

VIVA

Convergencia

Exponencial



Optimización

LA REPRODUCCIÓN!

MICHEL Philippe

21 juin 2022

Table des matières

1	Préliminaires	6
2	Converge	10
2.1	Comportement en Temps Long Sans Contrainte de Ressource [135]	11
2.2	Comportement en Temps Long avec Contrainte de Ressource [133]	13
2.3	Cas Particulier de Contrainte (de Ressource) sur les Naissances [136]	18
2.4	Dynamique Non Linéaire d'un Réseau Neuronal [98]	19
3	L'Oeuf en Bave t'il ?	20
3.1	Trop Peu pour Être Déterministe [35]	21
3.2	Vers le Déterministe et au Delà [130]	29
3.3	Compétition, Sélection et Ovulation [129]	35
3.4	Conclusion	44
4	Une Vie Sans Sexe : Est-ce Optimal ?	45
4.1	Bang-Bang Sexual Content [131]	46
4.2	Est ce que la Taille ça Compte ?[124, 126]	51
4.3	Quelques Résultats sur l'Optimisation de Valeur Propre [126]	52
5	Du Sexe Sans Vie : Est-ce Optimal ?	53
5.1	Modélisation de l'Anticipation et de l'Adaptation dans la Dynamique d'une Population [132, 63, 64]	54
5.2	Adaptation Versus Anticipation sur un Exemple	61
5.3	Conclusion	68
5.4	Annexe	69
6	Conclusion	76

La Vie, l'Univers et le Sexe

Ce rapport fait la synthèse de mes travaux de recherche en mathématiques appliqués depuis mes travaux de thèse effectués à l'université Paris Dauphine sous la direction de B. Perthame et S. Mischler en 2005 et intitulé "Principe d'entropie relative généralisée et dynamique de populations structurées". Les travaux de thèses ont été publiés dans plusieurs revues internationales suivant deux axes de recherche : l'un sur des outils de type énergie pour étudier la dynamique de solutions de systèmes d'équations modélisant des populations structurées [127, 135, 134] et l'autre sur l'étude et l'optimisation de valeurs propres, de ces systèmes d'équations, caractérisant la croissance des populations [125, 126, 124, 31]. En 2006, j'ai été recruté sur un poste de Maître de Conférence à l'École Centrale de Lyon et attaché au laboratoire de mathématique de l'Université Claude Bernard Lyon 1, Institut Camille Jordan. Bien que mathématiquement assez variés (analyse, systèmes dynamiques, processus stochastiques, optimisation et modélisation), mes travaux de recherche depuis et, a posteriori, également sur la période de thèse, ont des applications centrées sur la reproduction et la dynamique de population.

Que ce soit d'un point de vue biologique (*mécanisme de la reproduction*), écologique (*disparition ou expansion d'espèces*), démographique et de santé publique (*infertilité*) : la reproduction est une thématique incontournable et passionnante. Cela s'explique par le fait que la **reproduction** est une caractéristique majeure dans la bonne marche de l'évolution. En effet, imaginons un instant, un individu qui serait résistant aux maladies, intelligent, fort, rapide, avec une durée de vie double ou triple de celle de son espèce... mais stérile (ou peu enclin à se reproduire) verrait son trait disparaître (par non transmission). De fait, ne pouvant ou ne voulant transmettre ses gènes, sa lignée s'arrêterait avec lui [158, 185] et il ne participerait pas à l'évolution de son espèce. *Il est donc nécessaire, pour que les gènes soient transmis, que le processus de transmission (reproduction) soit possible et en un certain sens efficace.* On remarque que d'une part, la reproduction est le moteur de l'évolution, celle qui lui permet d'avancer et d'autre part qu'elle est soumise à l'évolution (Charles Darwin en 1859 dans l'Origine des espèces [40]) comme toutes autres caractéristiques.

Plus précisément, les individus d'une espèce, naissent avec certaines caractéristiques génotypiques et, in fine, phénotypiques, sont en compétition avec les autres espèces mais aussi avec les individus de leur propre espèce, se reproduisent (ou non) et meurent (participant de fait à la compétition : apport de ressources et/ou disparition de compétiteurs). Ceux qui survivent assez longtemps pour se **reproduire** et qui en ont la possibilité transmettent leurs caractéristiques à leurs descendants. De fait, les gènes (c'est à dire les caractéristiques des individus), au cours de l'évolution, n'ont eu de cesse d'être sélectionnés pour leurs capacités à se transmettre efficacement aux générations futures et, en quelque sorte, l'enveloppe corporelle se trouve n'être, pour les gènes eux même, qu'un moyen d'être transmis. Ainsi, via l'évolution, il existe **un lien fort entre reproduction, dynamique de population et évolution.**

Avant de discuter de la notion d'efficacité, nous allons présenter différents modes de reproduction : c'est-à-dire de méthodes pour créer de nouveaux individus. La méthode *sans sexe*, consistant à la capacité d'un organisme de se multiplier sans partenaire, peut prendre pour les organismes unicellulaires, différentes formes parmi lesquelles la mitose simple, le bourgeonnement ou encore la mitose multiple (voir [142], figure 1).¹

L'avantage se fait sur le nombre et la vitesse de croissance de la population. En effet, un individu n'ayant pas besoin de partenaire pour se reproduire gagne du temps, de l'énergie, évite les prédateurs et potentiellement les maladies sexuellement transmissibles. De plus, à nombre d'enfants constant, puisqu'il faut la présence d'individus de

1. Elle existe également pour les organismes pluricellulaires (végétaux et animaux) tels que le requin-marteau, le gecko, le puceron et les bdelloïdes sur lesquels nous reviendrons.



FIGURE 1 – La mitose simple est une division cellulaire d’une cellule mère qui aboutit à deux cellules filles identiques. Lors du bourgeonnement, les cellules forment un amas cellulaire, le bourgeon, qui donnera le futur individu. La mitose multiple est une division cellulaire d’une cellule mère qui aboutit à plusieurs (> 2) cellules filles.

sexes différents, le taux de croissance de la population est par conséquent plus faible pour les espèces sexuées (voir figure 2).

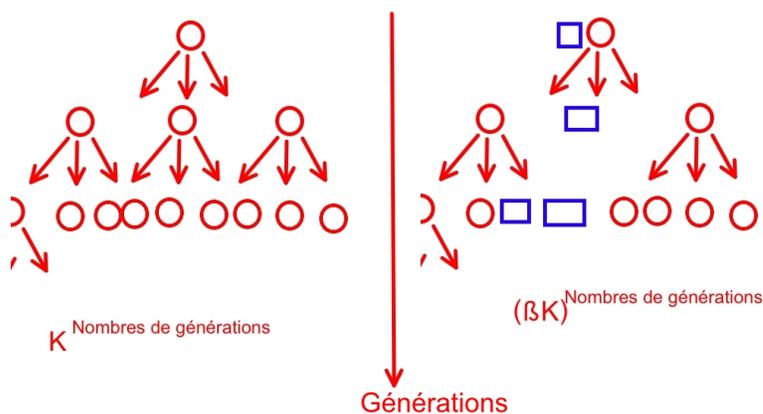


FIGURE 2 – A gauche une reproduction sexuée donnant à chaque génération K individus (et les parents disparaissant au bout d’une génération). A la génération n il y a donc K^n enfants. A droite, il faut un pourcentage de mâles $(1 - \beta)$ pour assurer la reproduction. A la génération n , il y a donc $K(\beta K)^{n-1}$ enfants dont $(\beta K)^n$ femelles. On note que, pour $\beta < 1$, le rapport $K^n / K(\beta K)^{n-1}$ tend vers l’infini lorsque n tend vers l’infini. De plus le cas $K = 2$ et $\beta = 1/2$ montre que la méthode de reproduction sexuée pourrait être à croissance nulle alors que celle asexuée serait à croissance exponentielle.

Etant donné cette différence de croissance, d’efficacité et de complexité, l’avantage, seul, du nombre aurait dû faire disparaître le sexe au cours de l’évolution.² Il y a donc des avantages substantiels à la méthode de reproduction *avec sexe* liés au brassage génétique qu’elle entraîne. Le sexe permet de chercher, pour un individu, ce qui lui manque ou ce qui est défectueux, via le génome, dans un autre individu. Lorsqu’advient un problème génétique pour un individu se reproduisant par clonage, toutes ses filles en héritent. Tandis que lors d’une reproduction sexuée, si l’un des partenaires en est exempt, sa descendance aura une chance d’en être exempte ou tout du moins compensée par le gène du partenaire sain. Le sexe est un moyen d’obtenir du brassage génétique. Sans brassage, sans évolution du génome possible, pas d’évolution. Sans évolution, pas de possibilité de survivre dans un environnement changeant trop vite. De manière grossière, pour résoudre un problème, l’exploration par le sexe est, sous certaines conditions, exponentiellement plus rapide que la mutation (aléatoire) du génome (voir figures 3). Par contre, l’exploration par mutation, bien que lente, ne nécessite aucune condition et il est presque sûr qu’une ou plusieurs mutation(s) finisse(nt) par permettre de résoudre un problème se posant à une espèce donnée (exemple : bactérie évoluant contre la sensibilité à un antibiotique).

Par conséquent, sur le long terme, on s’attendrait naturellement, dans un environnement globalement sexué, à ce

2. Ce qui est arrivé pour quelques espèces qui ont perdu le sexe : définitivement (bdelloïdes) ou partiellement, c’est à dire pouvant recourir à l’une ou l’autre des méthodes (gecko et puceron) en fonction des besoins.

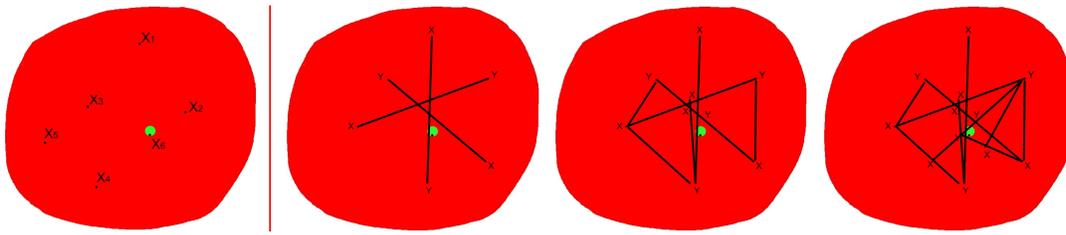


FIGURE 3 – A gauche : Le terme X_i représente le génome de l'individu de la i ème génération. En supposant qu'il est choisi de manière aléatoire (uniforme) dans l'espace des génomes possibles (en rouge), la probabilité qu'il soit dans l'ensemble des génomes favorables (vert) est de $p = Aire(Vert)/Aire(Rouge)$. La première fois où un individu atteint l'ensemble vert, c'est à dire le $N = \text{minimum}\{i : X_i \text{ est dans le vert}\}$ suit une loi géométrique et l'espérance (la moyenne) de N est $1/p$. A droite : Avec du brassage génétique. Ici, il y a deux types de sexes : X et Y pouvant donner "naissance" à un individu de caractéristiques moyennées de ses deux parents. On a alors à faire à une recherche dichotomique du meilleur (càd qu'un descendant tombe dans le vert). Si au départ les parents sont assez nombreux et que les gènes favorables puissent être atteint, c'est-à-dire dans l'enveloppe convexe des caractéristiques des parents, alors le temps d'atteinte N est en $\logarithme(1/p)$ (avec $p = Aire(Vert)/Aire(Rouge)$), qui est très petit part rapport à $1/p$.

qu'une espèce qui ne produirait que des descendants identiques (ou quasi-identiques) se fasse dépasser par des espèces moins prolifiques mais qui explorent plus rapidement l'espace des génomes possibles, c'est-à-dire, in fine trouvent des solutions plus rapidement à leurs problèmes. En revanche, sur le court terme (par rapport à l'échelle écologique), la croissance d'une population qui n'utiliserait plus le sexe étant beaucoup plus importante que celle d'une population qui se reproduirait de manière sexuée, on s'attendrait naturellement, dans une population donnée, à ce que le sexe finisse par disparaître.³ D'autres organismes, bactériens notamment, ont cette capacité d'intégrer de l'ADN exogène, et donc de produire de la variabilité génétique. **Les pucerons**, quand à eux, possèdent les deux types de modes de reproduction et en fonction de la période de l'année se reproduisent rapidement (asexué) ou produisent des oeufs capables de passer l'hivers (sexué). Nous ne sommes donc pas dans un problème simple et sans exception : sexe versus pas de sexe. Nous ne prétendons pas résoudre la grande question, celle de la vie, de l'univers et du sexe : Pourquoi le sexe se maintient t'il⁴? Nous allons nous focaliser sur des questions plus simples toutes centrées autour de la reproduction.

En préliminaires, dans le chapitre 1, nous introduirons brièvement et de manière pragmatique, le cadre historique de la modélisation mathématique, la traduction de ces questions dans un formalisme mathématique et les apports de mes recherches dans les mathématiques appliquées. Les premiers résultats mathématiques seront donnés dans le chapitre 2. Dans le chapitre 3, nous allons voir que la reproduction peut nécessiter des processus de développement complexes et coûteux en temps et en énergie. Nous nous attarderons à la description, pour les femelles du groupe des mammifères, de la production des follicules ovariens (oeufs), qui sont en première ligne dans le processus de reproduction. Le processus de développement folliculaire se décompose en plusieurs étapes, incluant croissance, maturation [138, 109, 104, 180, 115, 35] et sélection. Dans le chapitre 4, nous allons nous focaliser sur la croissance de populations comme marqueur d'adaptabilité. Tout cela pour en arriver à la possibilité de produire de nouveaux individus de manière efficace... ou pas. En effet, avec les Néo-Malthusiens et leurs adeptes, les enfants sont considérés comme de futur poids pour l'environnement et la gestion des ressources. Dans le chapitre 5, nous allons traiter de ce phénomène, de sa modélisation et d'une approche de son analyse.

3. Mais ce n'est pas si simple! Revenons un instant sur les bdelloïdes. Elles ont la particularité de se reproduire de manière asexué et, malgré tout, sont toutefois présents sur terre depuis des dizaines de millions d'années. Le sexe, n'est pas la seule façon de créer de la diversité, la prédation permet à cette espèce d'absorber une partie de l'ADN d'organismes tels que les bactéries, les champignons, les plantes... et donc de recréer une forme de diversité génétique [66].

4. au cours de l'évolution ... enfin !

Chapitre 1

Préliminaires

Cette partie a pour objectif de présenter quelques modèles mathématiques appliqués à la biologie, plus particulièrement en dynamique des populations, et de se familiariser avec leurs constructions, leurs hypothèses et leurs conclusions. Les modèles mathématiques d'évolutions de populations, que ce soit cellulaires, animales ou végétales, en épidémiologie, en écologie... sont basés sur des principes de conservation [143, 123, 152]. L'un des premiers à utiliser les mathématiques dans un cadre biologique fut Thomas Malthus en 1798 [112]. Son modèle peut se résumer ainsi : la taille d'une population $N(t)$ au temps t évolue avec le nombre de naissances et de morts, c'est-à-dire, entre le temps t et le temps $t + 1$, on a

$$N(t + 1) = N(t) + B.N(t) - D.N(t),$$

avec B le taux de naissance et D le taux de mort. La version continue en temps en serait

$$N'(t) = (B - D)N(t),$$

pour lequel B (resp. D) serait le taux de naissance (resp. mort) instantané. Ce dernier modèle peut être réécrit, par intégration,

$$N(t) = N(0) + \int_0^t (B - D)N(s)ds. \quad (1.0.1)$$

Puisque les solutions sont données par

$$N(t) = N(0)(1 + B - D)^t, \quad t \in \mathbb{N}, \quad (\text{resp. } N(t) = N(0)e^{(b-d)t} \text{ pour le modèle continu}),$$

Malthus en tira la conclusion qu'il fallait arrêter d'aider les pauvres, qui se reproduisaient trop, car leur population allait croître exponentiellement [112]. Or un modèle ne peut pas dire plus que ce que ses propres limitations lui imposent. Un modèle, en biologie de même qu'en physique (ou en finance¹), possède des hypothèses. Dans ce cas précis, pour assurer que B et D soient invariants par rapport au temps, il faut avoir des *ressources illimitées*, être en *grande population* pour que les effets probabilistes se moyennent et enfin avoir une *population homogène* pour qu'il ne soit pas nécessaire d'introduire des structures (telle que l'âge, la taille, un trait génétique...) qui influeraient sur les différents taux (naissance/mort...). Il ne fallut pas longtemps pour que P.-F. Verhulst [179] (1847), mathématicien belge, propose un modèle *non linéaire* prenant en compte les ressources du milieu de sorte qu'en cas de pénurie de ressources le taux de naissance s'effondrerait et le taux de mort augmenterait.

Il faudra attendre le 20ème siècle pour voir l'explosion des mathématiques appliquées à la biologie avec Volterra [181] et Lotka [108] dans les années 1920. Ceux-ci furent les précurseurs de l'application des mathématiques à l'écologie dans le but de répondre à des questions sur la coexistence d'espèces en compétitions d'espèces de proies et de prédateurs, l'évaluation des effets d'une moisson (pêche, chasse...) sur une espèce voire au sein d'un écosystème. McKendrick (1926), quant à lui, s'intéressa à l'application des mathématiques à la dynamique d'une épidémie et son modèle (système d'équations *non linéaires couplées*) introduit la structure discrète (sain, malade, remis) de la population [46] et est encore utilisé de nos jours.

1. Autre domaine par excellence où les hypothèses ne sont jamais vérifiées.

Avec le développement des mathématiques, les modèles se complexifièrent pour prendre en compte les effets non linéaires dus aux ressources limitées, les structures fines (âge, maturité, infectiosité...) des populations ou encore les limites en faible population.

Dans son modèle d'évolution de population, Von Foerster [182], étend le modèle de Malthus dans lequel on structure la population suivant son âge. Plus précisément, on considère $n(t, a)$ la quantité, au temps t , d'individus d'âge a . En l'absence de naissance ou de mort, le nombre d'individus au temps t_1 d'âge a est égal au nombre d'individus au temps t_2 d'âge $a + t_2 - t_1$ (il y a conservation du nombre d'individus) et par conséquent, $n(t, a)$ suit une équation de transport (modèle d'équation aux dérivées partielles [143]) :

$$\frac{\partial}{\partial t}n(t, a) + \frac{\partial}{\partial a}n(t, a) = 0, \quad \forall (t, a) \in \mathbb{R}_+^2.$$

Ensuite, en supposant que les individus dans la tranche d'âge $(a, a + da)$ donnent naissance à $B(a)n(t, a)da$ individus avec $B(a)$ le taux de naissance des individus d'âge a , on trouve la condition au bord :

$$n(t, 0) = \int_{\mathbb{R}_+} n(t, a)B(a)da.$$

On peut aussi prendre en compte le taux de mortalité D et l'on obtient le modèle de McKendrick-VonFoerster [46] :

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}n(t, a) + \frac{\partial}{\partial a}n(t, a) = -D(a)n(t, a), & \forall (t, a) \in \mathbb{R}_+^2, \\ n(t, 0) = \int_{\mathbb{R}_+} n(t, a)B(a)da. \end{cases}$$

De la même manière, Kermack et McKendrick [93, 95, 96] complexifièrent le modèle épidémiologique de McKendrick pour étudier l'évolution et la propagation de maladies dépendant du stade d'infection des individus. Au temps t , le nombre d'individus dont l'infection est au stade x (à l'âge x) noté $n(t, x)$, évolue au cours du temps suivant l'équation de transport suivante (modèle d'équation aux dérivées partielles, non linéaire)

$$\frac{\partial}{\partial t}n(t, x) + \frac{\partial}{\partial x}n(t, x) = -(\beta(x) + D)n(t, x), \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}_+^2,$$

dans laquelle, β est le taux de mortalité lié à la maladie et D le taux de mortalité naturelle. Un individu sain est infecté par un individu d'âge d'infection x avec une probabilité $k(x)$. Ainsi, la quantité d'individus infectés au temps t est

$$n(t, 0) = \int_{\mathbb{R}_+} k(x)n(t, x)M(t)dx,$$

avec $M(t)$ la quantité d'individus sains au temps t (ce qui nécessite en outre une hypothèse d'indépendance lors des contacts et une non prise en compte du choix individuel). On remarque, dans ces deux derniers exemples, que ces modèles d'équations aux dérivées partielles sont dérivés des équations de conservation que l'on retrouve en mécanique des fluides [100]. Cela est du aux lois de conservation des densités de population. Il existe d'autres types d'équations : avec diffusion (population dans l'espace, ...), diffusion fractionnaire, opérateur intégral... et l'histoire de la modélisation (déterministe) se poursuit aussi bien en Equations Différentielles Ordinaires qu'en Equations aux Dérivées Partielles.

Les versions probabilistes complétèrent et comblèrent les lacunes des modèles déterministes en faible population. Nous éluderons l'approche classique par Chaîne de Markov [60], processus de vie et de mort [60], pour nous intéresser à l'approche individu centré / mesure ponctuelle (grandement développé par S. Méléard, N. Champagnat, V.C. Tran... [118, 28, 69, 24] par exemple), qui a la particularité de poser un cadre théorique solide permettant de passer à la limite en grande population. Dans une population structurée, par exemple en âge A et en trait X (qui peut être sa maturité, sa position dans l'espace ...), un individu est représenté par le symbole $\delta_{(X, A)}$ et la population par $Z_t = \sum_{k=1}^{N_t} \delta_{(X_k(t), A_k(t))}$

avec t le temps et N_t la taille de la population au temps t . Les effets probabilistes sur l'évolution du trait sont gérés par une équation d'évolution de la forme (assez proche de la forme intégrée (1.0.1))

$$Z_t = \sum_{k=1}^{N_0} \delta_{(X_k(0), A_k(0)+t)} + \int_0^t \int_{\mathcal{E}} 1_{k < N_{s-}} \left[\text{Evolution au temps } s - \right] Q(ds, n(dk), d\mathcal{E})$$

Le terme Q intervient sur le choix de l'individu k qui va évoluer et indique comment il évolue : évolution de son trait, il peut donner naissance ou mourir par exemple. De plus, l'opérateur d'évolution va dépendre du problème, tout en restant intuitif et lisible, et la limite en grande population de Z_t est une solution d'une équation aux dérivées partielles (voir [118, 28, 69, 24, 27]).

Le travail que je présente dans ce rapport se place dans la continuité de ce préliminaire mathématique et dans le cadre biologique présenté ci-dessus. Il se divise en quatre parties :

- dans la première partie (chapitre 2), nous nous intéresserons à la **dynamique de systèmes linéaires et non linéaires**, tels que présenté dans ce préliminaire

Dynamique : Chapitre 2			
<i>Travail de Thèse</i>			
[135, 134] 2004/2005	[127] 2007	[136] 2013	[133, 98] 2019,2020
Dynamique de modèles linéaires (Entropie)	Dynamique de modèles non linéaires (Entropie)	Dynamique de modèles non linéaires (Entropie)	Dynamique de modèles non linéaires (Entropie)

- ensuite dans la seconde partie (chapitre 3), nous passerons de la **modélisation stochastique et son étude probabiliste**, à la **dynamique singulière d'équations de transports** et aux **bifurcations et catastrophes d'un système d'Équations aux Dérivées Partielles non linéaires couplées** dans le cadre de la croissance folliculaire (essentielle pour la reproduction sexué chez les mammifères).

Développement folliculaire : Chapitre 3			
Follicules (terminale) (deterministe)		Follicules (basale) (probabiliste)	
[128] 2008	[129] 2011	[35] 2013	[130] 2017
Dynamique d'une équation de transport (à solution singulière)	Système dynamique EDP non linéaires (catastrophes/bifurcation)	Modélisation stochastique de la croissance folliculaire	Etude probabiliste et deterministe de la convergence en grande population
[140], 2016, Synthèse sur le développement folliculaire			

- dans la troisième partie (chapitre 4), nous nous attarderons sur l'**optimisation de la plus grande valeur propre** (taux de croissance Malthusien) pour une espèce se reproduisant avec et sans sexe.

Optimisation de taux de croissance Malthusien : Chapitre 4		
<i>Travail de Thèse</i>		
[125, 124, 126] 2005/2006	[30, 31] 2007	[131] 2019
Etude du taux de croissance exponentiel d'un modèle de mitose	Etude du taux croissance exponentiel d'un modèle de McKendrick	Etude du taux croissance exponentiel d'un modèle de reproduction

- enfin dans la dernière partie (chapitre 5), nous nous focaliserons sur la **modélisation d'une population anticipant**

une crise environnementale, en jouant sur la possibilité d'avoir un enfant, et son étude mathématiques [132]. Celle ci est basée sur des travaux sur la vaccination [62, 64] pour lesquels l'individu avait le choix de se vacciner et faisait son choix de manière rationnelle.

Choix : Chapitre 5	
[132] 2021 Démographie et choix d'avoir un enfant	[62, 64] 2017,2019 Modèle épidémiologique et vaccination volontaire avec anticipation

Chapitre 2

Converge

De manière formelle, on peut réécrire les équations d'évolution de populations sous la forme

$$\frac{\partial}{\partial t} n = \mathcal{L}n, \quad (2.0.1)$$

avec n la densité de la population, $n(t=0, \cdot) = n_0(\cdot)$ (la population initiale) et \mathcal{L} un opérateur. La forme de l'équation (2.0.1) est suffisamment générale pour contenir tous les exemples du chapitre précédent. En effet, on obtient :

- Equation différentielle ordinaire linéaire : \mathcal{L} est une matrice de changement d'états et n représente le vecteur d'états (voir les matrices de Leslie-Usher population [143]).
- Le transport avec : $\mathcal{L}^0 f = -\frac{\partial}{\partial x} f$ opérateur de dérivation.
- Multiplication par r : $\mathcal{L}^1 f = rf$, qui peut, par exemple, donner un terme de mort.
- Diffusion : $\mathcal{L}^2 f = \frac{\partial^2}{\partial x^2} f$.
- Intégral : (par exemple : l'équation de Chapman Kolmogorov (voir [176])) : $\mathcal{L}^3 f = \int K(\cdot, y) f(y) d\nu(y)$ correspondant à des termes de mélange de population.

...

Comment se comportent en temps long les solutions des équations de dynamiques de populations ?

On rappelle dans la partie 2.1, que lorsque \mathcal{L} est linéaire, $n(t)$ se comporte en temps long comme $CNe^{\lambda t}$, avec C une constante, λ et N solutions d'un problème aux valeurs propres $\mathcal{L}N = \lambda N$. On introduit l'entropie relative généralisée (voir [44, 76, 101, 135, 152, 106, 151, 127, 137, 1]) qui permet de montrer le résultat de convergence en temps long. Cet outil permet de quantifier la convergence dans l'étude des solutions des semi-groupes d'équations d'évolution (voir [85, 84, 183, 38, 54, 55, 189]) tel que, par exemple, les équations de renouvellement (voir [31, 135, 76]). Son application était essentiellement dans le cas d'opérateur \mathcal{L} linéaire. Il est cependant possible d'étendre l'entropie relative généralisée à des modèles non linéaires (d'ordre 1) que l'on présente dans les parties 2.2 et 2.3 et qui font l'objet de deux articles : [133] et [136] respectivement. On étudiera alors

$$\frac{d}{dt} n = \mathcal{L}(\langle n, \psi \rangle) n. \quad (2.0.2)$$

où $\langle n, \psi \rangle$ correspond à la consommation de ressources par la(es) population(s) (voir [152, 38, 51, 22, 53, 52, 35]). On donne trois exemples d'applications : Chaînes de Markov, Équations Différentielles Ordinaires et Équations aux Dérivées Partielles.

2.1 Comportement en Temps Long Sans Contrainte de Ressource [135]

On s'attend, dans un environnement sans contrainte de ressources, à ce que le résultat de croissance exponentielle de Malthus se vérifie. De manière formelle, soit n une solution de l'équation d'évolution en temps

$$\frac{\partial}{\partial t} n = \mathcal{L}n, \quad (2.1.3)$$

avec $n(t=0, \cdot) = n_0(\cdot)$ et \mathcal{L} un opérateur *linéaire* à définir.

Proposition 2.1.1 (Formelle) *On suppose qu'il existe $(\lambda, N, \phi) \in \mathbb{R} \times X \times X^*$ solution de $\lambda = \sup\{\operatorname{Re} \lambda : \lambda \in \operatorname{Spectre} \text{ de } \mathcal{L}\}$, $(\mathcal{L}_y N_y)_x = \lambda N_x$, $(\mathcal{L}_y^* \phi_y)_x = \lambda \phi_x$, c'est-à-dire, λ est la valeur propre de partie réelle la plus grande, N vecteur propre associé à la valeur propre λ pour \mathcal{L} et ϕ pour l'opérateur dual \mathcal{L}^* . Alors, on obtient (formellement), pour toute fonction H régulière*

$$\frac{d}{dt} \langle H(f_x) N_x, \phi_x \rangle = D_H^{\mathcal{L}}(f_x) := \left\langle \mathcal{L}_y((H'(f_x)(f_y - f_x) + H(f_x) - H(f_y)) N_y), \phi_x \right\rangle, \quad (2.1.4)$$

pour $f_x = n_x e^{-\lambda t} / N_x$. De plus, on a la loi de conservation suivante

$$\langle f_x N_x, \phi_x \rangle = \langle f_x N_x, \phi_x \rangle(t=0). \quad (2.1.5)$$

Preuve En utilisant la linéarité de \mathcal{L} et la définition de (N, λ, ϕ) , on trouve

$$\begin{aligned} \left\langle \mathcal{L}_y((H(f_x) - H(f_y)) N_y)(x), \phi_x \right\rangle &= \left\langle H(f_x) \mathcal{L}_y(N_y)(x), \phi_x \right\rangle - \left\langle \mathcal{L}_y(H(f_y) N_y)(x), \phi_x \right\rangle \\ &= \lambda \left\langle H(f_x) N_y, \phi_x \right\rangle - \left\langle H(f_y) N_y, (\mathcal{L}_x^* \phi_x)(y) \right\rangle = 0, \end{aligned} \quad (2.1.6)$$

et

$$\left\langle \mathcal{L}_y(H'(f_x) f_x N_y)(x), \phi_x \right\rangle = \lambda \left\langle H'(f_x) f_x N_x, \phi_x \right\rangle. \quad (2.1.7)$$

De plus, on a

$$\frac{d}{dt} \langle H(f_x) N_x, \phi_x \rangle = \langle H'(f_x) \mathcal{L}_y(f_y N_y)(x), \phi_x \rangle - \lambda \langle H'(f_x) f_x N_x, \phi_x \rangle,$$

et, en utilisant (2.1.6) et (2.1.7), on trouve que (2.1.4) est vérifiée. L'équation (2.1.5) est un cas particulier de (2.1.4) pour $H(x) = x$. \square

Ce qui donne pour les opérateurs *positifs* (voir [105]) suivant :

— Équations différentielles ordinaires linéaires : \mathcal{L} est une matrice de changement d'états (positive en dehors de la diagonale) et n représente le vecteur d'états (voir les matrices de Leslie-Usher population [143]) :

$$D_H^{\mathcal{L}} = - \sum_{i,j} a_{ij} N_j \phi_i [H'(f_i)(f_j - f_i) + H(f_i) - H(f_j)] \leq 0.$$

— Le transport avec : $\mathcal{L}^0 f = \frac{\partial}{\partial x} f$ opérateur de dérivation, on trouve $D_H^{\mathcal{L}^0} = 0$, $\operatorname{Ker}(D_H^{\mathcal{L}^0}) = X$.

— Multiplication par r : $\mathcal{L}^1 f = r f$, $D_H^{\mathcal{L}^1} = 0$, $\operatorname{Ker}(D_H^{\mathcal{L}^1}) = X$.

— Diffusion : $\mathcal{L}^2 f = \frac{\partial^2}{\partial x^2} f$, $D_H^{\mathcal{L}^2} = - \left\langle H''(f) \left(\frac{\partial}{\partial x} f \right)^2 N, \phi \right\rangle \leq 0$.

— Intégral : $\mathcal{L}^3 f = \int K(\cdot, y) f(y) d\nu(y)$ correspondant à des termes de mélange de populations

$$D_H^{\mathcal{L}^3} = - \left\langle \int K(x, y) ((H'(f_x)(f_y - f_x) + H(f_x) - H(f_y)) N_y) d\nu(y), \phi_x \right\rangle \leq 0.$$

1. pour les matrices réelles : la transposée, pour un opérateur dans un Hilbert $\langle \mathcal{L}f, g \rangle = \langle f, \mathcal{L}^*g \rangle$ pour tous f, g .

...

La conséquence est que le terme $\langle H(f_x)N_x, \phi_x \rangle$, qui correspond à une énergie, est décroissante au cours du temps. On a donc un principe de convergence de La Salle (voir [137] pour une démonstration).

Proposition 2.1.2 Soit t_k une suite t.q. $t_k \rightarrow \infty$ lorsque $k \rightarrow \infty$,

$$f^k(t) = f(t + t_k),$$

et pour tout $\eta > 0$, on définit $B_k^\eta = \left\{ (t, x, y) : |f_x^k(t) - f_y^k(t)|^2 > \eta \right\}$. Alors on a la mesure de B_k^η

$$\mu(B_k^\eta) = \int_0^\infty \langle \mathcal{L}_y(\chi_{(t,x,y) \in B_k^\eta} N_y), \phi_x \rangle dt, \quad (2.1.8)$$

qui vérifient

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mu(B_k^\eta) = 0,$$

et l'ensemble ω -limite de la suite f_k appartient au noyau $\text{Ker}(D_H^{\mathcal{L}}) \cap \{f : \langle f_x N_x, \phi_x \rangle = \langle n_0, \phi_x \rangle\}$.

Preuve On pose $H(x) = x^2$. Alors on a

$$-D_H^{\mathcal{L}} = \left\langle \mathcal{L}_y((f_y - f_x)^2 N_y), \phi_x \right\rangle.$$

Par conséquent, en intégrant en temps t , on trouve

$$\int_0^\infty \left\langle \mathcal{L}_y((f_y - f_x)^2 N_y), \phi_x \right\rangle dt \leq \langle f_x^2 N_x, \phi_x \rangle(t=0) < \infty.$$

Ainsi, on obtient

$$\int_0^\infty \left\langle \mathcal{L}_y((f_y^k - f_x^k)^2 N_y), \phi_x \right\rangle dt = \int_{t_k}^\infty \left\langle \mathcal{L}_y((f_y^k - f_x^k)^2 N_y), \phi_x \right\rangle dt \rightarrow_{t_k \rightarrow \infty} 0,$$

et en utilisant l'inégalité de Markov, on a

$$\eta \int_{t_k}^\infty \left\langle \mathcal{L}_y(\chi_{B_k^\eta} N_y), \phi_x \right\rangle dt \leq \int_{t_k}^\infty \left\langle \mathcal{L}_y((f_y^k - f_x^k)^2 N_y), \phi_x \right\rangle dt \rightarrow_{t_k \rightarrow \infty} 0.$$

Finalement on en déduit que $\mu(B_k^\eta) \rightarrow_{k \rightarrow \infty} 0$. □

Conclusion : Par conséquent, on a le comportement en temps long de n qui est donné par le couple (λ, N) où λ est le taux de croissance exponentielle (Malthusien) et N le profil asymptotique de la solution n :

$$n \sim \text{Constante } N e^{\lambda t}.$$

Il suffit d'adapter pour un système d'équations d'évolution, le formalisme, les méthodes et les calculs développés dans cette partie.

La conséquence est que, dans un environnement sans contrainte, le *taux de croissance Malthusien est solution d'un problème aux valeurs propres et caractérise la capacité de croissance, i.e. c'est-à-dire invasive, d'une population*. Cette remarque sera centrale dans l'étude de l'optimisation de cette capacité invasive que nous allons développer dans le chapitre 4.

2.2 Comportement en Temps Long avec Contrainte de Ressource [133]

Dans cette partie, on a pu montrer que l'outil d'entropie relative généralisée peut être étendu au cas non linéaire. La dissipation d'entropie se décomposant alors en deux terme : l'un lié au comportement 'linéarisé' qui tend à dissiper réellement l'entropie, l'autre lié à la non linéarité qui peut faire augmenter l'entropie. La comparaison de ses deux effets permet de montrer que, sous certaines conditions, les résultats de convergence peuvent s'étendre au cas non linéaire. En supposant que pour tout $M \in \mathcal{B}$ espace de Banach bien choisi, il existe (N_M, Φ_M) solution de

$$\mathcal{L}(\langle M, \Psi \rangle)N_M = \lambda_M N_M, \quad \mathcal{L}^*(\langle M, \Psi \rangle)\phi_M = \lambda_M \phi_M,$$

et qu'il existe un point fixe à $M \mapsto N_M$ et $\lambda_M = 0$, i.e. $\mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle)N = 0$ (et $\mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle)^*\phi = 0$). On définit l'opérateur linéaire à l'équilibre

$$\mathcal{L}_{eq} := \mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle),$$

avec N satisfaisant $\mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle)N = 0$. On pose $\mathcal{H}(g) := \langle H(g)N, \phi \rangle$.

Définition 2.2.1 On définit la variation de \mathcal{L} autour de N ,

$$\forall g, \quad |\Delta \mathcal{L}_g| := -\frac{\mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle + \langle gN, \Psi \rangle) - \mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle)}{\langle gN, \Psi \rangle}.$$

De plus, on définit les différentes composante de la variation d'entropie par

$$D_H^{\mathcal{L}linear}(g) := \langle \mathcal{L}_{eq}(u(x, y)), \phi(x) \rangle,$$

$$(E_H)_{\pm}^{\mathcal{L}}(g) := \pm \langle \langle \Delta \mathcal{L}_g(N(g+1))(x) \langle (g(s)H'(g(x)))_{\mp} N(s), \Psi(s) \rangle, \phi \rangle,$$

et

$$ND_H^{\mathcal{N}on\ linear}(g) := -\langle \Delta \mathcal{L}_g(N(g+1))(x) \langle u(x, y), \Psi(y) \rangle, \phi(x) \rangle,$$

avec $u(x, y) := (H'(g(x))(g(y) - g(x)) + H(g(x)) - H(g(y)))N(y)$.

On a alors le résultat principal de convergence des solutions n de

$$\frac{d}{dt}n = \mathcal{L}(\langle n, \Psi \rangle)n. \quad (2.2.9)$$

Théorème 2.2.2 (Entropy Calculus). Soit H une fonction $C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}_+)$, convexe et vérifiant $H(0) = 0$. Alors, on a

$$\frac{d}{dt}\mathcal{H}(f-1) = D_H^{\mathcal{L}linear}(f-1) + (E_H)_{-}^{\mathcal{L}}(f-1) + (E_H)_{+}^{\mathcal{L}}(f-1),$$

avec $f = n/N$, où N est solution de $\mathcal{L}(\langle N, \Psi \rangle)N = 0$ et n solution de (2.2.9). Si l'on suppose de plus que $|\Delta \mathcal{L}_g|$ est un opérateur positif, alors, on a $D_H^{\mathcal{L}}(g) \leq D_H^{\mathcal{L}linear}(f-1) + ND_H^{\mathcal{N}onlinear}(f-1)$.

Remarque 1 (Bornes et CVG). S'il existe $C > 0$ tel que

$$\exists Cst \in \mathbb{R}, \quad \forall -1 \leq g \leq C+1, \quad |\Delta \mathcal{L}_g|(N \frac{g+1}{C}) \leq \inf_{u>0} \frac{1}{2} (\mathcal{L}_{eq} + Cst I_d) \left(\frac{u}{\langle u, \Psi \rangle} \right),$$

alors $n_0 \leq CN$ implique qu'en tout temps $t \geq 0$, $n(t, \cdot) \leq CN(\cdot)$. De plus, si $n_0 \leq CN$ et

$$\exists Cst \in \mathbb{R}, \quad \forall -1 \leq g \leq C, \quad |\Delta \mathcal{L}_g|(N(g+1)) \leq \inf_{u>0} (\mathcal{L}_{eq} + Cst I_d) \left(\frac{u}{\langle u, \Psi \rangle} \right),$$

alors on a $n(t, \cdot) \rightarrow_{t \rightarrow \infty} N$.

Les preuves du théorème 2.2.2 et de la remarque 1 sont données dans [91]. On donne trois exemples d'applications de cette méthode : la première en temps discret (Chaîne de Markov) dans le paragraphe 2.2.1, en temps continu et espace discret (Équations Différentielles Ordinaires), dans le paragraphe 2.2.2 et enfin en temps et espace continus (Équations aux Dérivées Partielles) dans le paragraphe 2.2.3.

