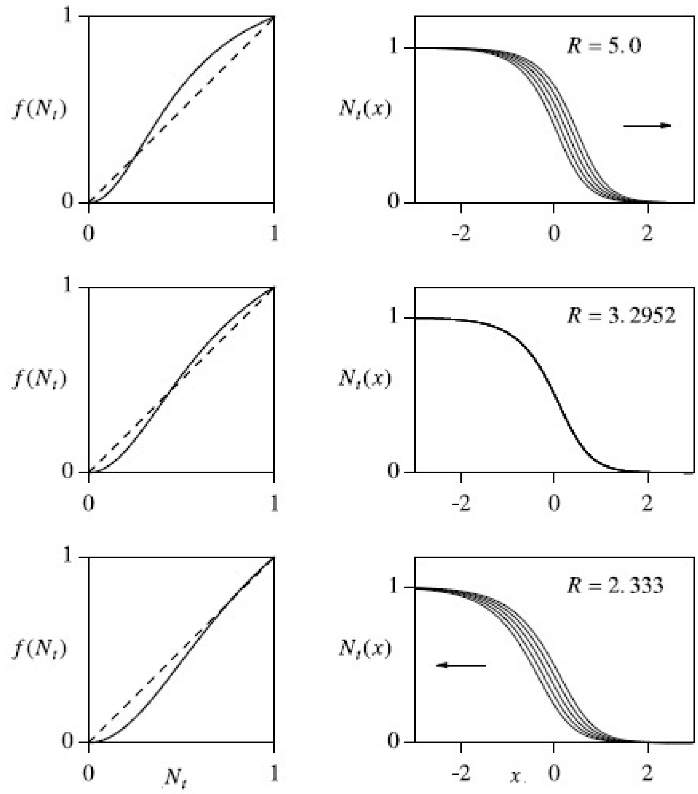

FIGURE 2.1 – Une fonction de croissance rationnelle et les ondes progressives pour différents choix de R [14]

2.2 Vitesses d'invasion dans un modèle avec effets Allee

1- Le modèle [13]

Jones et Sleeman [3] ont considéré l'approximation linéaire par morceaux de l'équation proposée par Fisher :

$$F(u) = \begin{cases} u & 0 \leq u \leq \frac{1}{2}, \\ \\ 1 - u & \frac{1}{2} < u \leq 1. \end{cases} \tag{2.24}$$

L'équation de réaction-diffusion (1.9) avec le taux de croissance (2.24) et $D = 1$ admet la vitesse minimale d'invasion $c^* = 2$, donc les ondes progressives existent $\forall c \geq 2$.

Généralisant la fonction de démographie F pour faire intervenir l'effet Allee :

$$F(u) = \begin{cases} bu & 0 \leq u \leq \frac{1}{2}, \\ \\ 1 - u & \frac{1}{2} < u \leq 1. \end{cases} \tag{2.25}$$

où

$$b < 1$$

(voir figure 2.4). Notons que $F(u)$ a un effet Allee fort si

$$b < 0$$

et un effet Allee faible si

$$0 < b < 1$$

Dans cet exemple, on va s'intéresser aux vitesses et formes des ondes progressives.

