Selection-mutation dynamics with age structure : long-time behaviour and application to the evolution of life-history traits

Tristan Roget

▶ **To cite this version:**

Tristan Roget. Selection-mutation dynamics with age structure : long-time behaviour and application to the evolution of life-history traits. Probability [math.PR]. Université Paris Saclay (COmUE), 2018. English. ⟨NNT : 2018SACLX111⟩. ⟨tel-01952892⟩

HAL Id: tel-01952892

https://pastel.hal.science/tel-01952892v1

Submitted on 12 Dec 2018

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

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

HAL Authorization

université PARIS-SACLAY | École doctorale de mathématiques Hadamard (EDMH)

2018SACLX111

ÉCOLE POLYTECHNIQUE UNIVERSITÉ PARIS-SACLAY

THÈSE DE DOCTORAT

de

l'École Polytechnique

École doctorale de mathématiques Hadamard (EDMH, ED 574)

Établissement d'inscription : École polytechnique

Établissement d'accueil : École Polytechnique *Laboratoire d'accueil :* Centre de mathématiques appliquées de Polytechnique, UMR 7641 CNRS

Spécialité de doctorat : Mathématiques aux interfaces

Tristan ROGET

Dynamiques de sélection-mutation structurées en âge : comportement en temps long et application à l'évolution des histoires de vie

Après avis favorable des rapporteurs :
Anton BOVIER (Université de Bonn)
Benoit PERTHAME (Sorbonne Université)

Jury de soutenance :

Anton BOVIER	(Université de Bonn) Rapporteur
Jérôme COVILLE	(INRA Avignon) Examinateur
Stéphane GAUBERT	(École Polytechnique) Examinateur
Amaury LAMBERT	(Collège de France) Président du jury
Sylvie MÉLÉARD	(École Polytechnique) Directrice de thèse
Benoit PERTHAME	(Sorbonne Université) Rapporteur
Michael RERA	(Sorbonne Université) Co-directeur de thèse
Viet Chi TRAN	(Université Lille 1) Examinateur

Remerciements

Il est temps de saisir la plume qui va construire les paragraphes qui seront probablement les plus lus de ce manuscrit. Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans la participation directe ou indirecte de nombreuses personnes.

Mes premiers remerciements vont tout naturellement à Sylvie Méléard, pour ce pari insensé ! Que de chemin parcouru depuis notre première réunion avec Michael. Malgré un emploi du temps à faire pâlir un jeune ministre, Sylvie a su guider avec rigueur et bienveillance mes premières déambulations mathématiques. Je la remercie pour ses nombreuses relectures et sa patience face à des premières tentatives souvent balbutiantes. Je reste admiratif de son enthousiasme sans faille qui m'a permis de dépasser à de nombreuses reprises un pessimisme parfois chevronné (promis j'y travaille !). Je suis très heureux d'avoir pu profiter d'une grande liberté, comme lorsque je me lançai en début de deuxième année sur un problème m'éloignant du projet initialement établi. Ce dernier est né de la rencontre avec Michael Rera, biologiste du vieillissement devenu mon codirecteur de thèse. Je suis extrêmement reconnaissant pour tout le temps qu'il m'a consacré ces trois dernières années. Grâce à lui, j'ai beaucoup appris sur la manière d'aborder les échanges entre mathématiques et biologie et, je dois l'avouer, dans le domaine de la programmation informatique.

Je tiens à remercier Anton Bovier et Benoît Perthame pour m'avoir fait l'honneur de rapporter cette thèse. Les travaux de Benoît ont été une source d'inspiration constante, et je n'aurais pu résumer aussi clairement mon propos qu'Anton l'a fait dans son rapport.

La constitution du jury s'est faite de manière très naturelle. Je suis très heureux que Jérôme Coville, Stéphane Gaubert, Amaury Lambert et Viet Chi Tran aient accepté d'en faire partie. Les articles de Jérôme sont de ceux que j'ai le plus déchiffrés, Amaury est incontournable lorsqu'on pense à mathématiques et biologie et ce manuscrit aurait été bien maigre sans Viet Chi Tran, puisque tout ce qu'il contient est relié de près ou de loin à ses recherches sur les populations structurées en âge. Je suis très reconnaissant envers Stéphane de m'avoir laissé le temps de lui expliquer mes travaux le temps d'un entretien passionnant.