2.2.1 Application aux Chaînes de Markov

Soit g un vecteur de probabilité sur \mathbb{R}^n , $\psi \in \mathbb{R}^n$ tel que $\langle 1, \psi \rangle = 1$ et supposons que $\mathcal{L}(\langle g, \psi \rangle)$ soit une matrice $n \times n$ positive et irréductible. On a, par le théorème de Perron Frobenius, que $\mathcal{L}(\langle g, \psi \rangle)$ admet un vecteur propre strictement positif. De plus, si $\mathcal{L}(\langle g, \psi \rangle)$ est stochastique alors le rayon spectral est égal à 1 et $\phi = (1, 1, \dots, 1)$ est un vecteur propre de $\mathcal{L}(\langle g, \psi \rangle)^*$ associé à la valeur propre 1, i.e. $\mathcal{L}(\langle g, \psi \rangle)\phi = \phi$. On peut alors construire une chaîne de Markov non homogène (avec π^k vecteur de probabilité),

$$\pi^{k+1} = \pi^k \mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle), \quad \langle \pi^k, 1 \rangle = \langle \bar{\pi}, 1 \rangle = 1. \quad (2.2.10)$$

En supposant, de plus que $g \mapsto \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)$ est continue, on a par compacité, l'existence de $\bar{\pi}$ solution à l'équation (stationnaire)

$$\bar{\pi} = \bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle). \quad (2.2.11)$$

Alors on a

Proposition 2.2.3 Si la variation de la matrice de transition $\Delta \mathcal{L} = \frac{\bar{\pi}(\mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle) - \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle))}{\bar{\pi}(\langle \frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1), \psi)}$ vérifie

$$(\inf 1/\bar{\pi} - 1)(\sup \psi/\bar{\pi} + 1) \sup_{h>0, \langle h, 1 \rangle} \langle h \Delta \mathcal{L} \bar{\pi}, 1 \rangle \leq \inf_{h>0, \langle h, 1 \rangle} \langle h \left(\frac{\bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right) \bar{\pi}, 1 \rangle, \quad (2.2.12)$$

et

$$\left\langle \left(\frac{g \bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right)' - g \right\rangle^2 \left(\frac{\bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right) \bar{\pi}, 1 \rangle = 0 \iff g = Cst = (1, \dots, 1). \quad (2.2.13)$$

Alors, on a la convergence en loi de la chaîne, i.e. $\pi^k \xrightarrow{k \rightarrow \infty} \bar{\pi}$.

Preuve On pose Entropy := $\langle (\frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1)^2 \bar{\pi}, 1 \rangle$, et sa variation $D_2^{\mathcal{L}} := \langle (\frac{\pi^{k+1}}{\bar{\pi}} - 1)^2 \bar{\pi}, 1 \rangle - \langle (\frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1)^2 \bar{\pi}, 1 \rangle$. En utilisant (2.2.10) et (2.2.11), on a $\langle (\frac{\pi^k \bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}})' - \frac{\pi^k}{\bar{\pi}} \rangle^2 \left(\frac{\bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right) \bar{\pi}, 1 \rangle = \langle (\frac{\pi^k}{\bar{\pi}})^2 \bar{\pi}, 1 \rangle - \langle (\frac{\pi^k \bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}})^2 \bar{\pi}, 1 \rangle$. De plus, on peut séparer la partie non linéaire et la partie linéaire de la variation de l'entropie, en notant que $D_2^{\mathcal{L}} := \langle (\frac{\pi^k \mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} - 1)^2 \bar{\pi}, 1 \rangle - \langle (\frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1)^2 \bar{\pi}, 1 \rangle$, on trouve que

$$D_2^{\mathcal{L}} := \left\langle \left(\frac{\pi^k (\mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle) - \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle))}{\bar{\pi}} \right) \left(\frac{\pi^k (\mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle) + \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle))}{\bar{\pi}} - 2 \right) \bar{\pi}, 1 \right\rangle - \left\langle \left(\frac{\pi^k \bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right)' - \frac{\pi^k}{\bar{\pi}} \right\rangle^2 \left(\frac{\bar{\pi} \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle)}{\bar{\pi}} \right) \bar{\pi}, 1 \rangle.$$

En se focalisant sur la partie non linéaire on trouve

$$\left| \left\langle \left(\frac{\pi^k (\mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle) - \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle))}{\bar{\pi}} \right) \left(\frac{\pi^k (\mathcal{L}(\langle \pi^k, \psi \rangle) + \mathcal{L}(\langle \bar{\pi}, \psi \rangle))}{\bar{\pi}} - 2 \right) \bar{\pi}, 1 \right\rangle \right| \leq (\inf 1/\bar{\pi} - 1) \left[\left\langle \left(\frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1 \right)^2, \bar{\pi}' \frac{\psi'}{\bar{\pi}'} \right\rangle \langle 1 | \Delta \mathcal{L} | \bar{\pi}, 1 \rangle + \left\langle \left(\frac{\pi^k}{\bar{\pi}} - 1 \right)^2 | \Delta \mathcal{L} | \bar{\pi}, 1 \right\rangle \right].$$

En utilisant (2.2.12) et (2.2.13), on peut conclure à la décroissance de l'entropie et à la convergence de la chaîne. \square

Remarque 2 Chaîne de Markov homogène : en supposant que \mathcal{L} est une matrice $n \times n$ positive et irréductible, on a, par le théorème de Perron Frobenius, que \mathcal{L} (resp. $\mathcal{L}' = {}^t \mathcal{L}$) admet $\bar{\pi}$ un vecteur de probabilité (vecteur propre) associé à la valeur propre : rayon spectral de \mathcal{L} . De plus, si \mathcal{L} est stochastique alors le rayon spectral est 1 et on sait que $\phi = (1, 1, \dots, 1)$ est vecteur propre de \mathcal{L}' associé à la valeur propre 1. Soit $\mathcal{C}_i := \{j : a_{ij} > 0\}$, on définit la relation d'équivalence \sim par

$$\mathcal{C}_i \sim \mathcal{C}_j \iff \exists i_0 = i, i_1, i_2, \dots, i_r = j \quad : \quad \mathcal{C}_{i_k} \cap \mathcal{C}_{i_{k+1}} \neq \emptyset, \quad \forall k \in [0, r-1].$$

On note $\Omega_{\sim} := \{1, 2, 3, \dots, n\} / \sim$ l'espace quotient. Ainsi, la condition d'apériodicité peut être vu comme

$$\sharp \Omega_{\sim} = 1 \Rightarrow \lim_{k \rightarrow \infty} \pi_k = \pi_{\infty}.$$

2.2.2 Application à un Système d'Équations Différentielles Ordinaires

Soit $X(t) = (x_i(t))_{i=1}^N$, au temps t , un élément de \mathbb{R}_+^N , où $x_i(t)$ correspond au nombre d'individus dans l'état i , au temps t , qui vérifie l'équation d'évolution

$$\frac{d}{dt}X(t) = \mathcal{L}X(t), \quad \forall t \geq 0, \quad \text{et} \quad X(0) = X_0. \quad (2.2.14)$$

On peut par exemple donner la matrice de type Leslie-Usher (voir [11, 184])

$$\mathcal{L} = \begin{pmatrix} b_1(t) - d_1 - p_1 & b_2(t) & b_3(t) & \cdots & b_n(t) \\ p_1 & -d_2 - p_2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_2 & -d_3 - p_3 & 0 & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & \cdots & 0 & p_{n-1} & -d_n \end{pmatrix},$$

pour modéliser le vieillissement avec $(p_i)_i$, la mort avec $(d_i)_i$ et les naissances avec $(b_i)_i > 0$. En supposant les ressources du milieu limitées, le taux de naissance dépend des ressources et, de fait, du nombre d'individus. On a

$$b_i(t) = b_i g(w(t)),$$

avec

$$w(t) = \sum_i \alpha_i X_i(t),$$

qui représente la taux de consommation des ressources, $\alpha_i > 0$ le taux de ressources consommées par l'individu d'âge i et g l'effet des ressources limitées et de leurs consommation sur le taux de naissance (décroissante en w) [165].

On a le résultat de convergence suivant.

Proposition 2.2.4 *En supposant que g est décroissante, C^1 et vérifie,*

$$-g'(\zeta) \frac{g^{-1}\left(\frac{p_1 + d_1}{b_1 + \sum_{j \geq 2} b_j \prod_{k=2}^j \frac{p_{k-1}}{p_k + d_k}}\right)}{\frac{p_1 + d_1}{b_1 + \sum_{j \geq 2} b_j \prod_{k=2}^j \frac{p_{k-1}}{p_k + d_k}}} \leq \frac{1}{2(C+1)} \frac{\inf(b_i)_i \inf(\alpha_j)_j}{\sup(b_j)_j \sup(\alpha_j)_j}, \quad \forall \zeta \in [0, C \sum_i \alpha_i N_i],$$

et $X(0) \leq CN$ ($C > 1$) avec N la solution stationnaire et X solution de (2.2.14), i.e.,

$$\begin{pmatrix} b_1(\sum_i \alpha_i N_i) - d_1 - p_1 & b_2(\sum_i \alpha_i N_i) & b_3(\sum_i \alpha_i N_i) & \cdots & b_n(\sum_i \alpha_i N_i) \\ p_1 & -d_2 - p_2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_2 & -d_3 - p_3 & 0 & \cdots \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & \cdots & 0 & p_{n-1} & -d_n \end{pmatrix} N = 0.$$

Alors, on a le résultat de convergence : $X(t) \rightarrow_{t \rightarrow \infty} N$.

2.2.3 Application aux Équations de Renouvellement avec Diffusion en Âge (Équations aux Dérivées Partielles)

Les équations de renouvellement permettent d'étudier l'évolution d'une population possédant une structure interne (telle que l'âge) (comme par exemple [38, 183, 85, 84, 152]). Dans ce qui va suivre, on considère que la densité $n(t, x)$ au temps t et à l'âge x suit une équation de transport avec un terme de mort et, dans notre cas, un terme de diffusion (du à la variabilité dans ce qui détermine l'âge "véritable" d'une entité biologique [18, 10]) :

$$\begin{cases} n_t(t, x) + n_x(t, x) + D(x, S(t, x))n(t, x) = \varepsilon n_{xx}(t, x), & t > 0, x > 0, \\ n(t, 0) - \varepsilon n_x(t, 0) = \int B(x, S(t, x))n(t, x)dx, & t > 0, \\ n(0, \cdot) = n_0(\cdot), & n_0 \in L^1(\mathbb{R}^+) \cap L^2(\mathbb{R}^+), \end{cases} \quad (2.2.15)$$

avec $1/S(t, x)$ représentant les ressources allouées à l'individu de trait x au temps t ,

$$S(t, x) = \int \beta(x, y)n(t, y)dy, \quad \forall t, x. \quad (2.2.16)$$

Lorsque $C = 0$, l'équation (2.2.15) est connue comme l'équation de McKendrick–Von Foerster (MV)[38, 169] qui a fait l'objet d'études de la dynamique de ses solutions utilisant des outils de semi-groupe ou d'entropie ([38, 84, 183, 86, 92] par exemple). Le cas linéaire a été traité par [1] et nous reviendrons dans la partie 2.3 (correspondant à [136]), à l'étude d'un cas dont la non linéarité se situe sur le taux de naissance. Nous allons voir que la solution n de (2.2.15) - (2.2.16) converge vers N solution de l'équation stationnaire

$$\begin{cases} N'(x) + d(x, S(x))N(x) = CN''(x), & x > 0, \\ N(0) - CN'(0) = \int B(x, S(x))N(x)dx, \\ \int N(x)dx < \infty, S(x) = \int \beta(x, y)N(y)dy, \end{cases} \quad (2.2.17)$$

avec une entropie autour de l'équilibre nécessitant l'introduction de ϕ solution du problème adjoint de (2.2.17)

$$\begin{cases} -\phi'(x) + d(x, S(x))\phi(x) = C\phi''(x) + \phi(0)B(x, S(x)), & x > 0, \\ \phi'(0) = 0, \\ \int \phi(x)N(x)dx = 1. \end{cases} \quad (2.2.18)$$

Résultat principal Les fonctions d, B, β sont supposées positives et continues. De plus on suppose qu'il existe $L > 0$ telle que pour tous x, S_a, S_b on a

$$|B(x, S_a) - B(x, S_b)| \leq L|S_a - S_b|, \quad |d(x, S_a) - d(x, S_b)| \leq L|S_a - S_b|, \quad (2.2.19)$$

$$\frac{\partial}{\partial S}d(\cdot, \cdot) > 0, \quad \frac{\partial}{\partial S}B(\cdot, \cdot) < 0, \quad (2.2.20)$$

$$0 < B_m \leq B(\cdot, \cdot) \leq B_M, \quad 0 < d_m \leq d(\cdot, \cdot) \leq d_M, \quad 0 \leq \beta \leq \beta_M, \quad (2.2.21)$$

avec $B_m, B_M, d_m, d_M, \beta_M$ des constantes positives.

Proposition 2.2.5 *Sous les conditions (2.2.19)–(2.2.21), il existe une unique solution faible $n \in C(\mathbb{R}^+; L^1(\mathbb{R}^+)) \cap L^2_{loc}(\mathbb{R}^+; W^{1,2}(\mathbb{R}^+))$ satisfaisant (2.2.15) - (2.2.16). De plus, en supposant (2.2.20) et*

$$k \leq \beta \leq K, \quad 0 < k \leq K < \infty, \quad (2.2.22)$$

$$S_2 \mapsto B(x, S_2) \text{ strictement décroissante et } S_1 \mapsto d(x, S_1) \text{ strictement croissante sur } [\alpha, \beta], \quad \alpha < \beta, \quad (2.2.23)$$

et

$$B(x, 0) - d(x, 0) > 0 \quad B(x, \infty) - d(x, \infty) < 0, \quad (2.2.24)$$

satisfaites. Alors il existe une solution à (2.2.17)–(2.2.18).

On va se focaliser sur le résultat de convergence de n , solution de (2.2.15) - (2.2.16), vers N solution de (2.2.17).

Proposition 2.2.6 *En supposant que $n(0, \cdot) < KN(\cdot)$ pour $K > 0$ et*

$$(Cbound) \begin{cases} 2 \sup_{S, \tilde{S}} \left| \frac{B(x, S) - B(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| < \frac{1}{K} \beta(x, y), \\ \sup_{S, \tilde{S}} \left| \frac{d(x, S) - d(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| < \infty, \end{cases} \quad (2.2.25)$$

alors, pour tous $t > 0$, $n(t, \cdot) \leq KN(\cdot)$. De plus, sous la condition

$$(C1) \begin{cases} 2 \int \left| \frac{B(x, S) - B(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| \beta(x, y) N dx < B(y, S) N(y) / K, \\ \int_s^\infty \int_0^s |x - y| \beta(x, y) dy \left| \frac{d(x, S) - d(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| dv(x) < \varepsilon N(s) \phi(s) / K, \end{cases} \quad (2.2.26)$$

ou

$$(C2) \begin{cases} \left| \frac{B(x, S) - B(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| \left[4 \int \beta(x, y) dy \right] < B(x, S) N(x) / K, \\ \int_s^\infty \int_0^s |x - y| \beta(x, y) dy \left[4 \phi(0) \left| \frac{B(x, S) - B(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| N + \left| \frac{d(x, S) - d(x, \tilde{S})}{S - \tilde{S}} \right| N \phi(x) \right] dx < \varepsilon N(s) \phi(s) / K. \end{cases} \quad (2.2.27)$$

Alors, on a la convergence $n(t, \cdot) \rightarrow_{t \rightarrow \infty} N$, i.e. $\int (f(t) - 1)^2 dv \rightarrow 0$.

Idée de la preuve On commence par décomposer la variation de l'entropie en sa partie positive et négative : lemme 2.2.7. Ensuite, on démontre que sous les conditions (2.2.25) et ((2.2.26) ou (2.2.27)), la partie négative (qui induit la convergence) l'emporte sur la partie positive (qui crée des oscillations). Plus précisément, on a le résultat suivant.

Lemme 2.2.7 *Soient n, N, ϕ solutions de (2.2.15), (2.2.17) et (2.2.18) respectivement, on pose $f = n/N$ et $dv(x) = N(x) \phi(x) dx$. On définit l'entropie par $\mathcal{H}(f(t)) := \int (f(t) - 1)^2 dv$. Alors, on a*

$$\frac{d}{dt} \mathcal{H}(f(t)) = \underbrace{[D_2^{diff}(f) + D_2^{ren}(f) + E_2^-(f)]}_{\leq 0} + \underbrace{E_2^+(f)}_{\geq 0},$$

avec la dissipation d'entropie due au terme de diffusion et de renouvellement

$$D_2^{diff}(f) = -2\varepsilon \int \left(\frac{\partial}{\partial x} f(t, x) \right)^2 dv(x),$$

$$D_2^{ren}(f) = -\phi(0) \int \left\{ \left(f(t, x) - 1 \right)^2 - \left(f(t, 0) - 1 \right)^2 - 2 \left(f(t, 0) \right) \left[f(t, x) - f(t, 0) \right] \right\} B(x, S) N(x) dx,$$

$$E_2^-(f) = \phi(0) \int \left[2 \left(f(t, 0) - 1 \right) \left(B(x, S) - B(x, S) \right) \right]_- f N dx - 2 \int \left[\left(f(t, x) - 1 \right) \left[d(x, S) - d(x, S) \right] f(t, x) \right]_+ dv(x),$$

et la partie positive due aux non linéarité

$$E_2^+(f) = 2\phi(0) \int \left[\left(f(t, 0) - 1 \right) \left(B(x, S) - B(x, S) \right) \right]_+ f N dx - \int \left[2 \left(f(t, x) - 1 \right) \left[d(x, S) - d(x, S) \right] f(t, x) \right]_- dv(x).$$

2.3 Cas Particulier de Contrainte (de Ressource) sur les Naissances [136]

Dans cette partie, on va présenter un résultat d'extension du modèle de VonFoerster (avec diffusion) dans un cadre non linéaire. On a montré que sous certaines conditions sur la non linéarité (i.e. la fonction f) (voir [45, 59, 127, 183]) les solutions de l'équation :

$$\begin{cases} n_t(t,x) + n_x(t,x) + d(x)n(t,x) = 0, & t \geq 0, x \geq 0, \\ n(t,0) = f(\int_0^\infty B(x)n(t,x)dx), & \text{et } n(0,x) = n_0(x), \end{cases}$$

convergent vers la solution stationnaire. Nous allons nous intéresser à l'équation de renouvellement avec terme de diffusion modélisant la variabilité dans l'âge biologique

$$\begin{cases} n_t(t,x) - n_{xx}(t,x) + n_x(t,x) + d(x)n(t,x) = 0 & t \geq 0, x \geq 0, \\ n(t,0) - n_x(t,0) = f(\int_0^\infty B(x)n(t,x)dx), & \text{and } n(0,x) = n_0(x) \in L^1_+(\mathbb{R}^+). \end{cases} \quad (2.3.28)$$

On peut noter que le problème (2.3.28) apparaît dans d'autres applications (voir [42],[26], [103], [175]). On suppose que les différents taux sont positifs, continus et vérifient les conditions

$$0 < B_m \leq B(x) \leq B_M \text{ and } 0 < d_m \leq d(x) \leq d_M. \quad (2.3.29)$$

La fonction f est régulière ($C^1(]0, \infty[)$), croissante et satisfait les conditions

$$\exists s_0 > 0 : \forall s' \in]0, s_0[\quad f(s')/s' > d_M/B_m, \quad (2.3.30)$$

et

$$\exists s_1 > 0 : \forall s' \in]s_1, \infty[\quad f(s')/s' < d_m/B_M. \quad (2.3.31)$$

On note que la condition (2.3.30) (resp. (2.3.31)) évite que la population ne s'éteigne (resp. n'explose). En effet, sous l'hypothèse d'existence de solutions à (2.3.28), on a

$$\frac{d}{dt} \int_0^\infty n(t,x)dx \geq f(B_m) \int_0^\infty n(t,x)dx - d_M \int_0^\infty n(t,x)dx,$$

et la condition (2.3.30) implique que $\int_0^\infty n(t,x)dx \geq \min(\int_0^\infty n_0(x)dx, s_0)$ pour tous temps $t \geq 0$. La solution nulle n'est, par conséquent, pas stable. En supposant f sous affine,

$$f(x) \leq \alpha x + \gamma, \quad (2.3.32)$$

on a le résultat suivant.

Théorème 2.3.1 *En supposant que (2.3.29)-(2.3.30) et (2.3.32) avec (2.3.31) sont satisfaites. Alors, pour toute condition initiale positive $n_0 \in L^1(\mathbb{R}^+, e^{-x}dx)$, la solution n de (2.3.28) vérifie*

$$\underline{N}(x) \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} n(t,x) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} n(t,x) \leq \bar{N}(x),$$

avec \bar{N} (resp. \underline{N}) la solution maximale (resp. minimale) non triviale du problème stationnaire

$$\begin{cases} -N''(x) + N'(x) + d(x)N(x) = 0, & x \geq 0, \\ N(0) - N'(0) = f(\int_0^\infty B(x)N(x)dx), \\ \int_0^\infty N(x)dx < \infty, & \text{and } N \geq 0. \end{cases} \quad (2.3.33)$$

De plus si (2.3.33) admet une unique solution non triviale N alors $n(t,x)$ converge vers $N(x)$ lorsque $t \rightarrow \infty$.

La preuve du théorème fait essentiellement appel à des arguments de comparaison de solutions (sous/sur solutions).

2.4 Dynamique Non Linéaire d'un Réseau Neuronal [98]

L'utilisation de l'entropie relative généralisée nous a permis d'étudier la convergence en temps long du modèle de dynamique de réseau neuronal suivant. On considère un réseau (dense) de neurones de densité $n(t, s, \sigma)$ au temps t , d'âge s (c'est-à-dire de temps de dernière pulse) et de paramètre σ (différence possible dans l'activation neurale) (voir [149, 141] pour plus de détail sur la modélisation). La densité n satisfait au cours du temps le système d'EDP suivant pour $\sigma \in \mathbb{R}$,

$$\begin{cases} n_t(s, t; \sigma) + n_s(s, t; \sigma) + p(s, X(t); \sigma)n(s, t; \sigma) = \varepsilon n_{ss}(s, t; \sigma), s > 0, \\ n(0, t; \sigma) - \varepsilon n_s(0, t; \sigma) = \int p(s, X(t); \sigma)n(s, t; \sigma)ds, t > 0, \\ X(t) = J \int_{\mathbb{R}} \int p(s, X(t); \sigma)n(s, t; \sigma)dsd\sigma, t > 0, \\ n(s, 0, \sigma) = n_0(s; \sigma), s > 0. \end{cases} \quad (2.4.34)$$

avec X qui représente l'environnement (activité neurale globale) d'un réseau de connectivité J et $p(s, X)$ représente le taux avec lequel les neurones déclenchent leurs pulses (à l'âge s et dans un environnement X). Sous les hypothèses $0 \leq p \leq 1$,

$$(p(s, 0; \sigma) - 1) \in L^2(\mathbb{R}^+), p.p. \sigma \in \mathbb{R}, \quad (2.4.35)$$

et pour tout $(s, \sigma) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}$:

$$x \mapsto p(s, x; \sigma) \in C^0(\mathbb{R}_+), \text{ et croissante.} \quad (2.4.36)$$

et

$$\kappa := J \sup_{x \geq 0} \int_{\mathbb{R}} \int \left| \frac{\partial}{\partial x} p(s, x, \sigma) \right| dsd\sigma < 1. \quad (2.4.37)$$

On a alors les résultats d'existence, d'unicité et de dynamique en temps long suivants.

Théorème 2.4.1 *Sous les hypothèses $0 \leq p \leq 1$, (2.4.35), (2.4.36) et si n_0 vérifie*

$$(1 + s^2)n_0(s; \sigma) \in L^2(\mathbb{R}^+) \cap L^1(\mathbb{R}^+), \forall \sigma \in \mathbb{R}, \text{ et } \int_{\mathbb{R}} \int n_0 dsd\sigma = 1, \quad (2.4.38)$$

alors il existe une solution $n \in L^2([0, T], H^1(\mathbb{R}^+)) \cap L^\infty([0, T], L^1(\mathbb{R}^+))$ à (2.4.34) avec

$$\int_{\mathbb{R}} \int n(s, t; \sigma) dsd\sigma = 1, t > 0.$$

De plus, si (2.4.37) est satisfaite alors la solution à (2.4.34) est unique.

Théorème 2.4.2 *Sous les hypothèses $0 \leq p \leq 1$, (2.4.35), (2.4.36) et (2.4.37) alors il existe une unique solution N à*

$$\begin{cases} N_s(s; \sigma) + p(s, X^*; \sigma)N(s; \sigma) = \varepsilon N_{ss}(s; \sigma), s > 0, \\ N(0; \sigma) - \varepsilon N_s(0; s) = \int p(s, X^*; \sigma)N(s; \sigma)ds, \\ X^* = J \int_{\mathbb{R}} \int p(s, X^*; \sigma)N(s; \sigma)dsd\sigma \\ \int N(s; \sigma)ds = g(\sigma), \forall \sigma \in \mathbb{R}. \end{cases} \quad (2.4.39)$$

dans $L^2(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R})$. De plus si $\sup_{\sigma} \int_0^\infty |1 - p(s, 0, \sigma)|ds \leq \frac{1-\kappa}{1+\kappa}$, alors

$$\int_{\mathbb{R}} \int |n(s, t; \sigma) - N(s; \sigma)| dsd\sigma \rightarrow 0, \text{ as } t \rightarrow \infty.$$

Chapitre 3

L'Oeuf en Bave t'il ?

Pour les femelles du groupe des mammifères, la fonction ovarienne est centrale dans le processus de reproduction [138, 109, 104]. Il n'est pas étonnant qu'elle ait été étudié de manière intensive dans le but d'améliorer la capacité reproductive des espèces domestiques (voire sauvage) et de traiter l'infertilité chez la femme [104, 109, 180, 115, 35]. Les follicules ovariens constituent l'unité fonctionnelle (en première ligne dans le processus de reproduction) : de manière grossière c'est l'**oeuf**. Durant le cycle ovarien (croissance, division cellulaire et processus de maturation), de nombreux follicules sont en compétition pour leur survie [33, 32, 34, 35, 53, 99, 115, 138, 104]. Seul un petit nombre d'entre eux participent à l'ovulation et donc à la reproduction en tant qu'ovocytes "fertilisables", les autres dégèrent (atrésie) [34, 35, 52]. Cette machine à évolution procède à une sélection drastique, sur les femmes par exemple, sur 7 millions d'oeufs (dont le stock est formé avant la naissance) il n'en reste que 20 000 à 40 ans, et seul quelques centaines participent effectivement à l'ovulation. La folliculogénèse, ou développement folliculaire, est un processus en plusieurs étapes, incluant croissance et maturation. Le processus commence par le recrutement de follicules ovariens parmi un ensemble de follicules dormant (dont la croissance n'a pas été initiée) et fini par l'ovulation (qui participe à la reproduction) ou la mort du follicule par atrésie [115]. La folliculogénèse est régulée par des hormones et par des interactions cellulaires. Elle peut être divisée en deux phases, la phase basale (début, non contrôlée par les hormones) et la phase terminale (fin, contrôle hormonal) [139].

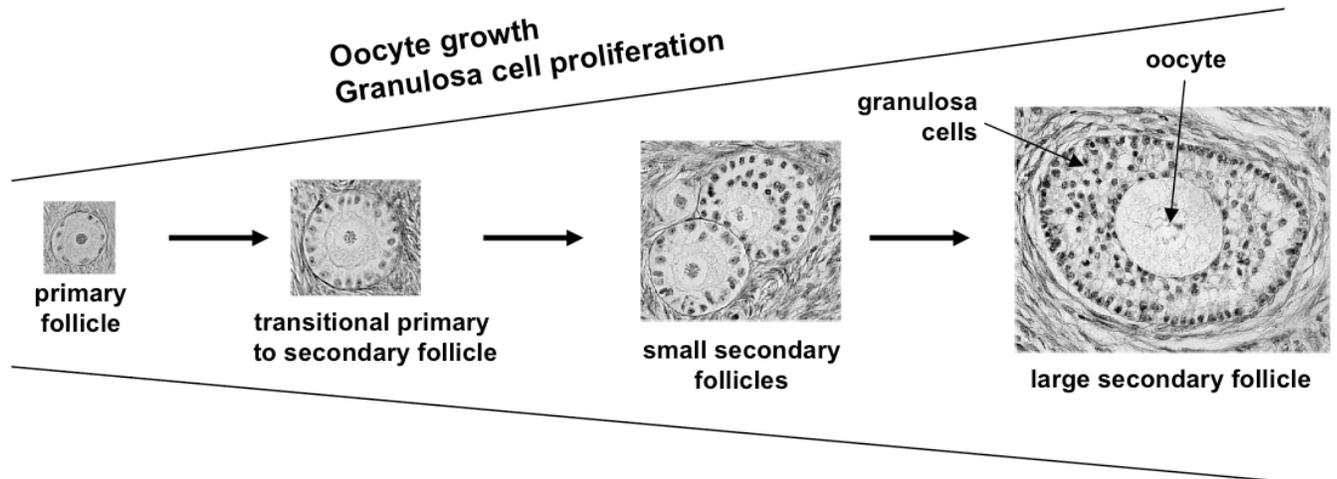


FIGURE 3.1 – Phase basale. Après initiation de la croissance, chaque follicule est composé d'une cellule germinale : l'ovocyte, entourée d'une seule couche de cellules de granulosa. Au cours du développement folliculaire, l'ovocyte grossit, et les cellules de granulosa prolifèrent. Cette croissance conjointe se fait grâce à des interactions entre cellules de granulosa et ovocyte.

La phase de croissance basale, développée dans les parties 3.1-3.2, et le pool de follicules dormant ont une importance cruciale pour le processus de sélection de la phase terminale et sont une des cibles des techniques de reproduction assistées [180, 21, 157]. Néanmoins, les mécanismes de régulation du développement folliculaire basal n'est pas complètement compris (bien qu'étant de plus en plus étudié) [81, 68]. Cela a donné lieu à deux articles : l'un sur la modélisation [35] initié lors d'un appel à projet de l'IXXI en 2009 dont j'étais le porteur et l'un sur l'analyse du modèle stochastique ainsi développé [130].

Le développement terminal, développé dans la partie 3.3, a été étudié de manière intensive et le rôle des hormones sur sa croissance est bien établie [67, 79, 115, 138, 104, 183] et il a fait l'objet de modélisations mathématiques [33, 32, 34, 53, 52, 35, 99]. L'étude mathématique d'un modèle EDP introduit par F. Clément et al. a donné lieu à une note au CRAS [128] et un article de dynamique de systèmes complexes [129]. Un article de synthèse sur la modélisation du développement des follicules ovariens a été publié en 2016 [140].

3.1 Trop Peu pour Être Déterministe [35]

A l'échelle microscopique, un follicule est composé d'une cellule germinale : l'ovocyte, entouré d'une couche (de l'ordre de la dizaine) de cellules somatiques : granulosas. La croissance est caractérisée par trois phénomènes : le changement de forme des cellules de granulosas (qui ne sera pas traité ici), la croissance de l'ovocyte et la prolifération des cellules de granulosa [117] (voir figure 3.1).

Ce développement est coordonné par un 'dialogue' moléculaire entre l'ovocyte et les cellules de granulosa [5, 113, 83]. L'ovocyte synthétise et secrète les facteurs de croissance et de différenciation (GDF9) et (BMP15), qui agissent sur la fonction de prolifération et de différenciation des cellules de granulosa [164, 97]. De même, les cellules de granulosa sécrètent le Kit Ligand (KITLG), qui joue un rôle déterminant dans la croissance de l'ovocyte [82, 107, 172].

Nous allons présenter un modèle stochastique de croissance d'un follicule (ovocyte / cellules de granulosa) permettant de rendre compte des interactions dues à GDF9/BMP15 et le Kit Ligand avant la formation de l'antrum (soit le début du développement basal). Ce modèle a été développé pour reproduire qualitativement et quantitativement le développement folliculaire basal chez le mouton (proche de l'humain) [17, 186, 15, 139, 109]. Ce modèle individu-centré stochastique est basé sur un formalisme que l'on retrouve dans les travaux de S. Méléard [118, 61, 69, 24] qui permet (via des outils probabilistes) de passer à la limite en grande population.

3.1.1 Description du Modèle

Chaque cellule de granulosa est caractérisée par son âge et sa position dans l'espace (partie 3.1.1.1). Les modifications de la morphologie du follicule entraînent des changements dans la prolifération et le déplacement des cellules de granulosa (partie 3.1.1.2) couplés avec la croissance de l'ovocyte (partie 3.1.1.3). La dynamique cellulaire est dirigée par une équation différentielle stochastique (EDS) définie sur un espace probabilisé $(\Omega, \mathcal{F}, \mathcal{P})$ que l'on retrouve dans [61, 69, 28, 24] (partie 3.1.1.4).

La morphologie du follicule peut être caractérisée par le diamètre folliculaire, le diamètre de l'ovocyte (au centre du follicule) et le nombre et la position des cellules de granulosa (entourant l'ovocyte). L'évolution du follicule se fait à trois échelles différentes :

1. A l'échelle microscopique, on trouve les cellules de granulosa qui sont positionnées dans une structure d'espace discrétisé $\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega)$, et dont l'âge est caractérisé par un nombre réel positif.
2. A l'échelle mésoscopique, on trouve les différentes couches de cellules de granulosa entourant l'ovocyte ($\mathcal{L}_t^i(\omega)$).
3. A l'échelle macroscopique on a le diamètre ovocyttaire $d_O(t)$, le diamètre folliculaire $d_F(t)$ et le nombre de cellules de granulosa .

3.1.1.1 L'Espace, l'Ultime Frontière

Pour tout $t \geq 0$ et p.p. $\omega \in \Omega$, l'ovocyte est modélisé par une boule de diamètre $d_O(t, \omega)$ centré à l'origine : $B_N(0, d_O(t, \omega)) \in \mathbb{R}^N$ (avec $N = 1, 2$ ou 3 la dimension de l'espace).

$$B_N(0, d_O(t, \omega)) := \left\{ (x_1, \dots, x_N) \text{ satisfaisant } \sqrt{\sum_{i=1}^N x_i^2} \leq d_O(t, \omega)/2 \right\}.$$

Les cellules de Granulosa sont modélisées par des boules de diamètre d_G (constant) (voir Figure 3.1) et sont situées dans différentes couches autour de l'ovocyte $\mathcal{E}_t(\omega)$

$$\mathcal{E}_t(\omega) := \mathbb{R}^N / B_N(0, d_O(t, \omega)), \quad N = 1, 2 \text{ ou } 3 \text{ fixé,}$$

$$\mathcal{E}_t(\omega) = \left\{ (x_1, \dots, x_N) \text{ satisfaisant } \sqrt{\sum_{i=1}^N x_i^2} > d_O(t, \omega)/2 \right\}.$$

On subdivise notre espace $\mathcal{E}_t(\omega)$ en couches $(\mathcal{L}_t^i(\omega))_i$ que l'on subdivisera en sous espaces $(\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega))_{j \in [0, N_i]}$

Définition 3.1.1 La i^{eme} couche $\mathcal{L}_t^i(\omega)$ autour de l'ovocyte au temps t (et $\omega \in \Omega$) est donné par (voir Figure 3.2)

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_t^i(\omega) &:= B_N(0, d_O(t, \omega) + 2i d_G) / B_N(0, d_O(t, \omega) + 2(i-1)d_G) \\ &= \left\{ (x_1, \dots, x_N) \text{ s.t. } \frac{1}{2} d_O(t, \omega) + (i-1)d_G \leq \sqrt{\sum_{i=1}^N x_i^2} < \frac{1}{2} d_O(t, \omega) + i d_G \right\}. \end{aligned}$$

On subdivise la i^{eme} couche $\mathcal{L}_t^i(\omega)$ en un ensemble de sous ensembles $(\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega))_{j \in [0, N_i]}$ ($N_i \in \mathbb{N}^*$) connexes (voir Figure 3.2). On note

$$\text{Vol}_t^{(j,i)}(\omega) = \int_{\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega)} 1 dx,$$

le volume de l'élément $\mathcal{L}_t^{(j,i)}$.

Les cellules de granulosa pouvant passer d'un élément de partition à un autre, on définit donc le voisinage accessible lors d'un déplacement.

Définition 3.1.2 (Voisinage) Le voisinage de $\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega)$ est

$$\begin{aligned} \mathcal{V}_t^{(j,i)}(\omega) &= \left\{ (j', i') \quad : \quad \text{pour tout } \varepsilon > 0 \text{ il existe } x \in \mathbb{R}^N \text{ tel que} \right. \\ &\quad \left. \mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega) \cap B_N(x, \varepsilon) \neq \emptyset \text{ et } \mathcal{L}_t^{(j',i')}(\omega) \cap B_N(x, \varepsilon) \neq \emptyset \right\}. \end{aligned}$$

3.1.1.2 Dynamique Cellulaire

Définition 3.1.3 (Cellule de Granulosa)

Chaque cellule de granulosa peut être caractérisée par une position dans l'espace et son âge.

$X_k(t)$, $X_k \in \mathbb{R}^N$, est la position de la cellule k dans l'espace :

$X = (j, i)$ signifie que la cellule appartient à $\mathcal{L}_t^{(j,i)}(\omega)$ ¹

$A_k(t)$, $A_k \in \mathbb{R}_+$, est l'âge de la cellule k au temps t (temps depuis la dernière mitose).

1. Pour simplifier les notation, on omettra ω dans la suite.

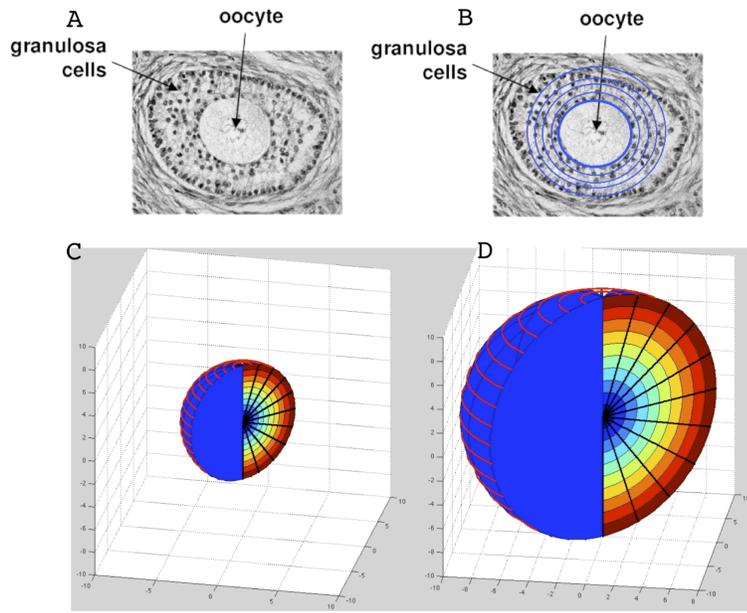


FIGURE 3.2 – En coordonnées sphériques la partition de la couche i est $\mathcal{L}_t^{(:,i)}(\omega) := \{(r, \theta, \phi) \in [d_O(t, \omega)/2 + (i-1)d_G, d_O(t, \omega)/2 + id_G] \times [(\cdot)\delta_\theta, (\cdot+1)\delta_\theta] \times [(\cdot)\delta_\phi, (\cdot+1)\delta_\phi]\}$, où δ_θ and δ_ϕ sont de l'ordre de d_G . Puisque le diamètre folliculaire croît au court du temps, le volume de $\mathcal{L}_t^{(:,i)}(\omega)$ croît également.

La population de cellules de granulosa, au temps t , est notée Z_t ,

$$Z_t = \sum_{k=1}^{N_t} \delta_{(X_k(t), A_k(t))}, \quad (3.1.1)$$

et la condition initiale $Z_0 = \sum_{k=1}^{N_0} \delta_{(X_k(0), A_k(0))}$. La distance d'une cellule de granulosa ($X_k(t) = (j, i); A_k(t)$) (située sur la i^{eme} couche, $i \geq 1$) à l'ovocyte est $(i-1)d_G$.

Les cellules de Granulosa peuvent se diviser (mitose) et se déplacer (par manque d'espace).

1. $b(k, Z_t, t) = 1 - e^{-A_k(t)/\lambda_i}$, $X_k(t) = (j, i)$, est la probabilité que la k^{ieme} cellule de Z_t entame une mitose au temps t (avec λ_i lié à la durée de la mitose qui augmente avec i), la cellule fille a la même position que la cellule mère (voir fig. 3.3).
2. $p(\mathcal{L}_t^{(j,i)}, Z_t, t)$ est la probabilité que la k^{ieme} cellule, située dans $\mathcal{L}_t^{(j,i)}$ ($X_k(t) = (j, i)$), se déplace t (due à l'encombrement maximum dans $\mathcal{L}_t^{(j,i)}$).
3. $m((j, i), (j', i'), Z_t, t)$ est la probabilité que le déplacement se fasse de $\mathcal{L}_t^{(j,i)}$ vers $\mathcal{L}_t^{(j',i')} \in \mathcal{V}_t^{(j,i)}$, préférentiellement là où il y a l'encombrement le plus faible (voir fig. 3.3). On pose

$$p(\mathcal{L}_t^{(j,i)}, Z_t, t) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x_{ji} - \mu}{\sigma}}}, \quad x_{ji} = \frac{\langle Z_t, \mathcal{L}_t^{(j,i)} \rangle}{\text{nombre de cell. dans } \mathcal{L}_t^{(j,i)}} \text{Vol}_G / \text{Vol}_t^{(j,i)} \quad (3.1.2)$$

$$m((j, i), (j', i'), Z_t, t) = \frac{1 - p(\mathcal{L}_t^{(j',i')}, Z_t, t)}{\sum_{\mathcal{L}_t^{(j'',i'')} \in \mathcal{V}_t^{(j,i)}} (1 - p(\mathcal{L}_t^{(j'',i'')}, Z_t, t))}. \quad (3.1.3)$$

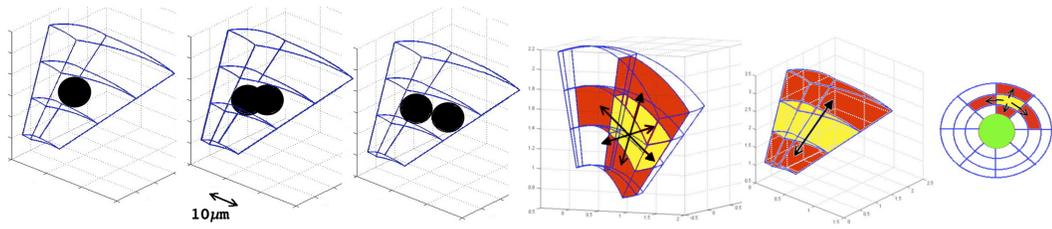


FIGURE 3.3 – A gauche : La division d'une cellule de Granulosa dans $\mathcal{L}_t^{(j,i)}$. A droite : Déplacement d'une cellule de granulosa $\mathcal{L}^{(j,i)}$ (jaune) vers $\mathcal{L}^{(j',i')} \in \mathcal{V}^{(j,i)}$ (rouge)

Définition 3.1.4 (*Diamètre folliculaire : d_F*) Le diamètre folliculaire d_F peut être estimé avec le nombre de cellule N_t , leurs diamètre d_G et le diamètre de l'ovocyte $d_O(t)$:

$$d_F(t) = \left(\frac{N_t}{\mu} d_G^3 + d_O(t)^3 \right)^{1/3}, \quad (3.1.4)$$

avec μ , le coefficient de remplissage.