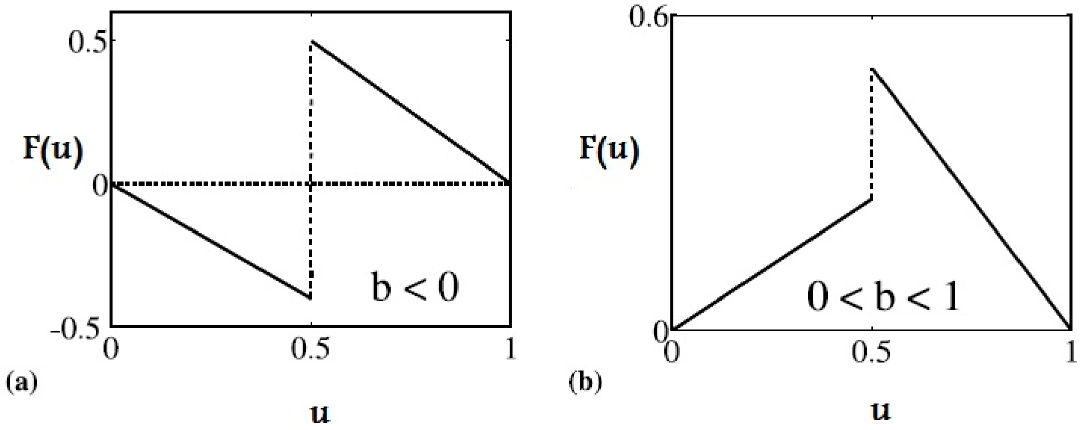

FIGURE 2.2 – Taux de croissance, linéaire par morceaux, (a) effet Allee fort, (b) effet Allee faible [13]

2- Ondes progressives

Pour estimer la vitesse d'invasion correspondante à l'équation de réaction-diffusion (1.9) de démographie (2.25), on considère une solution onde progressive de la forme :

$$u(x,t) \equiv n(z), \qquad z = x - ct$$

où c est la vitesse d'onde,
avec les conditions

$$\lim_{z \to +\infty} n(z) = 0, \tag{2.26}$$

$$\lim_{z \to -\infty} n(z) = 1. \tag{2.27}$$

On suppose aussi que l'onde est centrée à l'origine

$$n(0) = \frac{1}{2} \tag{2.28}$$

Cette solution vérifie l'équation

$$n'' + cn' + F(n) = 0 \tag{2.29}$$

on a que

$$(') = \frac{d}{dz}$$

Multiplions l'équation (2.29) par n' et intégrons de $z = -\infty$ à $z = +\infty$ on obtient

$$\frac{1}{2}n'^2\Big|_{-\infty}^{+\infty} + c\int_{-\infty}^{+\infty} n'^2\,dz + \int_{-\infty}^{+\infty} F(s)\frac{ds}{dz}\,dz = 0$$

comme $n' = 0$ lorsque z tend vers $\pm\infty$ alors, on déduit que

$$c = \frac{\int_0^1 F(s)\,ds}{\int_{-\infty}^{+\infty} n'^2\,dz}$$

La vitesse d'onde c a le même signe que l'intégrale $\int_0^1 F(s)\,ds$ car l'autre intégrale $\int_{-\infty}^{+\infty} n'^2\,dz$ est strictement positive.

pour l'équation différentielle (2.29) telle que

$$n' = v, \quad v' = -cv - F(n)$$

On cherche à trouver une orbite hétérocline qui se trouve plus, dans la moitié du plan de phases (n, v), liant $(1, 0)$ à $(0, 0)$ et qui reste dans la bande $0 \leq n \leq 1$. Il n'existe pas de telle orbite si les points critiques $(0, 0)$ et $(1, 0)$ sont des centres.

Finalement,on suppose que l'onde satisfait la condition suivante

$$\lim_{z\to 0^+} v(z) = \lim_{z\to 0^-} v(z). \tag{2.30}$$

La linéarisation autour de $(0, 0)$ donne l'équation caractéristique

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ -b & -c-\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + c\lambda + b = 0$$

avec les valeurs propres

$$\lambda_1 = \frac{-c + \sqrt{c^2 - 4b}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{-c - \sqrt{c^2 - 4b}}{2}$$

La linéarisation autour de $(1, 0)$ donne l'équation caractéristique

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ 1 & -c-\lambda \end{vmatrix}$$

$= \lambda^2 + c\lambda - 1 = 0$

Les valeurs propres sont

$$\lambda_3 = \frac{-c + \sqrt{c^2 - 4}}{2}, \quad \lambda_4 = \frac{-c - \sqrt{c^2 - 4}}{2}$$

Notons que l'équation différentielle (2.29) a pour solution générale

$$n(z) = \begin{cases} A_1e^{\lambda_1 z} + A_2e^{\lambda_2 z} & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 + A_3e^{\lambda_3 z} + A_4e^{\lambda_4 z} & , \quad z \leq 0 \end{cases} \tag{2.31}$$