Alors que je me laissais aller à des considérations plutôt déterministes, j'ai eu la chance de rencontrer Pierre Collet grâce à qui j'ai pu me familiariser à la théorie spectrale. S'il ne m'avait pas indiqué cet ouvrage sur les espaces vectoriels topologiques, je n'aurais pu découvrir, dans les profondeurs d'un appendice peu amical, ce fameux théorème de dualité pour les opérateurs positifs ! Par ailleurs, cet aspect de mon travail n'aurait pu aboutir sans

l'aide précieuse de Gael Raoul, toujours disponible pour discuter, m'indiquant au fur et à mesure la bonne littérature et allant même jusqu'à relire mes premiers essais.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres du CMAP et notamment son équipe administrative, les membres de l'équipe PEIPS et de la chaire MMB, avec qui il est toujours très facile de communiquer. Merci à Amandine Veber pour m'avoir initié à la vulgarisation scientifique et à Vincent Bansaye pour sa disponibilité, sa bonne humeur et pour m'avoir adopté au sein du projet emmené par les ingénieurs du Ladhyx. Je suis très heureux d'avoir fait la rencontre de Sarah Kakaai, avec qui j'ai pu découvrir les subtilités des processus de Hawkes. Un grand merci à Mathieu Rosenbaum pour nous avoir aiguillés au cours de nombreuses discussions.

Je suis très heureux de l'accueil que j'ai pu recevoir dans les laboratoires de biologie fréquentés par Michael Rera, d'abord à l'Université Paris-Diderot puis au sein de son équipe (Erwan et Flaminia notamment !) à l'Université Sorbonne Université. Je tiens également à remercier Pierre Jolivet pour le temps passé à traduire mon code Python parfois bancale en un code C++ redoutablement efficace.

Il est temps d'écrire un mot pour les doctorants qui peuplent le premier étage de l'aile 0 du CMAP. Faute de temps, je ne saurai être exhaustif. Tout d'abord, merci à tous. En particulier, je tiens à remercier les organisateurs du séminaire des doctorants. La collaboration efficace du CMAP et du CMLS a contribué à la succession d'exposés aux thèmes variés, allant de la géométrie algébrique aux statistiques appliquées, en passant par l'analyse des équations aux dérivées partielles. Dans ce genre de situation, on ne peut se résoudre à ne pas citer de noms, et je tenterai de le faire dans un ordre approximativement chronologique. Merci à Hélène pour l'initiation aux limites adaptatives, à Étienne pour les pause-clopes désormais plus solitaires, à Aline et Ludo pour les discussions politiques. Merci à Romain pour être parvenu à quitter l'Iran (nous y serions peut-être encore !) et à Geneviève pour ses lectures passionnées des guides touristiques. Merci aux locataires du bureau 2011 : Mathilde, Jaouad, Florian, Mateusz, Kaitong, Hugo... Merci à Corentin, Jean-Bernard, Paul et Perle pour les parties de badminton endiablées. Merci à Kevish, Heythem, Antoine, Martin, Belhal et Hadrien pour les discussions en salle café. Merci à Nico parti trop tôt ! Merci à Céline pour avoir partagé le quotidien de "brother and sister de thèse", à Juliette pour son art du second degré et à Fedor pour l'approximation des mesures !

Je ne serais pas ici si certains de mes anciens enseignants ne m'avaient donné un goût certain pour les mathématiques. Je pense à Thierry Levy et son cours de Master 1 trop modestement intitulé "Probabilités de Base" puis à Cédric Boutillier, qui m'a permis d'aiguiser mes théorèmes limites sur des objets combinatoires peu orthodoxes. Ces années passées à Jussieu ont été l'occasion de belles rencontres et de nouvelles amitiés. Je pense à Ludovic envolé vers des terres plus orientales, à Tony préférant le soleil madrilène à la rude vie parisienne et à Marc mathématicien de talent ayant choisi la voie des belles-lettres.

Enfin, je tiens à remercier la famille ainsi que les amis du sud et de longue date, pour qui je resterai toujours l'éternel étudiant !

Table des matières

1 Introduction générale **7**

1.1 Évolution dans les populations structurées en âge 7

1.1.1 Histoire de vie et paramètre de Malthus 8

1.1.2 Évolution des histoires de vie et force de sélection âge-spécifique 8

1.2 De la description individu-centrée des populations aux dynamiques adaptatives 9

1.2.1 Le modèle microscopique et son approximation en grande population 10

1.2.2 La dynamique adaptative 11

1.3 De la transition Smurf au modèle bd 13

1.3.1 La transition Smurf 13

1.3.2 Un peu de modélisation 13

2 Résultats principaux **16**

2.1 Comportement en temps long dans des populations structurées en traits et en âge 16

2.1.1 Une équation de sélection-mutation structurée en âge 17

2.1.2 Énoncé des résultats 18

2.1.3 Idées de démonstration 19

2.1.4 Commentaires et perspectives 23

2.2 Le "bd-model" pour le vieillissement : du modèle individu-centré aux inclusions différentielles évolutives 24

2.2.1 Le modèle individu-centré et son approximation en grande population 25

2.2.2 Énoncé des résultats et idées de démonstration 26

2.2.3 Commentaires et perspectives 32

3 Long-time behaviour for age and trait structured population dynamics **34**

3.1 Preliminaries and Main Results 35

3.1.1 Introduction 35

3.1.2 Preliminaries . . . 37
3.1.3 Main Results . . . 39
3.2 Spectral Properties of some Positive Operators . . . 40
3.2.1 Position of the Problem and Results . . . 40
3.2.2 Proof of Theorem 3.2.3 . . . 42
3.3 The Linear Dynamics . . . 47
3.4 Proof of the Main Results . . . 59
3.5 Discussion . . . 60
3.5.1 Summary of our results and related literature . . . 60
3.5.2 Extension to more general models . . . 60