3.1.1.3 Dynamique Ovocytaire

La croissance de l'ovocyte est stimulé par le facteur KITLG exprimé par les cellules de granulosa [148, 171].

Définition 3.1.5 (*Granulosa cell-derived growth factor : $(\frac{\kappa_i}{\lambda_i})_i$*) La paramètre κ_i et plus précisément $\frac{\kappa_i}{\lambda_i}$ représente l'intensité de la sécrétion de KITLG par une cellule de granulosa situé sur la couche i . La suite κ_i est décroissante par rapport à i .

La dynamique du diamètre de l'ovocyte, $d_O(t)$, est donnée par l'équation suivante :

$$d_O(t) = d_O(0) + \int_0^t (d_O(s-))^\alpha (1 - d_O(s-))^\beta \sum_{i \geq 1} \frac{\kappa_i}{\log_2(e) \lambda_i} \langle Z_{s-}, \mathcal{L}_{s-}^i \rangle ds, \quad (3.1.5)$$

avec $d_O(0)$ la condition initiale, $\langle Z_s, \mathcal{L}_s^i \rangle$ le nombre de cellule sur la couche i , et (α, β) deux paramètres réels.

3.1.1.4 Modèle IBM

En s'inspirant de [61, 69, 28], on va choisir un modèle stochastique (processus ponctuel Markovien) qui va capturer les événements probabilistes (naissance et déplacement) indépendants et asynchrones. On pose $\varepsilon := N^+ \times R_+ \times \mathcal{E}_t$, l'évolution de $(Z_t)_{t \geq 0}$ est pilotée par une EDS dirigée par un processus ponctuel de Poisson. Soit $Q(ds, n(dk), d\theta, J(dj))$ la mesure de Poisson ponctuelle (P.P.M.) sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{N}^2$ d'intensité $q(ds, n(dk), d\theta, J(dj)) := ds \otimes n(dk) \otimes d\theta \otimes J(dj)$ indépendante de Z_0 (voir [28, 24] pour plus de détails). Alors, on a

$$Z_t = \sum_{k=1}^{N_0} \delta_{(X_k(0), A_k(0)+t)} + \int_0^t \int_{\varepsilon} \mathbf{1}_{k < N_{s-}} Q(ds, n(dk), d\theta, J(dj)) \left[\begin{aligned} & (2\delta_{(X_k(s-), t-s)} - \delta_{(X_k(s-), A_k(s-)+t-s)}) \mathbf{1}_{0 \leq \Theta < m_1(s, Z_{s-}, k)} \\ & + (\delta_{(J, A_k(s-)+t-s)} - \delta_{(X_k(s-), A_k(s-)+t-s)}) \mathbf{1}_{m_1(s, Z_{s-}, k) \leq \Theta < m_2(s-, Z_{s-}, k, J)} \end{aligned} \right], \quad (3.1.6)$$

avec

$$m_1(s, Z_{s-}, k) = b(k, Z_{s-}, s-), \quad (3.1.7)$$

$$m_2(s-, Z_{s-}, k, (j', i')) = m_1(s, Z_{s-}, k) + p(\mathcal{L}_{s-}^{(j,i)}, Z_{s-}, s-) m(X_k(s-), (j', i'), Z_{s-}, s-). \quad (3.1.8)$$

On peut interpréter les différents termes de (3.1.6) comme suit, au temps t :

1. Vieillessement des cellules du pool de cellules initiales $\sum_{k=1}^{N_0} \delta_{(X_k(0), A_k(0))}$ qui devient $\sum_{k=1}^{N_0} \delta_{(X_k(0), A_k(0)+t)}$ au temps t .
2. Si un événement de naissance intervient au temps s , $0 \leq s < t$, en considérant que les cellules issues de la mitose ont un âge 0, on ajoute deux nouvelles cellules d'âge $(t-s)$ au temps t . On enlève la cellule $(t-s + A_k(s-))$ au temps de la mitose.
3. Lorsqu'un événement de déplacement intervient au temps s , $0 \leq s < t$, on ajoute une cellule au nouvel emplacement et on enlève une cellule de l'emplacement de départ.

3.1.2 Simulations du Modèle

Le problème de paramétrage du modèle n'est pas trivial. En effet, les constantes à paramétrer μ , σ , α , β , λ_i , κ_i , cf Table 3.1, sont des paramètres microscopiques, tandis que les données biologiques sont, quant à elles, macroscopiques (diamètres de l'ovocyte, du follicule et du nombre de cellules) et non connues de manière continue temporellement (pas de données cinétique).

Nous avons accès aux données de la morphologie folliculaire basées sur des analyses histologiques d'ovaires de moutons :

1. Romney [109, 17] et Merinos [186] "wild-type ewes",
2. pour des cas mutants *BMP15* (Inverdale Romney ewes, [17]),
3. pour des cas mutant *BMP1B* (Booroola Merinos ewes, [186]).

TABLE 3.1 – Paramètres

Paramètre	Définition	Valeur (Unité)
d_G	Diamètre des cellules de granulosa	0.1145^a
Vol_G	Volume es cellules de granulosa	$7.8598 \cdot 10^{-4} b$
$d_O(0)$	Diamètre initial de l'ovocyte	0.339^a
μ	Moyenne de la tolérance à l'encombrement local ^b	0.52
σ	Ecart type de la tolérance à l'encombrement local	0.03
(α, β)	Paramètre de croissance de l'ovocyte	$(-4.1252, 0)$
λ_i	Durée de la mitose dans la couche i	$500(1 + 0.6755(i-1))$
κ_i	Facteur de croissance perçu depuis la couche i	$3.5 \cdot 10^{-5} / (1 + 2(i-1))$

a. $10^2 \mu m$

b. $10^8 \mu m^3$

b. essentiellement, combien de boules on peut caser dans une boîte

Un équilibre entre croissance ovocytaire et prolifération de granulosa. Les simulations numériques permettent d’observer la croissance des follicules à différentes échelles. A l’échelle **microscopique**, la simulation permet d’observer la répartition détaillée des cellules de granulosa évoluant au cours du temps (voir fig 3.4). Le ”ratio” entre facteur de croissance ovocytaire et facteur de prolifération cellulaire donne différents types de croissance folliculaire qui correspondent à des types normaux ou mutants pour lesquels on a des données de croissances.

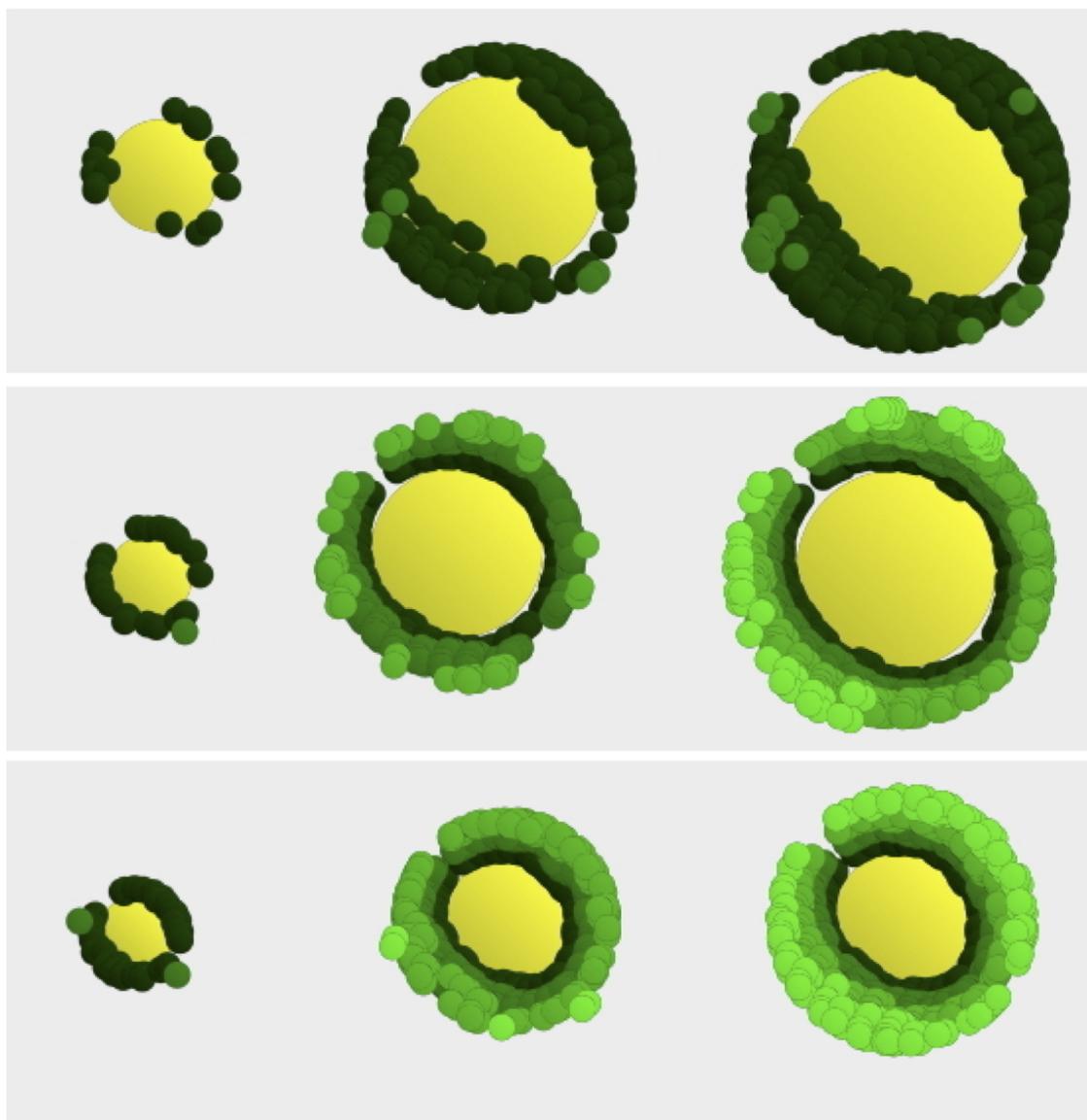


FIGURE 3.4 – Représentation 3D de trois type de simulations de croissance folliculaire. On observe en jaune l’ovocyte et en vert les cellules de granulosa. Sur les trois figures du panneau en haut, on observe trois différents temps de la croissance d’un follicule du type BB (mutant, gros ovocyte). Dans les trois images du milieu, on observe une croissance d’un follicule de type wild-type (++) sheep (croissance ovocytaire/prolifération normale). Celle du bas une croissance (anormale petit ovocyte) d’un follicule.

A l'échelle **macroscopique**, on peut observer les courbes temporelles de croissance de l'ovocyte, du follicule et du nombre de cellules. Le diamètre de l'ovocyte croît de $33\mu\text{m}$ à sa valeur finale de $100\mu\text{m}$ et dans le même temps le nombre de cellule de graulosa passe d'une vingtaine à plusieurs milliers.

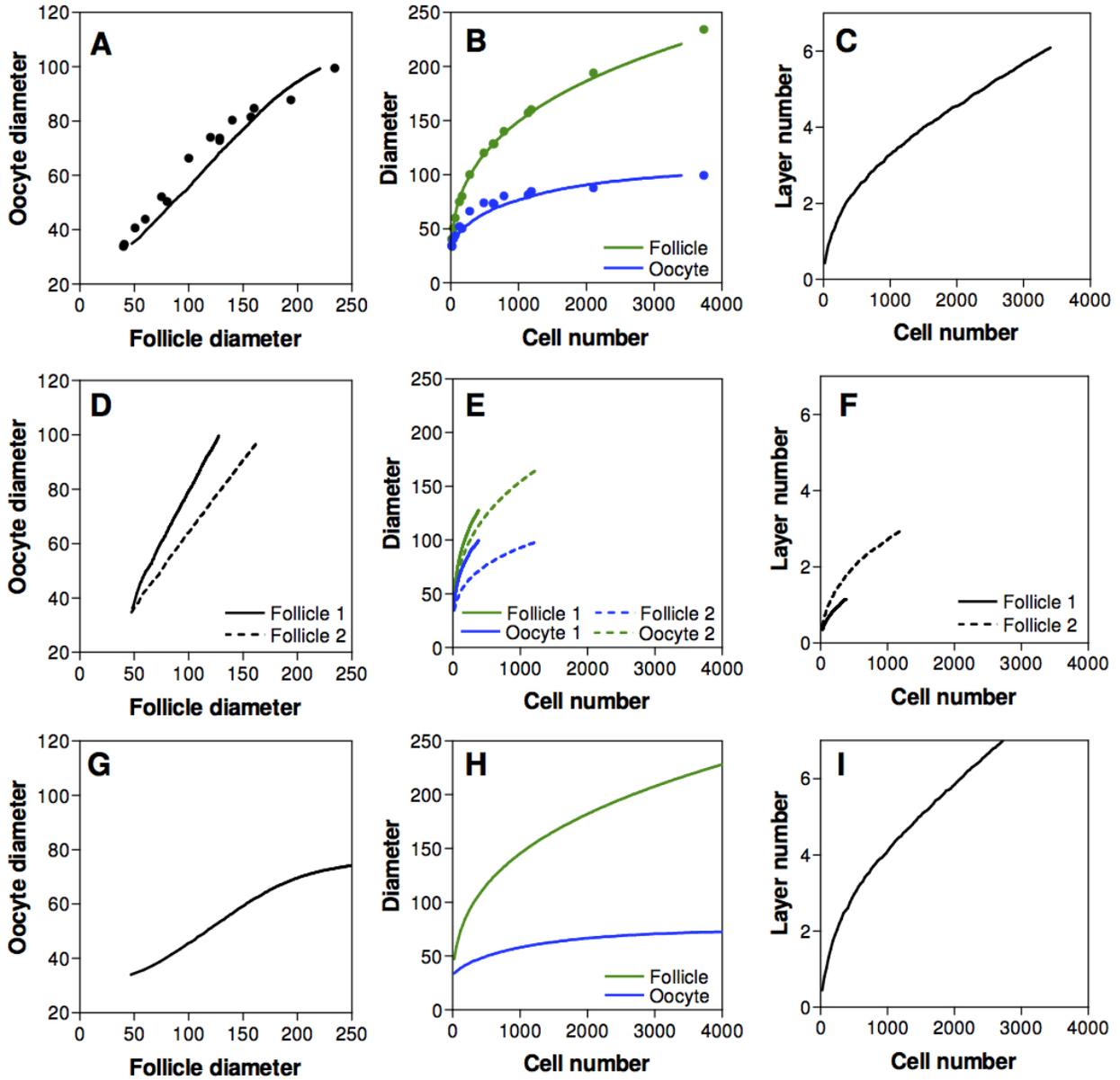


FIGURE 3.5 – Simulation de différents type de croissance ovocyte/follicule pour le mouton. Les figures A, D et G illustrent la relation entre le diamètre folliculaire et ovocytaire, les figures B, E et H illustrent la relation entre le nombre de cellules de granulosa, le diamètre folliculaire et le diamètre ovocytaire. Les figures C, F et I illustrent la relation entre le nombre de cellules de granulosa et le nombre de couches de cellules entourant l'ovocyte. A, B et C : simulation correspondant au type wild-type (++) sheep. Les points dans les figures A et B correspondent aux données biologiques (++ 1 : [109]; ++ 2 : [17]; ++ 3 : [186]). D, E et F : deux simulations correspondant (1) au type BB sheep (en pointillée) [186] : gros ovocyte et faible nombre de cellules de granulosa et (2) très gros ovocyte et très faible nombre de cellules correspondant au type II sheep [17] (trait plein). G, H et I : petit ovocyte et très grand nombre de cellules de granulosa.

A l'échelle **mésoscopique**, on peut suivre une lignée particulière de cellules de granulosa et observer sa répartition spatiale (voir fig. 3.6-3.7).

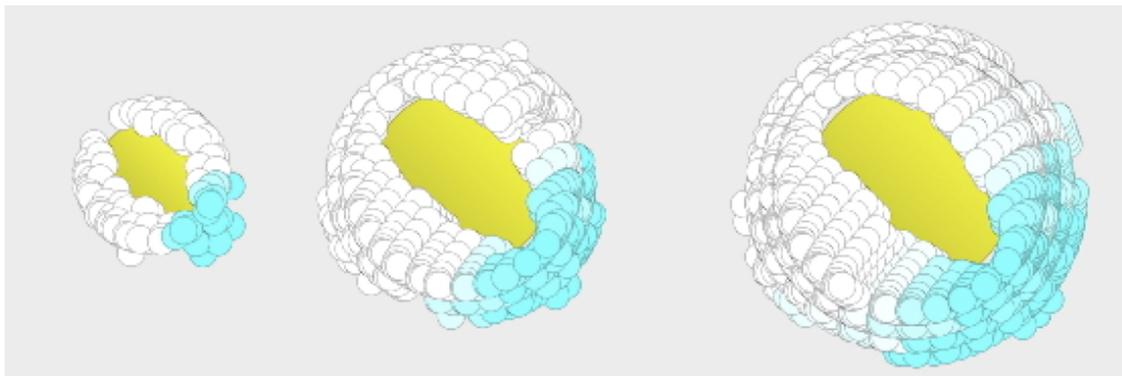


FIGURE 3.6 – Observation de la prolifération clonale (cellules ayant pour ancêtre la même cellule initiale). Dans cette figure, l'ovocyte en jaune est entourée de cellules de granulosa. On peut capturer la distribution spatiale d'une famille (lignée) de cellules issue d'une cellule du pool initiale que l'on a choisit (bleu).

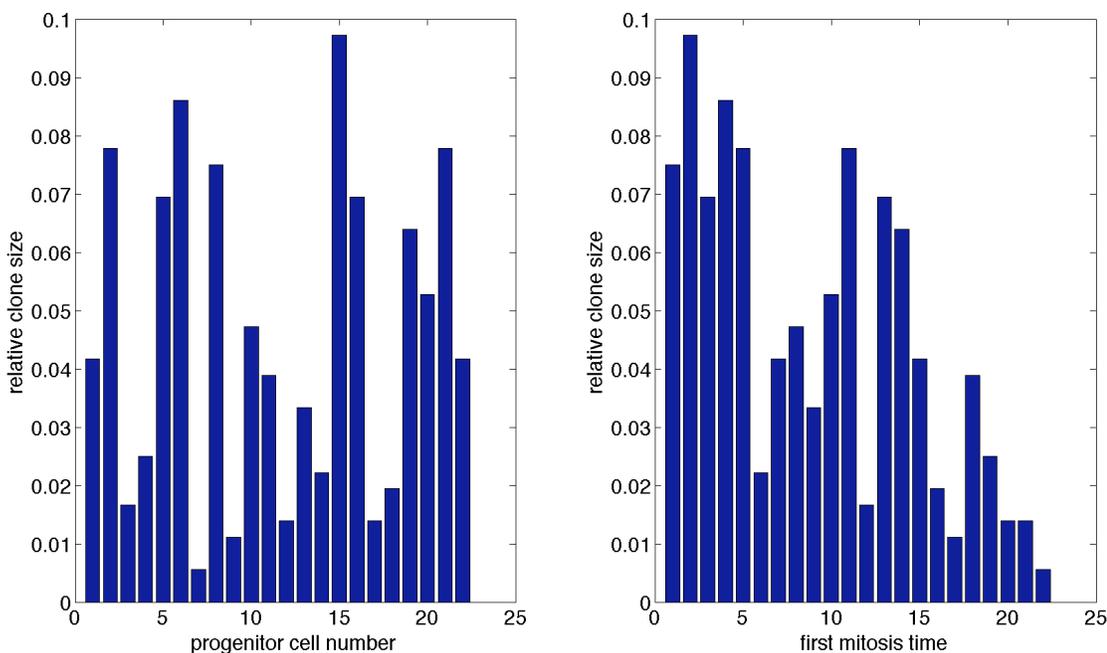


FIGURE 3.7 – Distribution des cellules de granulosa en fonction du numéro de la cellule ancêtre (à gauche, non trié et à droite, trié en fonction du temps de la première division). On montre statistiquement que la vitalité (présence spatiale) d'un clone est d'autant plus importante que son temps de première division est faible.

3.2 Vers le Déterministe et au Delà [130]

On rappelle que l'âge d'une cellule est un nombre réel positif et on pose $Age = \mathbb{R}_+$. Nous allons modifier légèrement le modèle de la partie précédente pour en simplifier l'analyse : au lieu de considérer que l'ovocyte croît, nous imposons que le rayon de l'ovocyte est constant (= 1) mais que l'espace local autour de l'ovocyte évolue au cours du temps (ce qui revient à faire un changement de variables). L'espace physique est

$$Space = \mathbb{R}^3 / B(0, 1), \quad \text{où } B(0, 1) = \{(r, \theta, \phi) \in Space : r < 1\}.$$

Soit $\varepsilon > 0$ le diamètre d'une cellule de granulosa, alors la i^{eme} couche est

$$\mathcal{L}_i^\varepsilon = \{(r, \theta, \phi) \in Space : r \in [1 + (i-1)\varepsilon, 1 + i\varepsilon[),$$

et pour $N = \mathbb{E}_m(1/\varepsilon) \in \mathbb{N}^*$, on subdivise cette couche en sous ensembles

$$\mathcal{L}_{i,j,k}^\varepsilon = \{(r, \theta, \phi) \in Space : r \in [1 + (i-1)\varepsilon, 1 + i\varepsilon[,$$

$$\theta \in [\pi \frac{(j-1)}{N}, \pi \frac{j}{N}[, \quad \phi \in [-\pi + 2\frac{k-1}{N}\pi, -\pi + 2\frac{k}{N}\pi[).$$

Pour $\varepsilon > 0$, le volume de chaque $\mathcal{L}_i^\varepsilon$ (resp. $\mathcal{L}_{i,j,k}^\varepsilon$) (qui évolue avec le rayon de l'ovocyte r_0) est donné par

$$Vol_i^\varepsilon = \frac{4\pi}{3} [(r_0 + i\varepsilon)^3 - (r_0 + (i-1)\varepsilon)^3] = \frac{4\pi}{3} [\varepsilon^3(3i^2 - 3i + 1) + 3\varepsilon^2 r_0(2i - 1) + 3\varepsilon r_0^2],$$

et

$$Vol_{i,j,k}^\varepsilon = Vol_i^\varepsilon / N^2 \sim \varepsilon^2 \frac{4\pi}{3} [\varepsilon^3(3i^2 - 3i + 1) + 3\varepsilon^2 r_0(2i - 1) + 3\varepsilon r_0^2].$$

Une cellule est caractérisée par un âge et une position et la population totale par une mesure ponctuelle $\mathcal{M}_P(Space \times Age)$

$$Z_0^{M,\varepsilon}(da, dp) = \frac{1}{M} \sum_{k=1}^{N_0^{M,\varepsilon}} \delta_{(a_k, x_k)^{M,\varepsilon}} \in \mathcal{M}_P(Space \times Age), \quad (3.2.9)$$

avec M un paramètre de normalisation et $(a_k, x_k)_k \subset Age \times Space$, au temps initial, t.q.

$$\sup_{M,\varepsilon} (N_0^{M,\varepsilon} / M) < \infty,$$

et $r_0^{M,\varepsilon}(0) = r_0 > 0$. Soit $Q(ds, Compt(dn), d\Theta, \Pi_{s-}(p, dp'))$ la mesure de poisson ponctuelle $\mathbb{R}_+ \times \varepsilon = \mathbb{R}_+ \times \mathbb{N} \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^3$ d'intensité

$$q(ds, Compt(dn), d\Theta, \Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp')) = ds \otimes Compt(dn) \otimes d\Theta \otimes \Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp'), \quad dp' = r^2 \sin(\theta) dr d\theta d\phi,$$

indépendante de $Z_0^{M,\varepsilon}$ (voir [61, 173, 119, 118, 28]). On note $X_k^{M,\varepsilon}(t)$ et $A_k^{M,\varepsilon}(t)$ la position et l'âge de la k^{eme} cell. au temps t (dans l'ordre lexicographique $\mathbb{R}^3 \times \mathbb{R}_+$, voir [61, 173, 119, 118, 28] pour les détails). Le rayon de l'ovocyte suit l'équation d'évolution

$$r_0^{M,\varepsilon}(t) = r_0^{M,\varepsilon}(0) + \sum_{i,j,k} \kappa((i-1)\varepsilon) \int_0^t (r_0^{M,\varepsilon}(s-))^\alpha \langle \Psi_{i,j,k}^\varepsilon, Z_{s-}^{M,\varepsilon} \rangle ds, \quad (3.2.10)$$

avec $\alpha < 0$, $\kappa \in C_b^0(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ et $\Psi_{i,j,k}^\varepsilon$ une approximation régulière de $\chi_{\mathcal{L}_{i,j,k}^\varepsilon}$. La 'densité' de population $Z_t^{M,\varepsilon}$, suit l'équation

$$\begin{aligned} Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp) &= \frac{1}{M} \sum_{k=1}^{N_0^{M,\varepsilon}} \delta_{(A_k^{M,\varepsilon}(0)+t, X_k^{M,\varepsilon}(0))} \\ &\quad + \frac{1}{M} \int_0^t \int_{\mathcal{E}} 1_{n < N_{s-}^{M,\varepsilon}} \left[(2\delta_{(t-s, X_n^{M,\varepsilon}(s-))} - \delta_{(A_n^{M,\varepsilon}(s-)+t-s, X_n^{M,\varepsilon}(s-))}) 1_{0 \leq \Theta < B_{n,s-}^{M,\varepsilon}} \right. \\ &\quad \left. + (\delta_{(A_n^{M,\varepsilon}(s-)+t-s, p')} - \delta_{(A_n^{M,\varepsilon}(s-)+t-s, X_n^{M,\varepsilon}(s-))}) 1_{0 \leq \Theta - B_{n,s-}^{M,\varepsilon} < P_{s-}^\varepsilon(X_n^{M,\varepsilon}(s-))} \right] \\ &\quad Q(ds, (dn), d\Theta, \Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp')), \end{aligned} \quad (3.2.11)$$

où

$$B_{n,s-}^{M,\varepsilon} = B(A_n^{M,\varepsilon}(s-), X_n^{M,\varepsilon}(s-)), \text{ with } B(a, p) = 1 - e^{-a/\lambda(\|p\|_2)}, \lambda \in C^0(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+), \quad (3.2.12)$$

$$P_{s-}^\varepsilon(p) = C^\varepsilon \sum_{i,j,k} \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(p) R(\langle \Psi_{i,j,k}^\varepsilon, Z_{s-}^{M,\varepsilon} \rangle \frac{Vol_G}{Vol_{i,j,k}^\varepsilon}), \text{ with } R(x) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x-\mu}{\sigma}}}, \quad (3.2.13)$$

et

$$\Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp') = \frac{\Psi^\varepsilon(|p' - p|) G_{s-}^\varepsilon(p') dp'}{\int \Psi^\varepsilon(|q - p|) G_{s-}^\varepsilon(q) dq}, \text{ with } G_{s-}^\varepsilon(p') = 1 - \frac{P_{s-}^\varepsilon(p')}{C^\varepsilon}, \quad (3.2.14)$$

avec $C^\varepsilon = C/\varepsilon^2 > 0$.

3.2.1 Résultats de Convergence

Le résultat principal de [130] consiste à étudier la convergence de $(Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp))_{\varepsilon, M}$ lorsque la population tend vers l'infini et que la taille des cellules de granulosa tend vers zéro. La difficulté provient du fait que la convergence et/ou compacité (tension) sont des outils très puissants mais mal adaptés à la convergence ponctuelle et qu'à M fixé on ne peut passer à la limite en $\varepsilon \rightarrow 0$. Et il n'est pas complètement clair que $(Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp))_{\varepsilon, M}$ converge pour toutes suites $(\varepsilon_k, M_k) \rightarrow (0, \infty)$. On va voir que la limite (étroite-weak limit [118, 61] pour des études similaires) de $(Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp))_{\varepsilon, M}$ (pour un ε fixé et $M \rightarrow \infty$) est bien définie (unique) et solution forte de l'EDP

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Intermediate eq.} \\ (\frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a}) \rho^\varepsilon - \int P_\infty^\varepsilon(p') \frac{\Pi_\infty^\varepsilon(p', dp)}{dp} \rho^\varepsilon(t, a, p') dp' + P_\infty^\varepsilon(p) \rho^\varepsilon(t, a, p) = 0, \\ r_O^\varepsilon(t) = r_O^\varepsilon(0) + \sum_{i,j,k} \kappa((i-1)\varepsilon) \int_0^t (r_O^\varepsilon(s))^\alpha \iint \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dadpds \\ \rho^\varepsilon(t, 0, p) = 2 \int B(a, p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dadp, \rho^\varepsilon(0, a, p') = \rho_0^\varepsilon(a, p), r_O^\varepsilon(0) = r_0. \end{array} \right. \quad (3.2.15)$$

avec $M_\varepsilon^1(t, p) := \int \rho^\varepsilon(t, a, p) da$,

$$P_\infty^\varepsilon(p') = \frac{C}{\varepsilon^2} \sum_{i,j,k} \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(p') R\left(\frac{\int \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(p) M_\varepsilon^1(t, p) dp Vol_G}{Vol_{i,j,k}^\varepsilon}\right), \text{ avec } R(x) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x-\mu}{\sigma}}}, \quad (3.2.16)$$

$$\Pi_\infty^\varepsilon(p', dp) = \frac{\Psi^\varepsilon(|p' - p|) G_{s-}^\varepsilon(p) dp}{\int \Psi^\varepsilon(|q - p'|) G_{s-}^\varepsilon(q) dq},$$

$$\text{avec } G_{s-}^\varepsilon(\cdot) = 1 - \sum_{i,j,k} \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(\cdot) R\left(\frac{\int \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(p) M_\varepsilon^1(t, p) dp Vol_G}{Vol_{i,j,k}^\varepsilon}\right). \quad (3.2.17)$$

Ensuite, on passe à la limite en $\varepsilon \rightarrow 0$, qui va être une limite faible (en utilisant les espaces de Sobolev et la convergence faible- $*$ [19]) vers la solution de l'EDP

$$Final\ eq. \begin{cases} \left(\frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a}\right)\rho + \operatorname{div}(C\rho R\nabla(\log(1-R))) = 0, & t > 0, a > 0, r > 1, \\ \rho|_{a=0} = 2 \int B(a,p)\rho(t,a,p)da, & \rho|_{t=0} = \rho_0, \\ \rho|_{r=1} = 0, \end{cases} \quad (3.2.18)$$

avec $C > 0$, $R = R(\int_{\mathbb{R}^+} \rho(t,a,p)da \frac{\operatorname{Vol}_G(3r^2+6r+3)}{3r^2+6rr_O(t)+3r_O(t)^2})$ et

$$r'_O(t) = (r_O(t))^\alpha \iint_{Age \times Space} \kappa(r)\rho(t,a,p)r^2 \sin(\theta)dadrd\theta d\phi, \quad r_O(0) = r_0. \quad (3.2.19)$$

Hypothèses

I- Géométrique : En supposant que pour tout p , la matrice

$$M_\Psi := \frac{\int_q \Psi^\varepsilon(|q-p|)(q-p)^t(q-p)dq}{\varepsilon^2 \int \Psi^\varepsilon(|q-p|)dq}, \text{ vérifie}$$

$$\begin{cases} M_\Psi \text{ est définie positive} \\ \forall p \forall \varepsilon, \quad 0 < \inf_{\varepsilon,p} \min\{\lambda \in Sp(M_\Psi)\} \leq \sup_{\varepsilon,p} \max\{\lambda \in Sp(M_\Psi)\} < \infty \\ CM_\Psi \rightarrow_{C^0(Space)} Ch(p). \end{cases} \quad (3.2.20)$$

Remarque : la construction donnée dans [130] vérifie (3.2.20) et l'on a $Ch(p) = C.Id$ pour tout $p \in Space$. De plus, on remarque que

$$\operatorname{Vol}_G \int \Psi_{i,j,k}^\varepsilon dp / \operatorname{Vol}_{i,j,k}^\varepsilon \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\operatorname{Vol}_G(3r^2+6r+3)}{3r^2+6rr_O(t)+3r_O(t)^2}.$$

II- Bornes uniformes sur $Z_0^{M,\varepsilon}$ et $\rho_0^\varepsilon(a,p)$: On suppose qu'il existe $m \geq 1$ et $w > 0$ t.q.

$$\sup_{(M,\varepsilon) \in U_w} \mathbb{E} \left(\left(\iint (1+a^m+r^m)Z_0^{M,\varepsilon}(da,dp) \right)^2 + \left(\iint (1+a^{2m}+r^{2m})Z_0^{M,\varepsilon}(da,dp) \right) \right) < \infty, \quad (3.2.21)$$

avec

$$U_w := \{M\varepsilon > w\}, \quad (3.2.22)$$

$$\sup_\varepsilon \int (1+\|p\|) \left[\int \rho_0^\varepsilon(a,p)da + \left(\int \rho_0^\varepsilon(a,p)da \right)^2 + \left(\int \left| \frac{\partial}{\partial a} \rho_0^\varepsilon(a,p) \right| da \right)^2 \right] dp < \infty. \quad (3.2.23)$$

III- Convergence de $Z_0^{M,\varepsilon}$ et $\rho_0^\varepsilon(a,p)$:

$$Z_0^{M,\varepsilon}(da,dp) \xrightarrow{M \rightarrow \infty} \rho_0^\varepsilon(a,p)dadp, \quad \text{with } \rho_0^\varepsilon(a,p) \in C_0^1(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^3), \quad (3.2.24)$$

$$\rho_0^\varepsilon(a,p) \xrightarrow[\varepsilon \rightarrow 0]{L^2(\mathbb{R}^+ \times)(Age \times Space)} \rho_0(a,p), \quad \text{with } \rho_0(a,p) \in C_0^1(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^3). \quad (3.2.25)$$

On a le résultat suivant (voir figure 3.2.1 pour une illustration).

Théorème 3.2.1

I) En supposant que (3.2.24) et (3.2.21) sont satisfaites. Alors, pour tout $\varepsilon > 0$, $(Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp))_M$ est tendue sur $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, (\mathcal{M}_F(\text{Age} \times \text{Space}), \text{weak}))$. Sa valeur limite est $\lim_{M_k \rightarrow \infty} Z_t^{M_k, \varepsilon}(da, dp) = \rho^\varepsilon(t, a, p)dadp$, est un processus à valeur mesure continue vérifiant (3.2.15)-(3.2.17).

II) En supposant que (3.2.25), (3.2.23) et (3.2.20) sont satisfaites alors $(\rho^\varepsilon, r_0^\varepsilon)$ solution de (3.2.15) converge faiblement vers (ρ, r_0) solution faible de (3.2.18)-(3.2.19).

III) En supposant que (3.2.24), (3.2.25), (3.2.21) et (3.2.20) sont satisfaites. Alors, pour tout $C > 0$, il existe une sous suite $(\varepsilon_k, M_k) \subset U_C$ t.q. $M_k \varepsilon_k \rightarrow \infty$ et

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \langle Z_t^{M_k, \varepsilon_k}(da, dp), \psi \rangle = \langle \rho(t, a, p)dadp, \psi \rangle, \quad \forall \psi \in C_0^1,$$

solution faible de (3.2.18)-(3.2.19).

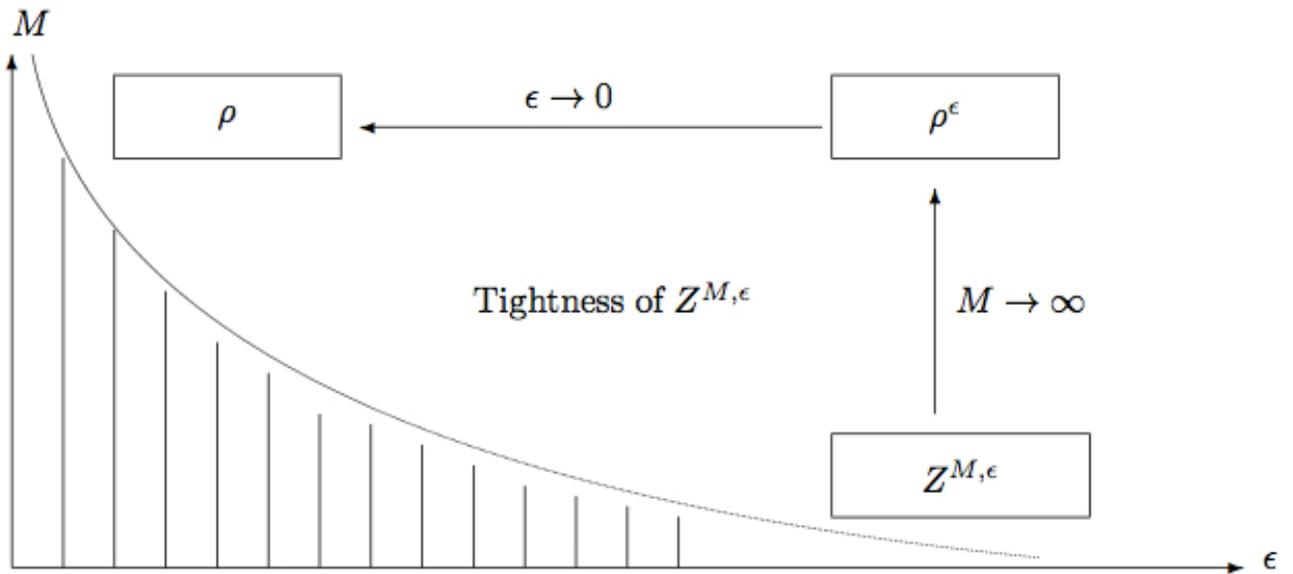


FIGURE 3.8 – Preuve de Convergence. Le théorème 3.2.1 peut être visualisé comme suit. Sous les conditions du théorème, on prouve la convergence lorsque $M \rightarrow \infty$ puis lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$ et finalement lorsque $(M, \varepsilon) \rightarrow (\infty, 0)$ (sous la condition sur $\varepsilon.M$)

3.2.2 Idées des Preuves

Preuve de la convergence du processus stochastique $Z_t^{M,\varepsilon}$ lorsque $M \rightarrow \infty$ Pour montrer la tension de la suite $Z_t^{M,\varepsilon}(da, dp)$ (comme mesure de probabilité sur $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, (\mathcal{M}_F(Age \times Space), vague))$), on utilise le critère de Rolley (voir [160, 57, 58]) établissant qu'il suffit de montrer que pour toute fonction f d'un sous espace dense de $(C_0(Age \times Space, \mathbb{R}), \|\cdot\|_\infty)$ (ici $C_0^1(Age \times Space, \mathbb{R})$) la suite $\langle f_t, Z_t^{M,\varepsilon} \rangle$ est tendue dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathbb{R})$. On montre que

$$\langle f_t, Z_t^{M,\varepsilon} \rangle = \underbrace{\mathcal{M}_t^{M,\varepsilon}(f)}_{Martingale} + \underbrace{\mathcal{V}_t^{M,\varepsilon}(f)}_{Finite\ Variation} .$$

Ainsi, en utilisant un critère de Aldous-Rebolledo [2, 58, 156], il suffit de montrer que :

- pour tout $t \in \mathcal{T}$ (dense dans \mathbb{R}_+), $\langle \mathcal{M}_t^{M,\varepsilon}(f) \rangle$ et $\mathcal{V}_t^{M,\varepsilon}(f)$ sont tendues sur \mathbb{R}
- pour tout $T > 0, u > 0, \eta > 0$, il existe $\delta > 0$ et $N_0^{M,\varepsilon} \in \mathbb{N}$ t.q.

$$\sup_{M \geq N_0^{M,\varepsilon}} \mathbb{P} \left(|\langle \mathcal{M}_{T_M}^{M,\varepsilon}(f) \rangle - \langle \mathcal{M}_{S_M}^{M,\varepsilon}(f) \rangle| \geq \eta, \quad T_M < S_M + \delta \right) \leq u,$$

$$\sup_{M \geq N_0^{M,\varepsilon}} \mathbb{P} \left(|\mathcal{V}_{T_M}^{M,\varepsilon}(f) - \mathcal{V}_{S_M}^{M,\varepsilon}(f)| \geq \eta, \quad T_{M,\varepsilon} < S_M + \delta \right) \leq u,$$

pour toutes suites de temps d'arrêts (S_M, T_M) de la filtration naturelle \mathcal{F}_M , telle que $S_M \leq T_M \leq T$. Les deux points sont une conséquence de bornes uniformes (voir [130]). En utilisant le théorème de Prohorov, on peut extraire une sous suite $Z_t^{M_k,\varepsilon}(da, dp)$ convergeant vaguement vers $Z_t^\varepsilon(da, dp)$ et par construction

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+, f \in C^1(Age \times Space)} |\langle f_t, Z_t^{M_k,\varepsilon} \rangle - \langle f_t, Z_{t-}^{M_k,\varepsilon} \rangle| \leq Cst \frac{\|f\|_{W^{1,\infty}}}{M_k},$$

et le processus limite est p.s. continue. Finalement en utilisant un résultat de [118], pour montrer la convergence faible, il suffit d'ajouter la tension de $\langle 1, Z_t^{M_k,\varepsilon} \rangle$ (voir [130] pour le détail). On montre alors que la partie Martingale du processus vérifie

$$\mathbb{E}(|\mathcal{M}_t^{M_k,\varepsilon}(f)|)^2 \leq \mathbb{E}(|\mathcal{M}_t^{M_k,\varepsilon}(f)|^2) = \mathbb{E}(\langle \mathcal{M}_t^{M_k,\varepsilon}(f) \rangle) \leq Cst \frac{\|f\|_{W^{1,\infty}}}{M_k} \rightarrow_{k \rightarrow \infty} 0.$$

En passant à la limite dans (3.2.16)-(3.2.17), on a

$$P_{s-}^\varepsilon \xrightarrow{M \rightarrow \infty} P_\infty^\varepsilon(s-) = \frac{C}{\varepsilon^2} \sum_{i,j,k} \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(\cdot) R \left(\frac{\langle \Psi_{i,j,k}^\varepsilon, Z_{s-}^\varepsilon(da, dp) \rangle Vol_G}{Vol_{i,j,k}^\varepsilon} \right), \text{ avec } R(x) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x-\mu}{\sigma}}},$$

et $\Pi_{s-}^\varepsilon(\cdot, dq) \xrightarrow{M \rightarrow \infty} \Pi_\infty^\varepsilon = \frac{\Psi^\varepsilon(|p'-p|) G_{s-}^\varepsilon(p') dp'}{\int \Psi^\varepsilon(|q-p|) G_{s-}^\varepsilon(q) dq}$ avec $G_{s-}^\varepsilon(p') = 1 - \sum_{i,j,k} \Psi_{i,j,k}^\varepsilon(\cdot) R \left(\frac{\langle \Psi_{i,j,k}^\varepsilon, Z_t^\varepsilon(da, dp) \rangle Vol_G}{Vol_{i,j,k}^\varepsilon} \right)$. Ainsi, on trouve que pour tout $f \in W^{1,\infty}$

$$\begin{aligned} 0 &= \langle f_t, Z_t^{M,\varepsilon} \rangle - \langle f_0, Z_0^{M,\varepsilon} \rangle - \int_0^t \left\langle \left(\frac{\partial}{\partial u} + \frac{\partial}{\partial a} \right) f(u, a, p), Z_u^{M,\varepsilon}(da, dp) \right\rangle du \\ &\quad - \int_0^t \langle (2f(s, 0, p) - f(s, a, p)) B(a, p) \\ &\quad \quad \quad + \int_{Space} (f(s, p, p') - f(s, a, p)) P_\infty^\varepsilon(s-)(p) \Pi_\infty^\varepsilon(p, dp'), Z_s^{M,\varepsilon} \rangle ds, \end{aligned}$$

est vérifiée. La limite est l'unique solution faible de (3.2.15).