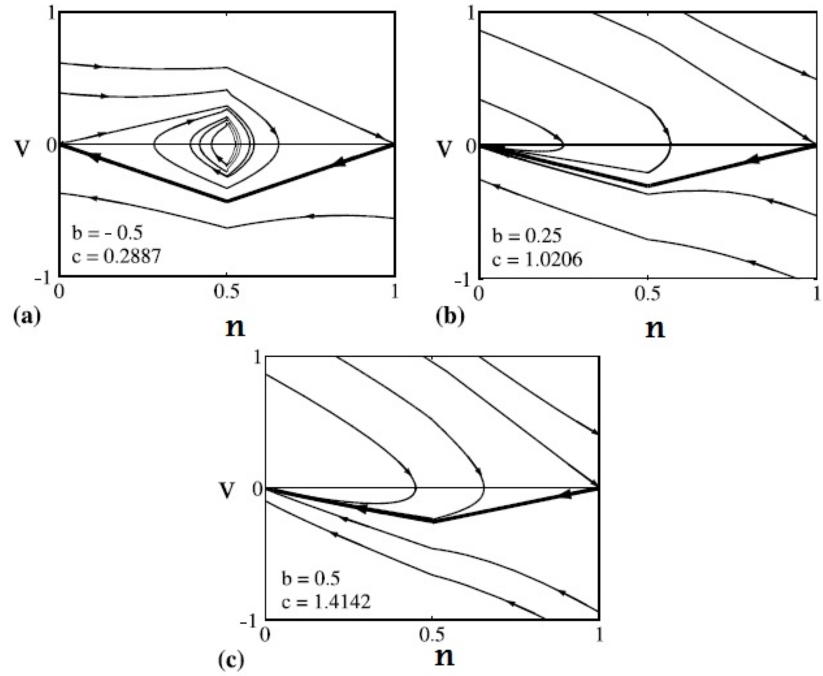

FIGURE 2.3 – Plans de phases des ondes progressives solutions de 2.25 avec effets Allee voir[13]

si $c^2 \neq 4b$, et

$$n(z) = \begin{cases} D_1 e^{\frac{-c}{2}z} + D_2 e^{\frac{-c}{2}z} & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 + D_3 e^{\lambda_3 z} + D_4 e^{\lambda_4 z} & , \quad z \leq 0 \end{cases} \tag{2.32}$$

sinon ($c^2 = 4b$).

Les coefficients A_i et D_i, $\;i = 1, \ldots, 4$ sont déterminés par les conditions :(2.26), (2.27), (2.28) et (2.30).

Dans les deux sections suivantes, on considère deux chaines hétérocliniques possibles.

A/ Effet Allee fort ($b < 0$)

Dans ce cas les deux points critiques $(0,0)$ et $(1,0)$ sont des points-selle voir figure(2.3)(a). $\forall b < 0$, il existe une et une seule vitesse c qui engendre une chaine hétéroclinique de $(1,0)$ à $(0,0)$. La preuve est similaire à celle du théorème 4.76 dans [10] et du théorème 4.15 dans [11]
On cherche maintenant à tirer l'unique vitesse d'onde c et la solution correspondante (onde progressive). Comme $b < 0$ alors l'équation (2.31) et les conditions (2.26), (2.27) et (2.28) assurent que

$$n(z) = \begin{cases} \frac{1}{2} e^{\frac{-c-\sqrt{c^2-4b}}{2}z} & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 - \frac{1}{2} e^{\frac{-c+\sqrt{c^2-4}}{2}z} & , \quad z \leq 0 \end{cases} \tag{2.33}$$

Appliquons la condition (2.30) à l'équation (2.33), on obtient l'unique vitesse

$$c = \frac{1+b}{\sqrt{2(1-b)}} \tag{2.34}$$

(voir figure 2.4) et la solution onde

$$n(z) = \begin{cases} \frac{1}{2} e^{\frac{-c-\sqrt{1-b}}{2} z} & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 - \frac{1}{2} e^{\frac{-c+\sqrt{1-b}}{2} z} & , \quad z \leq 0 \end{cases}$$

(voir figure 2.5)
La vitesse donnée par l'équation (2.34) est totalement différente de la formule

$$c = 2\sqrt{F'(0)} = 2\sqrt{b} \tag{2.35}$$

obtenue par la linéarisation autour de zéro.
La linéarisation ne donne pas, donc, la vitesse correcte dans cet exemple simple d'effet Allee fort.
B/ Effet Allee faible $(0 < b < 1)$