4 Compléments sur le Chapitre 3 **62**
4.1 Les cas singuliers . . . 62
4.1.1 Le cas $p \in]0,1[$ ($\overline{r}_{\lambda *} = 1$) . . . 62
4.1.2 Le cas $p = 0$ (absence de mutations) . . . 70
4.2 Un résultat spectral . . . 74

5 The bd-model of ageing : from individual-based dynamics to evolutive differential inclusions **76**
5.1 Introduction . . . 77
5.2 A stochastic model for the evolution of life-history traits . . . 81
5.3 Monomorphic and bimorphic deterministic dynamics . . . 87
5.3.1 Monomorphic dynamics . . . 88
5.3.2 Bimorphic dynamics . . . 92
5.4 Adaptive dynamics analysis . . . 93
5.4.1 Malthusian parameter and invasion fitness . . . 93
5.4.2 Trait Substitution Sequence with age structure . . . 97
5.4.3 A canonical inclusion for adaptive dynamics . . . 100
5.5 Discussion . . . 109

6 Compléments sur le Chapitre 5 **112**
6.1 Un modèle plus général . . . 113
6.2 Le "bd-model" sans effet Lansing . . . 114
6.2.1 Paramètre de Malthus . . . 115
6.2.2 Étude de la dynamique adaptative . . . 116
6.3 Sur la sélection de l'effet Lansing . . . 122
6.4 Un modèle avec probabilité de mutation mutable . . . 128

A Operator Theory **131**
A.1 Resolvent and spectrum . . . 131
A.1.1 Ordered Banach space . . . 132
A.2 The space $(C(\mathcal{S}), \|.\|_\infty)$ . . . 133

B Proofs of Chapter 5 **135**
B.1 Proof of Proposition 5.3.4 135
B.2 Proof of Lemma 5.3.5 136
B.3 Differential inclusions 138

Chapitre 1

Introduction générale

Sommaire

1.1 Évolution dans les populations structurées en âge 7
1.1.1 Histoire de vie et paramètre de Malthus 8
1.1.2 Évolution des histoires de vie et force de sélection âge-spécifique 8
1.2 De la description individu-centrée des populations aux dynamiques adaptatives 9
1.2.1 Le modèle microscopique et son approximation en grande population 10
1.2.2 La dynamique adaptative 11
1.3 De la transition Smurf au modèle bd 13
1.3.1 La transition Smurf 13
1.3.2 Un peu de modélisation 13

1.1 Évolution dans les populations structurées en âge

Chez de nombreuses espèces, les populations sont structurées en âge. Les individus se reproduisent à des instants différents et ont donc des âges différents, influant sur leur reproduction et leur survie. On appelle **histoire de vie** la donnée d'un couple de fonctions $(B(a), D(a))_{a\in\mathbb{R}_+}$ décrivant les taux de reproduction et de mortalité d'un individu au cours de sa vie. On observe dans la nature une grande diversité des histoires de vie (cf. Jones [45]). Depuis le développement de la **théorie de l'évolution**, de nombreux biologistes s'intéressent à la question de l'impact de la sélection naturelle sur l'évolution des histoires de vie (cet aspect n'ayant pas été abordé par C. Darwin). Les fondements théoriques sont développés successivement par Fisher [34], Haldane [40] et

Medawar [62]. Une de leurs conclusions est la suivante : **la force de sélection décroit avec l'âge.** Cette idée est formalisée par Hamilton [42] dans l'article fondateur *"On the moulding of senescence by natural selection"*. Les paragraphes qui suivent visent à expliquer ce principe.

1.1.1 Histoire de vie et paramètre de Malthus

La théorie de l'évolution des histoires de vie connaît un tournant avec les travaux de Fisher [34] qui introduit le **paramètre de Malthus** comme indicateur de la fitness d'une histoire de vie. Considérons une grande population d'individus asexués et haploïdes, n'interagissant pas, dont les histoires de vie sont données par un couple de fonctions (B, D). La dynamique du nombre d'individus d'âge a à l'instant t notée $v(t, a)$ est décrite par l'**équation de McKendrick-Von Foerster** (cf. [86]) :

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t}(t,a) + \frac{\partial v}{\partial a}(t,a) = -D(a)v(t,a), \quad (t,a) \in \mathbb{R}_+^2 \\ v(t,0) = \int_0^{+\infty} B(\alpha)v(t,\alpha)d\alpha. \end{cases} \tag{1.1}$$