Preuve de la convergence of ρ_t^ε lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$ La preuve d'existence d'une unique solution de (3.2.15) est obtenue à l'aide d'un théorème de point fixe. Sous l'hypothèse (3.2.23), on montre que pour tout $T > 0$, $M_\varepsilon^1(t, p) := \int \rho^\varepsilon(t, a, p) da$ (resp. ρ^ε) appartient à un compact de $L^2([0, T] \times Space)$ (resp. $L^2([0, T] \times Age \times Space)$) et $\nabla M_\varepsilon^1(t, p)$ appartient à un compact faible- $*$ de $L^2([0, T] \times Space)$. En supposant (3.2.25) - (3.2.20), soit $f \in C_c^1(Age \times Space)$, en multipliant (3.2.15) par f et intégrant par rapport à a : on trouve que

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_p f(a, p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dadp - \iint B(a, p) f(a, p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dadp \\ = \int_{p, p'} \left(f(a, p') - f(a, p) \right) \Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp') P_{s-}^\varepsilon(p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dadp. \end{aligned}$$

Ce qui revient à

$$\begin{aligned} \int_{a, p, p'} \left(f(a, p') - f(a, p) \right) \Pi_{s-}^\varepsilon(p, dp') P_{s-}^\varepsilon(p) \rho^\varepsilon(t, a, p) dp da \\ = \int_{p, p'} C^\varepsilon \left(f(a, p') - f(a, p) \right) \frac{\Psi^\varepsilon(|p' - p|) G_{s-}^\varepsilon(p') dp' P_{s-}^\varepsilon(p)}{\int \Psi^\varepsilon(|q - p|) G_{s-}^\varepsilon(q) dq} \frac{P_{s-}^\varepsilon(p)}{C^\varepsilon} \rho^\varepsilon(t, a, p) dadp = \\ = \int_p \nabla f(a, p) \frac{C^\varepsilon \int_q \Psi^\varepsilon(|q - p|) (q - p) G_{s-}^\varepsilon(q) dq}{\int \Psi^\varepsilon(|q - p|) G_{s-}^\varepsilon(q) dq} \frac{P_{s-}^\varepsilon(p)}{C^\varepsilon} \rho^\varepsilon dadp + o(1) \\ = \int_p \nabla f(a, p) \frac{C^\varepsilon \int_q \Psi^\varepsilon(|q - p|) (q - p)^t (q - p) dq}{\int \Psi^\varepsilon(|q - p|) dq} \frac{P_{s-}^\varepsilon(p)}{C^\varepsilon} \rho^\varepsilon \frac{\nabla G_{s-}^\varepsilon}{G_{s-}^\varepsilon}(p) dadp + o(1) \\ = \int_p \nabla f(a, p) \rho^\varepsilon Ch(p) R^t \nabla \left(\log(1 - R) \right) dp da + o(1). \end{aligned}$$

En passant à la limite $\nabla f(a, p) \rho^\varepsilon(t, a, p) Ch(p)$ dans L^2 et $\nabla \left(\log(1 - R) \right)$ faible- $*$ L^2 vers ρ solution de (3.2.18).

3.2.2.1 Preuve de la convergence de $Z_t^{M, \varepsilon}$ lorsque $M \rightarrow \infty$ et $\varepsilon \rightarrow 0$

Soit $T > 0$. En changeant l'échelle de temps $t \mapsto t\varepsilon$, on note que pour $(M, \varepsilon) \in U_1$, les bornes utilisées dans la partie I du théorème 3.2.1 sont indépendantes de ε, M . On montre alors que la tension de la suite est assurée dans U_1 . Pour obtenir la convergence il suffit d'avoir $\varepsilon M \rightarrow \infty$. Quite à extraire une sous suite, on montre que

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \sup_{t \leq T} |\langle Z_t^{M^n, \varepsilon_n}(da, dp), \psi \rangle - \langle \rho(t, a, p) dadp, \psi \rangle| = 0, \quad \forall \psi \in C_0^1.$$

3.3 Compétition, Sélection et Ovulation [129]

Nous allons étudier la dynamique, en temps, des solutions d'un modèle de croissance de follicules en phase terminale proposé par [35] dans lequel les follicules sont définis, au temps t , par la densité de leurs cellules $\Phi_f(t, a, \gamma)$. On structure en âge a et maturité γ , et les densités suivent un système d'équations aux dérivées partielles non linéaires couplées.

- *Division cellulaire.* Dans chaque follicule, au début du processus de croissance et maturation, on observe que les cellules se divisent (cycle cellulaire en 4 phase G1-S-G2-M) et participent à la croissance du follicule. La phase G1 dure un temps $a_1 > 0$ et la durée totale du cycle est de $a_2 > a_1$. Après un certain temps les cellules arrêtent de se diviser (lié à la capacité d'utiliser l'hormone FSH). Le marqueur de maturité $\gamma \in [0, \gamma_{max}]$ est utilisé pour séparer le cas 'cellules dans le cycle ($\gamma < \gamma_s$)' et 'cellules qui ne se divisent plus ($\gamma > \gamma_s$)'. Le seuil γ_s caractérise la vulnérabilité à l'apoptose (due à la chute du niveau de FSH).[33, 32, 34, 35, 53, 99]

- *Vitesse en âge et maturité g_f , h_f et taux de mort Λ .* La vitesse de vieillissement g_f et de maturation h_f tout comme le taux de mort Λ sont fonction de la maturité moyenne du follicule f : \mathcal{M}_f

$$\mathcal{M}_f = \int_{\mathcal{S}} \gamma \Phi_f da d\gamma, \quad (3.3.26)$$

et de la maturité totale \mathcal{M}_T

$$\mathcal{M}_T = \sum_{f \in \{\text{Follicles}\}} \mathcal{M}_f, \quad (3.3.27)$$

avec

$$\mathcal{S} := [0, a_2] \times [0, \gamma_{max}] \cup [0, \infty[\times [\gamma_s, \infty[, \quad (3.3.28)$$

à travers une fonction $u_f = u_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T)$ qui représente la capacité du follicule à utiliser la FSH (contrôle local) et $U = (U)$ qui représente le niveau plasmatique de la FSH (contrôle global). Dans [35], on a

$$g_f(\gamma, u_f) = \tau_{gf}(1 - g_1 \omega_{s-}(\gamma)(1 - u_f)),$$

où $\gamma \mapsto \omega_{s-}(\gamma)$ est une fonction indicatrice (régularisée) (voir [35]) : presque égale à 1 lorsque $\gamma < \gamma_s$ et s'annulant lorsque $\gamma > \gamma_s$. La vitesse en maturité est donnée par

$$h_f(\gamma, u_f) = \tau_{hf}(-\gamma^2 + (c_1\gamma + c_2)(1 - \omega_s(\gamma)e^{-u_f/\bar{u}}),$$

avec $\omega_s(\gamma)$ presque constante égale à 1 ($c_1, c_2 \dots$ sont des constantes données dans [35]).

- *Le modèle.* La densité de population cellulaires du follicule f : $\Phi_f(t, a, \gamma)$, suit la loi de conservation [38, 152, 35, 52] :

$$\frac{\partial}{\partial t} \Phi_f + \frac{\partial}{\partial a} g_f \Phi_f + \frac{\partial}{\partial \gamma} h_f \Phi_f = -\Lambda \Phi_f, \quad (3.3.29)$$

avec une condition au bord (mitose) dans la phase G1, S à M,

$$g_f(t, a = 0, \gamma) \Phi_f(t, a = 0, \gamma) = 2g_f(t, a = a_2, \gamma) \Phi_f(t, a = a_2, \gamma), \quad (3.3.30)$$

et l'absence de cellule d'âge dans la phase de différenciation,

$$\Phi_f(t, a = 0, \gamma) = 0. \quad (3.3.31)$$

On ajoute la condition de continuité en γ_s :

$$h_f(t, a, \gamma_s^+) \Phi_f(t, a, \gamma_s^+) = h_f(t, a, \gamma_s^-) \Phi_f(t, a, \gamma_s^-). \quad (3.3.32)$$

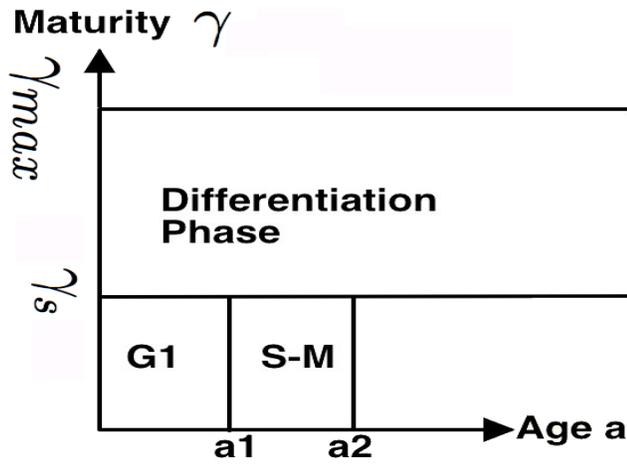


FIGURE 3.9 – Domaine en âge et maturité (G1, S à et différenciation)

- *Domaine* voir figure 3.9

L'ensemble où les cellules prolifèrent : *Prolifération* est donné par $(a, \gamma) \in [0, a_2] \times [0, \gamma_s[$ et le système est caractérisé par (3.3.29) et (3.3.30). Dans le domaine de *Differentiation*, i.e. $\gamma > \gamma_s$, le système est caractérisé par (3.3.29) et $\Phi_f(t, a = 0, \gamma) = 0$ (pas de mitose). De plus, le taux de mort (apoptose) Λ est strictement positif dans un domaine de *Vulnérabilité* caractérisé par

$$\gamma_r = \max_{\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T} \text{Supp}(\gamma \mapsto \Lambda(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \gamma)) > \gamma_s. \quad (3.3.33)$$

Dans un premier temps, nous allons donner un résultat de convergence d'équations de transport singulières permettant d'expliquer ce que l'on observe numériquement : la densité de cellule Φ semble se concentrer en maturité [35, 53]. D'autre part, la dynamique observée dans les simulations semble bien plus complexe que dans le modèle de croissance/maturation folliculaire proposé par Lacker [99]. Nous allons donc expliquer les mécanismes de survie des follicules ovariens à travers une étude des bifurcations/catastrophes (voir [170, 6, 153, 29]) dans la dynamique des solutions du modèle (3.3.29)-(3.3.32).

3.3.1 Vers un Modèle Plus Simple [128]

En regardant plus finement le système d'équations de transport (3.3.29)-(3.3.32), on remarque que la vitesse en maturité h_f possède des propriétés particulières : elle est décroissante par rapport à la variable de maturité γ et elle change de signe. En supposant que h_f dépend de manière régulière de γ , \mathcal{M}_f et \mathcal{M}_T et que

$$h_f \in C^1, \quad h_f|_{\gamma=0} \in L^\infty, \quad \frac{\partial}{\partial \gamma} h_f \leq -\eta < 0, \quad (3.3.34)$$

on peut montrer que la densité Φ_f concentre sa masse autour des solutions des caractéristiques de l'équation de transport (3.3.29)-(3.3.32). Ceci va nous permettre de simplifier le modèle et considérer que le follicule f est défini par sa masse ρ_f vérifiant

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho_f = [B(t, \zeta_f(t)) - \Lambda(t, \zeta_f(t))] \rho_f, \quad (3.3.35)$$

avec B un taux de naissance et $\Lambda(t, \zeta_f(t))$ un taux de mort et une maturité locale ζ_f qui satisfait l'équation

$$\frac{\partial}{\partial t} \zeta_f = h_f(t, \zeta_f(t)). \quad (3.3.36)$$

En utilisant l'approximation

$$\gamma \sim \int \int \gamma \Phi_f d\alpha d\gamma / \int \int \Phi_f d\alpha d\gamma = \text{Maturity}/\text{Mass},$$

on voit apparaître les trois zones : *Prolifération, Vulnérabilité et Differentiation*.

Concentration de la maturité Les caractéristiques du système d'équations de transport (voir [47, 48, 49, 162, 152, 106]) vérifient

$$\frac{\partial}{\partial t} \zeta_f + g_f \frac{\partial}{\partial a} \zeta_f = h_f(\zeta_f, \mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T), \quad (3.3.37)$$

avec la condition aux bords

$$\zeta_f(t, a = 0) = \zeta_f(t, a = a_2). \quad (3.3.38)$$

Théorème 3.3.1 *En supposant (3.3.34) et*

$$\text{Supp}(\Phi_f(t = 0)) \subset [0, a_2] \times [x_0, x_1] \subset [0, a_2] \times]0, \gamma_s[, \quad (3.3.39)$$

et soit ζ_0^s et ζ_1^s solutions de (3.3.37) et (3.3.38) de conditions initiales

$$\zeta_i^s(0, a) = x_i, \quad i = 0, 1, \quad (3.3.40)$$

où $0 < x_0 < x_1 < \gamma_s$, alors toute solution Φ_f du système (3.3.29)-(3.3.32), vérifie

$$\text{Supp}(\Phi_f(t, \cdot, \cdot)) \subset \left\{ \{a\} \times [\zeta_0^s(t, a), \zeta_1^s(t, a)], \quad a \in [0, a_2] \right\}, \quad \forall t \geq 0, \quad (3.3.41)$$

avec concentration du support de Φ_f

$$\sup_a |\zeta_0^s(t, a) - \zeta_1^s(t, a)|^2 \leq Cst e^{-2\eta t}, \quad (3.3.42)$$

et η défini dans (3.3.34).

De plus, on a une solution (faible) singulière $\tilde{\Phi}$ du système (3.3.29)-(3.3.32),

$$\tilde{\Phi}(t, a, \gamma) = \rho_f(t, a) \delta_{\gamma = \zeta_f(t, a)}, \quad (3.3.43)$$

avec ρ_f solution de

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho_f + \frac{\partial}{\partial a} g_f \rho_f = -\Lambda \rho_f, \quad (3.3.44)$$

$$g_f(t, a = 0, \gamma) \rho_f(t, a = 0, \gamma) = 2g_f(t, a = a_2, \gamma) \rho_f(t, a = a_2, \gamma), \quad (3.3.45)$$

pour condition initiale,

$$\zeta_f(0, a) \in \{f \in C^0([0, a_2[, f(0) = f(a_2)]\}, \quad \rho_f(0, a) \in L^1([0, a_2]), \quad (3.3.46)$$

et dont la masse est donnée par $\int \int_{\mathcal{D}} \Phi_f d\alpha d\gamma$ égale à $\int_0^{a_2} \rho_f da$ et la maturité $\mathcal{M}_f = \int_0^\infty \zeta_f \rho_f da$. Cette solution singulière est la limite en temps long de toute solution du système (3.3.29)-(3.3.32).

Preuve du théorème 3.3.1 En utilisant les caractéristiques (voir [152, 137]), on peut montrer l'existence de $\Psi_f > 0$ solution du problème dual

$$\frac{\partial}{\partial t}\Psi_f + g_f \frac{\partial}{\partial a}\Psi_f + h_f \frac{\partial}{\partial \gamma}\Psi_f = \Lambda\Psi_f, \quad (3.3.47)$$

avec conditions aux bords

$$\Psi_f(t, a = 0, \gamma) = \frac{1}{2}\Psi_f(t, a = a_2, \gamma), \quad (3.3.48)$$

$$\Psi_f(t, a, \gamma = 0) = 1 + a/2, \quad (3.3.49)$$

et condition initiale

$$\Psi_f(t, a, \gamma) = 1 + a/2. \quad (3.3.50)$$

On a directement

Lemme 3.3.2 Soit $F \in C^1((-\infty, \infty), (-\infty, \infty))$, (ζ, Ψ) solution de (3.3.37), (3.3.38), (3.3.47) et (3.3.48) alors on a la loi de conservation $\int \int_{\mathcal{J}} \Phi_f(t, a, \gamma) \Psi_f(t, a, \gamma) d a d \gamma = Cst$, et

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int \int_{\mathcal{J}} \Phi_f(t, a, \gamma) \Psi_f(t, a, \gamma) F(\gamma - \zeta_f(t, a)) d a d \gamma \\ = \int \int_{\mathcal{J}} \Phi_f(t, a, \gamma) \Psi_f(t, a, \gamma) F'(\gamma - \zeta_f(t, a)) [h_f(\gamma) - h_f(\zeta_f)] d a d \gamma. \end{aligned}$$

Maintenant, en supposant h_f décroissante par rapport à γ , on trouve que $\Phi_f \Psi_f$ concentre sa masse autour de ζ_f . On a utilisé le lemme 3.3.2 avec $F(x) = x^2$, $F(x) = (x)_+^2 = (\max(x, 0))^2$ et $F(x) = (x)_-^2 = (\min(x, 0))^2$ et on montre le résultat suivant.

Lemme 3.3.3 Sous l'hypothèse (3.3.34), on a la mesure de probabilité

$$d\nu(t, a, \gamma) = \Phi_f(t, a, \gamma) \Psi_f(t, a, \gamma) d a d \gamma$$

qui vérifie

$$\frac{d}{dt} \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))^2 d\nu \leq -2\eta \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))^2 d\nu, \quad (3.3.51)$$

$$\frac{d}{dt} \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))_+^2 d\nu \leq -2\eta \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))_+^2 d\nu, \quad (3.3.52)$$

et

$$\frac{d}{dt} \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))_-^2 d\nu \leq -2\eta \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_f(t, a))_-^2 d\nu. \quad (3.3.53)$$

On remarque que, pour la mesure de probabilité $d\nu$, l'inégalité (3.3.51) signifie que la distance de Wasserstein (voir [147]), entre $d\nu$ et $\delta_{\gamma=\zeta_f(t, a)}$ tend vers zéro lorsque $t \rightarrow \infty$ et que donc la mesure $d\nu$ concentre sa masse autour de $\zeta_f(t, a)$ (voir [128, 47, 89, 88] pour des problème analogue).

On termine la preuve du th. 3.3.1 en utilisant le fait que le support de Φ_f appartient à $[0, a_2] \times [x_0, x_1]$ (yp. (3.3.39)). On pose ζ_0^s, ζ_1^s solutions de (3.3.37) et (3.3.38) de condition initiale (3.3.40). On conclut en utilisant le lemme 3.3.3 et en remarquant que $\Psi_f(t, a, \gamma) > 0$ pour tout $t > 0$, âge a et maturité γ tant que $\Psi_f(0, a, \gamma) > 0$. En effet, on a alors $Supp\Phi_f = Supp\Phi_f\Psi_f$ et on conclut en utilisant

$$\int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_1^s(0, a))_+^2 d\nu(0, a, \gamma) = 0, \quad \int \int_{\mathcal{J}} (\gamma - \zeta_0^s(0, a))_-^2 d\nu(0, a, \gamma) = 0,$$

et (3.3.52)-(3.3.53). Le résultat de convergence (3.3.45) provient du fait que

$$\frac{\partial}{\partial t} (\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2 + g_f \frac{\partial}{\partial a} (\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2 = 2(\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2 \frac{h_f(\zeta_0^s) - h_f(\zeta_1^s)}{\zeta_0^s - \zeta_1^s} \leq -2\eta (\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2,$$

avec condition initiale $(\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2(a = 0) = (\zeta_0^s - \zeta_1^s)^2(a = a_2)$.

Conclusion and réduction du modèle On peut réduire le modèle initial en

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho_f + \frac{\partial}{\partial a} g_f \rho_f = -\Lambda \rho_f, \quad (3.3.54)$$

$$g_f(t, a = 0, \gamma) \rho_f(t, a = 0, \gamma) = 2g_f(t, a = a_2, \gamma) \rho_f(t, a = a_2, \gamma), \quad (3.3.55)$$

et

$$\frac{\partial}{\partial t} \zeta_f + g_f \frac{\partial}{\partial a} \zeta_f = h_f, \quad (3.3.56)$$

$$\zeta_f(t, a = 0, \gamma) = \zeta_f(t, a = 2, \gamma), \quad (3.3.57)$$

avec la masse $\int \int \Phi_f da d\gamma$ égal à $\int \rho_f da$ et la maturité $\mathcal{M}_f = \int \zeta_f \rho_f da$. Dans le domaine de Différentiation, on a $g_f(t, a = 0, \gamma) \rho_f(t, a = 0, \gamma) = 0$, donc en intégrant (3.3.54) par rapport à a , on trouve

$$\frac{\partial}{\partial t} \int \rho_f da = - \int \Lambda \rho_f da. \quad (3.3.58)$$

De plus on note dans [35] que h_f ne dépend pas de la variable d'âge a dans le domaine de Différentiation, donc $\zeta_f(t, a) = \zeta_f(t)$ est solution de

$$\frac{\partial}{\partial t} \zeta_f = h_f, \quad (3.3.59)$$

et $\Lambda(t, \zeta_f(t, a)) = \Lambda(t, \zeta_f(t))$ implique que $\frac{\partial}{\partial t} \int \rho_f da = -\Lambda(t, \zeta_f(t)) \int \rho_f da$. Ainsi, on voit que le taux de mort de (3.3.35) est donné par $\Lambda(t, \zeta_f(t))$ et que (3.3.35) et (3.3.36) sont solutions de (3.3.58) et (3.3.59).

Nous allons faire une simplification dans le domaine de Prolifération, sur le taux de naissance (3.3.35) en prenant

$$B(t) = g(t, \zeta_f(t)) \ln(2)/a_2. \quad (3.3.60)$$

En effet, durant le processus de prolifération, le nombre de cellules est multiplié par 2 (terme $\ln(2)$) après un temps $T \sim \frac{\text{age speed rate}}{\text{age}_{\max}}$ (terme $g(t, \zeta_f(t))/a_2$). On note, du fait de cette simplification, que l'on néglige le retard (due au transport à vitesse fini) que l'on retrouve dans les équations de type McKendrick-VonFoerster (3.3.55) (voir [38, 183, 85, 84, 152]).

3.3.2 Evolution Folliculaire : un Système Dynamique en Masse et Maturité

On va donc étudier le système d'EDOs simplifié caractérisant chaque follicule (on prend $\mathcal{M}_f = \rho_f \zeta_f$ la maturité moyenne du follicule f plutôt que ζ_f)

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}_f = \rho_f h_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f / \rho_f) + \Delta(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f / \rho_f) \mathcal{M}_f, \\ \frac{\partial}{\partial t} \rho_f = \Delta(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f / \rho_f) \rho_f. \end{cases} \quad (3.3.61)$$

avec $\Delta(t, \zeta_f(t)) = [B(t, \zeta_f(t)) - \Lambda(t, \zeta_f(t))]$ et $B(t) = g(t, \zeta_f(t)) \ln(2)/a_2$.

Domaines Il y a également trois zones (voir figure 3.10 et 3.11) : la zone de Prolifération (lorsque $B > 0$)

$$\Pi_{Proliferation} = \left\{ (\text{maturity } \mathcal{M}_f, \text{mass } \rho_f) : \text{maturity/mass} < \gamma_s \right\}, \quad (3.3.62)$$

la zone de Différentiation (lorsque $B = 0$)

$$\Pi_{Differentiated} = \left\{ (\text{maturity}, \text{mass}) : \text{maturity/mass} \geq \gamma_s \right\}, \quad (3.3.63)$$

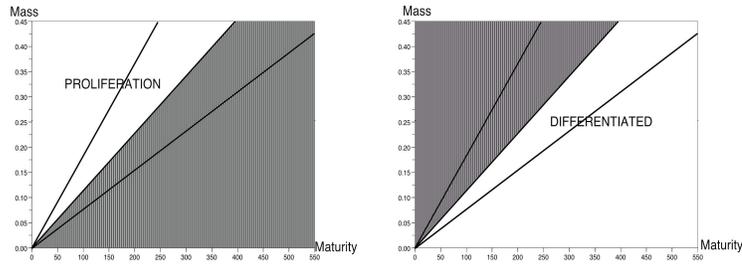


FIGURE 3.10 – Proliferation and Differentiated zone

et la zone de Vulnérabilité (lorsque le taux de mort $\Lambda > 0$)

$$\Pi_{Vulnerable} = \left\{ (maturity, mass) : \gamma_t \leq maturity/mass \leq \gamma_r \right\}, \quad (3.3.64)$$

avec $\gamma_r < \gamma_s < \gamma_t$ et l'on défini (par convenance) une zone Sauvé lorsque ($\Lambda = 0$)

$$\Pi_{Saved} = \left\{ (maturity, mass) : maturity/mass > \gamma_r \right\}. \quad (3.3.65)$$

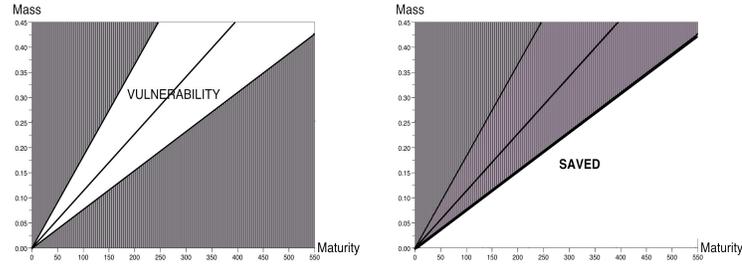


FIGURE 3.11 – sensitive and Saved zone

On remarque immédiatement que les états stationnaires vérifient $h_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_F / \rho_f) = 0$ pour tout f . Puisque h_f dépend de \mathcal{M}_T , s'éloigner d'un équilibre pour un follicule entraîne tout le système hors de l'équilibre. Plus précisément, l'évolution de la maturité \mathcal{M}_f du follicule f dépend de la maturité $\mathcal{M} = \mathcal{M}_T - \mathcal{M}_f$ de tous les autres follicules (qui peut être considérée comme exogène pour le follicule f). On va voir apparaître bifurcations et catastrophes [43, 74, 153, 170] dans le système dynamique (3.3.61).

Etats stationnaires

Définition 3.3.4 Puisque h est strictement décroissante (3.3.34), on peut définir ζ_0 comme les zéros de h_f ,

$$h_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}, \zeta_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M})) = 0. \quad (3.3.66)$$

On pose alors ρ_0

$$\rho_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}) = \mathcal{M}_f / \zeta_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}), \quad (3.3.67)$$

et le graphe de ρ_0 pour \mathcal{M} (maturité des autres follicules),

$$\Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) = \left\{ (m, \rho_0(m, \mathcal{M})), \quad m \geq 0 \right\}, \quad (3.3.68)$$

et

$$\Omega_{lim} := \bigcup_{\mathcal{M} \geq 0} \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}). \quad (3.3.69)$$

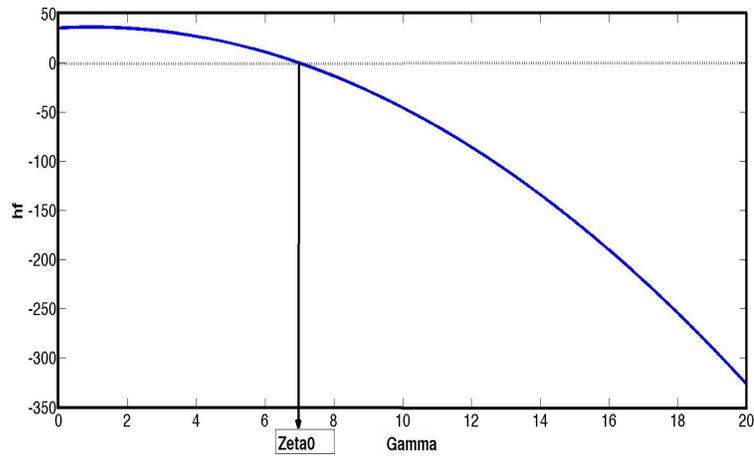


FIGURE 3.12 – $(\mathcal{M}_f, \mathcal{M})$ donné on trace h_f et calcule la racine ζ_0

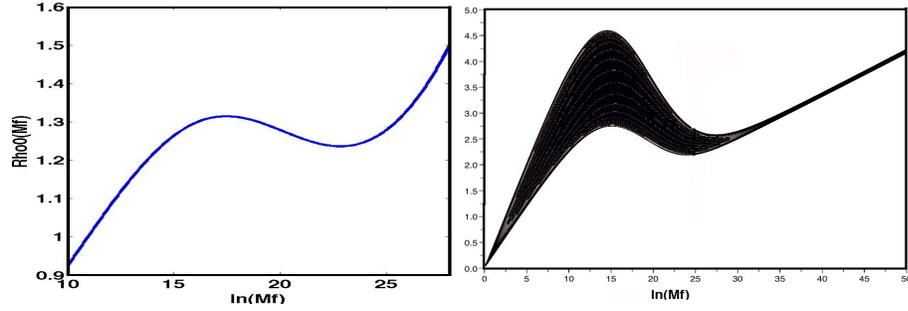


FIGURE 3.13 – \mathcal{M} donné on calcule $\mathcal{M}_f \rightarrow \rho_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M})$ et Ω_{lim}

Les états stationnaires de (3.3.61) appartiennent à Ω_{lim} de plus, pour \mathcal{M} donné, les états stationnaires de (3.3.61) appartiennent à $[0, \infty[\times\{\rho_f^E\} \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M})$ avec ρ_f^E la masse du follicule en entrant dans la zone Sauvé Π_{saved} .

Définition 3.3.5 On définit ρ_f^E comme la valeur de ρ_f , la première fois que le follicule f entre dans la zone Sauvé Π_{saved}

$$\rho_f^E = \rho_f(\inf\{t : (\mathcal{M}_f, \rho_f)(t) \in \Pi_{saved}\}),$$

avec $\rho_f^E = 0$ lorsque $\inf\{t : (\mathcal{M}_f, \rho_f)(t) \in \Pi_{saved}\} = \infty$.

On pose $\Omega_c(\mathcal{M})$,

$$\Omega_c(\mathcal{M}) = \left\{m : m \frac{\partial}{\partial m} \log(\zeta_0(m, \mathcal{M})) \geq 1\right\} = \left\{m : \frac{\partial}{\partial m} \rho_0(m, \mathcal{M}) \leq 0\right\}, \quad (3.3.70)$$

$N_{cc}(\mathcal{M})$ le nombre de composantes connexes de $\Omega_c(\mathcal{M})$ et

$$C_p = \max_{\mathcal{M}} N_{cc}(\mathcal{M}).^2 \quad (3.3.71)$$

De plus, on pose $N(\rho_f^E | \mathcal{M})$ le nombre de composantes connexes de $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) \cap \Pi_{saved}$ (voir fig. 3.14, 3.15) avec

$$\mathcal{D}(\rho_f^E) = [0, \infty[\times\{\rho_f^E\}. \quad (3.3.72)$$

2. nb de fois où $\frac{\partial}{\partial m} \rho_0(m, \mathcal{M})$ change de signe, i.e., $\mathcal{M}_f \rightarrow \rho_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M})$ change de décroissante à croissante.

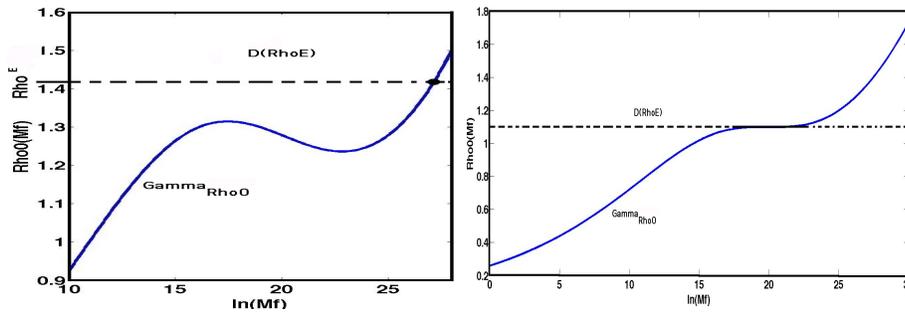


FIGURE 3.14 – On a ici $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 1$

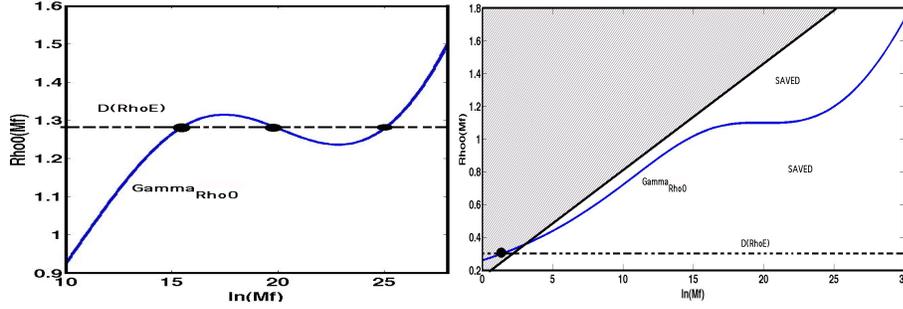


FIGURE 3.15 – Cas $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 3$ (gauche) et, à droite lorsque $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 0$ intersection vide dans la zone 'sauvé'.

Bifurcations et catastrophes On étudie la géométrie de $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M})$ et $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) \cap \Pi_{\text{saved}}$, avec $\mathcal{D}(\rho_f^E) = [0, \infty[\times \{\rho_f^E\}$, lorsque la maturité exogène (que l'on peut considérer comme une pression sélective des autres follicules sur le follicule f) \mathcal{M} varie. On a alors trois cas :

- Le follicule est **insensible à la pression** des autres follicules (il va donc survivre et participer au processus de reproduction) si

$$\mathcal{M} \mapsto N(\rho_f^E | \mathcal{M}) \text{ est constant.} \quad (3.3.73)$$

- Le follicule peut retourner (et rester) dans la zone de vulnérabilité (où il n'y a pas d'autre état stat. que 0) si la pression est trop grande. Le follicule est **condamné par la pression** si

$$\exists \mathcal{M}_*, \text{ s.t. } N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 0, \quad \forall \mathcal{M} > \mathcal{M}_*, \quad (3.3.74)$$

- Le follicule peut retourner dans la zone de vulnérabilité ou atteindre une zone de sensibilité moindre et dont la dynamique dépendra fortement de la dynamique des autres follicules : une **catastrophe** peut arriver si

$$\mathcal{M} \mapsto N(\rho_f^E | \mathcal{M}) \text{ n'est pas constant.} \quad (3.3.75)$$

Exemple. Dans la figure 3.16), on a dans la partie noircie : la zone de prolifération et la zone de vulnérabilité. On trace $\Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M})$ pour $\mathcal{M} = 0$ à $\mathcal{M} = \infty$. On voit que dans la zone **insensible à la pression**, $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) \cap \Pi_{\text{saved}}$ est un point et $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 1$ pour tout \mathcal{M} . Dans la zone **condamné par la pression**, pour \mathcal{M} assez grand $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) \cap \Pi_{\text{saved}}$ est vide et $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 0$.

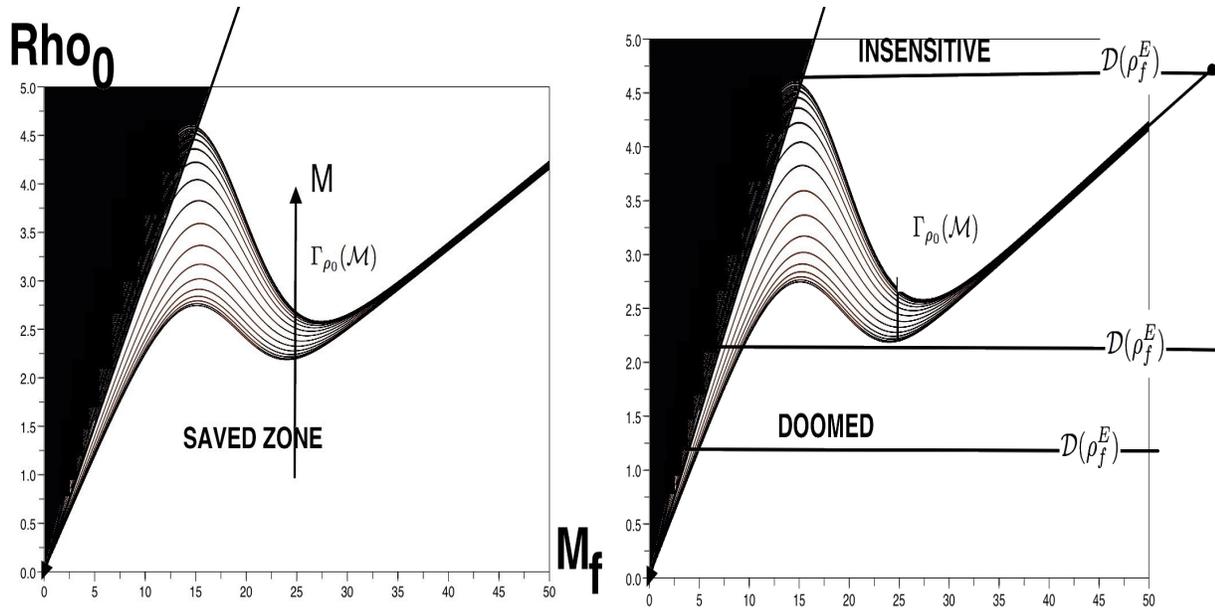


FIGURE 3.16 – Gauche : $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_0$. Droite : On trace $\mathcal{D}(\rho_f^E)$, la droite en haut Γ_0 (insensible à la pression $N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 1$). Les deux ligne plus bas **condamné par la pression**, i.e., pour \mathcal{M} assez grand, $\mathcal{D}(\rho_f^E) \cap \Gamma_{\rho_0}(\mathcal{M}) \cap \Pi_{\text{saved}}$ est vide ($N(\rho_f^E | \mathcal{M}) = 0$).