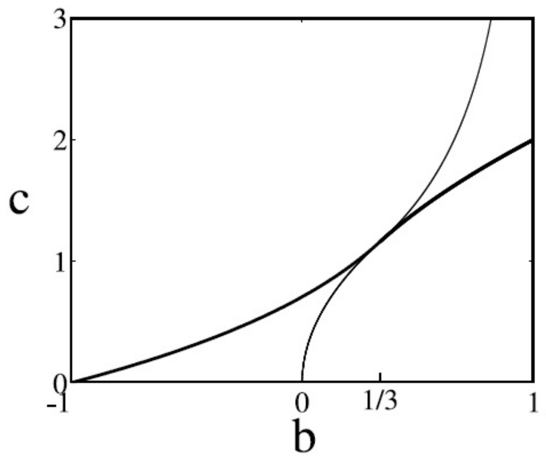

FIGURE 2.4 – La vitesse minimale c^* en fonction de b[13]

Dans ce cas, l'expression de vitesse assure que c est strictement positive. On a besoin de $c \geq 2\sqrt{b}$ pour que les valeurs propres à l'origine, λ_1 et λ_2, soient réelles, ce qui implique que l'origine est un nœud stable, et l'autre point critique $(1, 0)$ est un point-selle, voir figure (2.3)(b) et (c).
Notre but maintenant est de déterminer les ondes progressives et la vitesse minimale c^* pour plusieurs choix du paramètre b.

Selon la preuve du théorème 4.68 dans [10] et le théorème 4.15 dans [11], on peut montrer qu'il existe une vitesse $c^* \in [2\sqrt{b}, 2]$ telle qu'il aura une chaine de 1 à 0 si et seulement si $c \geq c^*$.

C/ Valeurs propres doubles : $(c = 2\sqrt{b})$

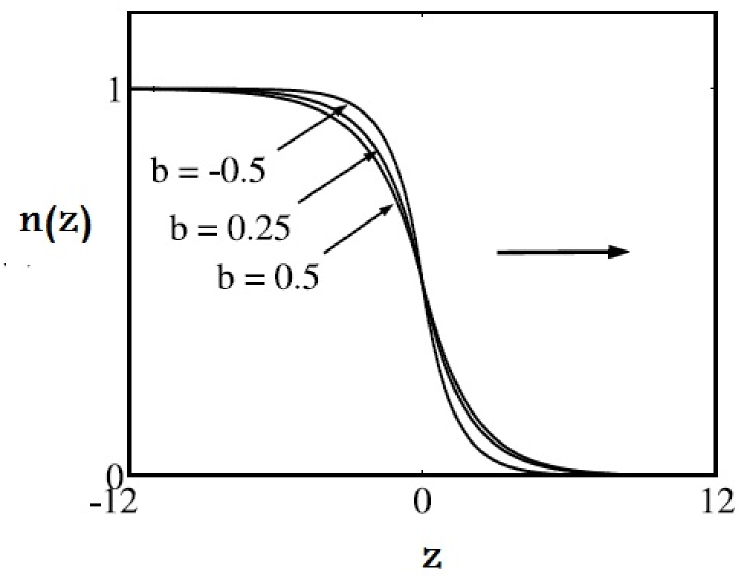

FIGURE 2.5 – Ondes progressives pour différents choix du paramètre b et la vitesse c [13]

l'équation (2.32) et les conditions (2.26), (2.27), (2.28) et (2.30) donnent

$$n(z) = \begin{cases} \frac{1}{2}e^{-\sqrt{b}z} + \left(\sqrt{b} - \frac{\sqrt{b+1}}{2}\right) & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 - \frac{1}{2}e^{(\sqrt{b+1}-\sqrt{b})z} & , \quad z \leq 0 \end{cases} \tag{2.36}$$

Puisque la solution (2.36) peut s'écrire

$$n(z) = e^{-\sqrt{b}z}\left(\frac{1}{2} + D_2 z\right), \quad D_2 = -\frac{\sqrt{b+1}}{2} + \sqrt{b}$$

Pour $c = 2\sqrt{b}$ et $z \geq 0$, le coefficient D_2 doit être positif ou nul pour ne pas avoir des valeurs négatives de n.
On a que $D_2 \geq 0$ si et seulement si $1/3 < b < 1$, donc on déduit que la vitesse minimale est

$$c_1^* = 2\sqrt{b} \tag{2.37}$$

(voir figure 2.4) et que (2.36) est la plus lente chaine hétérocline pour $1/3 < b < 1$, de plus, la vitesse d'onde minimale est $c^* \equiv c_2^* > 2\sqrt{b}$ pour $0 < b < 1/3$.