Cette équation est l'extension directe de l'équation de Malthus (cf. [60]) à des populations structurées en âge. Elle vérifie la propriété de croissance exponentielle asymptotique :

$$v(t,a) \underset{t\to+\infty}{\sim} \left(\int_0^{+\infty} v(0,\alpha)\phi(\alpha)d\alpha \right) e^{\lambda t} N(a), \tag{1.2}$$

où le paramètre de Malthus λ est l'unique solution réelle de l'équation de Euler-Lotka $\int_0^{+\infty} B(a) \exp\left(-\int_0^a D(\alpha)d\alpha - \lambda a\right) da = 1$ (cf. [79]), la fonction

$$N(a) \propto \exp\left(-\int_0^a D(\alpha)d\alpha - \lambda a \right)$$

est la **distribution stable** des âges et la fonction

$$\phi(a) \propto \frac{1}{N(a)} \int_a^{+\infty} B(\alpha)N(\alpha)d\alpha$$

est appelée **potentiel reproducteur**. Depuis les premiers travaux sur le sujet, le paramètre de Malthus est utilisé comme mesure de la fitness d'une histoire de vie (B, D). Ce choix est notamment justifié pour des populations sans interaction par les équations de la génétique des populations (cf. Charlesworth [20, Section 1.5.1 et 4.6.1]).

1.1.2 Évolution des histoires de vie et force de sélection âge-spécifique

La **sénescence** est généralement définie comme une altération de fonctions d'un organisme vivant, qui s'accompagne d'une baisse de la reproduction et d'une hausse de

la mortalité avec l'âge. Ainsi, l'évolution de la sénescence semble aller à l'encontre des principes de la sélection naturelle puisque ce mécanisme diminue la fitness d'un individu. Comprendre l'évolution de la sénescence (qui s'apparente donc à un sous-domaine de l'évolution des histoires de vie) est à la source de nombreux travaux depuis le début du vingtième siècle. De nombreuses théorie se basent notamment sur le principe que la force de sélection décroît avec l'âge. Par exemple, la théorie de l'accumulation de mutation (cf. Medawar [62]) explique la sénescence par une accumulation de mutations délétères s'exprimant aux âges avancés. Ces mutations ne sont pas éliminés (car la force de sélection est trop faible) et entraînent la dégradation de l'organisme. Hamilton (cf. [42]) formalise rigoureusement la notion de force de sélection âge-spécifique en calculant la sensibilité du paramètre de Malthus à une perturbation locale des taux de reproduction et de mortalité. Supposons qu'une mutation ait un effet $\epsilon > 0$ sur le taux de naissance à un âge a_0. Le mutant aura un taux de naissance $B(a) + \epsilon\delta_{a_0}(da)$ où $\delta_{a_0}(da)$ désigne la mesure de Dirac en a_0. Notons λ_B^{ϵ,a_0} le paramètre de Malthus associé à l'histoire de vie mutante $(B + \epsilon\delta_{a_0}(da), D)$. En utilisant l'équation de Euler-Lotka introduite en Section 1.1.1, on peut calculer la limite des taux d'accroissements (cf. Caswell [15], le nombre G est l'âge moyen de reproduction ou temps de génération, le nombre b s'apparente au taux de reproduction) :

$$\frac{\lambda_B^{\epsilon,a_0} - \lambda}{\epsilon} \xrightarrow[\epsilon\to 0]{} \frac{N(a_0)}{bG}. \tag{1.3}$$

De la même façon, on peut considérer des perturbations âges-spécifiques sur le taux de mortalité. On obtient alors la quantité

$$\frac{\lambda - \lambda_D^{\epsilon,a_0}}{\epsilon} \xrightarrow[\epsilon\to 0]{} \frac{\phi(a_0)N(a_0)}{bG}. \tag{1.4}$$

Les Formules (1.3) et (1.4) décrivent la force de sélection à l'âge a_0. Ces quantités sont décroissantes en a_0 : la force de sélection décroît avec l'âge.

Ainsi, comme cela est souligné dans [20, p. 190], "l'étude théorique de l'évolution des histoires de vie se réduit souvent à une discussion sur les conséquences de perturbations sur des paramètres démographiques comme le paramètre de Malthus".

1.2 De la description individu-centrée des populations aux dynamiques adaptatives

Nous présentons une approche alternative pour étudier l'évolution des histoires de vie. Nous introduisons tout d'abord un **modèle individu-centré** décrivant la dynamique d'une population structurée en trait et en âge (cf. Tran [81], Méléard-Tran [63]). Nous en déduisons des modèles de biologie évolutive qui décrivent l'évolution de phénotypes à l'échelle de temps évolutionnaire. Nous verrons que dans le cadre de cette

théorie, l'utilisation du paramètre de Malthus comme indicateur de la fitness peut encore être justifié.