Résultats principaux sur la dynamique On suppose

HYPOTHÈSE I

$$0 < \gamma_s < \inf_{\mathcal{M}_f, \mathcal{M}} \zeta_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}) \leq \sup_{\mathcal{M}_f, \mathcal{M}} \zeta_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}) \leq \gamma_{\max} < \infty. \quad (3.3.76)$$

HYPOTHÈSE II

$$\mathcal{M} \mapsto h_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}, \mathcal{M}_f/\rho_f) \text{ est strict. décroissante.} \quad (3.3.77)$$

HYPOTHÈSE III

$$\zeta_0(m, \mathcal{M}) = \zeta_0^\infty + o(1/m). \quad (3.3.78)$$

ASSUMPTION IV Pour simplifier, on suppose que

$$C_p \leq 1. \quad (3.3.79)$$

Théorème 3.3.6 En supposant que h_f est décroissante (3.3.34), et les hypothèses I à IV sont vérifiées alors

- 1- Pour tout f , il existe $T_f < \infty$ (dépendant de $(\mathcal{M}_f(0), \rho_f(0))$) t.q. $(\mathcal{M}_f(t), \rho_f(t)) \in \Pi_{\text{Differentiated}}$ pour tout $t > T_f$.
- 2- Si $\zeta_0^\infty > \gamma_r$, il existe ρ^* t.q., un follicule de masse $\rho_f^E > \rho^*$ à l'entrée de la zone Sauvé est **insensible à la pression**.
- 3- Si $\inf_{\mathcal{M}_f, \mathcal{M}} \zeta_0(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}) < \gamma_r$, alors il existe $0 < \rho_* < \infty$ t.q., un follicule de mass $\rho_f^E < \rho_*$ à l'entrée de la zone Sauvé est **condamné par la pression**.
- 4- Si $C_p = 0$ alors un follicule est soit **insensible à la pression** soit **condamné par la pression**.

Pour la preuve (essentiellement étude de bifurcations et catastrophes) voir [129].

3.3.3 Simulation Numérique

On donne les fonctions de [35] : U_0 représentant une dose de FSH exogène injectée

$$h_f(u_f, \zeta(t)) = 0.07(-\zeta^2 + (11.892\zeta + 2.888)(1 - e^{-u_f/0.133})),$$

$$u_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}) = (0.054 + \frac{1 - 0.054}{1 + e^{0.3(27 - \mathcal{M}_f)}})U(t, \mathcal{M}_T),$$

$$U(t, \mathcal{M}) = (0.5 + \frac{0.5}{1 + e^{0.1(\mathcal{M}_T - 50)}}) + U_0(t).$$

$$B(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f/\rho_f) = (\ln(2)/2)(1 - 0.5(1 - u_f(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T))1_{\mathcal{M}_f/\rho_f < \gamma_s}),$$

$$\Lambda(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f/\rho_f) = 3e^{-\frac{(\mathcal{M}_f/\rho_f - \gamma_s)^2}{0.2^2}}(1 - U(\mathcal{M}_T))1_{\mathcal{M}_f/\rho_f \in [\gamma_s - 0.5, \gamma_s + 0.5]}.$$

et donc $\Delta(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f/\rho_f) = B(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f/\rho_f) - \Lambda(\mathcal{M}_f, \mathcal{M}_T, \mathcal{M}_f/\rho_f)$.

On a directement que la fonction h_f vérifie Hyp. I-IV et donc le théorème les hypothèses du th. 3.3.6 sont satisfaites.

Remarque. Ce qui signifie qu'en injectant suffisamment de FSH on rend le système plus stable et que les follicules peuvent atteindre aisément le seuil de maturité (ovulation de nombreux follicules).

Une simulation expliquée Nous allons décrire une simulation (voir figure 3.17), où l'on observe la maturité \mathcal{M}_i de quatre follicules.

- Au début les follicules sont dans la zone de *prolifération*, croissent et voit leur maturité \mathcal{M}_f augmenter.
- Puis, autour du *temps* = 500, les follicules entrent dans la zone où ils sont sensibles et sortent de la zone de prolifération : masse et maturité moyenne décroissent.
- Autour du *temps* = 1000, les follicles sortent de la zone où ils sont sensibles et la masse ρ devient constante (dès lors qu'ils ne rentrent pas à nouveau dans la zone de Vulnérabilité). Ici, le follicule (en haut) entre avec assez de masse dans la zone de différenciation et les moins matures y entrent avec trop peu de masse.
- Autour de *temps* = 3500 (boîte rouge), une bifurcation apparaît menant les deux premiers follicules à l'ovulation et les deux derniers à la mort.

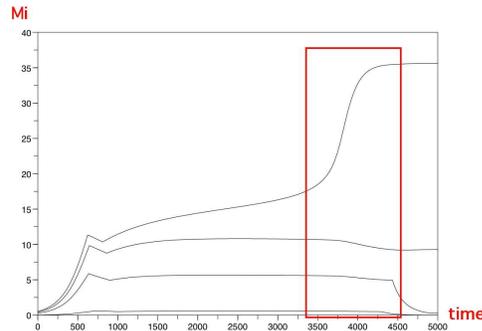


FIGURE 3.17 – Simulation : Les maturité M_i en fonction du temps.

3.4 Conclusion

Oui, non seulement l'oeuf en bave mais en plus il en fait baver à tous ses congénères.

Chapitre 4

Une Vie Sans Sexe : Est-ce Optimal ?

En imaginant la vie sans sexe, on pense immédiatement¹ à la division cellulaire (voir figure 4). Néanmoins, elle existe également pour les organismes pluricellulaires (végétaux et animaux) tels que le requin-marteau, le gecko, le puceron et les bdelloïdes [75].

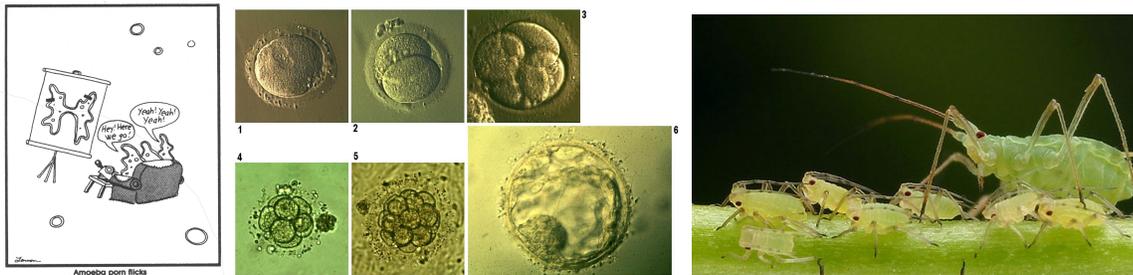


FIGURE 4.1 – A gauche : La reproduction asexuée, du point de vue de la cellule. Au milieu : différentes formes de reproductions asexuée (clonage) parmi lesquelles la mitose simple, le bourgeonnement ou encore la mitose multiple. A droite : parthénogénèse pour le puceron.

Pour étudier l'avantage reproductif de ce type de reproduction, on se place dans le cas d'un environnement sans contrainte de ressource et on modélise la croissance de population via des équations de renouvellements (linéaires, voir partie 2.1). Il s'agit donc, essentiellement, d'un problème d'optimisation de valeur propre (le taux de croissance Malthusien (la valeur propre en question) mesurant l'adaptation (la capacité d'invasion) d'une espèce [25, 30, 31, 126, 124, 146, 121, 122, 120]). On se focalise sur les pucerons qui ont la particularité de se reproduire de manière asexuée (parthénogénèse) et sexuée [187, 102, 159, 77, 39], i.e. une reproduction partiellement clonale. Pour cela, on modifie un modèle développé dans [163], pour se placer dans le cadre de la non limitation des ressources et, de plus, on introduit les probabilités de passages d'un mode de reproduction à l'autre. La question est donc

Quelle est la manière optimale (en terme de croissance Malthusienne) de se reproduire pour une espèce partiellement clonale ?

En notant, $p(t)$ la probabilité de passer de sexué à asexué et $q(t)$ la probabilité de passer de asexué à sexué pour une population partiellement clonale, la question devient une question d'optimisation de valeur propre

$$\max_{p,q \in [0,1]^{\mathbb{R}^+}} \lambda(p,q)?$$

avec $\lambda(p,q)$ le taux de croissance Malthusien associé à cette population. Ce qui a fait l'objet d'un article [131] et sera développé dans la partie 4.1. La technique utilisée (dans [124, 126] et voir la partie 4.2 pour une autre utilisation non triviale) et que l'on rappelle dans la partie 4.3 est, en fait, générale et peut être utilisée dans d'autres contextes.

1. presque immédiatement

4.1 Bang-Bang Sexual Content [131]

Les pucerons sont des organismes particuliers (partiellement clonaux) qui peuvent se reproduire de manière sexuée ou parthénogénétique. Dans [163], les auteurs considèrent un modèle d'évolution de population de pucerons. Une population u se scinde en asexuée (i.e. née par parthénogénèse) : x et sexuée : y . Il y a donc, $y/2$ mâles et $x + y/2$ femelles, et, par conséquent, un excès de femelles par mâle de $\psi := 2x/y$. Les auteurs introduisent alors une fonction de fécondation, $h : \psi \mapsto 1 + g \tanh(\psi/g)$ où $g =$ le nombre limite de femelles fertilisées par mâle -1^2 . La dynamique de x et y est donnée par le système suivant

$$\begin{cases} x'(t) = -\beta(u)x + \alpha(u)[x + y/2 - h(\psi)y/2], \\ y'(t) = -\beta(u)y + \alpha(u)[h(\psi)y/2], \end{cases} \quad (4.1.1)$$

avec β le taux de mort, α le taux de naissance et $u(t) = x(t) + y(t)$ la population totale. Lorsqu'il n'y a pas de sexe, i.e. $h = 0$ on a

$$\begin{cases} x'(t) = -\beta(u)x + \alpha(u)[x + y/2], \\ y'(t) = -\beta(u)y. \end{cases}$$

On pose $q = \frac{\tanh(\psi/g)}{\psi/g} \in [0, 1]$ et $p = h - \psi q \in [0, 1]$, alors le système (4.1.1) peut se réécrire comme suit

$$\begin{cases} x'(t) = -\beta(u)x + \alpha(u)[(1-q)x + (1-p)y/2], \\ y'(t) = -\beta(u)y + \alpha(u)[qx + py/2]. \end{cases} \quad (4.1.2)$$

On voit alors que q est la probabilité qu'un individu parthénogénétique donne naissance à un sexué et p est la probabilité qu'un individu sexué donne naissance à un parthénogénétique. Donc, le cas limite $p = q = 0$ correspond au cas où il n'y a plus de sexe. Dans un environnement sans contrainte de ressource, on a le taux de naissance α et le taux de mort β qui ne dépendent pas de la taille de la population et

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}'(t) = (-\beta I + \alpha M) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}(t), \quad (4.1.3)$$

avec

$$M = \begin{pmatrix} 1-q & (1-p)/2 \\ q & p/2 \end{pmatrix}.$$

Les auteurs de [163] ne sont pas penché sur le taux de croissance Malthusien ni à son optimisation par rapport à la fonction de fécondation.

Quel est le grand taux de croissance de la population en fonction des probabilités p, q (choisit dans $[0, 1]^2$) ?

Puisque $p, q \in [0, 1]^2$, les solutions du système linéaire (4.1.3) sont

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}(t) = e^{(-\beta I + \alpha M)t} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}(0),$$

et le taux de croissance Malthusien est la valeur propre maximale de $(-\beta I + \alpha M)$ qui est $\alpha \lambda_{\max}(p, q) - \beta$ où $\lambda_{\max}(p, q)$ est la plus grande valeur propre (en partie réelle) de $M : \lambda_{\max}(p, q) = \frac{1-q+p/2+\sqrt{(1-q+p/2)^2-2(p-q)}}{2}$. Or, on a

$$\frac{\partial}{\partial q} \lambda_{\max} = -\frac{1}{2} + \frac{(q-p/2)}{\sqrt{(p/2-q)^2+(1-p)}},$$

et $\frac{\partial}{\partial p} \lambda_{\max} = -\frac{1}{2} \left[\frac{\partial}{\partial q} \lambda_{\max} \right] - \frac{1}{2\sqrt{(p/2-q)^2+(1-p)}}$. Le maximum de λ_{\max} est donc atteint sur le bord de $[0, 1]^2$. En notant que

$$\lambda_{\max}(1, q) = \max(1-q, 1/2), \quad \max_q(\lambda_{\max}(1, q)) = \lambda_{\max}(1, 0) = 1,$$

2. autour de 7 pour les pucerons

$$\lambda_{max}(p, 0) = \max(1, p/2), \quad \max_p(\lambda_{max}(p, 0)) = \lambda_{max}(p', 0) = 1, \quad \forall p' \in [0, 1],$$

$$\lambda_{max}(p, 1) = \max(1, (1-p)/2), \quad \max_p\left(\frac{p/2 + \sqrt{(p/2)^2 - 2(p-1)}}{2}\right) = \sqrt{2}/2,$$

et $\lambda_{max}(0, q) = \lambda_{max}(0, 0) = 1$. Ainsi, le maximum du taux de croissance est atteint lorsque $q = 0$, i.e., les individus parthénogénétiques donnent uniquement des parthénogénétiques quoique fasse la population sexuée. On peut noter que lorsque le q disparaît, en particulier pour $p = q = 0$, il n'y a plus de sexe³. Pour inclure les spécificités des deux formes de sous populations (sexuées VS parthénogénétiques), nous devons prendre en compte les différences dans la naissance et la mort en ajoutant une structure d'âge dans le modèle (McKendrick-VonFoerster [143, 152, 30]). Au temps t et à l'âge x , la densité de la sous-population asexuée $n_A(t, x)$ et la densité de la population sexuée $n_S(t, x)$ suivent le système d'équations :

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} n_A(t, x) + \frac{\partial}{\partial x} n_A(t, x) + d(t)n_A(t, x) = 0, \\ \frac{\partial}{\partial t} n_S(t, x) + \frac{\partial}{\partial x} n_S(t, x) + d(t)\chi_{x > x_0} n_S(t, x) = 0, \end{cases} \quad (4.1.4)$$

où $d(t)$ est le taux de mort (hivernale due au changement de température) qui est nul pour les oeufs, c'est-à-dire les individus sexués d'âge x plus petit que x_0 . Les nouveaux nés sont gérés par la condition au bord

$$\begin{cases} n_A(t, x=0) = \int_{x' \geq 0} p_{S \rightarrow A}(t) B_S(x') n_S(t, x') dx' + \int_{x' \geq 0} p_{A \rightarrow A}(t) B_A(x') n_A(t, x') dx', \\ n_S(t, x=0) = \int_{x' \geq 0} p_{S \rightarrow S}(t) B_S(x') n_S(t, x') dx' + \int_{x' \geq 0} p_{A \rightarrow S}(t) B_A(x') n_A(t, x') dx'. \end{cases} \quad (4.1.5)$$

avec

$$p_{A \rightarrow A}(t) + p_{A \rightarrow S}(t) = p_{S \rightarrow A}(t) + p_{S \rightarrow S}(t) = 1, \quad \forall t.$$

Une femelle parthénogénétique peut donner naissance, avec un taux dépendant de son âge x : $B_A(x)$ à une femelle parthénogénétique avec probabilité $p_{A \rightarrow A}(t)$ au temps t , et à une femelle sexuée avec probabilité $p_{A \rightarrow S}(t)$. Respectivement, une femelle sexuée peut donner naissance, avec un taux $B_S(x)$ (avec $B_S(x) = 0$ pour les oeufs, i.e. $x \in [0, x_0]$), avec probabilité $p_{S \rightarrow A}(t)$ à une femelle parthénogénétique et avec probabilité $p_{S \rightarrow S}(t)$ à une femelle sexuée (4.1.5). Puisque la parthénogénèse est plus prolifique que le sexe, on a

$$B_A(x') > B_S(x'). \quad (4.1.6)$$

Le taux de mort est $T > 0$ (ici $T = 365$ jours) périodique

$$t \mapsto d(t), \in L^\infty(\mathbb{R}) \quad T\text{-périodique}, \quad (4.1.7)$$

$$x \mapsto B_A(x), \quad (\text{resp } B_S(x)) \in L^\infty(\mathbb{R}) \quad \text{et s'annule pour } x \text{ assez grand}, \quad (4.1.8)$$

Il est assez naturel que la meilleure façon de se reproduire prenne en compte les avantages / inconvénients des deux formes de reproductions. Elle doit être composée de switches de la reproduction sexuée à la reproduction asexuée à une certaine période de l'année et vice versa, donc à une optimisation de type Bang-Bang. Le prouver dans le cas où $p_{S \rightarrow A}, p_{A \rightarrow A} \in [0, 1]^{\mathbb{R}_+}$ est bien plus complexe que dans le cas (4.1.2) pour lequel le taux de croissance est calculable explicitement.

Dans la partie 4.1.1, on donne les premier résultat sur la dynamique de (n_A, n_S) solution de (4.1.4)-(4.1.5) puis dans la partie 4.1.2, on étudie l'optimisation du taux de croissance Malthusien en fonction des probabilités de transition.

3. Hight Lapalissade level

4.1.1 Comportement en Temps Long

Le premier résultat donne le comportement en temps long des solutions de (4.1.4)-(4.1.5), qui se démontre en utilisant les outils d'entropie introduit dans [152, 30, 31] (voir la partie 2.1).

Proposition 4.1.1 *Sous les hypothèses (4.1.7)-(4.1.8) et pour tout $n_A(0, \cdot), n_S(0, \cdot) \in L^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, il existe une unique solution $(n_A, n_S) \in L^\infty([0, T], (L^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+))^2)$ à (4.1.4)-(4.1.5). De plus, on a $(n_A(t, x), n_S(t, x))$ qui se comporte comme $Cst e^{\lambda t} (N_A(t, x), N_S(t, x))$, (lorsque $\sim_{t \rightarrow \infty}$) avec $Cst \geq 0, \lambda \in \mathbb{R}$ et $(N_A(t, x), N_S(t, x))$ solution T -périodique $L^\infty([0, T], (L^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+))^2)$ du problème aux valeurs propres*

$$\begin{cases} \left(\frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} + \begin{pmatrix} d(t) & 0 \\ 0 & d(t)\chi_{x>x_0} \end{pmatrix} \right) \begin{pmatrix} N_A(t, x) \\ N_S(t, x) \end{pmatrix} + \lambda \begin{pmatrix} N_A(t, x) \\ N_S(t, x) \end{pmatrix} = 0, \\ \begin{pmatrix} N_A(t, 0) \\ N_S(t, 0) \end{pmatrix} = \int_{x' \geq 0} \begin{pmatrix} p_{A \rightarrow A}(t) B_A(x') & p_{S \rightarrow A}(t) B_S(x') \\ p_{A \rightarrow S}(t) B_A(x') & p_{S \rightarrow S}(t) B_S(x') \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_A(t, x') \\ N_S(t, x') \end{pmatrix} dx'. \end{cases} \quad (4.1.9)$$

Preuve C'est une généralisation du résultat de Floquet [65] sur les EDOs [152, 30, 31]. □

En utilisant le résultat de la partie 4.3 (voir [131]), on trouve

Proposition 4.1.2 *Il existe une solution positive $(\Phi_A(t, x), \Phi_S(t, x)) \in L^\infty([0, T], (L^\infty(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+))^2)$ et T -périodique du problème dual de (4.1.9) :*

$$\mathcal{L}^* \begin{pmatrix} \Phi_A(t, x) \\ \Phi_S(t, x) \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \Phi_A(t, x) \\ \Phi_S(t, x) \end{pmatrix}, \quad (4.1.10)$$

vérifiant pour tout $t > 0$

$$\int \begin{pmatrix} \Phi_A(t, x) \\ \Phi_S(t, x) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_A(t, x) \\ N_S(t, x) \end{pmatrix} dx = 1, \quad (4.1.11)$$

avec \mathcal{L}^* le dual de l'opérateur \mathcal{L} . De plus, si $p_{A \rightarrow A}(t) = \sum_j p_j^A \chi_{I_j}(t)$, $p_{S \rightarrow S}(t) = \sum_j p_j^S \chi_{I_j}(t)$, avec $(I_j)_j$ partition de $[0, T]$ et $(p_j)_j$ suite de nombres appartenant à $[0, 1]$. Alors, on a

$$\frac{\partial}{\partial p_j^A} \lambda = \iint_{\mathbb{R}_+ \times [0, T]} (\Phi_A(t, 0) - \Phi_S(t, 0)) B_A(x) N_A(t, x) \chi_{I_j}(t) dx dt / T, \quad (4.1.12)$$

et

$$\frac{\partial}{\partial p_j^S} \lambda = - \iint_{\mathbb{R}_+ \times [0, T]} (\Phi_A(t, 0) - \Phi_S(t, 0)) B_S(x) N_S(t, x) \chi_{I_j}(t) dx dt / T. \quad (4.1.13)$$

4.1.2 Optimisation et Analyse de Survie

On cherche

$$\lambda_{max} := \sup_{p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S} \in [0, 1]^{\mathbb{R}_+}} \lambda(p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S}), \quad (4.1.14)$$

et plus généralement à évaluer $(p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S}) \mapsto \lambda(p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S})$. Les questions sont donc :

1. Est ce que switcher, i.e. bang-bang [167], d'asexuel à sexuel donne un meilleur taux de croissance Malthusien ?

$$\lambda_{max} := \sup_{p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S}} \lambda(p_{A \rightarrow A}, p_{S \rightarrow S}) = \lambda(p_{A \rightarrow A}^{switch}, p_{S \rightarrow S}^{switch})?$$

2. Qu'arrive t'il à la population lorsqu'il n'y a plus de switch ?

$$\lambda(1, 1)? \quad \lambda(0, 1)? \quad \lambda(1, 0)?$$

Théorème 4.1.3 [Sex Bang-Bang optimization] *Le maximum de la valeur propre est atteint pour*

$$p_{A \rightarrow A}(t), p_{S \rightarrow S}(t) \in \{0, 1\}, \quad \forall t \in [0, T].$$

Plus précisément, il existe $(a_j)_j$ et $(b_j)_j$ in $[0, T]$ t.q.

$$p_{A \rightarrow A}(t) = \sum_j \chi_{[a_j, b_j]}(t), \quad p_{S \rightarrow S}(t) = 1 - \sum_j \chi_{[a_j, b_j]}(t),$$

avec

$$\Phi^A(a_j, 0) = \Phi^S(a_j, 0), \quad \Phi^A(b_j, 0) = \Phi^S(b_j, 0),$$

où (Φ^A, Φ^S) est solution de (4.1.10)-(4.1.11).

4.1.3 Plus de Sexe...plus, dans le sens plus du tout

En supposant que

$$p_{A \rightarrow A}^\infty = 1, \quad p_{S \rightarrow S}^\infty = 0,$$

est vérifiée, c'est-à-dire seulement parthénogénétique : il n'y a plus de naissance d'individu sexué. Alors, après un certain temps, les individus capables de se reproduire de manière sexué finissent par disparaître. Il ne reste alors que

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} n_A(t, x) + \frac{\partial}{\partial x} n_A(t, x) + d(t) n_A(t, x) = 0, \\ n_A(t, x = 0) = \int_{x' \geq 0} B_A(x') n_A(t, x') dx'. \end{cases} \quad (4.1.15)$$

La dynamique de (4.1.15) est caractérisée par

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} N_A(t, x) + \frac{\partial}{\partial x} N_A(t, x) + d(t) n_A(t, x) = -\lambda_A N_A(t, x), \\ N_A(t, x = 0) = \int_{x' \geq 0} B_A(x') N_A(t, x') dx', \end{cases}$$

et donne la condition sur λ_A :

$$1 = \int_{x \geq 0} B_A(x) e^{\int_0^x (-\lambda_A - \int_0^T d(s) ds / T) dx}.$$

Proposition 4.1.4 *En supposant*

$$\int_{x \geq 0} B_A(x) e^{-x \int_0^T d(s) / T ds} < 1 \quad (\geq 1).$$

alors $\lambda_A < 0$ (resp. $\lambda_A \geq 0$), i.e., la population parthénogénétique disparaît (resp. survie) en temps long.

4.1.4 Que du Sexe

En supposant que

$$p_{A \rightarrow A}^\infty = 0, \quad p_{S \rightarrow S}^\infty = 1,$$

est vérifiée. Alors, après un certain temps la population parthénogénétique disparaît et la population se réduit à

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} n_S(t, x) + \frac{\partial}{\partial x} n_S(t, x) + d(t) \chi_{x > x_0} n_S(t, x) = 0, \\ n_S(t, x = 0) = \int_{x' \geq 0} B_S(t, x') n_S(t, x') dx' \end{cases}$$

Proposition 4.1.5 *Sous la condition*

$$\int_{x' > x_0} B_S(x') e^{-\int_0^T d(s) ds / T x'} dx' \max_t e^{\int_t^{t+x_0} d(w) dw} < 1, \text{ (resp } \int_{x' > x_0} B_S(x') e^{-\int_0^T d(s) ds / T x'} dx' \min_t e^{\int_t^{t+x_0} d(w) dw} > 1),$$

alors $\lambda_S < 0$ (resp. $\lambda_S \geq 0$), i.e., la population sexuée disparaît en temps long (resp. survie).

4.1.5 Et Simulations

Pour les simulations numériques, on considère que le taux de mort $t \mapsto d(t)$ est périodique (annuel) et $d|_{winter} \geq d|_{summer, spring, autumn}$, on considère de plus que le taux de mort pour les oeufs est nul (âge $x \in [0, x_0]$ [102]) et l'on fixe les taux de naissances et de morts comme sur la figure 4.2.

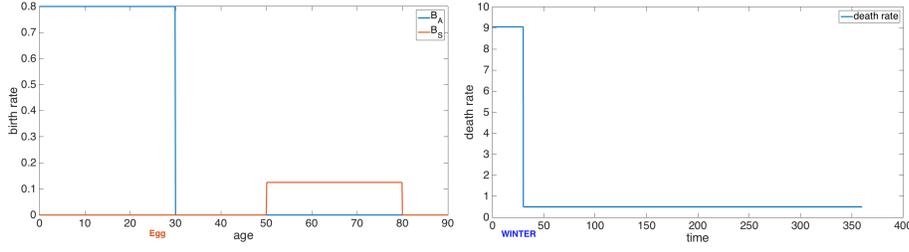


FIGURE 4.2 – Taux. Droite : taux de mort sur une période. Gauche : taux de naissances (asexué en bleu, sexué en rouge). De 0 à 50 jours il n’y a pas de naissance pour la population sexuée (phase oeuf). Le taux de naissance pour la population asexuée est beaucoup plus élevé que celui de la population sexué. Durant l’hiver, le taux de mort est beaucoup plus élevé que durant les autres saisons.

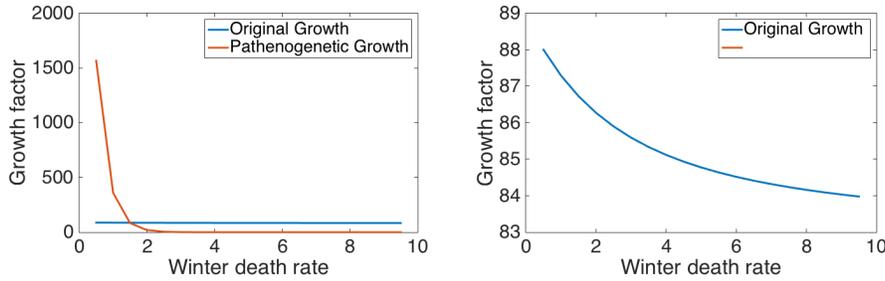


FIGURE 4.3 – Tracé de $e^{T\lambda}$, i.e. la croissance de la population au cours d’une année. On simule (4.1.5) pour (en jours) $T = 365$, $Age_{max} = 90$, $Age_{max\ reproduction} = 30$, $egg_{state} = 50$, $B_A(x) = .8\chi_{a \in [0, Age_{max\ reproduction}]}$, $B_S = .125\chi_{a \in [egg_{state}, egg_{state} + Age_{max\ reproduction}]}$, $d(t) = \text{Winter death rate}\chi_{t < 30} + .5\chi_{30 \leq t < 365}$ et T périodique. On trace la courbe de croissance (bleu à gauche) à droite pour montrer la décroissance (lente).

On observe sur la figure 4.3, le taux de croissance annuel ($e^{\lambda T}$) de deux populations : la première obtenue par la stratégie optimale (voir partie 4.1.2) et la seconde seulement parthénogénétique, en fonction du taux de mort imposé en hiver. On note qu’il existe un seuil à partir duquel la stratégie parthénogénétique devient préférable.

Proposition 4.1.6 *En supposant que*⁴

$$\int_0^\infty B_S(y + x_0)e^{-dy} dy < \int_0^\infty B_A(y)e^{-dy} dy,$$

et $d(t) = d$, alors

$$p_{A \rightarrow A} = 1, \quad p_{S \rightarrow S} = 0,$$

est le meilleur choix pour optimiser le taux de croissance Malthusien.

Et donc oui, une vie sans sexe peut être plus optimal. Dans la partie suivante 4.2 nous allons appliquer la technique d’optimisation utilisée que l’on rappelle dans la partie 4.3 dans un exemple non trivial.

4. vérifié lorsque $B_S(\cdot + x_0) < B_A(\cdot)$

4.2 Est ce que la Taille ça Compte ?[124, 126]

On se place dans le cadre, d'un modèle de division cellulaire classique [13, 14, 154] (EDP croissance et fragmentation), pouvant être décrit, de la manière suivante : un individu de taille y' (mère) donne naissance à un individu de taille y (fille) avec un taux $b(y', y)dy'$. On remarque qu'en l'absence de croissance, cette description correspond exactement à celle d'une fragmentation classique (voir [116, 56]). On restreint l'étude au problème simplifié suivant, dans lequel une cellule de taille y donne naissance avec un taux $B(y)$ à deux cellules de tailles σy et $(1 - \sigma)y$, $\sigma \in]0, 1[$:

$$\begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t}(t, y) + \frac{\partial n}{\partial y}(t, y) + B(y)n(t, y) = \frac{1}{\sigma}B\left(\frac{y}{\sigma}\right)n\left(t, \frac{y}{\sigma}\right) + \frac{1}{1-\sigma}B\left(\frac{y}{1-\sigma}\right)n\left(t, \frac{y}{1-\sigma}\right), \\ n(\cdot, 0) = 0. \end{cases} \quad (4.2.16)$$

On s'attend (voir partie 2.1) à ce que $n(t, y) \sim_{t \rightarrow \infty} \text{Constante } N(y)e^{\lambda t}$. La question :

Une division symétrique est elle plus prolifique qu'une division asymétrique ?

devient alors une question d'optimisation (non triviale) de valeur propre

$$\lambda_{\text{symétrique}} > \lambda_{\text{asymétrique}} ?$$

L'utilisation du résultat de [126] (partie 4.3) a permis de montrer le résultat non trivial suivant.

Théorème 4.2.1 *Sous certaines hypothèses sur B on a n solution de (4.2.16) qui vérifie $n \sim_{t \rightarrow \infty} \text{Constante } N_{\sigma} e^{\lambda_{\sigma} t}$ avec*

<i>Supp B est compact</i>	$\text{Supp } B = [0, b],$ $\frac{\lambda_{\sigma} (\lambda_{\sigma} - B(0))}{B(0)} \leq \frac{B'(y)}{B(y)} \leq 0, \quad \forall y \in [0, b[,$	$\text{Supp } B \subset]b/2, b],$
$B(y) = y^p$	$1 - \varepsilon < p < 1$	$1 < p < 1 + \varepsilon$
ALORS	La division symétrique est la mieux adaptée $\forall \sigma, \lambda_{1/2} \geq \lambda_{\sigma}$	La division symétrique n'est pas la mieux adaptée $\exists \sigma \neq 1/2, \lambda_{1/2} \leq \lambda_{\sigma}$

Idée de la preuve du théorème 4.2.1 On pose

$$\mathcal{L}(f) = -\frac{\partial f}{\partial y}(\cdot) - B(\cdot)f(t, \cdot) + \frac{1}{\sigma}B\left(\frac{\cdot}{\sigma}\right)f\left(\frac{\cdot}{\sigma}\right) + \frac{1}{1-\sigma}B\left(\frac{\cdot}{1-\sigma}\right)f\left(\frac{\cdot}{1-\sigma}\right), \quad f \in W^{1,1},$$

et $\mathcal{L}^*(f) = \frac{\partial f}{\partial y}(\cdot) - B(\cdot)f(t, \cdot) + B(\cdot)(f(\cdot\sigma) + f(\cdot(1-\sigma)))$, $f \in W^{1,1}$.

Proposition 4.2.2 *La fonction qui a σ associe λ_{σ} est dérivable. De plus, sa fonction dérivée vérifie l'équation*

$$\frac{\partial}{\partial \sigma} \lambda_{\sigma} = \int_0^{\infty} B(y) \left[\frac{\partial}{\partial y} \phi_{\sigma}(\sigma y) - \frac{\partial}{\partial y} \phi_{\sigma}((1-\sigma)y) \right] N_{\sigma} dy, \quad (4.2.17)$$

avec $\mathcal{L}(N_{\sigma}) = \lambda_{\sigma} N_{\sigma}$ et $\mathcal{L}^*(\phi_{\sigma}) = \lambda_{\sigma} \phi_{\sigma}$. De plus, si $\left[\frac{\partial}{\partial y} \phi_{\sigma_0}(y\sigma_0) - \frac{\partial}{\partial y} \phi_{\sigma_0}(y(1-\sigma_0)) \right] = 0$ alors

$$\left(\frac{\partial^2}{\partial \sigma^2} \lambda_{\sigma} \right)_{\sigma_0} = \int_0^{\infty} B(y) y^2 \left[\frac{\partial^2}{\partial y^2} \phi_{\sigma_0}(y\sigma) + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \phi_{\sigma_0}(y(1-\sigma)) \right] N_{\sigma_0}(y) dy.$$

Ainsi, des informations sur ϕ_{σ} (convexité) donnent des informations sur λ_{σ} et on peut montrer que la division symétrique n'est pas nécessairement la division la mieux adaptée. Cela dépend des taux de naissance B et de croissance V . Une stratégie de survie consisterait à avoir un large spectre de σ disponible (de manière de se diviser) pour pouvoir s'adapter à des changements de conditions extérieures, c'est-à-dire à des changements sur B et V . Et donc oui la taille ça compte.

4.3 Quelques Résultats sur l'Optimisation de Valeur Propre [126]

Dans cette partie, on va présenter les résultats d'optimisation qui ont été développés durant ma thèse et publiés dans [126] car, d'une part, ils sont simples d'utilisation et centraux dans les preuves des théorèmes précédemment mentionnés (parties 4.1 2019 et 4.2 2006) et d'autre part, ce sont des résultats assez élégants d'un point de vue mathématique et finalement bien que cités dans certains travaux (par exemple [25, 146, 23]) ils n'ont pas été utilisés en tant que tel.

Formellement, soit une famille d'opérateurs linéaires bornés (et leurs duaux) dépendant d'un paramètre $p \in I \subset]-\infty, \infty[$ (I intervalle de $]-\infty, \infty[$)

$$\mathcal{L}_p : \mathcal{B} \mapsto \mathcal{C}, \quad \mathcal{L}_p^* : \mathcal{C}^* \mapsto \mathcal{B}^*, \quad (4.3.18)$$

avec \mathcal{B} et \mathcal{C} espaces de Banach (en dualité $\langle \cdot, \cdot \rangle$ avec \mathcal{B}^* et \mathcal{C}^*) t.q.

$$\forall p \in I \quad \exists (N_p, \lambda(p), \phi_p) \in \mathcal{B}_+ \times]-\infty, \infty[\times \mathcal{C}_+^* : \mathcal{L}_p(N_p) = \lambda(p)N_p, \mathcal{L}_p^*(\phi_p) = \lambda(p)\phi_p, \quad (4.3.19)$$

où \mathcal{B}_+ (resp. \mathcal{C}_+^*) est le cône positif de \mathcal{B} (resp. \mathcal{C}^*) et

$$\forall p \in I \quad \langle \phi_p, N_p \rangle = 1. \quad (4.3.20)$$

On aimerait connaître la variation de $\lambda(p)$, solution de (4.3.18)-(4.3.20), par rapport à p . On donne deux résultats, l'un min-max et l'autre de différentiation.

Méthode max-min : On a

Lemme 4.3.1 *En supposant, l'existence de $(N_p, \lambda(p), \phi_p)$ solution de (4.3.18)-(4.3.20) alors on a pour tout $p \in I$,*

$$\lambda(p) = \max_{f \in \Lambda} \min_{g \in \Lambda^*} \frac{\langle g, \mathcal{L}_p f \rangle}{\langle g, f \rangle}, \quad (4.3.21)$$

où $N_p \in \Lambda \subset \mathcal{B}_+$ et $\phi_p \in \Lambda^* \subset \mathcal{C}_+^*$. De plus, si \mathcal{L}_p est monotone par rapport à $p \in J \subset I$ (J également un intervalle) alors $\lambda(p)$ l'est également,

$$\forall p \leq q \in J, \quad \forall (f, g) \in \Lambda \times \Lambda^* \quad \langle g, \mathcal{L}_p(f) \rangle \leq \langle g, \mathcal{L}_q(f) \rangle \implies \forall p \leq q \in J \subset I, \quad \lambda(p) \leq \lambda(q). \quad (4.3.22)$$

Finallement, si \mathcal{L}_p est continue par rapport à p ,

$$\forall (f, g) \in \Lambda \times \Lambda^* \quad \lim_{p \rightarrow q} |\langle g, \mathcal{L}_p(f) - \mathcal{L}_q(f) \rangle| = 0, \quad (4.3.23)$$

alors $\lambda(p)$ est continue par rapport à p .

Méthode par différentiation : On a

Lemme 4.3.2 *En supposant, l'existence de $(N_p, \lambda(p), \phi_p)$ solution de (4.3.18)-(4.3.20) et*

$$\forall q \in \mathring{J}, \quad \lim_{p \rightarrow q \in \mathring{J}} N_p = N_q, \text{ fortement dans } \mathcal{B}, \quad (4.3.24)$$

$$\forall q \in \mathring{J} \quad \exists \partial_p \mathcal{L}_p^*|_{p=q} \in \mathcal{L}(\mathcal{C}^*, \mathcal{B}^*) : \forall f \in \Lambda, \quad \lim_{p \rightarrow q \in \mathring{J}} \left\langle \frac{\mathcal{L}_p^* - \mathcal{L}_q^*}{p - q} \phi_q, f \right\rangle = \langle \partial_p \mathcal{L}_q^*|_{p=q} \phi_q, f \rangle, \quad (4.3.25)$$

alors $p \mapsto \lambda(p)$ est différentiable et on a, pour tout $q \in \mathring{J} \subset I$,

$$\left(\frac{d}{dp} \lambda \right)(q) = \langle \partial_p \mathcal{L}_q^*|_{p=q} \phi_q, N_q \rangle. \quad (4.3.26)$$

Chapitre 5

Du Sexe Sans Vie : Est-ce Optimal ?

Fondamentalement, les organismes vivants naissent, consomment des ressources (organismes), donnent naissance et finissent par devenir des ressources, dans un environnement concurrentiel. La survie d'une espèce dépend donc de sa capacité à produire des nouveau-nés bien adaptés et, évidemment, du niveau des ressources disponibles. La relation entre les consommateurs et leurs ressources est une étude fondamentale en écologie et en démographie. Il existe de nombreux modèles théoriques, qui traitent de différents cas de relations entre les consommateurs et leurs ressources [70, 72, 114, 177, 178, 181, 168], dans lesquels le consommateur est un prédateur et la ressource une proie. L'approche de modélisation mathématique est basée sur les équations de Lotka-Volterra [181] de dynamique couplée prédateur-proie (ou consommateur-ressource). De plus, dans certains travaux (par exemple [110] p277, [90, 50]), les auteurs ont introduit l'optimisation d'une fonctionnelle de gain, pour optimiser le nombre de proies et de prédateurs à, ou pendant, un temps donné. Cette approche conduit à ajouter une équation adjointe au système d'équations de Lotka-Volterra (équation de Bellman [12]).