C/ Valeurs propres distinctes : ($c > 2\sqrt{b}$)

$$n(z) = \begin{cases} A_1 e^{\frac{-c+\sqrt{c^2-4b}}{2}z} + A_2 e^{\frac{-c-\sqrt{c^2-4b}}{2}} & , \quad z \geq 0 \\ \\ 1 - \frac{1}{2}e^{\frac{-c+\sqrt{c^2-4}}{2}z} & , \quad z \leq 0 \end{cases}$$

où

$$A_1 = \frac{\sqrt{c^2-4b} - \sqrt{c^2+4} + 2c}{4\sqrt{c^2-4b}} \tag{2.38}$$

et

$$A_2 = \frac{\sqrt{c^2 - 4b} + \sqrt{c^2 + 4} - 2c}{4\sqrt{c^2 - 4b}}$$

voir figure 2.5.

On détermine maintenant la vitesse minimale et la chaine hétéroclinique la plus lente pour $0 < b < 1/3$.
Comme $c \geq c_2* > 2\sqrt{b}$ alors l'onde progressive est 2.2 qui peut s'écrire

$$n(z) = e^{-\frac{c}{2}z}\left[A_1 e^{\frac{\sqrt{c^2-4b}}{2}z} + \left(\frac{1}{2}A_1\right)e^{-\frac{\sqrt{c^2-4b}}{2}z}\right]$$

pour $z \geq 0$ et $c > 2\sqrt{b}$, on a que $A_1 \geq 0$.
On considère maintenant les deux cas : $A_1 = 0$ et $A_1 > 0$.

Cas 1 $A_1 = 0$

D'après la définition (2.38) on a :

$$2c = \sqrt{c^2 + 4} - \sqrt{c^2 + 4b},$$

cette équation admet une solution en c si et seulement $0 < b < 1/3$ donnée par

$$c \equiv c_2^* = \frac{1+b}{\sqrt{2(1-b)}}. \tag{2.39}$$

Cas 2 $A_1 > 0$

D'après la définition (2.38)

$$2c > \sqrt{c^2 + 4} - \sqrt{c^2 + 4b} \tag{2.40}$$

Du fait que $0 < b < 1$ et $c > 2\sqrt{b}$, les cotés de l'inégalité (2.40) sont positifs, on obtient donc

$$-c^2 + 2(1-b) < \sqrt{'c^2 + 4)(c^2 + 4b)} \tag{2.41}$$

si la quantité $-c^2 + 2(1-b)$ est strictement négative, on a

$$c \equiv c_1 > \sqrt{2(1-b)} > c_2^*$$

sinon, pour $0 < b < 1/3$ la vitesse c sera

$$c \equiv c_2 \leq \sqrt{2(1-b)} \tag{2.42}$$

le carré de l'équation (2.41) donne

$$c_2 > c_2^* \tag{2.43}$$

D'après les inégalités (2.42) et (2.43) on a pour $0 < b < 1/3$

$$\sqrt{2(1-b)} > c_2^* = \frac{1+b}{\sqrt{2(1-b)}}$$

On a montré que la vitesse $c = c_2*$ dans l'équation (2.39) obtenue par la relation $A_1 = 0$, est une vitesse minimale (voir figure 2.4), la chaine hétérocline la plus lente est

$$n(z) = \begin{cases} \frac{1}{2}e^{-\sqrt{\frac{1-b}{2}}z} \\ \\ 1 - \frac{1}{2}e^{\sqrt{\frac{1-b}{2}}z}\} \quad , \quad z \leq 0 \end{cases}$$

pour $0 < b < 1/3$.