1.2.1 Le modèle microscopique et son approximation en grande population

Nous introduisons le modèle individu-centré défini dans [81] qui décrit la dynamique aléatoire d'une population finie structurée en trait et en âge. Les mutations créent de la variabilité phénotypique et la sélection naturelle est modélisée par une compétition inter-individus. La dynamique est donnée par un processus de naissance et mort logistique dont les taux de naissance et de mort d'un individu $i \in \mathbb{N}^*$ à l'instant $t \in \mathbb{R}_+$ dépendent de son trait $x_i(t) \in \mathcal{S} \subset \mathbb{R}^d$ et de son âge $a_i(t) \in \mathbb{R}_+$. La population est représentée par une mesure positive finie

$$Z_t^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x_i(t),a_i(t))} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+) \tag{1.5}$$

où $K \in \mathbb{N}^*$ est un paramètre d'échelle décrivant l'ordre de grandeur de la taille de la population, N_t^K est la taille de la population. Un individu de trait x et d'âge a se reproduit à taux $B(x,a)$. Avec probabilité $1-p_K \in [0,1]$, son descendant hérite du trait x, avec probabilité p_K une mutation apparaît et modifie le trait du parent. Le trait y du descendant est distribué suivant une mesure de probabilité $k(x,a,y)dy$. Il vieillit à vitesse 1 : un individu d'âge a à l'instant t aura l'âge $a+s$ à l'instant $t+s$. Il meurt à taux $D(x,a) + cN_t^K$ où $c > 0$ où $D(x,a)$ est le taux de mortalité intrinsèque et cN_t^K modélise la compétition inter-individus.

L'introduction du paramètre d'échelle K permet de calculer des approximations de la dynamique microscopique sous l'hypothèse de grande population. Le Théorème 1.2.1, établi dans [81],[82] est un résultat de type **loi des grands nombres**. Il montre que lorsque $K \to +\infty$, la dynamique microscopique est approchée par la solution (déterministe) d'une équation aux dérivées partielles.

Théorème 1.2.1. [81, Section 3.2] Supposons que $p_K \to p \in [0,1]$ lorsque $K \to +\infty$. Supposons que la suite de conditions initiales $(Z_0^K)_{K \geqslant 0}$ (vérifiant certaines conditions sur les moments) converge en loi vers une mesure positive n_0. Pour tout $T > 0$, la suite de processus $(Z^K)_{K \geqslant 0}$ dans l'espace de Skorohod $\mathbb{D}([0,T], \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ converge en loi vers l'unique fonction n solution faible de l'équation

$$\begin{cases} \partial_t n_t(x,a) + \partial_a n_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(y,\alpha)dyd\alpha\right) n_t(x,a) \\ n_t(x,0) = \mathcal{F}[n_t](x), \quad (t,x,a) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+ \end{cases} \tag{1.6}$$

où

$$\mathcal{F}[n_t](x) = (1-p)\int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)n_t(x,\alpha)d\alpha + p\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} B(y,\alpha)k(y,\alpha,x)n_t(y,\alpha)dyd\alpha.$$

L'équation (1.6) décrit le comportement de la dynamique microscopique en grande population. Il s'agit d'une équation de sélection-mutation avec structure d'âge. Dans le cas où $p = 0$, il n'y a pas de mutation. Le support des traits est conservé. Si l'on considère une condition initiale $n_0(dx, da) = \nu(dx)u_0(x, da)$, alors pout tout temps $t \geqslant 0$, la solution $(n_t)_{t\geqslant 0}$ de (1.6) vérifie $n_t(dx, da) = \nu(dx)u_t(x, da)$ où u est solution de l'équation

$$\begin{cases} \partial_t u_t(x,a) + \partial_a u_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(y,\alpha)dyd\alpha\right) u_t(x,a) \\ u_t(x,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)u_t(x,\alpha)d\alpha. \end{cases} \tag{1.7}$$

Cette équation de sélection pure est importante pour la théorie de la **dynamique adaptative** (cf. Section 4.1.2 pour l'étude de son comportement en temps long).