Puisqu'il existe une étroite corrélation entre la croissance démographique économique et humaine [144], l'application aux populations humaines se pose en démographie et en économie. Dans ce contexte, les équations de Lotka-Volterra décrivent donc la démographie des populations humaines [9]. Le même type d'équations est proposé pour modéliser une population humaine et une ressource est donnée en [3, 4, 9, 188, 161, 174] (proche du modèle Lotka-Volterra). Il y a eu de nombreux travaux de modélisations des civilisations humaines en utilisant ce formalisme. Dans [16], Brander et Taylor étudient l'effondrement civilisationnel de l'île de Pâques. Robert Axtel, dans [7], utilise ces modèles pour étudier l'effondrement de la civilisation Kayenta Anasazi. Dans [161], les auteurs proposent un modèle pour étudier la dynamique des interactions Homme/Environnement dans la disparition des mayas. Tous ces modèles considèrent que la population souffre d'un manque de ressources sans contrôle des naissances (ou avec un contrôle des naissances fixe qui n'anticipe pas le manque de ressources). Dans [155], l'utilisation des ressources est modélisée par le ratio alimentaire qui est fonction de la taille de la population et pourrait être considéré comme un état stable de l'équation des ressources d'un modèle population/ressources. Dans ces modèles, les individus adaptent leur taux de fécondité au niveau de ressources actuel qui est implicitement modélisé par le choix du taux de natalité/fécondité et ses variations par rapport au niveau de ressources. Cependant, ils n'anticipent pas leur comportement face aux variations futures de la quantité de ressources. Au delà de la question de la croissance démographique et de son impact sur l'environnement, se pose la question du contrôle des naissances et de l'anticipation de la fécondité dans le débat écologique [145]. Plus précisément, la croissance démographique est considérée comme le principal dommage environnemental : quelque deux milliards de personnes n'ont pas la sécurité alimentaire et n'ont pas un accès à l'eau, et les terres agricoles sont soumises à une pression croissante. Ces chiffres alarment de nombreuses personnes, qui supposent que la croissance démographique signifiera famine, retard économique, plus de pollution et un épuisement plus rapide des ressources naturelles mondiales [37]. Par conséquent, l'enfant peut être considéré comme un coût pour l'environnement (coût environnemental¹) et des difficultés de vie attendues de l'enfant à l'avenir (en raison de problèmes environnementaux) pourrait être une raison pour les parents de ne pas avoir d'enfants (coût personnel). Ces deux coûts diminuent avec le niveau de ressources et la valeur $V(t)$ d'avoir un enfant dépend des prédictions (voir

1. dégradation de l'environnement, diminution de la pêche, diminution des forêts, diminution de la biodiversité

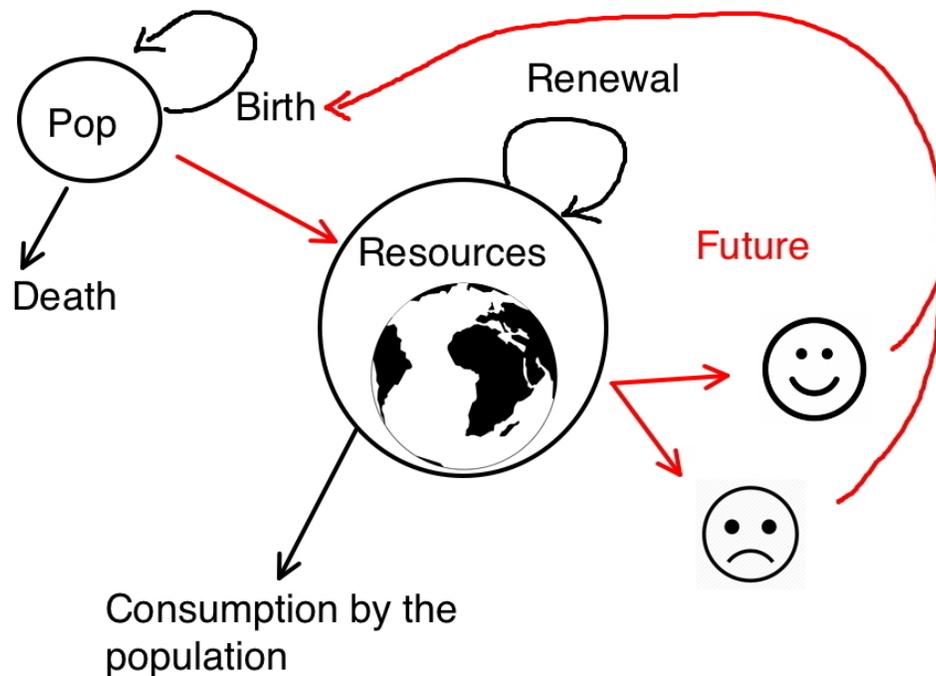


FIGURE 5.1 – Couplage Population/Ressource dans une dynamique d’anticipation. La population change en raison des décès et des naissances. Les ressources évoluent en raison de leur propre dynamique et de leur consommation par les personnes. Si la population anticipe un problème de ressource dans le futur, d’un point de vue néo-malthusien, cela ne fait pas naître et à l’inverse, si les ressources sont suffisamment importantes, cela fait naître.

figure 5.1) sur les états futurs des ressources qui est donnée par la programmation dynamique via les équations de Bellman [12, 50] (et, par exemple, dans [63, 64] dans les modèles épidémiologiques).

Dans cette partie, nous développons une classe de modèles pour prendre en compte la valeur d’avoir un enfant à travers l’évaluation du niveau de ressources, en utilisant des systèmes différentiels backward/forward ordinaires proches de ceux développés dans [63, 64, 90, 50]. Ces modèles sont développés dans la section 5.1. Dans la section 5.2, nous comparons le comportement d’une population qui adapte sa natalité au niveau actuel des ressources et de la même population qui anticipe la variation des ressources (ici ratio alimentaire).²

5.1 Modélisation de l’Anticipation et de l’Adaptation dans la Dynamique d’une Population [132, 63, 64]

Dans les équations de Lotka-Volterra [181], le niveau de ressources (représenté par $Re(t)$ au temps t) et le niveau de consommateurs (représenté par $Pop(t)$ au temps t) satisfont aux équations différentielles ordinaires suivantes, pour $t \geq 0$,

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = G(Re(t), Pop(t))Pop(t) \\ \frac{d}{dt}Re(t) = \rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t)) \end{cases} , \quad (5.1.1)$$

$$Pop(0) = Pop_0 \geq 0, \quad Re(0) = R_0 \geq 0$$

où ρ est le gain fonctionnel en l’absence de consommateur, H la fonction régissant la consommation de ressources et G la fonction de croissance (naissance moins décès) de la population de consommateurs en fonction des ressources

2. Nous donnons en annexe 5.4, les preuves mathématiques d’existence, d’unicité et les outils numériques utilisés pour calculer les solutions.

[72, 9]. Le taux de croissance G pourrait être décomposé en un taux de natalité B et un taux de mortalité D (voir [168]) et nous nous concentrons sur (5.1.1) de la forme

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = (B(Re(t)) - D(Re(t)))Pop(t) \\ \frac{d}{dt}Re(t) = \rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t)) \end{cases}, \quad (5.1.2)$$

avec la donnée initiale $Pop(0) = Pop_0 \geq 0$, $Re(0) = R_0 \geq 0$. Dans [155], les auteurs utilisent une équation d'évolution en temps discret pour l'équation du niveau de population et un niveau de ressource (rapport alimentaire) qui s'exprime directement en fonction du niveau de population. Cela pourrait être compris comme si les ressources dans (5.1.1) étaient dans un état stable, c'est-à-dire,

$$\frac{d}{dt}Re(t) = 0, \quad \rho(Re(t)) = H(Re(t), Pop(t)),$$

avec ρ et H définissent, non seulement, comme $\rho(Re) = Re(D - Re)$ et $H(Re, Pop) = D(1 - \frac{(1-e^{-CPop})}{CPop})Re$ où C et D sont deux constantes, c'est-à-dire $Re = D\frac{(1-e^{-CPop})}{CPop}$ (voir [155] pour l'équation du rapport alimentaire). Ce comportement peut être approximé dans (5.1.1) en prenant

$$\frac{d}{dt}Re(t) = \frac{1}{\varepsilon}[\rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t))],$$

avec $\varepsilon \ll 1$ (correspondant à une différence d'échelle temporelle : variation lente pour la population et variation rapide pour les ressources (agriculture)) et correspond au système suivant d'équations d'évolution temporelle couplée population/ressource

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = (B(Re(t)) - D(Re(t)))Pop(t) \\ 0 = \rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t)) \end{cases}. \quad (5.1.3)$$

Dans la section 5.1.1, nous complétons le modèle de co-évolution de la population et des ressources avec des équations décrivant le processus de décision des individus d'avoir des enfants.

5.1.1 Construction de Modèles d'Anticipation

Au temps t , la taille de la population $Pop(t)$ et le niveau de ressources $Re(t)$ sont pilotés par une équation d'évolution temporelle telle que (5.1.2) (resp. (5.1.3)).

Maintenant, nous considérons que la décision d'accoucher est supposée être basée sur une analyse coût-bénéfice rationnelle et clairvoyante de ce que sera l'avenir. Si les parents prévoient que, dans un proche avenir, il y aura la guerre ou la famine (due à la surpopulation), ils décideront de ne pas avoir d'enfant au temps présent (pour leur propre sécurité et pour l'environnement). En revanche, si les parents prévoient que l'avenir sera sûr, ils peuvent choisir d'avoir un enfant (voir figure 5.1). Soit γ une probabilité/souhait d'avoir un enfant, alors (5.1.2), devient

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = (\alpha\gamma(t) - D(Re(t)))Pop(t) \\ \frac{d}{dt}Re(t) = \rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t)) \end{cases}, \quad (5.1.4)$$

où α est le taux de natalité maximal. On remarque que (5.1.3), respectivement, devient

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = (\alpha\gamma(t) - D(Re(t)))Pop(t) \\ 0 = \rho(Re(t)) - H(Re(t), Pop(t)) \end{cases}. \quad (5.1.5)$$

Si on suit [90, 50], dans un certain sens, en choisissant cette probabilité d'avoir un enfant, les parents veulent maximiser une fonctionnelle de gain de type Bolza (du temps courant 0 au temps T où T est assez grand)

$$\int_0^T [u(Re(s))Pop(s) - C\alpha\gamma(s)Pop(s)]e^{-\beta s} ds, \quad (5.1.6)$$

où u est une fonction d'utilité dépendant du niveau de ressource Re , C est un coût constant pour avoir un enfant (lié au temps (ou à l'argent) que les parents doivent consacrer à élever un enfant : une des raisons pour lesquelles certains adultes ne veulent pas d'enfants [73])³ et β est un facteur d'actualisation (hypothèse simplificatrice modélisant le processus d'oubli). Cette approche a été utilisée dans [110] p277 pour optimiser le nombre de prédateurs et de proies à un instant donné en choisissant le meilleur taux de chasse fonction des prédateurs. Le gain (ou fonction de coût) est similaire à ceux proposés dans [90, 50] pour le problème d'optimisation de la pêche et dans [63, 64] pour l'analyse rationnelle prévoyante des coûts-avantages de la vaccination dans le cas de l'épidémiologie. De plus dans [50], les auteurs montrent comment obtenir l'équation adjointe (équation de Bellman [12]) pour résoudre le problème de contrôle optimal avec une fonction de gain proche de (5.1.8). Plus précisément, fonction de gain optimisé

$$\tilde{V}(t, Pop) = \max_{\gamma} \int_t^T [u(Re(s)) - C\alpha\gamma(s)]Pop(s)e^{-\beta(s-t)} ds,$$

où $0 \leq \gamma(t) \leq 1$ pour tout t , satisfait l'équation backward ([50, 12])

$$-\frac{\partial}{\partial t}\tilde{V}(t, Pop) = -\beta\tilde{V} + \left[\alpha \max\left(\frac{\partial}{\partial Pop}\tilde{V} - C, 0\right) + u(Re(t)) \right] Pop(t) - D(Re(t))Pop(t) \frac{\partial}{\partial Pop}\tilde{V},$$

et

$$\gamma(t) = Heaviside\left(\frac{\partial \tilde{V}}{\partial Pop} - C\right) = \begin{cases} 1, & \text{si } \frac{\partial \tilde{V}}{\partial Pop} - C > 0 \\ 0, & \text{si } \frac{\partial \tilde{V}}{\partial Pop} - C < 0 \end{cases}.$$

Par conséquent, en fixant,

$$\tilde{V}(t, Pop) = V(t)Pop,$$

on a V qui satisfait

$$-\frac{d}{dt}V = u(Re(t)) + \alpha\gamma(t)(V - C) - (\beta + D(Re(t)))V. \quad (5.1.7)$$

Ainsi, la valeur $V(t)$ (au temps t) que l'individu s'attend à avoir un enfant, dépend de la variation du niveau de ressources et du coût immédiat pour élever un enfant. Notez que la valeur d'avoir un enfant dépend des prédictions sur les états futurs des ressources. Afin de faciliter les méthodes numériques et tout en étant une hypothèse réaliste, nous utilisons le concept de best smooth response [71] qui utilise des fonctions logistiques, c'est-à-dire

$$z \mapsto \frac{1}{(1 + e^{-T_e z})},$$

qui sont des approximations lisses de la fonction échelon de Heaviside (avec T_e qui paramètre la pente de la fonction à l'origine). De plus nous avons choisi la forme suivante pour la fonction d'utilité (exponentielle)

$$u : z \mapsto 1 - e^{-a_u z + c_u},$$

où a_u et c_u sont des réels. Les équations décrivant le processus de prise de décision par les individus sont données dans l'Equation 5.1.7 et peuvent être comprises à l'aide des arbres de décision [190, 80] qui est une liste de scénarios dans lesquels un individu est confronté à ses probabilités, et les coûts individuels et sociétaux.

$$\int_0^T [u(Re(s))Pop(s) - C\alpha\gamma(s)Pop(s)]e^{-\beta s} ds, \quad (5.1.8)$$

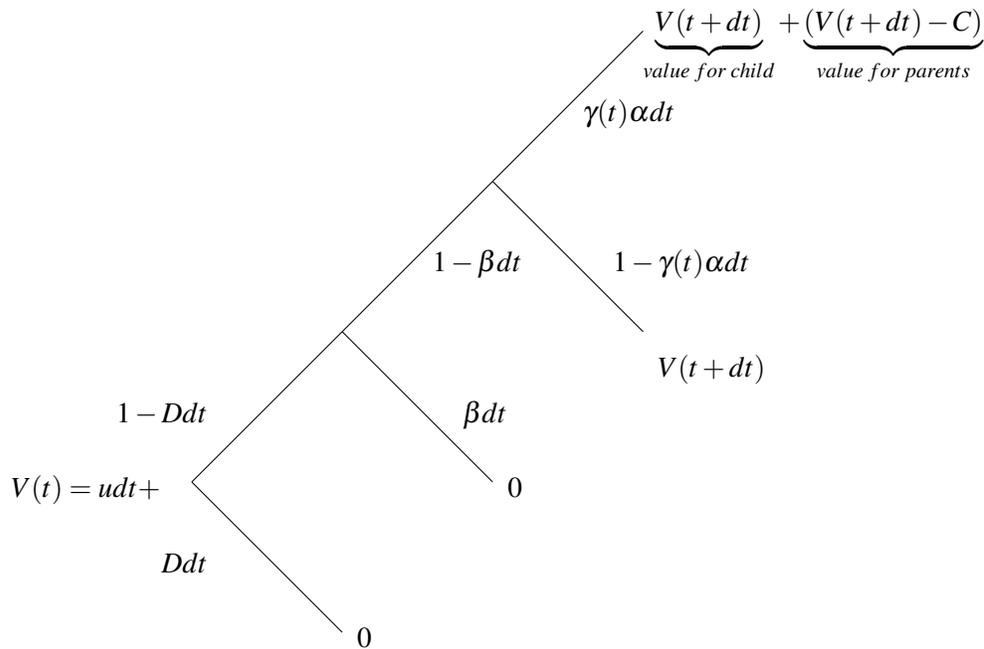


FIGURE 5.2 – Arbre de probabilité pour les individus pour l'équation 5.1.7. Pendant un pas de temps dt au temps t , on évalue $V(t)$ comme $u(Re(t))dt$ (l'utilité des ressources pendant le temps dt) plus une valeur, dépendant de les événements qui arrivent aux individus et la valeur au temps $t + dt$:

- lorsque la mort survient (avec probabilité Ddt) la valeur est zéro
- lors de l'oubli (avec probabilité βdt) la valeur est zéro
- si les parents n'ont pas d'enfant (avec probabilité $1 - \gamma\alpha dt$) la valeur est $V(t + dt)$
- si les parents veulent un enfant et en ont un (avec probabilité $\gamma\alpha dt$) la valeur est $V(t + dt) + (V(t + dt) - C)$ (valeur à l'enfant et valeur aux parents moins le coût de l'éducation de l'enfant).

Par conséquent, pour évaluer la valeur au temps t , nous calculons la moyenne de la valeur, qui dépend de la valeur au temps $t + dt$: $V(t) = u(Re(t+dt))dt + \alpha\gamma(t)(V(t+dt) - C)dt + (1 - (D + \beta)dt)V(t + dt) + O(dt^2)$, donc en divisant par dt et en passant à la limite en dt à zéro on trouve (5.1.7) .

Ainsi, la valeur $V(t)$ (au temps t) que l'individu s'attend à obtenir en ayant un enfant, dépend de la variation du niveau de ressources et du coût immédiat pour élever un enfant. On peut noter que la valeur d'avoir un enfant dépend des prédictions sur les états futurs des ressources.

Nous modifions l'équation de valeur en ajoutant un paramètre d'altruisme χ qui modélise une évaluation biaisée de la valeur pour l'enfant lorsque la décision d'avoir un enfant est prise⁴ (voir la figure 5.2 pour le changement d'arbre de probabilité et la figure 5.6 pour voir la variation du taux de natalité due à ce paramètre : lorsque les ressources sont faibles (resp. élevées) le taux de natalité peut être supérieur ou inférieur (resp. inférieur ou supérieur) d'une population à une autre) et la valeur quand finalement, la fonction valeur $V(t)$, pour l'individu, de 'avoir un enfant' au temps t suit la équation backward

$$-\frac{d}{dt}V(t) = u(Re(t)) + \alpha\gamma(t)(\chi V(t) - C) - (D(Re(t)) + \beta)V(t), \quad V(T) = V_T, \quad (5.1.9)$$

3. Donc $u(Re(s)) - C\alpha\gamma(s)$ est la fonction de gain de l'individu

4. Nous choisissons une évaluation linéaire : $V_{enfant} = \chi V$.

où χ est un paramètre d'altruisme (on ajoute χV à la valeur V lorsqu'on a l'enfant), C le coût d'avoir un enfant, β le facteur d'actualisation, u une fonction d'utilité pour les ressources disponibles Re et

$$\gamma(t) = \frac{1}{(1 + e^{-T_e(\chi V(t) - C)})}, \quad (5.1.10)$$

avec $T_e \in]0, \infty[$ la pente de la sigmoïde et $\alpha \in]0, \infty[$ le nombre maximal de natalité. Par conséquent, nous pouvons calculer les coûts individuels et sociétaux d'un seul cas d'"avoir un enfant" comme la valeur actuelle nette sur la durée de vie du coût attendu de tous les scénarios (voir figure 5.3).

Le modèle complet d'anticipation pour (5.1.4) (resp. (5.1.5)) est alors donné par le système d'équations couplées

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop(t) = (\alpha\gamma(t) - D(Re(t)))Pop(t) \\ \frac{d}{dt} Re(t) = \rho(Re(t)) - H(Pop(t), Re(t)) \\ -\frac{d}{dt} V(t) = u(Re(t)) + \alpha\gamma(t)(\chi V(t) - C) - (D(Re(t)) + \beta)V(t) \end{cases}, \quad (5.1.11)$$

(resp. $0 = \rho(Re(t)) - H(Pop(t), Re(t))$ pour l'équation des ressources dans le modèle d'adaptation de (5.1.5)) avec la donnée initiale $Pop(0) = Pop_0$, $Re(0) = Re_0 \geq 0$ et la donnée finale $V(T) = V_T$ (les résultats mathématiques sont en Annexe 5.4).

Pour modéliser le changement dans le cas où les individus adoptent un comportement adaptatif, c'est-à-dire n'anticipent pas la variation du niveau de ressources au niveau agrégé, même s'ils évaluent les ressources pour leur propre survie, nous posons l'équation de valeur à son équilibre ($\frac{d}{dt} V(t) = 0$) :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop_{ad}(t) = (\alpha\gamma_{ad}(t) - D(Re_{ad}(t)))Pop_{ad}(t) \\ \frac{d}{dt} Re_{ad}(t) = \rho(Re_{ad}(t)) - H(Pop_{ad}(t), Re_{ad}(t)) \\ 0 = u(Re_{ad}(t)) + \alpha\gamma_{ad}(t)(\chi V_{ad}(t) - C) - (D(Re_{ad}(t)) + \beta)V_{ad}(t) \end{cases}, \quad (5.1.12)$$

avec $0 = \rho(Re_{ad}(t)) - H(Pop_{ad}(t), Re_{ad}(t))$ pour l'équation des ressources au comportement adaptatif de (5.1.5))

$$\gamma_{ad}(t) = \frac{1}{(1 + e^{-T_e(\chi V_{ad}(t) - C)})}, \quad (5.1.13)$$

et les données initiales $Pop(0) = Pop_0$, $Re(0) = Re_0 \geq 0$ (ici la dynamique n'est que le temps en avant).

5.1.2 Discussion et Estimation des Paramètres

Dans cette section, nous discutons du modèle et de ses paramètres. L'arbre de probabilité donné dans la figure 5.3 montre que le premier événement temporel d'"avoir" un enfant dépend de γ . Nous donnons sa loi dans la section 5.1.2.1 et nous donnons quelques exemples lorsque γ est fixe. Ensuite nous montrons, dans les Sections 5.1.2.2-5.1.2.3, nous expliquons comment comprendre et estimer les paramètres. Dans la section 5.1.2.4, nous discutons du modèle et de ses limites.

5.1.2.1 Le Choix et sa Loi Associée

Le choix personnel d'avoir un enfant, pendant $[t, t + dt]$, est modélisé par $\gamma(t)\alpha dt$ qui représente la probabilité de choisir d'avoir un enfant (pendant $[t, t + dt]$). Ainsi, la première occurrence de l'événement 'avoir un enfant' suit un processus de Cox ([20] p763) X d'intensité $\int_0^t \alpha\gamma(s)ds$, et sa densité est donnée par

$$f_X(t) = \begin{cases} 0, & t \leq 0 \\ \alpha\gamma(t)e^{-\int_0^t \alpha\gamma(s)ds}, & t > 0 \end{cases},$$

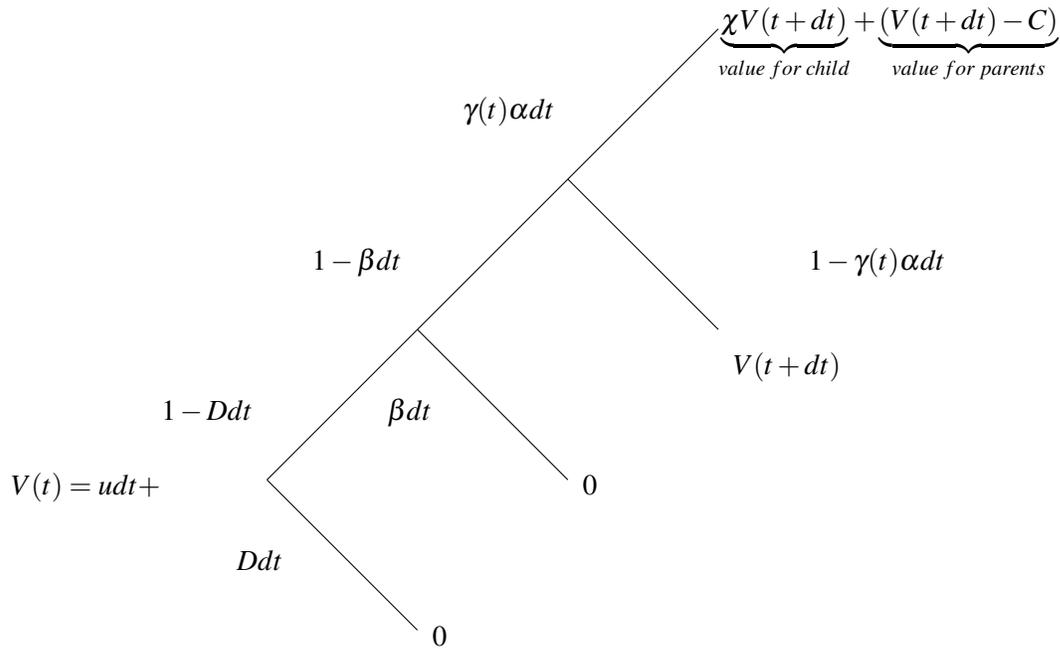


FIGURE 5.3 – Arbre de probabilité pour les individus équation 5.1.9. Pendant un pas de temps dt au temps t , on évalue $V(t)$ comme $u(Re(t))dt$ (l'utilité des ressources pendant le temps dt) plus une valeur, dépendant de les événements qui arrivent aux individus et la valeur au temps $t + dt$:

- lorsque la mort survient (avec probabilité Ddt) la valeur est zéro
- lors de l'oubli (avec probabilité βdt) la valeur est zéro
- si les parents n'ont pas d'enfant (avec probabilité $1 - \gamma\alpha dt$) la valeur est $V(t + dt)$
- si les parents veulent un enfant et en ont un (avec probabilité $\gamma\alpha dt$) la valeur est $\chi V(t + dt) + (V(t + dt) - C)$ (valeur biaisée par l'enfant et la valeur pour les parents moins le coût pour élever l'enfant).

Par conséquent, pour évaluer la valeur au temps t , nous calculons la moyenne de la valeur, qui dépend de la valeur au temps $t + dt$: $V(t) = u(Re(t + dt))dt + \alpha\gamma(t)(\chi V(t + dt) - C)dt + (1 - (D + \beta)dt)V(t + dt) + O(dt^2)$, donc en divisant par dt et en passant à la limite en dt à zéro on trouve (5.1.9).

c'est-à-dire que lorsque γ est constant dans le temps, rien de plus qu'une loi exponentielle. Afin de le comprendre en terme démographique [78], nous donnons deux exemples, lorsque γ est constant dans le temps et lorsque γ est une fonction en escalier de Heaviside.

1. Le cas $\gamma = 0$ signifie *arrêter ou ne jamais avoir d'enfant* et le cas $\gamma(t) = \gamma_0 > 0$, pour tout t , signifie que le temps entre deux événements 'avoir un enfant' est, en moyenne, $1/(\gamma_0\alpha)$ et ainsi la diminution de γ_0 implique *spacing* (espacement en temps) deux événements 'avoir un enfant'.
2. Lorsque γ est une fonction d'étape de Heaviside

$$\gamma(t) = \begin{cases} 0, & t \leq \tau \\ \gamma_0, & t > \tau \end{cases},$$

alors la première fois que l'événement 'avoir un enfant' se produit suit une loi exponentielle de paramètre γ_0 traduit, c'est-à-dire *reporté*, de temps τ .

5.1.2.2 Facteur d'Oubli et son Estimation

Premièrement, nous étudions la dynamique de V dans le cas de ressources constantes (ce qui est valable dans une analyse en temps court), c'est-à-dire

$$\bar{u}, \quad D = \bar{D} \geq 0,$$

et donc V satisfait

$$-\frac{d}{dt}V(t) = \bar{u} + \alpha\gamma(t)(\chi V(t) - C) - (\bar{D} + \beta)V(t).$$

Sous l'hypothèse $\beta \gg \alpha\chi$ et \bar{D} , on a que V et donc, la probabilité d'avoir un enfant, γ converge vers un équilibre en temps long V_{eq} et γ_{eq} avec

$$\gamma_{eq} \sim \frac{1}{1 + e^{-T_e(\frac{\chi\bar{u}}{\beta} - C)}},$$

et donc χ, β, C et T_e sont liés à la probabilité d'avoir un enfant dans un temps long γ_{eq}

$$\left(\frac{\chi\bar{u}}{\beta} - C\right) \sim \frac{\log\left(\frac{\gamma_{eq}}{1-\gamma_{eq}}\right)}{T_e}. \quad (5.1.14)$$

La valeur après avoir eu un enfant pourrait être évalué par la probabilité de vouloir un enfant immédiatement après avoir eu un enfant (figure 1 [78]) : γ_0 . La dynamique de γ lorsque $\gamma(t=0) = \gamma_0$ est donnée par

$$\gamma(t) \sim \frac{\gamma_0 \left(\frac{\gamma_{eq}(1-\gamma_0)}{(1-\gamma_{eq})\gamma_0}\right)^{1-e^{-\beta t}}}{1 - \gamma_0 + \gamma_0 \left(\frac{\gamma_{eq}(1-\gamma_0)}{(1-\gamma_{eq})\gamma_0}\right)^{1-e^{-\beta t}}},$$

et donc, au temps $t_{1/2}$ tel que

$$\log\left(\frac{\gamma}{1-\gamma}\right)(t_{1/2}) = \left[\log\left(\frac{\gamma_0}{1-\gamma_0}\right) + \log\left(\frac{\gamma_{eq}}{1-\gamma_{eq}}\right)\right]/2,$$

nous avons $e^{-\beta t_{1/2}} = 1/2$, c'est-à-dire $\beta \sim \frac{\log(2)}{t_{1/2}}$. Le facteur d'actualisation β peut être rapporté au temps nécessaire pour atteindre la moitié de l'équilibre (de $\log\left(\frac{\gamma}{1-\gamma}\right)$) en croissance, c'est-à-dire en un sens, "oublier" le coût d'avoir un enfant.

Par exemple, à [78], les auteurs étudient le désir de procréer des femmes (en Subsaharien) et en identifiant, dans la figure 1 [78], la probabilité qu'une femme veuille retarder la maternité, comme $1 - \gamma$ nous pouvons tracer le $time \mapsto \log\left(\frac{\gamma}{1-\gamma}\right)(time)$ (voir figure 5.4) et nous remarquons que, $\beta \sim \frac{\log(2)}{t_{1/2}}$ mène à $\beta \in [10\%, 20\%]$.

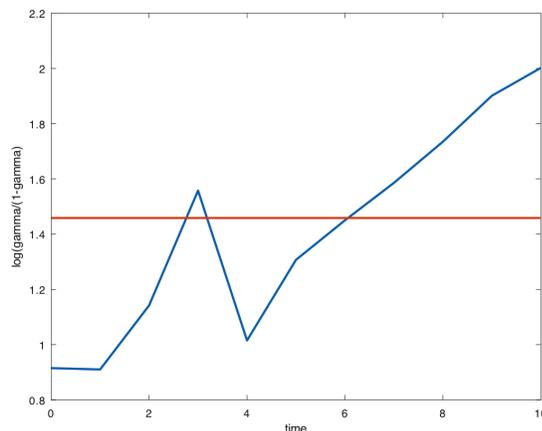


FIGURE 5.4 – En bleu : $\log\left(\frac{\gamma}{1-\gamma}\right)$ où $1 - \gamma$ est donné par la probabilité qu’une femme souhaite retarder la maternité suivante dans la Fig1. [78]. En rouge, la ligne constante $[\log\left(\frac{\gamma_0}{1-\gamma_0}\right) + \log\left(\frac{\gamma_{eq}}{1-\gamma_{eq}}\right)]/2$ qui coupe la ligne bleue en différents points (environ 3 ans et environ 7 ans).

5.1.2.3 Équation Adaptative et son Lien avec les Équations d’Évolutions

Puisque les individus évaluent les ressources pour leur propre survie : l’équation d’évolution temporelle (5.1.2) est en fait l’équation adaptative (5.1.12)-(5.1.13). En identifiant (5.1.12)-(5.1.13) et (5.1.2) on a $\alpha\gamma_{ad}$ est égal à la fonction de taux de natalité $Re \mapsto B(Re)$, c’est-à-dire que pour des paramètres bien choisis (C, χ, T_e, α et fonction u) on devrait avoir pour tout $Re : \gamma_{Re}$ solution à

$$\begin{cases} 0 = u(Re) + \alpha\gamma_{Re}(\chi V_{Re} - C) - (D(Re) + \beta)V_{Re} \\ \gamma_{Re} = \frac{1}{(1 + e^{-T_e(\chi V_{Re} - C)})} \end{cases}, \quad (5.1.15)$$

satisfies $\alpha\gamma_{Re} = B(Re)$. Par conséquent, (5.1.2) et (5.1.12)-(5.1.13) ont les mêmes solutions.

5.1.2.4 Discussion

Comme nous ne modélisons pas la variation de l’âge dans (5.1.1), il est impossible de modéliser l’évolution de la fécondité en fonction de l’âge ni le « pic » vers la troisième année dans la figure 5.4. Pour faire face à ces deux effets, il faut introduire l’âge des individus et l’âge de la dernière naissance. Il pourrait être possible d’introduire la structure par âge en utilisant Kermack - McKendrick [94] qui modélise le vieillissement continu de la population ou un modèle d’âge discret (avec un vecteur de population tel que [155]) pour l’équation d’évolution temporelle de la population et adapter l’équation de valeur (temps en arrière) avec ces structure d’âge. Néanmoins, cela pourrait accroître la complexité du modèle et le rendre moins lisible. Le choix d’une relation linéaire entre la valeur donnée à l’enfant et la valeur, à travers le paramètre ‘altruisme’, est fait pour ajouter un comportement plus complexe sans être trop complexe : cela pourrait être amélioré à l’avenir avec une relation plus complexe.

5.2 Adaptation Versus Anticipation sur un Exemple

Dans cette section, nous adaptons un modèle donné dans [155] d’évolution temporelle de la population avec consommation alimentaire (Section 5.2.1) où la taille de la population est représentée par un vecteur structuré par âge avec un temps discret à un modèle en temps continu avec un seul groupe d’âge. Ensuite, dans la section 5.2.2,

nous donnons le modèle d'anticipation et le comparons avec la dynamique du modèle avec adaptation. Ceci est une application de la construction d'un modèle adaptatif et d'anticipation à partir du type d'équation (5.1.3)⁵.

5.2.1 Modèle de Base : un Comportement Adaptatif

Au temps t la taille de la population est donnée par $Pop(t)$, la consommation est représentée par le *ratio alimentaire* $E(t)$ et est calculée par la nourriture produite sur la nourriture consommée :

$$E(t) = (YA_m) \frac{(1 - e^{-HkPop(t)\hat{\phi}/A_m})}{JPop(t)\hat{\rho}},$$

où A_m est la superficie maximale en culture active, H les heures travaillées par jour, $\hat{\phi}$ la partie de la population qui produit de la nourriture, k une constante qui convertit l'heure de travail en superficie, Y le rendement calorique par surface cultivée et J le besoin calorique (par individu) modulé par un taux de consommation (variable avec l'âge des individus) $\hat{\rho}$ (voir [155] pour plus de détails). La probabilité de survie de la population dépend du ratio alimentaire

$$p : E \mapsto p(E),$$

que l'on prend comme fonction linéaire par morceaux proche des courbes données sur la figure 3 [155] (5 ou 65 ans) et on voit sur la figure 5.5, le taux de mortalité, c'est-à-dire

$$D(E) = 1 - p(E).$$

Le taux de fécondité, nommé m dans [155], est aussi une fonction croissante du ratio alimentaire

$$B : E \mapsto B(E) \in [0, .135].$$

Nous remarquons que le taux de natalité (et le taux de mortalité) dépend du ratio alimentaire, c'est-à-dire que le taux de natalité est "adapté" au niveau de cette variable. Le ratio alimentaire dépend de la superficie maximale cultivée A_m et un changement soudain de cette valeur pourrait être lié à l'une des difficultés attendues prédites par les néo-malthusianistes : l'épuisement des ressources naturelles dans le monde [37]. Enfin, un faible ratio alimentaire est un indicateur de famine ou de surpopulation. Nous choisissons donc cette variable comme variable clé, pour les parents, pour décider d'avoir ou non un enfant afin d'optimiser le bien-être de la population (en particulier leur enfant) dans le futur.

La taille de la population suit le système d'équations différentielles ordinaires

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop(t) = (B(E(t)) - D(E(t))) Pop(t), \\ E(t) = \frac{YHk}{J} \frac{(1 - e^{-HkPop(t)\hat{\phi}/A_m})}{HkPop(t)\hat{\rho}/A_m}. \end{cases} \quad (5.2.16)$$

Puisque les individus valorisent les ressources pour leur propre survie : l'équation d'évolution temporelle (5.2.16) est en fait l'équation adaptative : le taux de fécondité $t \mapsto B(E(t))$ est calculé comme $t \mapsto .135\gamma(t)$ où $.135$ est le taux de fécondité maximal et γ est la probabilité/le désir d'avoir un enfant (comportement adaptatif)

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop(t) = (.135\gamma(t) - D(E(t))) Pop(t) \\ E(t) = \frac{YHk}{J} \frac{(1 - e^{-HkPop(t)\hat{\phi}/A_m})}{HkPop(t)\hat{\rho}/A_m} \\ 0 = u(E(t)) + .135\gamma(t)(\chi V(t) - C) - (D(E(t)) + \beta)V(t) \end{cases}, \quad (5.2.17)$$

5. Nous donnons un exemple de construction d'un modèle adaptatif et d'anticipation à partir du type d'équation (5.1.2) en annexe Section réfexemplePPP

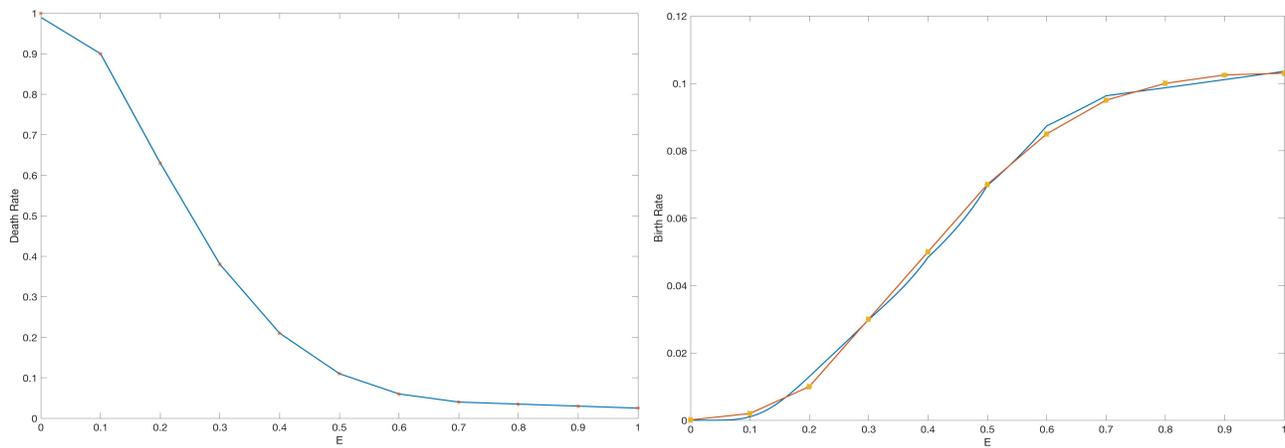


FIGURE 5.5 – En haut : En bleu la courbe du taux de mortalité, soit un moins la probabilité de survie, donnée en [155]. Vers le bas : Tracé de $E \mapsto m(E)$ (ligne pleine, m est le nom du taux de fécondité dans [155]) et $.135\gamma_E$ (ligne pointillée) solution à (5.2.19) avec les paramètres donnés dans le tableau 5.1.

avec

$$\gamma(t) = \frac{1}{(1 + e^{-T_e(\chi V(t) - C))}}, \quad (5.2.18)$$

et donc en identifiant (5.2.17)-(5.2.18) et (5.2.16) on choisit les paramètres (voir tableau 5.1) à avoir, pour tout $E \in [0, 1]$: $.135\gamma_E$ proche de $m(E)$ où γ_E satisfait

$$\begin{cases} 0 = u(E) + .135\gamma_E(\chi V_E - C) - (D(E) + \beta)V_E \\ \gamma_E = \frac{1}{(1 + e^{-T_e(\chi V_E - C)}} \end{cases} \quad (5.2.19)$$

Pour des paramètres bien choisis (voir tableau 5.1) on a $.135\gamma$ proche de m donné en figure 4. [155] (voir figure 5.5).

5.2.1.1 Remarque sur les Paramètres

L'évaluation du paramètre de coût C , du facteur d'altruisme χ et des paramètres de la fonction d'utilité n'est pas facile et dépend des pays, de l'âge, de la catégorie sociale, de la religion [150]... On remarque que childfree mouvement [73], affirmant qu'avoir des enfants n'est pas sans coût en particulier pour les femmes qui perdent leur liberté et leur évolution de carrière pour élever leur(s) enfant(s) [111], ont sûrement un impact sur les paramètres de coût et altruisme.

Nous utilisons un algorithme génétique pour trouver des paramètres tels que $.135\gamma$ soit suffisamment proche du taux de fécondité m donné à [155], c'est-à-dire une population préhistorique et donc, ces paramètres doivent être réévalués pour une autre données sur le taux de fécondité (voir figure 5.5).

Afin de voir la sensibilité du taux de fécondité à ces paramètres, nous traçons, sur la figure 5.6, la variation de $.135\gamma$ solution à (5.2.19) par rapport au coût personnel C (avec d'autres paramètres fixés dans le tableau 5.1) et le facteur d'altruisme χ (avec d'autres paramètres fixés dans le tableau 5.1). Nous remarquons que, à mesure que le coût personnel augmente, $.135\gamma$ diminue et donc l'équilibre \hat{E} augmente également. La variation par rapport au facteur d'altruisme est plus compliquée. Notez que la forme de $.135\gamma$ passe de presque linéaire à sigmoïde et augmente par rapport à χ lorsque E est assez grand ($E > \bar{E}$, avec $V(\bar{E}) = 0$) et décroissante par rapport à χ quand E est suffisamment petit ($E < \bar{E}$). Comme la fonction de taux de mortalité $E \mapsto (1 - p(E))$ coupe les courbes dans le premier cas (E assez grand), \hat{E} diminue par rapport à χ .

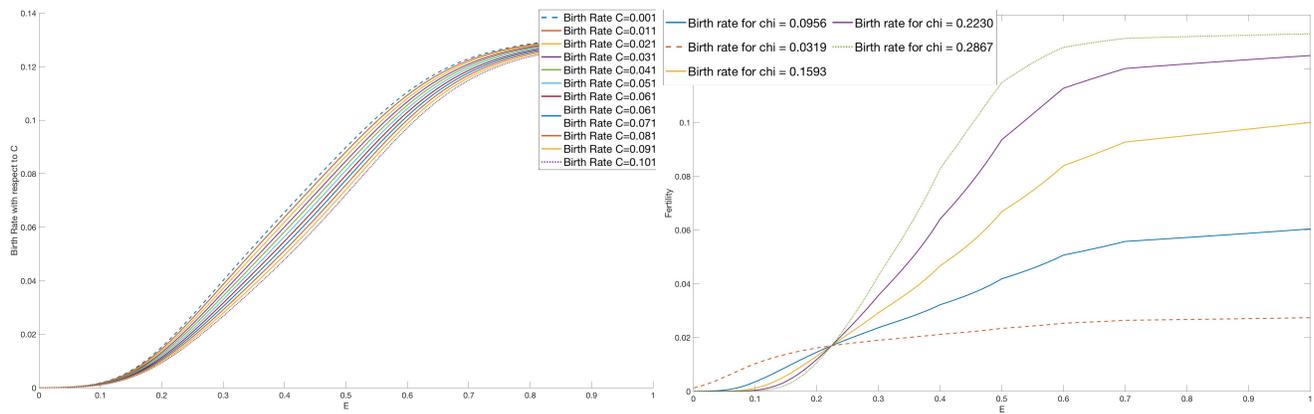


FIGURE 5.6 – Variation de $0.135\gamma \mapsto 0.135\gamma(E)$ solution de (5.2.19) par rapport à C et χ . A droite, nous définissons les paramètres dans le tableau 5.1 (sauf C) et nous traçons $\gamma \mapsto .135\gamma(E)$ pour $C = 0.001 \rightarrow 0.101$. Le taux de natalité est en baisse par rapport au C . A gauche, nous définissons les paramètres dans la table 5.1 (sauf χ) et nous traçons $\gamma \mapsto .135\gamma(E)$ pour $\chi = 0.0319 \rightarrow 0.2867$.