Dans l'équation (2.37), la vitesse pour un effet Allee suffisamment faible, $1/3 < b < 1$, est la même que celle de (2.35) obtenue par lalinéarisation autour de zéro. En revanche, l'équation (2.39) pour la vitesse avec effet Allee insuffisamment faible, $0 < b < 1/3$ est la même que l'équation (2.34) pour le cas d'effet Allee fort $b < 0$. Ce dernier n'était pas obtenu par la linéarisation autour de zéro.
Donc, la linéarisation ne donne pas toujours la vraie vitesse d'invasion.

Conclusion

L'invasion biologique est un phénomène très courant et compliqué. La modélisation mathématique sert à prévoir ses tendances générales.
Les équations de réaction-diffusion modélisent la croissance et la dispersion d'une certaine population où les générations se chevauchent, sinon, on utilise les équations intégro-différences.
On s'intéresse aux solutions qui sont des ondes progressives, elles ont une particularité d'avoir une vitesse permettant de prévoir la réussite d'invasion ou non.
Cette quantité dépend fortement de la fonction de croissance ; si cette fonction subit un effet Allee, alors la vitesse minimale d'invasion, sous laquelle il n'existe plus d'ondes progressive, change selon la qualité de l'effet Allee : fort ou faible. En dehors de ce phénomène, la vitesse minimale est une constante connue.
Un outil important pour savoir la façon de dispersion d'une population, est de chercher le signe de la vitesse d'invasion, sans savoir sa valeur, et encore une fois , il est donné par le signe de l'intégrale de la fonction taux de croissance sur le domaine considéré. S'il est positif alors la population va remplir le milieu au cours du temps, s'il est négatif alors la population fait un retrait. Si la vitesse est nulle alors la population est dans un état stationnaire.

Bibliographie

[1] FISHER, R. A. (1937), *The wave of advance of advantageous genes.* Annals of eugenics, 7(4), 355-369. APA

[2] GIRARD, Elodie. *Modélisation de la propagation de ravageurs dans des milieux fragmentés* : rapport de stage. 2010.

[3] JONES, D.S., SlEEMAN, B.D.. *Differential Equations and Mathematical Biology.* G. Allen and Unwin, London, Germany, 1983.

[4] KOT, Mark. *Discrete-time travelling waves : ecological examples.* Journal of mathematical biology, 1992, vol. 30, no 4, p. 413-436.

[5] KOT, Mark, LEWIS, Mark A., et VAN DEN DRIESSCHE, Pauline. *Dispersal data and the spread of invading organisms.* Ecology, 1996, vol. 77, no 7, p. 2027-2042.

[6] KOT, Mark and SCHAFFER, William M. *Discrete-time growth-dispersal models.* Mathematical Biosciences, 1986, vol. 80, no 1, p. 109-136.

[7] LEWIS, M. A., PETROVSKII, S. V., and POTTS, J. R. (2016). *The mathematics behind biological invasions*, (Vol. 44). Switzerland : Springer.

[8] MAHDJOUB, T. (2015), *Impact de la prolongée sur la vitesse d'invasion d'une population d'insectes ravageurs. Application des équations intégro-différences* (Doctoral dissertation).

[9] MESK, M. *Vitesse d'invasion de Triatoma dimidiata, vecteur de la maladie de Chagas* 2016. Thèse de doctorat.

[10] N.F.BRITTON. *Reaction- Diffusion Equations and their Applications to Biology.* Academic, London, 1986.

[11] P.C. File. *Mathematical Aspect of Reacting and Diffusing Systems.* Springer,Berlin,1979.

[12] PETROVSKII, SERGEI V. and LI, Bai-Lian. *Exactly solvable models of biological invasion.* CRC Press, 2005.

[13] WANG, Mei-Hui and KOT, Mark. *Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee effects.* Mathematical biosciences, 2001, vol. 171, no 1, p. 83-97.

[14] WANG, Mei-Hui, KOT, Mark, and NEUBERT, MICHAEL G. *Integrodifference equations, Allee effects, and invasions.* Journal of mathematical biology, 2002, vol. 44, no 2, p. 150-168.

[15] VOLPERT, V. and PETROVSKII, S. *Reaction–diffusion waves in biology.* Physics of life reviews, 2009, vol. 6, no 4, p. 267-310.