La première partie cette thèse porte sur l'étude du comportement en temps long des solutions de l'équation (1.6) (voir Section 2.1 puis Chapitres 3 et 4). On s'intéresse tout particulièrement au cas $p \in]0, 1[$:

- **Existence de mesures stationnaires.**
- **Comportement en temps long.**

1.2.2 La dynamique adaptative

La théorie de la dynamique adaptative vise à décrire la dynamique évolutive des phénotypes, en mettant en jeu les trois principales forces de l'évolution : l'hérédité, les mutations et la sélection naturelle. Elle se place sous les hypothèses suivantes : les populations sont constituées d'un grand nombre d'individus, les mutations sont rares, ont de petits effets et la sélection est rapide. Cette théorie s'est développée dans les années 1990 à travers les articles Metz et al. [66],[65], Dieckmann-Law [30]. Les travaux de Champagnat [16] en donnent une justification mathématique rigoureuse en revenant à une description des populations à l'échelle individuelle, comme celle présentée au début de la Section 1.2.1. L'approche employée permet d'étendre naturellement les dynamiques adaptatives à différents scénarios écologiques : communautés proies-prédateurs (cf. Costa et al. [22]), populations structurées spatialement (cf. Leman [57]) et populations structurées en âge [63]. Décrivons les idées générales de [63]. Le **Processus de substitution des traits** est un processus de saut pur décrivant des invasions successives de mutants se fixant dans une population résidente à l'équilibre. Il est montré dans [63] que son générateur est de la forme (on suppose ici que le noyau de mutation $k(x, a, y) = k(x, y)$ ne dépend pas de l'âge) :

$$L\varphi(x) = \int_{\mathcal{S}} (\varphi(y) - \varphi(x))(1 - z(y, x))\overline{u}_x(0)k(x, y)dy.$$

La mesure $\delta_x \overline{u}_x(a)da$ est l'unique solution stationnaire de l'équation aux dérivées partielle (1.6) avec $p = 0$ et $\nu = \delta_x$. La quantité $\overline{u}_x(0)$ décrit donc le taux de production d'un mutant par la population résidente de trait x. La fonction $1 - z(y, x)$ est la fonction de **fitness d'invasion**. Elle décrit la capacité d'un mutant de trait y à survivre dans une population résidente de trait x. Elle est définie comme la probabilité de survie d'un processus de branchement structuré en âge de taux de naissance $B(y, .)$ et de taux de mort $D(y, .) + c\int_{\mathbb{R}_+} \overline{u}_x(\alpha)d\alpha$. Comme la compétition ne dépend pas des traits des individus, on a (cf. [63, Théorème 3.4])

$$1 - z(y, x) > 0 \Longleftrightarrow \lambda(y) > \lambda(x)$$

où pour tout $u \in \mathcal{S}$ le paramètre de Malthus $\lambda(u)$ est l'unique solution de l'équation de Euler-Lotka

$$\int_{\mathbb{R}_+} B(u, \alpha) \exp\left(- \int_0^a D(u, \alpha)d\alpha - \lambda(u)a \right) da = 1.$$

Si la population mutante de trait y survit, elle atteint une taille suffisante pour que l'on puisse approcher la dynamique dimorphe par une solution de l'équation (1.6) avec $p = 0$ et $\nu = \delta_x + \delta_y$. Sous l'hypothèse que $\lambda(y) > \lambda(x)$, la solution de (1.6) converge vers l'équilibre monomorphe $\delta_y \overline{n}_y(a)da$ (cf. Section 4.1.2). Ainsi, la population mutante atteint un voisinage de $\delta_y \overline{n}_y(a)da$ et l'on peut approcher la dynamique du résident par un processus de branchement sous-critique qui s'éteint presque sûrement. Dans ce cas, nous avons la propriété dite d'**invasion implique fixation**. **En résumé, sous les hypothèses de la dynamique adaptative, et dans le cas où la compétition ne dépend pas des traits, un mutant de trait y peut envahir puis se fixer dans une population résidente de trait x si et seulement si les paramètre de Malthus vérifient** $\lambda(y) > \lambda(x)$. Sous ces hypothèses, le paramètre de Malthus représente donc un bon indicateur de la fitness.

Pour se placer sous l'hypothèse de "petites mutations", on introduit un paramètre d'échelle $\epsilon > 0$ décrivant la taille des mutations. Le processus normalisé $(\epsilon X(\frac{t}{\epsilon^2}), t \geqslant 0)$ est un processus de Markov de générateur

$$L^\epsilon \varphi(x) = \frac{1}{\epsilon} \int_{\mathcal{S}} (\varphi(x + \epsilon(y - x)) - \varphi(x)) \frac{1 - z(x + \epsilon(y - x), x)}{\epsilon} \overline{u}_x(0) k(x, y)dy.$$

Ainsi, si la fonction de fitness d'invasion est suffisamment régulière, par exemple si le **gradient de fitness** $\nabla_1 z(x, x)$ est lipschitzien, on obtient la convergence des générateur $L^\epsilon \to L$ où L est le générateur infinitésimal de l'**équation canonique de la dynamique adaptative** (cf. [63])

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = -\overline{u}_x(0) \int_{\mathcal{S}} (y - x) \left[\nabla_1 z(x, x).(y - x) \right] k(x, y)dy. \tag{1.8}$$

L'équation (1.8) décrit la dynamique du trait x dans une échelle de temps évolutionnaire.