5.2.1.2 Premières Simulations

On a directement que $(Pop(t), E(t))$ atteint un équilibre stable lorsque t tend vers l'infini (du fait de la croissance de $p + m$ par rapport à E et de la diminution de E par rapport à Pop), et cet équilibre $(\hat{P}op, \hat{E})$ satisfait

$$B(\hat{E}) = D(\hat{E}), \quad \hat{E} = \frac{YHk}{J} \frac{(1 - e^{-Hk\hat{P}op\hat{\phi}/A_m})}{Hk\hat{P}op\hat{\phi}/A_m},$$

qui est (0.5606; 9786) pour les paramètres donnés dans le tableau 5.1 (les mêmes que les paramètres donnés dans le tableau 1 [155]) (voir figure 5.7 pour une simulation numérique de (5.2.17)-(5.2.18)). L'équilibre trouvé dans [155] est (0.680; 4752). La différence avec [155] est due à l'approximation du taux de mortalité, taux de fécondité et perte de structure par âge : en effet, en ne prenant qu'une classe d'âge, on choisit un taux de fécondité d'une classe d'âge qui surestime le taux de fécondité de l'ensemble de la population, il en va de même pour le taux de mortalité qui sous-estime le taux de mortalité de la population. Pour trouver un équilibre proche de celui donné dans [155], il pourrait être possible de modifier le paramètre travailleur effectif moyen/personne $\hat{\phi}$ et la consommation pondérée par structure d'âge moyenne \hat{p} pour prendre compte de la simplification à une classe d'âge, mais nous avons choisi de conserver les paramètres tels qu'ils sont donnés dans [155], pour être plus cohérent avec le modèle original et ses définitions de fonctions.

5.2.2 Le modèle d'anticipation et les simulations

Maintenant, nous ajoutons l'anticipation, suivant (5.1.11), avec l'équation inverse de la valeur

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop(t) = (.135\gamma(t) - D(E(t))) Pop(t) \\ E(t) = (YA_m) \frac{(1 - e^{-HkPop(t)\hat{\phi}/A_m})}{JPop(t)\hat{p}} \\ -\frac{d}{dt} V(t) = u(E(t)) + .135\gamma(t)(\chi V(t) - C) - (D(E(t)) + \beta)V(t) \end{cases}, \quad (5.2.20)$$

et $\gamma(t) = \frac{1}{1 + e^{-\tau_e(\chi V(t) - C)}}$ avec les paramètres donnés dans le tableau 5.1. Nous donnons trois simulations numériques pour analyser la différence de comportement entre un individu adaptant et un individu anticipant. Dans le premier cas ('rien ne change'), on compare les deux modèles lorsqu'il n'y a pas de changement dans le futur : pas de changement dans le paramètre agricole comme la surface de terres arables, le potentiel agricole... et pas politique de natalité. Dans

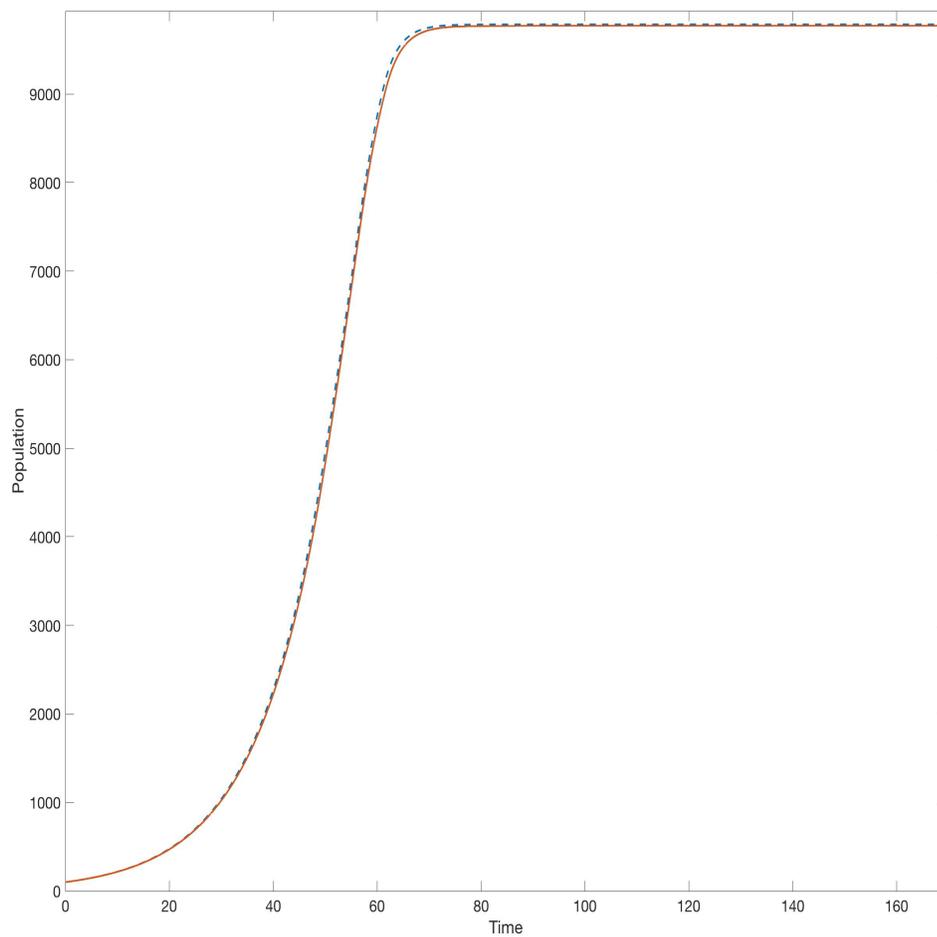


FIGURE 5.7 – Solution numérique de (5.2.16) avec paramètre donné dans le tableau 5.1. Tracé de $t \mapsto Pop(t)$. Ligne pleine : solution à l'équation (5.2.16) et ligne pointillée : solution à (5.2.17)-(5.2.18).

TABLE 5.1 – Parameters definition.

Definition	Variable	Value
max. food	J	2,785 Kcal/day
agricultural potential	Y	13,100 Kcal/ha/day
total arable land	A_m	1000 ha
labor contribution	H	5 hours/indiv./day
conversion from time to annual area cultivated	k	0.0944 ha-days/hour/yr
Average effective workers/person	$\hat{\phi}$	0.723
Average age structure weighted consumption	$\hat{\rho}$	0.827
parameters of the utility function	$(a_u; c_u)$	(15.5347; 3.4672)
slope of the γ sigmoid	Te	3.1826
cost	C	0.6102
altruism factor	χ	0.1659
discount time factor	β	15/100

le second cas (*'agriculture catastrophe'*), on voit ce qui est changé en annonçant qu'à un moment donné le total des terres arables a sa superficie qui sera divisé par deux. Dans le troisième cas (*'birth control policy'*), nous voyons l'effet de l'annonce d'une politique de contrôle des naissances qui serait modélisée en fixant le taux de natalité à une certaine valeur à partir d'un moment donné.

5.2.2.1 Cas 1. Rien ne Change

Puisque le modèle adaptatif correspond à un équilibre pour l'équation de valeur dans le modèle d'anticipation, les équilibres du modèle adaptatif (5.2.17) sont les mêmes que le modèle d'anticipation (5.2.20). La stabilité des états stationnaires peut être étudiée comme de manière classique (avant) en gardant la structure arrière/avant.

Théorème 5.2.1 (*Stability*) *Le seul état stationnaire de (5.2.17) (resp. (5.2.20)) : $(\hat{P}op, \hat{E})$ est localement stable pour les deux modèles.*

La preuve est directe pour le modèle adaptatif (en raison de la croissance de $\gamma + p$ par rapport à E et de la décroissance de E par rapport à Pop). Pour le modèle d'adaptation, nous devons traiter la Jacobienne en $(\hat{P}op, \hat{V})$

$$Jac = \begin{pmatrix} 0 & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{pmatrix},$$

avec $J_{12} = .135 \frac{\partial}{\partial V} \gamma Pop > 0$, $J_{21} = (u'(E) + p'(E)V) \frac{\partial}{\partial Pop} E < 0$ et $J_{22} = .135 \frac{\partial}{\partial V} (\gamma(\chi V(t) - C)) - (1 - p(E) + \beta) < 0$ (par calcul numérique). Puisque $det(Jac) > 0$ et $tr(Jac) < 0$, les valeurs propres sont négatives et l'état stationnaire est localement asymptotiquement stable.

Par conséquent, on ne s'attend pas à beaucoup de différence entre les deux modèles lorsque l'état de la ressource (ici, par exemple, A_m : superficie de terres arables) ne change pas (voir figure 5.8) au cours de l'évolution temporelle.

5.2.2.2 Cas 2. Catastrophe Agricole

Néanmoins, des différences entre anticipation et comportement adaptatif apparaissent lors de l'ajout d'informations telles qu'une catastrophe écologique (modélisée ici par une décroissance en très peu de temps de la superficie totale des terres arables).

Pour illustrer une différence de comportement, on suppose que la surface des terres arables est divisée par deux à un instant donné :

$$A_m = \begin{cases} 1000, & \text{pour } t \in [0, 500] \\ 500, & \text{pour } t \geq 500 \end{cases},$$

où $t = 500$ est choisi pour comparer le comportement d'adaptation et d'anticipation lorsque la population a atteint son équilibre avant que le changement de zone ne se produise. L'information sur la dégradation de la zone est connue de la population.

On voit, sur la figure 5.9, que le ratio alimentaire ne change que pendant un temps relativement court (temps 500 à temps 510) en raison de la courte évolution dans le temps de la superficie des terres arables et du taux de mortalité élevé pendant cette période pour atteindre un nouvel état stable de la population et du rapport alimentaire.

Notons que dans le modèle adaptatif (le modèle classique), les individus ne changent pas leur taux de natalité avant la perte de surface de terres arables $t = 500$.

Dans le modèle d'adaptation, on voit, sur la figure 5.9, qu'après un temps 490 (donc avant tout changement de la superficie des terres arables), le taux de natalité diminue du fait de l'anticipation de la décroissance du ratio alimentaire E . Vraie ou non, l'information de la décroissance de la superficie des terres arables a un impact sur le comportement sur la fécondité et donc sur la dynamique de la population avant le moment où elle pourrait (ou non) se produire (comportement néo-malthusien).

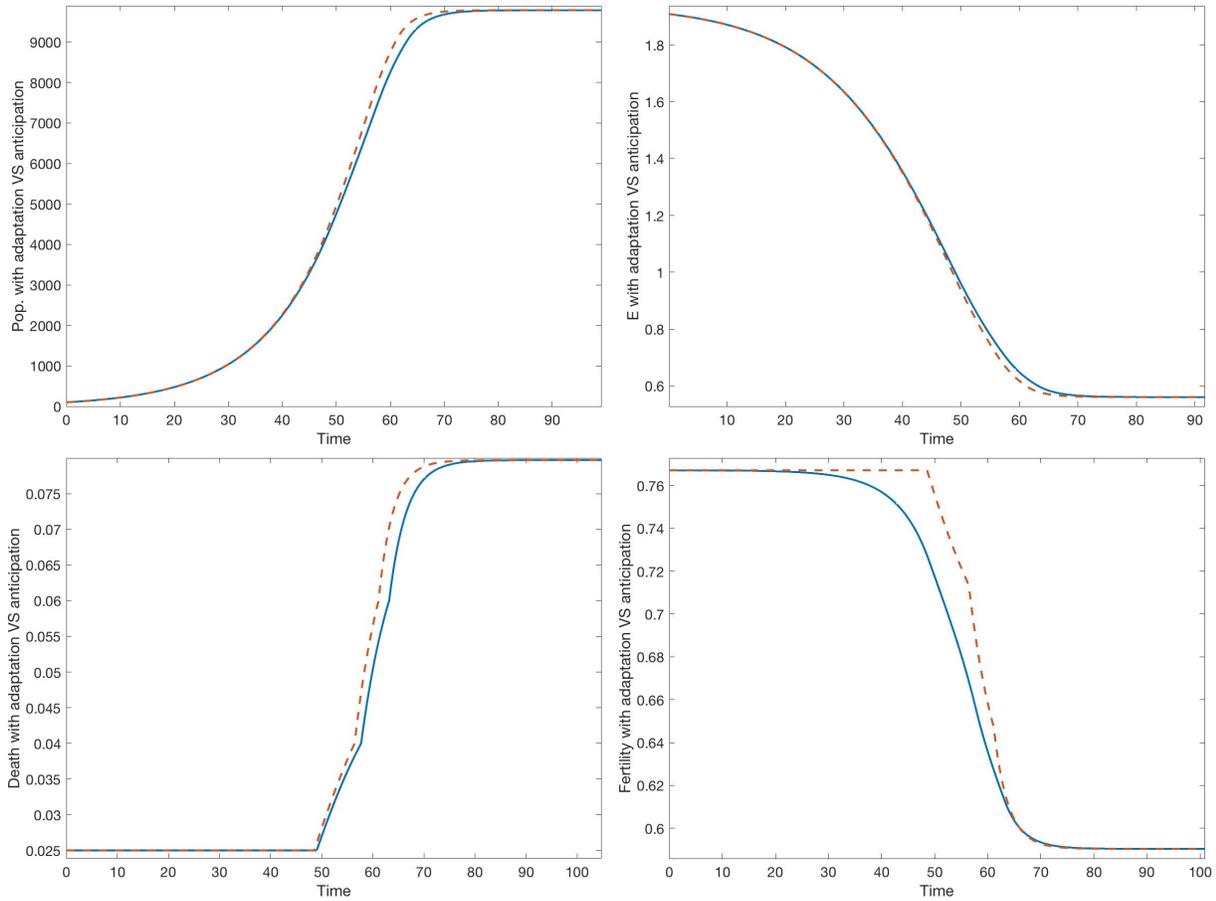


FIGURE 5.8 – Anticipation VS Adaptation cas 1. En bleu (ligne pleine) on voit l'évolution temporelle de la population qui adapte son comportement et en rouge (ligne pointillée) l'évolution temporelle de la population qui anticipe. Il y a une petite différence sur le taux de fécondité due à l'adaptation à la variation du ratio alimentaire E . La population, le ratio alimentaire et le taux de mortalité sont similaires.

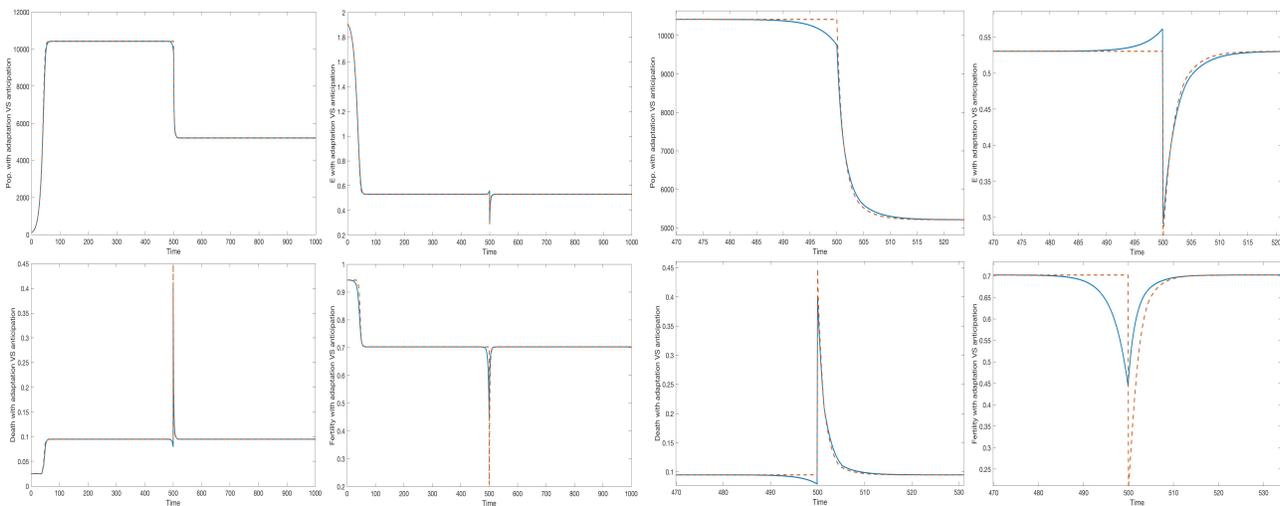


FIGURE 5.9 – Anticipation VS Adaptation cas 2. En bleu (ligne pleine) on voit l'évolution temporelle de la population qui adapte son comportement et en rouge (ligne pointillée) l'évolution temporelle de la population qui anticipe. Dans les quatre graphiques supérieurs : nous montrons des simulations sur l'intervalle de temps 0..1000. A noter l'effet du changement de zone au temps $t = 500$: la population passe d'un équilibre à un autre avec une forte mortalité et une baisse de la fécondité. Dans les quatre graphiques descendants, nous grossissons le changement autour du temps $t = 500$ afin d'observer plus précisément la différence de comportement.

5.2.2.3 Cas 3. Politique de Contrôle des Naissances

Nous illustrons ici une autre différence de comportement dans le cas d'une annonce de contrôle des naissances qui serait appliquée après un temps donné.

On suppose qu'au temps $t = 470$ est annoncé que le taux de natalité sera limité à 0,0420 (ce qui correspond à la moitié du cas 1. à l'équilibre) trente ans après l'annonce, soit au temps $t = 500$.

On observe, sur la figure 5.10, qu'entre le temps $t = 470$ et $t = 500$ la natalité augmente du fait que les individus anticipent une augmentation du ratio alimentaire sous l'effet de la limitation de la taux de natalité après le temps $t = 500$.

Par conséquent, l'effet de l'annonce d'une politique de limitation des naissances à une population qui anticipe un changement de ressources peut avoir un effet contraire juste avant l'application de la politique.

5.3 Conclusion

Dans ce travail, nous avons donné un schéma de construction pour modéliser le comportement d'anticipation dans un modèle dynamique de population et de ressources. Cette construction conduit à un couplage d'un système d'équations forward qui modélise l'interaction entre population et ressources et d'une équation backward qui modélise l'évaluation de la valeur de la procréation. Sur un exemple utilisant une dynamique simple sur l'évolution temporelle de la population, nous montrons la construction du modèle d'anticipation et nous l'appliquons sur différents scénarios. Dans un scénario catastrophe de perte de surface arable (annonce), on voit qu'une population adaptative, c'est-à-dire qui évalue la valeur mais n'anticipe pas ses variations, n'adapte pas son taux de fécondité à la perte. Alors que dans le modèle d'anticipation, l'évolution du taux de fécondité montre une anticipation de la perte. Le couplage n'étant pas classique en analyse nous avons donné en annexe des outils généraux pour prouver l'existence, l'unicité et l'analyse numérique. Pour aller plus loin, il devrait être intéressant d'adapter la construction à un modèle structuré par âge tel que celui donné dans [155] (ou un modèle aux équations aux dérivées partielles de Kermack - McKendrick [94]) et d'ajuster les paramètres à plus taux de fécondité récent de la population. De plus, on considère que C et χ sont constants dans le temps, une inflation de ces paramètres pourrait avoir un impact non nul sur l'évolution de la natalité

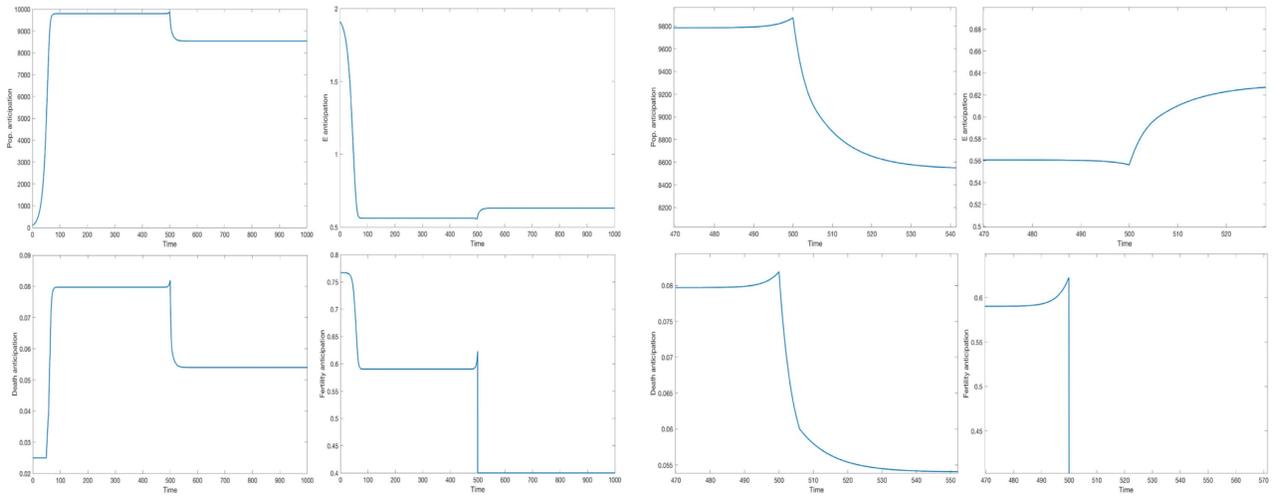


FIGURE 5.10 – Anticipation d’une politique de contrôle des naissances. Dans les quatre graphiques supérieurs : nous montrons des simulations sur l’intervalle de temps 0..1000. A noter l’effet du changement de superficie au temps $t = 500$: la population passe d’un équilibre à un autre avec une baisse de la fécondité (sauf un pic vers le temps $t = 500$). Dans les quatre graphiques descendants, nous grossissons le changement autour du temps $t = 500$ pour observer la fécondité et le comportement de la population qui anticipe.

dans le temps.

5.4 Annexe

Plusieurs problèmes mathématiques intéressants se posent dans (5.1.11). En raison du couplage du temps en avant (pour Pop et Re) et du temps en arrière (pour V), l’existence et l’unicité d’une solution à (5.1.11) n’est pas une application triviale de Cauchy -Théorème de Lipshitz. De plus, le schéma d’approximation numérique de ce problème n’est pas facile. Essayer d’inverser le temps dans la troisième équation (en V) et utiliser une méthode de tir pour trouver $V(0)$ tel que $V(T) = V_T$ échoue en raison du fait que l’équation en V est instable en temps positif, c’est-à-dire qu’une petite variation de $V(0)$ implique une grande variation de $V(T)$. Un algorithme de point fixe Banach-Picard direct échoue également. Dans cette section, nous donnons d’abord des résultats sur l’existence et l’unicité de la solution. De plus, nous expliquons la raison de la convergence d’un schéma de Banach-Picard relaxé vers la solution (la méthode a été utilisée dans des travaux antérieurs [63, 64] mais non expliquée).

5.4.1 Résultats mathématiques

Dans cette section, nous donnons deux résultats principaux. Le premier théorème concerne l’existence et l’unicité d’une solution à (5.1.11) et le second donne un schéma d’approximation qui converge vers la solution. Dans les deux théorèmes, nous utilisons la fonction f définie comme suit

$$f : (\gamma, Re) \in C([0, T], [0, 1]^2) \mapsto f(\gamma, Re) \in C([0, T], [0, 1]^2), \quad (5.4.21)$$

avec

$$f : (\gamma, \tilde{Re}) \mapsto \left(\frac{1}{1 + e^{-T_e(\chi V - C)}}, Re \right) \quad (5.4.22)$$

où (V, Re) est solution de

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Pop(t) = (\alpha\gamma(t) - D(\tilde{Re}(t)))Pop(t), & t \geq 0, \\ \frac{d}{dt}Re(t) = \rho(Re(t)) - H(Pop(t), Re(t)), \\ -\frac{d}{dt}V(t) = u(Re(t)) + \alpha \frac{(\chi V(t) - C)}{(1 + e^{-\chi(V(t) - C)})} - (D(Re(t)) + \beta)V(t), \end{cases} \quad (5.4.23)$$

with initial data $Pop(0) = Pop_0 \in]0, \infty[$, $Re(0) = Re_0 \in]0, 1[$, $V(T) = V_T$.

Théorème 5.4.1 *En supposant que*

$$D, \rho \in C^1(\mathbb{R}) \text{ and } H \in C^1(\mathbb{R}^2), \quad (5.4.24)$$

avec

$$\rho(1) = \rho(0) = H(Pop, 0) = 0, \text{ and } D(0) > \alpha > D(1), \quad (5.4.25)$$

et

$$D' < 0 \text{ and } \frac{\partial}{\partial Pop} H < 0. \quad (5.4.26)$$

Alors, il existe une solution unique à (5.1.11).⁶

On approche cette solution peut être par l'algorithme suivant : soit $u_0 = 0$, et définissons par induction

$$u_{n+1} = (1 - \varepsilon)u_n + \varepsilon f(u_n), \quad (5.4.27)$$

avec $\varepsilon \in]0, 1[$ assez petit. Plus précisément, on a le résultat de convergence suivant.

Théorème 5.4.2 *Sous les hypothèses (5.4.24)-(5.4.26) alors $u = (\gamma, Re)$ la solution de (5.1.11) est un état localement asymptotiquement stable de l'équation*

$$\frac{d}{ds}U(s, t) = f(U(s, \cdot))(t) - U(s, t), \quad \forall t \in [0, T], s \geq 0. \quad (5.4.28)$$

Remarque 3 En effet, une approximation d'Euler de (5.4.28) est donnée par

$$U_{n+1}(t) = U_n(t) + \varepsilon[f(U(n, \cdot))(t) - U(n, t)] = \varepsilon f(U(n, \cdot))(t) + (1 - \varepsilon)U(n, t),$$

où ε est le pas de temps, c'est-à-dire l'algorithme relaxé (5.4.27). Un autre schéma, donné par une approximation d'Euler semi-implicite de (5.4.28) pourrait être

$$U_{n+1}(t) = (U_n(t) + \varepsilon f(U(n, \cdot))(t)) / (1 + \varepsilon),$$

où ε est le pas de temps.

5.4.2 Preuve d'Existence et d'Unicité

Nous donnons d'abord le résultat d'existence qui vient directement de la compacité de l'opérateur f et du théorème du point fixe de Schauder (voir [87]). Ensuite, nous prouvons l'unicité en utilisant la décroissance de f et les outils d'équations différentielles ordinaires (solutions supérieures/inférieures).

6. C^1 hypothèses pourraient être remplacées par Lipschitz, $D' < 0$ par D décroissant et $\frac{\partial}{\partial Pop} H < 0$ de H décroissant par rapport à Pop .

Existence. Ceci est une application directe du théorème du point fixe de Schauder (voir [87]). En effet, pour tout (γ, \tilde{R}_e) qui appartient à $C([0, T], [0, 1]^2)$, (V, Re, Pop) est la solution au système d'équations différentielles ordinaires (5.4.23) dont l'existence et l'unicité sont une conséquence du théorème de Cauchy Lipschitz (voir [36]). De plus (V, Re, Pop) sont des fonctions régulières, i.e. $(Pop, Re) \in C^1([0, T], [0, 1])$ et V est un $C^1([0, T], [0, 1]^2)$. Maintenant, puisque

$$x \mapsto \frac{1}{1 + e^{-T_e(\chi x - C)}} \in C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}),$$

alors $f(\gamma, Re)$ est borné dans $C^1([0, T], [0, 1]^2)$. Donc f est compact sur l'ensemble convexe $C([0, T], [0, 1]^2)$ et donc, par le théorème de Schauder (voir [87]), il existe un point fixe à f .

Unicité. Soient (γ_1, Re_1) et (γ_2, Re_2) deux solutions du point fixe $(\gamma, Re) = f(\gamma, Re)$, c'est-à-dire solutions de (5.1.11) alors

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} Pop_i(t) = (\alpha \gamma_i(t) - D(Re_i(t))) Pop_i(t), \\ \frac{d}{dt} Re_i(t) = \rho(Re_i(t)) - H(Pop_i(t), Re_i(t)), \\ \frac{d}{dt} V_i(t) = -u(Re_i(t)) - \alpha \frac{(\chi V_i(t) - C)}{(1 + e^{-T_e(\chi V_i(t) - C)})} + (D(Re_i(t)) + \beta) V_i(t), \end{cases}$$

avec les données initiales $Pop_i(0) = Pop_0 \in]0, \infty[$, $Re_i(0) = Re_0 \in]0, 1[$, $V_i(0) = V_i^0$ et $V_i^0 = (C - \log(1/\gamma_i(0) - 1)/T_e)/\chi$. Si $V_1^0 = V_2^0$, d'après le théorème de Cauchy Lipschitz $\gamma_1 = \gamma_2$. On suppose que $\gamma_1(0) > \gamma_2(0)$ (et donc $V_1(0) > V_2(0)$), alors on a $\frac{d}{dt} Pop_1(0) > \frac{d}{dt} Pop_2(0)$ et ainsi de suite

$$Pop_1(t) > Pop_2(t),$$

dans un voisinage de $t = 0$. Ensuite, en utilisant l'hypothèse (5.4.26), nous avons

$$Re_1(t) < Re_2(t),$$

et donc nous avons

$$D(Re_1(t)) - u(Re_1(t)) > D(Re_2(t)) - u(Re_2(t)),$$

ce qui implique que $V_1(t) > V_2(t)$ et donc $\gamma_1(t) > \gamma_2(t)$ dans un voisinage de 0. Donc $\Omega = \{s \in [0, T] \text{ s.t. } \gamma_1(t) > \gamma_2(t) \quad \forall t \in [0, s]\}$ est un ensemble non vide. Sur $\bar{\Omega} \setminus \{0\}$, on a par principe de comparaison $Pop_1 > Pop_2$ et $Re_1 < Re_2$ et donc $\Omega = \bar{\Omega} = [0, T]$: qui est impossible puisque $V_1(T) = V_2(T) = V_T$ et donc $\gamma_1(T) = \gamma_2(T)$. \square

5.4.3 Preuve du Résultat de Convergence

Le plus difficile est de prouver la convergence de l'algorithme (5.4.27). En effet, puisque f n'est pas un opérateur contractant, le théorème du point fixe de Banach (voir [87]) ne peut pas être utilisé directement. Néanmoins, on peut prouver que f est décroissante (antiton, voir [166]), son différentiel df est un opérateur fortement négatif (voir [41]) et compact et on peut donc construire un système dynamique qui converge vers la solution. L'algorithme (5.4.27) peut être vu comme une approximation numérique de ce système dynamique.

Par différenciation de $V = f(U) - U$ par rapport à s on a directement que $V = f(U) - U$, où f est défini par (5.4.22)-(5.4.23) et la solution U de (5.4.28) satisfait

$$\frac{d}{ds} V(s, t) = df_{U(s, \cdot)} V(s, \cdot)(t) - V(s, t), \quad \forall t \in [0, T], s \geq 0. \quad (5.4.29)$$

Nous montrons que $df_{U(s, \cdot)}$ est un opérateur fortement négatif (voir [41]) et compact (uniformément le long d'une trajectoire U).

Lemme 5.4.3 Soit f défini par (5.4.22)-(5.4.23) puis $df_{U(s, \cdot)}$ un opérateur intégral avec les propriétés suivantes :

1. $df_{U(s, \cdot)} : h \mapsto df_{U(s, \cdot)}(h)$ est un opérateur linéaire, régulier (continu) et fortement négatif, c'est-à-dire que $-df_{U(s, \cdot)}$ est fortement positif (voir [41]),
2. $df_U : h \in C^0([0, T] \times \mathbb{R}_+) \mapsto df_{U(s, \cdot)}(h) \in C^0([0, T] \times \mathbb{R}_+)$ est un opérateur compact,
3. $\inf_{U \in \{U(s, \cdot), s \geq 0\}} df_U, \sup_{U \in \{U(s, \cdot), s \geq 0\}} df_U$ sont des opérateurs linéaires, réguliers (continus) et fortement négatifs.

Et enfin on prouve que, pour tout système dynamique de cette forme (avec un opérateur fortement négatif (voir [41]) et compact), on a la convergence de la solution vers 0 exponentiellement.

Lemme 5.4.4 Soit $\varepsilon(s, t)$ solution pour

$$\frac{d}{ds} \varepsilon(s, t) = -(\mathcal{K}_t + I)\varepsilon(s, t),$$

où \mathcal{K}_t est un opérateur fortement positif compact sur l'ensemble de fonctions $C^0([0, T], [0, 1]^2)$ alors on a

1. le rayon spectral de \mathcal{K}_t , nommé $\rho(t)$, est une valeur propre unique, il existe $N(\cdot, t) \geq 0$ fonction propre associée à cette valeur propre
2. il n'y a pas d'autre valeur propre de module $\rho(t)$

Plus précisément il existe (ρ, N, Φ) , avec $\rho > 1$, solution de

$$\begin{cases} -\frac{d}{ds} \Phi(s, t) = \mathcal{L}_t^* \Phi(s, t) + \rho(t) \Phi(s, t), \\ \frac{d}{ds} N(s, t) = \mathcal{L}_t N(s, t) + \rho(t) N(s, t), \end{cases} \quad (5.4.30)$$

avec $\mathcal{L}_t = -(\mathcal{K}_t + I)$ et \mathcal{L}_t^* son opérateur dual. De plus, on a la convergence de ε vers 0 et

$$\int |\varepsilon(s, t)| \Phi(s, t) dt = O(e^{-s}). \quad (5.4.31)$$

Nous avons donc prouvé que la solution U de (5.4.28) satisfait

$$f(U) - U \rightarrow_{s \rightarrow \infty} 0,$$

dans $C^0([0, \infty[, L^1([0, T]))$.

Preuve du Lemme 5.4.3 Soit γ, Re et $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ on calcule (Pop, Re, V) , avec les fonctions d'entrée (γ, Re) et $(Pop_\varepsilon, Re_\varepsilon, V_\varepsilon)$ avec les fonctions d'entrée $(\gamma + \varepsilon_1, Re + \varepsilon_2)$. Nous avons, au premier ordre,

$$Pop_\varepsilon(t) = Pop(t) + \varepsilon_{Pop}(t), \quad Re_\varepsilon(t) = Re(t) + \varepsilon_{Re}(t),$$

$$V_\varepsilon(t) = V(t) + \varepsilon_V(t),$$

avec

$$\frac{d}{dt} \varepsilon_{Pop}(t) = (\alpha \gamma(t) - D(Re(t))) \varepsilon_{Pop}(t) + \alpha \varepsilon_1(t) Pop(t) - D'(Re(t)) \varepsilon_2(t),$$

avec $\varepsilon_{Pop}(0) = 0$, c'est-à-dire par intégration

$$\varepsilon_{Pop}(t) = \int_0^t e^{\int_s^t (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} [\alpha \varepsilon_1(s) Pop(s) - D'(Re(s)) \varepsilon_2(s)] ds.$$

De plus, nous avons

$$\frac{d}{dt} \varepsilon_{Re}(t) = [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)] \varepsilon_{Re}(t) - \frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \varepsilon_{Pop}(t),$$

avec $\varepsilon_{Re}(0) = 0$, c'est-à-dire que par intégration on a

$$\varepsilon_{Re}(t) = \int_0^t e^{\int_s^t [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw} \left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] \varepsilon_{Pop}(s) ds,$$

et enfin

$$\varepsilon_{Re}(t') = \int_0^{t'} \mathbf{1}_{s \leq t'} \int_q^{t'} e^{\int_s^{t'} [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw} \left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] (e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds$$

$$[\alpha \varepsilon_1(q) Pop(q) - D'(Re(q)) \varepsilon_2(q)] dq).$$

Maintenant, pour ε_V , nous avons

$$-\frac{d}{dt} \varepsilon_V(t) = [u'(Re(t)) - D'(Re(t))V(t)] \varepsilon_{Re}(t) - (\mu + \beta + \alpha P'(V)) \varepsilon_V(t),$$

avec $\varepsilon_V(T) = 0$ et $P(V) := \frac{(\chi V(t) - C)}{(1 + e^{-T_e(\chi V(t) - C)})}$. Donc, par intégration, on obtient

$$\varepsilon_V(t) = \int_t^T [u'(Re(s)) - D'(Re(s))V(s)] \varepsilon_{Re}(s) e^{-\int_t^s (D(Re(w)) + \beta + \alpha P'(V(w))) dw} ds.$$

Enfin, on trouve

$$\varepsilon_V(t') = \int_{t'}^T [u'(Re(t)) - D'(Re)V(t)] e^{-\int_{t'}^t (D(Re(w)) + \beta + \alpha P'(V)) dw} \int_0^t e^{\int_s^t [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw}$$

$$\left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] (s) \int_0^s e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} [\alpha \varepsilon_1(q) Pop(q) - D'(Re(q)) \varepsilon_2(q)] dq ds dt,$$

qui pourrait s'écrire, en utilisant Fubini, sous la forme suivante

$$\varepsilon_V(t') = \int_0^T \int_{t'}^T \int_q^t [u'(Re(t)) - D'(Re)V(t)] \left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] (s) e^{-\int_{t'}^t (D(Re(w)) + \beta + \alpha P'(V)) dw} e^{\int_s^t [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw}$$

$$e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds dt [\alpha \varepsilon_1(q) Pop(q) - D'(Re(q)) \varepsilon_2(q)] dq.$$

Par conséquent, nous avons

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_V(t') \\ \varepsilon_{Re}(t') \end{pmatrix} = \int_0^T Q(s, t') \begin{pmatrix} \varepsilon_1(s) \\ \varepsilon_2(s) \end{pmatrix} ds,$$

avec

$$Q(s, t') = \begin{pmatrix} Q_{11}(s, t') & Q_{12}(s, t') \\ Q_{21}(s, t') & Q_{22}(s, t') \end{pmatrix}.$$

$$Q_{11}(q, t') = C_f'(V(t')) \alpha Pop(q) \int_{t'}^T \int_q^t [u'(Re(t)) - D'(Re)V(t)] \left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] (s)$$

$$e^{-\int_{t'}^t (D(Re(w)) + \beta + \alpha P'(V)) dw} e^{\int_s^t [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw} e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds dt,$$

$$Q_{12}(q, t') = C_f'(V(t')) \int_{t'}^T \int_q^t [u'(Re(t)) - D'(Re)V(t)] \left[-\frac{\partial}{\partial Pop} H(Re, Pop) \right] (s) e^{-\int_{t'}^t (D(Re(w)) + \beta + \alpha P'(V)) dw}$$

$$e^{\int_s^t [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, Pop)](w) dw} e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds dt (-D'(Re(q))),$$

$$Q_{21}(q, t') = \alpha \text{Pop}(q) 1_{q \leq t'} \int_q^{t'} e^{\int_s^{t'} [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, \text{Pop})](w) dw} \left[-\frac{\partial}{\partial \text{Pop}} H(Re, \text{Pop}) \right] e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds,$$

and

$$Q_{22}(q, t') = [-D'(Re(q))] 1_{q \leq t'} \int_q^{t'} e^{\int_s^{t'} [\rho'(Re) - \frac{\partial}{\partial Re} H(Re, \text{Pop})](w) dw} \left[-\frac{\partial}{\partial \text{Pop}} H(Re, \text{Pop}) \right] e^{\int_q^s (\alpha \gamma(w) - D(Re(w))) dw} ds,$$

où $C_f(V) := \frac{1}{(1+e^{-\frac{1}{2V(t)-C})}$. On remarque que $Q_{i,j} < 0$ pour tout i, j et en utilisant les hypothèses (5.4.24) et (5.4.26) on a que $\inf_{q,t',j,e,j} Q_{i,j}(q, t') < 0$. Par conséquent, $-df_U$ est un opérateur fortement positif (et il en va de même pour sup et inf de $-df_U$). Comme df_U est un opérateur intégral avec Q continu par rapport à q et C^1 par rapport à t' on a la compacité de cet opérateur sur $C^0([0, T] \text{ fois } \mathbb{R}_+)$. \square

Preuve du Lemme 5.4.4 En utilisant le théorème de Kerin Rutmann [41], nous avons l'existence de (ρ_t, N_t, ϕ_t) solution à (5.4.30). Par calcul, on trouve

$$\frac{d}{ds} \int \varepsilon(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt = \int \mathcal{L} \varepsilon(s, \cdot)(t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt + \int \varepsilon(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\frac{d}{ds} \Phi(s, t) + \rho(s) \Phi(s, t) \right] dt,$$

et nous avons donc la loi de conservation

$$\frac{d}{ds} \int \varepsilon(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt = \int \varepsilon(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\mathcal{L}^* \Phi(s, t) + \frac{d}{ds} \Phi(s, t) + \rho(s) \Phi(s, t) \right] dt = 0.$$

Soit $\varepsilon_+(s, t) := \max(\varepsilon(s, t), 0)$ et $\varepsilon_-(s, t) := \max(-\varepsilon(s, t), 0)$ alors on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{ds} \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt &= \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\mathcal{L}^*(\text{sgn}_+(\varepsilon(s, \cdot)) \Phi(s, \cdot)) \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{d}{ds} \Phi(s, t) + \rho(s) \Phi(s, t) \right) \text{sgn}_+(\varepsilon(s, t)) \right] dt. \end{aligned}$$

En utilisant (5.4.30), on trouve

$$\frac{d}{ds} \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt = \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\mathcal{L}^*(\text{sgn}_+(\varepsilon(s, \cdot)) \Phi(s, \cdot)) - \mathcal{L}^*(\Phi(s, \cdot) \text{sgn}_+(\varepsilon(s, t)))(t) \right] dt.$$

Le même calcul vaut pour ε_- et nous trouvons

$$\frac{d}{ds} \int \varepsilon_-(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt = \int \varepsilon_-(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\mathcal{L}^*(\text{sgn}_-(\varepsilon(s, \cdot)) \Phi(s, \cdot)) - \mathcal{L}^*(\Phi(s, \cdot) \text{sgn}_-(\varepsilon(s, t)))(t) \right] dt.$$

Maintenant, en utilisant $\mathcal{L}_t = -(\mathcal{H} + I)$ et $\mathcal{L}_t^* = -(\mathcal{H}^* + I)$, nous avons

$$\frac{d}{ds} \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s, t) dt = \int \varepsilon_+(s, t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \left[\mathcal{H}^*(\text{sgn}_+(\varepsilon(s, \cdot)) \Phi(s, \cdot)) - \mathcal{H}^*(\Phi(s, \cdot) \text{sgn}_+(\varepsilon(s, t)))(t) \right] dt,$$

et

$$\begin{aligned} \frac{d}{ds} \int \varepsilon_-(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s,t) dt &= - \int \varepsilon(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \\ &\quad [\mathcal{K}^*(\text{sgn}_-(\varepsilon(s,\cdot))\Phi(s,\cdot)) - \mathcal{K}^*(\Phi(s,\cdot)\text{sgn}_-(\varepsilon(s,t)))(t)] dt. \end{aligned}$$

Therefore, using that $|\varepsilon(s,t)| = \varepsilon_+ + \varepsilon_-$ we obtain

$$\frac{d}{ds} \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s,t) dt = - \int \varepsilon(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \mathcal{K}^*(\Phi(s,\cdot)) dt + \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \mathcal{K}^*(\Phi(s,\cdot)) dt.$$

En utilisant ça

$$\frac{d}{ds} \Phi + (\rho - 1) \Phi = \mathcal{K}^* \Phi,$$

Nous avons

$$\begin{aligned} \frac{d}{ds} \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s,t) dt &= -(\rho - 1) \int \varepsilon(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi dt + (\rho - 1) \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi dt \\ &\quad - \int [\varepsilon(s,t) - |\varepsilon(s,t)|] e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \frac{d}{ds} \Phi dt, \end{aligned}$$

et donc on trouve

$$\begin{aligned} \frac{d}{ds} \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s,t) dt &= -(\rho - 1) \int \varepsilon(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi dt + (\rho - 1) \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi dt \\ &\quad + 2 \int \varepsilon_-(s,t) e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \frac{d}{ds} \Phi dt. \end{aligned}$$

Remarquant que $-\frac{d}{ds} \Phi = (\rho - 1) [Id - \frac{\mathcal{K}^*}{\rho - 1}] \Phi$, où $[Id - \frac{\mathcal{K}^*}{\rho - 1}] \geq 0$ and $[Id - \frac{\mathcal{K}^*}{\rho - 1}] > 0$ chaque fois que $\Phi \neq Cts\Psi$ avec

$$[Id - \frac{\mathcal{K}^*}{\rho - 1}] \Psi = 0,$$

(en utilisant Krein Rutmann), nous avons $-\frac{d}{ds} \Phi \geq 0$, et $\Phi \geq 0$. Enfin, nous avons

$$\frac{d}{ds} \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi(s,t) dt \leq -(\rho - 1) \int \varepsilon(0,t) \Phi(0,t) dt + (\rho - 1) \int |\varepsilon(s,t)| e^{\int_0^s \rho(s') ds'} \Phi dt,$$

et, en utilisant l'inégalité de Gronwall, on obtient

$$\int |\varepsilon(s,t)| \Phi(s,t) dt \leq -(\rho - 1) \int \varepsilon(0,t) \Phi(0,t) dt e^{-s} + e^{-s} \int_0^s e^{-\int_0^{s'} (\rho(s'') - 1) ds''} ds',$$

et (5.4.31) est satisfait. □

Chapitre 6

Conclusion

Pour conclure, on peut noter que la problématique de la reproduction est passionnante, liée (de manière générale) à l'évolution et comme on a pu l'entrevoir multiforme d'un point de vue mathématiques : Modélisation [35]¹, Probabilité [130], Équations aux Dérivées Partielles [130, 129, 135, 133, 136], Équations Différentielles Ordinaires [133, 129], Optimisation [131, 124, 126]². J'ai pu, d'une part, développer des idées personnelles qui font suite à mes travaux de thèse : étendre le formalisme de l'entropie relative généralisée au cas non linéaire [133, 136, 98]³, utiliser un outil d'optimisation de la valeur propre de plus grande partie réelle dans un cadre différent de celui introduit durant ma thèse [131] et d'autre part changer de thématique mathématique pour m'adapter aux problèmes biologiques qui m'ont été posés : processus stochastiques (modélisation [35] et analyse [130]) et systèmes dynamiques [129].