1.3 De la transition Smurf au modèle bd

1.3.1 La transition Smurf

Comme nous l'avons rappelé au début de la Section 1.1.2, le vieillissement est généralement compris comme un phénomène progressif et continu (cf. Kirkwood-Austad [48]). Une nouvelle vision est développée depuis 2011, à partir des travaux de Rera et al. [72],[73]. Ils décrivent chez l'espèce *Drosophila melanogaster* une nouvelle forme de vieillissement : le **phénotype Smurf**. Au cours de sa vie, chaque individu passe par une phase critique caractérisée par une augmentation importante de la perméabilité intestinale observable in vivo par l'utilisation d'un colorant bleu non-toxique et non-absorbé par l'intestin qui rend presque instantanément bleu ou Smurf. La proportion d'individus Smurf croît linéairement en fonction de l'âge chronologique et chaque individu connaît cette transition avant sa mort. Les individus Smurf présentent un taux de mortalité élevé (par rapport aux individus non-Smurf, quel que soit leur âge chronologique), une augmentation de la perméabilité intestinale, et une fertilité réduite (cf. Rera et al. [74]). Cette transition Smurf a ensuite été observée chez d'autres organismes tels que *Caenorhabiditis elegans* et *Danio rerio* (cf. Dambroise et al. [26]), suggérant ainsi qu'elle ait pu être évolutivement conservée en tant que marqueur d'un âge physiologique avancé. À partir de ces différentes observations, Rera et al. proposent une nouvelle vision du vieillissement, discontinue, composé de deux phases séparées par une transition "Smurf" (cf. Tricoire-Rera [83]).

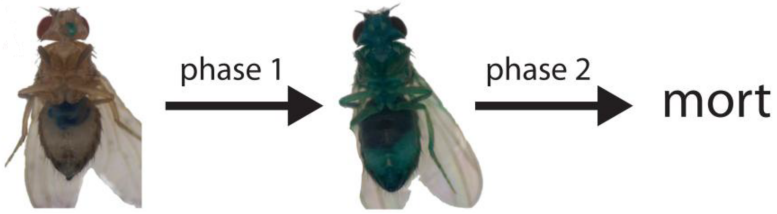

FIGURE 1.1 – Transition Smurf chez l'espèce *Drosophila Melanogaster*

1.3.2 Un peu de modélisation

Nous souhaitons aborder l'étude de l'évolution de la transition Smurf du point de vue de la modélisation. Pour cela, nous adoptons la démarche présentée dans la Section 1.2.

Tout d'abord, nous identifions un **trait d'histoire de vie**, qui permette de décrire le phénotype Smurf. Le trait est un couple de nombre réels positifs $(x_b, x_d) \in \mathbb{R}_+^2$ caractérisant les taux de naissance et de mort des individus au cours de leur vie :

$$B(x,a) = \mathbb{1}_{a \leqslant x_b}, \quad D(x,a) = \mathbb{1}_{a > x_d}.$$

Avant l'âge x_b, l'individu se reproduit à intensité 1 puis ne se reproduit plus. Il ne meurt pas avant l'âge x_d puis son taux de mortalité est égal à 1. Nous identifions le phénotype Smurf aux configurations (x_b, x_d) vérifiant $x_b \approx x_d$ avec x_d légèrement inférieur à x_b (cf. Figure 5.2 (a) et (b)). L'âge x_d décrit la transition smurf : avant l'âge x_d l'individu se reproduit normalement et son taux de mortalité est nul. Après l'âge x_d, son taux de naissance devient rapidement nul et son taux de mortalité élevé. Considérons une

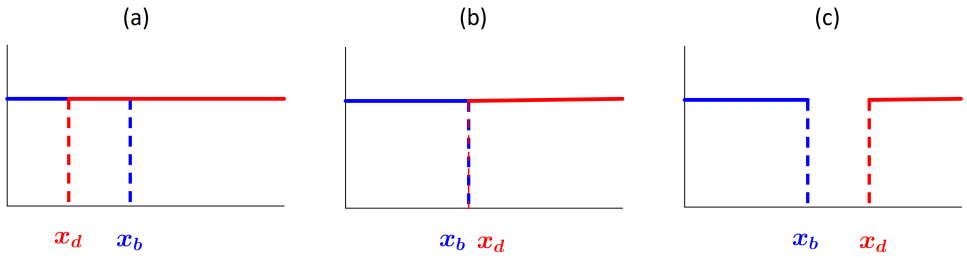

FIGURE 1.2 – Les trois types de configurations. (a) 'Too young to die' ; (b) 'Now useless' ; (c) 'Menopause'