Les derniers travaux et dernières collaborations s'éloignent du thème de la reproduction, que ce soit sur la vaccination : d'un point de vue 'réponse immunitaire' [8] et d'un point de vue 'économie et politique de la santé' [62, 64]⁴, sur l'activité neuronale [98]⁵, ou bien avec la participation au projet IJES (Installed Jet Effect Simulator) et le co-encadrement de la thèse de Giulia MAZZEO (2018) sur des problèmes de vibro-acoustique. Il est intéressant de noter que les points d'accroches entre la réponse immunitaire et le développement folliculaire ne sont pas nuls, en effet, il s'agit de produire énormément de cellules (granulosa versus cellules TC4/TC8) en peu de temps et donc d'avoir des systèmes de contrôles de prolifération cellulaire qui permettent d'éviter la sur-prolifération tout en permettant une croissance rapide. Il y a ici un point à creuser sur le contrôle local et global de la prolifération cellulaire. Quant aux travaux sur la vaccination d'un point de vue 'économiste', ils introduisent un formalisme souple (assez proche de celui que l'on trouve en Mean Field Games), pour lequel on a une modélisation classique d'évolution de population (épidémiologie / temps 'forward') couplée avec un problème d'utilité d'être vacciné (temps 'backward'). J'ai pu développer ce formalisme dans le domaine de la reproduction humaine en posant une utilité (un coût) à avoir un enfant⁶ et donc une légitimité à regarder le problème de la reproduction d'un point de vue économique [132].

Je tiens à remercier Frédérique Clément et Danielle Monniaux avec qui j'ai passé des années passionnantes sur le thème de la reproduction ; Nicolas Houy avec qui j'ai pu partager sur la santé et l'économie et Bhargav Kumar Kakumani que j'ai eu le plaisir d'inviter en France.

1. Collaboration avec F. Clément, Inria, Université Paris-Saclay et D. Monniaux, INRA, Nouzilly,

2. on trouve également la théorie des jeux...

3. En collaboration avec Bhargav Kumar Kakumani, Birla Institute of Technology and Science (Inde) et Tarik Mohamed Touaoula, Department of Mathematics, Tlemcen University (Algérie)

4. En collaboration avec N. Houy University of Lyon Lyon, F-69007 France ; CNRS, GATE

5. En collaboration avec Suman Kumar Tumuluri, University of Hyderabad (Inde)

6. le côté sombre de la reproduction

Bibliographie

- [1] B. Abdellaoui and T. M. Touaoula. Decay solution for the renewal equation with diffusion. *Nonlinear Differential Equations and Applications NoDEA*, 17(3) :271–288, Jun 2010.
- [2] D. Aldous. Stopping times and tightness. *Ann. Probab.*, 6, 04 1978.
- [3] J.M. Anderies. On modeling human behavior and institutions in simple ecological economic systems. *Ecological Economics*, 35 :393–412, 2000.
- [4] J.M. Anderies. Economic development, demographics, and renewable resources : a dynamical systems approach. *Environ. Dev. Econ.*, 8(2) :219–246, 2003.
- [5] E. Anderson and D.F. Albertini. Gap junctions between the oocyte and companion follicle cells in the mammalian ovary. *J. Cell. Biol.*, 71 :680–686, 1976.
- [6] V.I. Arnold. *Catastrophe Theory*. Springer-Verlag, 1984.
- [7] R. L. Axtell, J. M. Epstein, J. S. Dean, G. J. Gumerman, A. C. Swedlund, J. Harburger, S. Chakravarty, R. Hammond, J. Parker, and M. Parker. Population growth and collapse in a multiagent model of the kayenta anasazi in long house valley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(suppl 3) :7275–7279, 2002.
- [8] L. Barbarroux, P. Michel, A. Mostafa, and C. Fabien. A multiscale model of the cd8 t cell immune response structured by intracellular content. *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*, 23 :3969, 2018.
- [9] W. Basener, B. P. Brooks, M. A. Radin, and T. Wiandt. Dynamics of a discrete population model for extinction and sustainability in ancient civilizations. *Nonlinear Dynamics, Psychology, and Life Sciences*, 12 :29–53, 2008.
- [10] S. Basse, B. Baguley, E. S Marshall, W. R Joseph, B. van Brunt, G. Wake, and D. Wall. A mathematical model for analysis of the cell cycle in cell lines derived from human tumors. *Journal of mathematical biology*, 47 :295–312, 11 2003.
- [11] H. Behncke and S. Al-Nassir. On the harvesting of age structured of fish populations. *Communications in Mathematics and Applications*, 8(2), 2017.
- [12] Richard Bellman. Dynamic programming. *Science*, 153(3731) :34–37, 1966.
- [13] N. Bellomo, A. Bellouquid, and M. Delitala. Mathematical topics in the modelling complex multicellular systems and tumor immune cells competition. *Math. Mod. Meth. Appl. Sci*, 14 :1683–1733, 2004.
- [14] A. Bellouquid and M. Delitala. Mathematical methods and tools of kinetic theory towards modelling complex biological systems. *Math. Mod. Meth. Appl. Sci*, 15, 2005.
- [15] L. Bodin, E. Di Pasquale, S. Fabre, M. Bontoux, P. Monget, L. Persani, and P. Mulsant. A novel mutation in the bone morphogenetic protein 15 gene causing defective protein secretion is associated with both increased ovulation rate and sterility in lacauene sheep. *Endocrinology*, 148 :393–400, 2007.
- [16] J. A. Brander and M. S. Taylor. The simple economics of easster island : A ricardo- malthus model of renewable resource use. *American Economic Review*, 88 :119–138, 1998.
- [17] R. Braw-Tal, K.P. McNatty, P. Smith, D.A. Heath, N.L. Hudson, D.J. Phillips, B.J. McLeod, and G.H. Davis. Ovaries of ewes homozygous for the x-linked inverdale gene (fecxi) are devoid of secondary and tertiary follicles but contain many abnormal structures. *Biol. Reprod.*, 49 :895–907, 1993.

- [18] J. W. Brewer. The age-dependent eigenfunctions of certain kolmogorov equations of engineering, economics, and biology. *Applied Mathematical Modelling*, 13(1) :47 – 57, 1989.
- [19] H. Brezis. *Functional Analysis, Sobolev Spaces and Partial Differential Equations*. Springer Science & Business Media, 2010.
- [20] D. Brigo and Mercurio; F., editors. *Interest rate models—theory and practice*. Springer Finance. Springer-Verlag, Berlin, second edition, 2006.
- [21] F.J. Broekmans, J. Kwee, D.J. Hendriks, B.W. Mol, and C.B. Lambalk. A systematic review of tests predicting ovarian reserve and ivf outcome. *Hum. Reprod. Update*, 12 :685–718, 2006.
- [22] V. Calvez, N. Lenuzza, D. Oelz, J.P. Deslys, P. Laurent, F. Mouthon, and B. Perthame. Bimodality, prion aggregates infectivity and prediction of strain phenomenon. *arXiv preprint*, 2008.
- [23] J. Calvo, M. Doumic, and B. Perthame. Long-time asymptotics for polymerization models. *Communications in Mathematical Physics*, 363(1) :111–137, 2018.
- [24] F. Campillo and N. Champagnat. Simulation and analysis of an individual-based model for graph-structured plant dynamics. *Ecological Modelling*, 234 :93–105, 2012.
- [25] F. Campillo, N. Champagnat, and C. Fritsch. On the variations of the principal eigenvalue with respect to a parameter in growth-fragmentation models. *Communication in Mathematical Sciences*, 15(7) :1801–1819, 2017.
- [26] J. Chabrowski. On nonlocal problems for parabolic equations. *Nagoya Math. J.*, 93, 03 1984.
- [27] N. Champagnat, R. Ferrière, and S. Méléard. Unifying evolutionary dynamics : From individual stochastic processes to macroscopic models. *Theoretical Population Biology*, 69(3) :297 – 321, 2006. ESS Theory Now.
- [28] N. Champagnat, R. Ferrière, and S. Méléard. Individual-based probabilistic models of adaptive evolution and various scaling approximations. In : *Dalang R.C., Russo F., Dozzi M. (eds) Seminar on Stochastic Analysis, Random Fields and Applications V. Progress in Probability, Birkhäuser Basel*, 59, 2007.
- [29] S-N Chow and J.K. Hale. *Methods of bifurcation theory. A Series of Comprehensive Studies in Mathematics*. Springer-Verlag, New York, 1982.
- [30] J. Clairambault, P. Michel, and B. Perthame. Circadian rhythm and tumour growth. *Comptes Rendus Mathématique*, 342(1) :17–22, 2006.
- [31] J Clairambault, P. Michel, and B. Perthame. *A Mathematical Model of the Cell Cycle and Its Circadian Control*, pages 239–251. Birkhäuser Boston, Boston, MA, 2007.
- [32] F Clément. Optimal control of the cell dynamics in the granulosa of ovulatory follicles. *Mathematical biosciences*, 152 :123–42, 10 1998.
- [33] F. Clément. Multiscale modelling of endocrine systems : new insight on the gonadotrope axis. *Esaim : Proceedings*, 27 :209–226, 01 2009.
- [34] F. Clément, M.A. Gruet, P. Monget, M. Terqui, E. Jolivet, and D. Monniaux. Growth kinetics of the granulosa cell population in ovarian follicles : an approach by mathematical modelling. *Cell Proliferation*, 30 :255–270, 1997.
- [35] F. Clément, P. Michel, D. Monniaux, and T. Stiehl. Coupled somatic cell kinetics and germ cell growth : Multiscale model-based insight on ovarian follicular development. *Multiscale Modeling & Simulation*, 11, 07 2013.
- [36] E. A. Coddington and N. Levinson, editors. *Theory of Ordinary Differential Equations*. New York : McGraw-Hill., 1955.
- [37] P. Collins. Population growth the scapegoat? rethinking the neo-malthusian debate. *Energy & Environment*, 13(3) :401–422, 2002.
- [38] J.M. Cushing. *An Introduction to structured population dynamics*. Philadelphia : SIAM, 1998.

- [39] J. Dagg. *Strategies of sexual reproduction in aphids*. PhD thesis, University of Göttingen, Germany, 2002.
- [40] C. R. Darwin. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London : John Murray, 1859.
- [41] R. Dautray and J-L. Lions, editors. *Mathematical Analysis and Numerical Methods for Science and Technology : Volume 3 Spectral Theory and Applications*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- [42] W. A. Day. Extensions of property of solutions of heat equation to linear thermoelasticity and other theories. *Quart. Appl. Math.*, 40 :319–330, 1983.
- [43] M. Demazure. *Catastrophes et bifurcations*. Ellipses, 1989.
- [44] A. Devys, T. Goudon, and P. Lafitte. A model describing the growth and the size distribution of multiple metastatic tumors. *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*, 12 :731, 2009.
- [45] O. Diekmann, M. Gyllenberg, H. Huang, M. Kirkilionis, J.A.J. Metz, and H.R. Thieme. On the formulation and analysis of general deterministic structured population modelsii. nonlinear theory. *Journal of Mathematical Biology*, 43(2) :157–189, Aug 2001.
- [46] K. Dietz. *Introduction to McKendrick (1926) Applications of Mathematics to Medical Problems*, pages 17–57. Breakthroughs in Statistics, 01 1997.
- [47] R. J. DiPerna. Measure-valued solutions to conservation laws. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 88(3) :223–270, Sep 1985.
- [48] R. J. DiPerna and P. L. Lions. Ordinary differential equations, transport theory and sobolev spaces. *Inventiones mathematicae*, 98(3) :511–547, Oct 1989.
- [49] R.J. DiPerna and P.L. Lions. Solutions globales d’équations du type vlasov-poisson. *C.R. Acad. Sci. Paris Sr. I*, 307 :655–658, 1988.
- [50] Werner H. Schmid Dmitriy Stukalin. Some applications of optimal control in sustainable fishing in the baltic sea. *Applied Mathematics*, 2(7), 2011.
- [51] M. Doumic, B. Perthame, and J.P. Zubelli. Numerical solution of an inverse problem in size-structured population dynamics. *Inverse Problems*, 25(4) :045008, 2009.
- [52] N. Echenim. *Modelisation et controle multi-echelles du processus de selection des follicules ovulatoires*. PhD thesis, Université Paris Sud-XI, 2006.
- [53] N. Echenim, D. Monniaux, M. Sorine, and F. Clément. Multi-scale modeling of the follicle selection process in the ovary. *Mathematical Biosciences*, 198(1) :57 – 79, 2005.
- [54] K.-J. Engel and R. Nagel. *One-Parameter Semigroups for Linear Evolution Equations*. Springer-Verlag, New York, 2000.
- [55] K.-J. Engel and R. Nagel. *A Short Course on Operator Semigroups*. Springer Universitext, 2006.
- [56] M. Escobedo, S. Mischler, and M. Rodriguez Ricard. On self-similarity and stationary problem for fragmentation and coagulation models. *Annales de l’Institut Henri Poincare (C) Non Linear Analysis*, 22(1) :99 – 125, 2005.
- [57] A Etheridge. An introduction to superprocesses. *University Lecture Series, Amer. Math. Soc., Providence, RI*, 20, 01 2000.
- [58] S Ethier and T. Kurtz. *Markov Processes : Characterization and Convergence*, volume 43. Wiley Series in Probability and Statistics, 01 1986.
- [59] J. Farkas. Physiologically structured populations with diffusion and dynamic boundary conditions. *Mathematical Biosciences & Engineering*, 8 :503, 2011.
- [60] W. Feller, V. Feller, and Karreman Mathematics Research Collection. *An Introduction to Probability Theory and Its Applications, Volume 1*. An Introduction to Probability Theory and Its Applications. Wiley, 1968.

- [61] R. Ferrière and V.C. Tran. Stochastic and deterministic models for age-structured populations with genetically variable traits. *ESAIM Proceedings*, 27, 09 2008.
- [62] J. Flaig, N. Houy, and P. Michel. Canonical modelling of anticipatory vaccination behavior and long term epidemic recurrence. *Journal of Theoretical Biology*, 436, 09 2017.
- [63] J. Flaig, N. Houy, and P. Michel. Canonical modelling of anticipatory vaccination behavior and long term epidemic recurrence. *Journal of Theoretical Biology*, 436 :26–38, 2018.
- [64] J. Flaig, N. Houy, and P. Michel. Cost effectiveness and policy announcement : The case of measles mandatory vaccination. *Journal of Theoretical Biology*, 485, 01 2020.
- [65] G. Floquet. Sur les équations différentielles linéaires à coefficients périodiques. *Annales de l'École Normale Supérieure*, 12 :47–88, 1883.
- [66] J.F. Flot and al. Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer *adineta vaga*. *Nature*, 500(7463) :453-7, 2013.
- [67] J.E. Fortune. Ovarian follicular growth and development in mammals. *Biol. Reprod.*, 50 :225–232, 1994.
- [68] J.E. Fortune. The early stages of follicular development : activation of primordial follicles and growth of preantral follicles. *Anim. Reprod. Sci.*, 78 :135–163, 2003.
- [69] N. Fournier and S. Méléard. A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *The Annals of Applied Probability*, 14(4) :1880–1919, 2004.
- [70] H. I. Freedman, editor. *Deterministic mathematical models in population ecology*. New York : Dekker, 1980.
- [71] D. Fudenberg and D. Levine, editors. *The Theory of Learning in Games, vol 1*. The MIT Press, 1998.
- [72] W.M. Getz and N. Owen-Smith. Consumer-resource dynamics : quantity, quality, and allocation. *PLoS ONE*, 6, 2011.
- [73] R. Gillespie. Childfree and feminine : Understanding the gender identity of voluntarily childless women. *Gender and Society*, 17(1) :122–136, 2003.
- [74] R. Gilmore. *Catastrophe Theory for Scientists and Engineers*. Dover, New York, 1981.
- [75] P-H Gouyon. *Aux Origines de la Sexualité*. FAYARD, 2009.
- [76] P. Gwiazda and B. Perthame. Invariants and exponential rate of convergence to steady state in the renewal equation. *Markov Processes and Related Fields (MPRF)*, 2 :413 – 424, 2006.
- [77] F. Halkett, R. Harrington, M. Hullé, P. Kindlmann, F. Menu, C. Rispe, and M. Plantegenest. Dynamics of production of sexual forms in aphids : Theoretical and experimental evidence for adaptive "coin-flipping" plasticity. *The American Naturalist*, 163(6) :E112–E125, 2004.
- [78] S. R. Hayford and V. Agadjanian. Spacing, stopping, or postponing ? fertility desires in a sub-saharan setting. *Demography*, 56 :573–594, 2019.
- [79] S.G. Hillier. Gonadotropic control of ovarian follicular growth and development. *Mol. Cell. Endocrinol*, 179 :39–46, 2001.
- [80] A. R. Hinman, F. Zhou, S. Reef, M. Massoudi, M. J. Papania, H. R. Yusuf, Bardenheier, L. B., Zimmerman, and M. M. McCauley. An economic analysis of the current universal 2-dose measles-mumps-rubella vaccination program in the united states. *The Journal of Infectious Diseases*, 189(1) :S131–S145, 2004.
- [81] A.J. Hsueh, E.A. McGee, M. Hayashi, and S.Y. Hsu. Hormonal regulation of early follicle development in the rat ovary. *Mol. Cell. Endocrinol*, 163 :95–100, 2000.
- [82] E.J. Huang, K. Manova, A.I. Packer, R.F. Sanchez, S. Bachvarova, and P. Besmer. The murine steel panda mutation affects kit ligand expression and growth of early ovarian follicles. *Dev. Biol.*, 157 :100–109, 1993.
- [83] K.J. Hutt and D.F. Albertini. An oocentric view of folliculogenesis and embryogenesis. *Reprod. Biomed. Online*, 14 :758–764, 2007.

- [84] M. Iannelli. *Mathematical theory of age-structured population dynamics*. Applied Mathematics Monograph C.N.R. Vol. 7, 1995.
- [85] M. Iannelli. *Age-Structured Population*. In Encyclopedia of Mathematics, supplement II. Hazewinkel M. (a cura di), : Kluwer Academics, 2000.
- [86] M. Iannelli and J. Ripoll. Two-sex age structured dynamics in a fixed sex-ratio population. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 13(6) :2562 – 2577, 2012.
- [87] V. I. Istratescu, editor. *Fixed Point Theory*. D. Reidel Pub. Co., 1981.
- [88] P.-E. Jabin. Large time concentrations for solutions to kinetic equations with energy dissipation. *Communications in Partial Differential Equations - COMMUN PART DIFF EQUAT*, 25 :541–557, 01 2000.
- [89] P.-E. Jabin. Macroscopic limit of vlasov type equations with friction. *Annales de l'Institut Henri Poincare (C) Non Linear Analysis*, 17(5) :651 – 672, 2000.
- [90] Stankova K and al. Joining or opting out of a lotka-volterra game between predators and prey : does the best strategy depend on modelling energy lost and gained? *Interface Focus*, 3, 2013.
- [91] B. Kakumani and P. Michel. Gre methods for nonlinear model of evolution equation and limited ressource environment. *DCDS-B*, 24(12) :6653–6673, 2019.
- [92] B.K. Kakumani and S.K. Tumuluri. Extinction and blow-up phenomena in a non-linear gender structured population model. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 28(Complete) :290–299, 2016.
- [93] W.O. Kermack and A.G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics i. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1) :33 – 55, 1991.
- [94] W.O. Kermack and A.G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics i. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1) :33–55, 1991.
- [95] W.O. Kermack and A.G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics ii. the problem of endemicity. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1) :57 – 87, 1991.
- [96] W.O. Kermack and A.G. McKendrick. Contributions to the mathematical theory of epidemics iii. further studies of the problem of endemicity. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1) :89 – 118, 1991.
- [97] P.G. Knight and C. Glister. Tgf-beta superfamily members and ovarian follicle development. *Reproduction*, 132 :191–206, 2006.
- [98] S. Kumar and P. Michel. A note on a neuron network model with diffusion. *Accepte, DCDS-B*, 2019.
- [99] M.H. Lacker and A. Percus. How do ovarian follicles interact? a many-body problem with unusual symmetry and symmetry-breaking properties. *Journal of Statistical Physics*, 63(5) :1133–1161, Jun 1991.
- [100] Lifchitz Evguéni Landau Lev, editor. *COURS DE PHYSIQUE THÉORIQUE - MÉCANIQUE DES FLUIDES*. MIR, 1994.
- [101] P. Laurençot and B. Perthame. Exponential decay for the growth-fragmentation/cell-division equation. *Communications in Mathematical Sciences*, 7(2) :p. 503–510, 2009.
- [102] G. Le Trionnaire, J. Hardie, S. Jaubert-Possamai, J.C. Simon, and D. Tagu. Shifting from clonal to sexual reproduction in aphids : physiological and developmental aspects. *Biol Cell.*, 100(8) :441–51, 2008.
- [103] Y.H. Lee, L. Sherbakov, J. Taber, and J. Shi. Bifurcation diagrams of population models with nonlinear, diffusion. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 194(2) :357 – 367, 2006.
- [104] V. Lewis. *Reproductive Endocrinology and Infertility*. Landes Bioscience Inc, 2007.
- [105] J.-L. Lions. *Equations différentielles opérationnelles et problèmes aux limites*. Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften, Bd. 111, Springer-Verlag, Berlin, 1961.
- [106] P.-L. Lions, B. Perthame, and E Tadmor. A kinetic formulation of multidimensional scalar conservation laws and related equations. *Journal of The American Mathematical Society - J AMER MATH SOC*, 7 :169–169, 01 1994.

- [107] K. Liu. Stem cell factor (scf)-kit mediated phosphatidylinositol 3 (pi3) kinase signaling during mammalian oocyte growth and early follicular development. *Front. Biosci.*, 11 :126–135, 2006.
- [108] A.J. Lotka. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118 :410–415, 1920.
- [109] T. Lundy, P. Smith, A. O’Connell, N. L. Hudson, and K. P. McNatty. Populations of granulosa cells in small follicles of the sheep ovary. *Journal of Reproduction and Fertility*, 115 :251–262, 1999.
- [110] S. D. Margenov M. Griebel, O. P. Iliev and P. S. Vassilevski, editors. *Large-Scale Scientific Computations of Engineering and Environmental Problems*. D. Reidel Pub. Co., 1997.
- [111] C. Maier, editor. *No kid : quarante raisons de ne pas avoir d’enfant*. J’ai lu, 2008.
- [112] T. Malthus. *Essay on the principle of population*. Printed for J. Johnson, in St. Paul’s Church-Yard, 1798.
- [113] M.M Matzuk, K.H. Burns, M.M Viveiros, and J.J. Eppig. Intercellular communication in the mammalian ovary : oocytes carry the conversation. *Science*, 296 :2178–2180, 2002.
- [114] R. M. May, editor. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton, N.J. : Princeton University Press, 1973.
- [115] E.A. McGee and A.J. Hsueh. Initial and cyclic recruitment of ovarian follicles. *Endocr. Rev.*, 21 :200–214, 2000.
- [116] E.D. McGrady and R. Ziff. ‘shattering’ transition in fragmentation. *Physical review letters*, 58 :892–895, 04 1987.
- [117] K.P. McNatty, K. Reader, P. Smith, D.A. Heath, and J.L. Juengel. Control of ovarian follicular development to the gonadotrophin-dependent phase : a 2006 perspective. *Soc. Reprod. Fertil. Suppl*, 64 :55–68, 2007.
- [118] S. Méléard. Convergence of the fluctuations for interacting diffusions with jumps associated with boltzmann equations. *Stochastics : An International Journal of Probability and Stochastic Processes*, 63 :195–225, 04 1998.
- [119] S. Méléard and V.C. Tran. Trait substitution sequence process and canonical equation for age-structured populations. *Journal of Mathematical Biology*, 58(6) :881, Jul 2008.
- [120] J. A. Metz, R. M. Nisbet, and S. A. Geritz. How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends in Ecology & Evolution*, 7(6) :198–202, 1992.
- [121] J. A. J. Metz, S. A. H. Geritz, G. Meszéna, F. J. A. Jacobs, and J. S. van Heerwaarden. Adaptive dynamics : A geometric study of the consequences of nearly faithful reproduction. In *van Strien, S. J. and Verduyn-Lunel, S. M., editors, Stochastic and spatial structures of dynamical systems (Amsterdam, 1995)*, pages 183–231, 1996.
- [122] J.A.J. Metz, R.M. Mylius, and O. Diekmann. When does evolution optimize? *Evolutionary Ecology Research*, 10 :629–654, 2008.
- [123] J.A.J. Metz and Diekmann O. *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, volume 68. Springer-Verlag, Berlin/New York, 1986.
- [124] P. Michel. Fitness optimization in a cell division model. *Comptes Rendus Mathématique*, 341(12) :731 – 736, 2005.
- [125] P. Michel. Existence of a solution to the cell division eigenproblem. *Mathematical Models & Methods in Applied Sciences - M3AS*, 16, 07 2006.
- [126] P. Michel. Optimal proliferation rate in a cell division model. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 1(2) :23–44, 2006.
- [127] P. Michel. General relative entropy in a nonlinear McKendrick model. In *Stochastic Analysis and Partial Differential Equations*, pages 205 – 232. G.-Q. Chen, E. Hsu, M. Pinsky (Eds.), 2007.
- [128] P. Michel. A singular asymptotic behavior of a transport equation. *Comptes Rendus Mathématique*, 346(3) :155 – 159, 2008.

- [129] P. Michel. Multiscale modeling of follicular ovulation as a mass and maturity dynamical system. *Multiscale Model. Simul.*, 9 :282–313, 2011.
- [130] P. Michel. Large population and size scale limit of a stochastic particle model. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 27(03) :581–615, 2017.
- [131] P. Michel. Bang-bang growth rate optimization in a coupled mckendrick model. *JOTA*, 183 :332–351, 2019.
- [132] P. Michel. Model of neo-malthusian population anticipating future changes in resources. *Theoretical Population Biology*, 140 :16–31, 2021.
- [133] P. Michel and B. Kakumani. Gre methods for nonlinear model of evolution equation and limited resource environment. *DCDS-B*, 22, 2019.
- [134] P. Michel, S. Mischler, and B. Perthame. General entropy equations for structured population models and scattering. *Comptes Rendus Mathématique*, 338(9) :697 – 702, 2004.
- [135] P. Michel, S. Mischler, and B. Perthame. General relative entropy inequality : an illustration on growth models. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*, 84(9) :1235 – 1260, 2005.
- [136] P. Michel and T.M. Touaoula. Asymptotic behavior for a class of the renewal nonlinear equation with diffusion. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 36(3) :323–335, 2013.
- [137] S. Mischler, B. Perthame, and L. Ryzhik. Stability in a nonlinear population maturation model. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 12(12) :1751–1772, 2002.
- [138] D. Monniaux and al. Développement folliculaire ovarien et ovulation chez les mammifères. *Inra Prod. Anim.*, 22 (2), 2009.
- [139] D. Monniaux, C. N. Huet, N. Besnard, F. Clement, M. Bosc, C. Pisselet, P. Monget, and J.C. Mariana. Follicular growth and ovarian dynamics in mammals. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 51 :3–23, 1997.
- [140] D. Monniaux, P. Michel, M. Postel, and F. Clément. Multiscale modeling of ovarian follicular development : from follicular morphogenesis to selection for ovulation. *Biology of the Cell*, 108 :149–160, 2016.
- [141] K. Moon-Jin, B. Perthame, and D. Salort. Dynamics of time elapsed inhomogeneous neuron network model. *Comptes Rendus Mathématique*, 353(12) :1111–1115, 2015.
- [142] J.L. Morère and R. Pujol. *Dictionnaire raisonné de biologie*. Frison-Roche, 2003.
- [143] J. D. Murray. *Mathematical biology I and II*. Springer, 2003.
- [144] R.W. Nielsen. Scientifically unacceptable established knowledge in demography and in economic research. *Journal of Economic Library*, 3(3) :429–457, 2016.
- [145] T. A. Obaid. Footprints and milestones : Population and environmental change. *The state of World Population 2001 United Nations Population Fund.*, 76, 2001.
- [146] A. Olivier. How does variability in cell aging and growth rates influence the malthus parameter? *Kinetic and Related Models*, 10, 02 2016.
- [147] F. Otto and M. Westdickenberg. Eulerian calculus for the contraction in the wasserstein distance. *SIAM J. Math. Analysis*, 37 :1227–1255, 01 2005.
- [148] A.I. Packer, Y.C. Hsu, P. Besmer, and R.F. Bachvarova. The ligand of the c-kit receptor promotes oocyte growth. *Dev. Biol.*, 161 :194–205, 1994.
- [149] K. Pakdaman, B. Perthame, and D. Salort. Relaxation and self-sustained oscillations in the time elapsed neuron network model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 73(3) :1260–1279, 2013.
- [150] L.D. Pearce, S. Brauner-Otto, and Y. Ji. Explaining religious differentials in family size preferences : Evidence from nepal in 1996. *Popul. Stud. (Camb)*, 69(1) :23–37, 2015.
- [151] B. Perthame. Kinetic formulation of conservation laws. *Oxford Lecture Ser. Math. Appl. Oxford University Press, Oxford*, 29, 01 2002.

- [152] B. Perthame. *Transport equations in biology*. Frontiers in Mathematics. Birkhauser Verlag, Basel, 2007.
- [153] T. Poston and I. Stewart. *Catastrophe Theory and its Applications*. Dover, New York, 1978.
- [154] L. Preziosi. *Modeling Cancer Growth*. CRC-Press - Chapman Hall, Boca Raton, 2003.
- [155] C. Puleston and S. Tuljapurkar. Population and prehistory ii : Space-limited human populations in constant environments. *Theoretical Population Biology*, 74(2) :147–160, 2008.
- [156] R. Rebolledo. Sur l’existence de solutions certains problemes de semimartingales. *C. R. Acad. Sci. Paris A-B*, 290(18) :A843– A846, 1980.
- [157] C. Rico and & al. Anti-mullerian hormone is an endocrine marker of ovarian gonadotropin-responsive follicles and can help to predict superovulatory responses in the cow. *Biol. Reprod.*, 80 :50–59, 2009.
- [158] M. Ridley. *The Red Queen : Sex and the Evolution of Human Nature*. New York : Macmillan Pub. Co, 1994.
- [159] C. Rispe, J.-S.n Pierre, J.-C Simon, and P-H Gouyon. Models of sexual and asexual coexistence in aphids based on constraints. *Journal of Evolutionary Biology*, 11(11) :685–701, 2002.
- [160] S. Roelly. A criterion of convergence of measure-valued processes : Application to measure branching processes. *Stochastics An International Journal of Probability and Stochastic Processes*, 17 :43–65, 04 1986.
- [161] S. Roman, E. Palmer, and M. Brede. The dynamics of human–environment interactions in the collapse of the classic maya. *Ecological Economics*, 146 :312–324, 2018.
- [162] M. Rotenberg. Transport theory for growing cell populations. *Journal of theoretical biology*, 103 :181–99, 08 1983.
- [163] E. Sanchez-Palencia, P. Lherminier, and J-P. Francoise. A mathematical model for alternation of polygamy and parthenogenesis : Stability versus efficiency and analogy with parasitism. *Acta Biotheor*, 163, 2016.
- [164] S. Shimasaki, R.K. Moore, F. Otsuka, and G.F. Erickson. The bone morphogenetic protein system in mammalian reproduction. *Endocr. Rev.*, 25 :72–101, 2004.
- [165] J. Silva and T. G. Hallam. Compensation and stability in nonlinear matrix models. *Mathematical biosciences*, 110 :67–101, 07 1992.
- [166] A. Sommariva and M. Vianello. Computing positive fixed-points of decreasing hammerstein operators by relaxed iterations. *J. Integral Equations Applications*, 12(1) :95–112, 2000.
- [167] M. Sonneborn and F. Van Vleck. The bang-bang principle for linear control systems. *Journal of The Society for Industrial and Applied Mathematics, Series A : Control*, 2, 01 1964.
- [168] Alan J. Terry. A predator–prey model with generic birth and death rates for the predator. *Mathematical Biosciences*, 248 :57–66, 2014.
- [169] H.R. Thieme. *Mathematics in Population Biology*. University Press, Princeton, NJ, 2003.
- [170] R. Thom. *Structural stability and morphogenesis*. Benjamin, Reading, Mass, 1975.
- [171] F.H. Thomas, R.S. Ismail, J.Y. Jiang, and B.C. Vanderhyden. Kit ligand 2 promotes murine oocyte growth in vitro. *Biol. Reprod.*, 78 :167–175, 2008.
- [172] F.H. Thomas and B.C. Vanderhyden. Oocyte-granulosa cell interactions during mouse follicular development : regulation of kit ligand expression and its role in oocyte growth. *Reprod. Biol. Endocrinol.*, 4 :1–8, 2006.
- [173] V.C. Tran. Large population limit and time behaviour of a stochastic particle model describing an age-structured population. *ESAIM : Probability and Statistics*, 12 :345–386, 04 2008.
- [174] T. Uehara, Y. Nagase, and W. Wakeland. Integrating economics and systemdynamics approaches for modelling an ecological–economic system. *Research and Behavioral Science Syst. Res.*, 33 :515–531, 2016.
- [175] P.N. Vabishchevich. Nonlocal parabolic problems and the inverse problem of heat conduction. *Differ. Uravn.*, 17(7) :1193–1199, 1981.

- [176] N.G. Van Kampen. *Stochastic Processes in Physics and Chemistry*. Lecture Notes in Math, NorthHolland Amsterdam-New York, 1981.
- [177] van Opheusden J.H.J., Hemerik L., van Opheusden M., and van der Werf W. Competition for resources : complicated dynamics in the simple tilman model. *SpringerPlus*, 2015.
- [178] R.R. Vance. A general dynamical model of one consumer-one resource interactions. *J. Math. Biol.*, 28 :645–669, 1990.
- [179] P.F. Verhulst. Recherches mathématiques sur la loi d’accroissement de la population. *Nouveaux Mémoires de l’Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, 18 :1–4, 1845.
- [180] J.A. Visser, F.H. de Jong, J.S. Laven, and A.P. Themmen. Anti-mullerian hormone : a new marker for ovarian function. *Reproduction*, 131 :1–9, 2006.
- [181] V. Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 118 :558–60, 1926.
- [182] H. von Foerster. *Some Remarks on Changing Populations. The Kinetics of Cellular Proliferation*. Grune and Stratton, New York, 1959.
- [183] R. Webb and B.K. Campbell. Development of the dominant follicle : mechanisms of selection and maintenance of oocyte quality. *Soc. Reprod. Fertil. Suppl.*, 64 :141–163, 2007.
- [184] A. Wikan and O. Kristensen. Nonstationary and chaotic dynamics in age-structured population models. *Discrete Dynamics in Nature and Society*, 2017 :1–11, 08 2017.
- [185] G.C. Williams. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, 1975.
- [186] T. Wilson, X.Y. Wu, J.L. Juengel, I.K. Ross, J.M. Lumsden, E.A. Lord, K.G. Dodds, G.A. Walling, J.C. McEwan, A.R. O’Connell, K.P. McNatty, and G.W. Montgomery. Highly prolific booroola sheep have a mutation in the intracellular kinase domain of bone morphogenetic protein ib receptor (alk-6) that is expressed in both oocytes and granulosa cells. *Biol. Reprod.*, 64 :1225–1235, 2001.
- [187] D. Wool and O. D Ben-Zvi. Population ecology and clone dynamics of the galling aphid *geoica wertheimae* (sternorrhyncha : Pemphigidae : Fordinae). *European Journal of Entomology*, 98 (01) :509–518, 1998.
- [188] Nagase Y. and Uehara T. Evolution of population- resource dynamics models. *Ecological Economics*, 72 :9–17, 2011.
- [189] K. Yosida. *Functional analysis*. Classics in Mathematics. Springer-Verlag, Berlin, 1995.
- [190] J. Zwanziger, P. Szilagyi, and P. Kaul. Evaluating the benefits of increasing measles immunization rates. *Health Services Research*, 36(5) :885–909, 2001.