population d'individus structurée par le trait (x_b, x_d) évoluant suivant la dynamique de sélection-mutation décrite en Section 1.2.1. On peut s'attendre à ce que les traits x_b et x_d aient tendance à augmenter chez les individus, maximisant ainsi la reproduction et minimisant la mortalité. On peut également s'attendre à ce que cette augmentation soit de moins en moins rapide, si l'on prend en compte le principe selon lequel la force de sélection décroît avec l'âge (cf. Section 1.1.2). Cependant il ne semble pas évident que l'écart $x_b - x_d$ se stabilise autour d'une grandeur légèrement positive.
L'**effet Lansing** désigne le phénomène décrit par le proposition suivante : "la descendance de parents vieux ne vit pas aussi longtemps que celle de parents jeunes" (cf. Lansing [55], [56]). Il a été décrit chez la drosophile (cf. Priest et al. [70]) et également chez l'humain (cf. Arslan et al. [4]). L'effet Lansing pourrait permettre d'obtenir la concentration voulue. En effet, en intégrant cet effet au modèle, celui-ci aura tendance à faire baisser la pression de sélection sur le paramètre x_b. Nous l'ajoutons de la façon suivante. Nous supposons qu'un individu de trait (x_b, x_d) se reproduisant à un âge $a > x_d$ transmet à son descendant le trait $(x_b, 0)$ (aux mutations près). Ceci peut-être vu comme une mutation **épigénétique**, au sens où cette modification du phénotype n'est pas causée par une mutation génétique. Par l'introduction de l'effet Lansing l'effet Lansing, le modèle se différencie de celui présenté dans la Section 1.2.1. En effet, entre deux mutations, on a toujours création de variabilité phénotypique.

La seconde partie de la thèse porte sur l'étude de la dynamique adaptative pour ce modèle (voir Section 2.2 puis Chapitres 5 et 6) :

- **Étude des modèles de la dynamique adaptative (TSS et son comportement en petite mutation) avec effet Lansing puis sans effet Lansing.**
- **Interprétation de la force de sélection âge-spécifique comme vitesse d'évolution du trait (cf. Chapitre 6) .**
- **Apparition et maintien du phénotype Smurf.**

Chapitre 2

Résultats principaux

Sommaire

2.1 Comportement en temps long dans des populations structurées en traits et en âge 16

2.1.1 Une équation de sélection-mutation structurée en âge 17

2.1.2 Énoncé des résultats 18

2.1.3 Idées de démonstration 19

2.1.4 Commentaires et perspectives 23

2.2 Le "bd-model" pour le vieillissement : du modèle individu-centré aux inclusions différentielles évolutives 24

2.2.1 Le modèle individu-centré et son approximation en grande population 25

2.2.2 Énoncé des résultats et idées de démonstration 26

2.2.3 Commentaires et perspectives 32

Ici, nous présentons les résultats principaux de cette thèse. Nous donnons les idées des démonstrations et des commentaires sur les résultats.

2.1 Comportement en temps long dans des populations structurées en traits et en âge

Nous présentons les résultats principaux de l'article intitulé "On the long-time behaviour of a age and trait structured population dynamics" accepté pour publication dans le journal *Discrete and Continuous Dynamical System, Series B* (cf. [75]). L'intégralité de l'article est fourni dans le Chapitre 3. Le Chapitre 4 contient des compléments. Ces travaux concernent l'étude du comportement en temps long des solutions de l'équation

de sélection-mutation structurée en âge introduite dans la Section 1.2.1 et redonnée ci-dessous.

Notations 2.1.1. Soit X un espace métrique. On note $C_b(X)$ (resp $C_b^+(X)$) l'ensemble des fonctions continues bornées (resp. fonctions continues positives bornées). On note $\mathcal{M}(X)$ (resp. $\mathcal{M}^+(X)$) l'ensemble des mesures de Radon finies (resp. finies positives), que l'on munit de la topologie de la convergence étroite (i.e topologie faible étoile du dual $C_b(.)'$). On note $\mathcal{M}_{\text{loc}}^+(X)$ l'ensemble des mesures de Radon positives muni de la topologie de la convergence vague. Pour une mesure $\mu(du) \in \mathcal{M}_{\text{loc}}(X)$, on notera parfois par abus de notation $\mu(du) = \mu(u)$ et $\int_X f(u)\mu(du) = \int_X f(u)\mu(u)du$.

2.1.1 Une équation de sélection-mutation structurée en âge

On considère l'équation de sélection-mutation structurée en âge dont les solutions $(n_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ vérifient au sens des mesures (cf. (3.10)) :

$$\begin{cases} \partial_t n_t(x,a) + \partial_a n_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(y,\alpha)dyd\alpha\right) n_t(x,a) \\ n_t(x,0) = \mathcal{F}\left[n_t\right](x), \quad (t,x,a) \in \mathbb{R}_+\times\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+ \end{cases} \tag{2.1}$$

où

$$\mathcal{F}\left[n_t\right](x) = (1-p)\int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)n_t(x,\alpha)d\alpha + p\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} B(y,\alpha)k(y,\alpha,x)n_t(y,\alpha)dyd\alpha.$$

L'existence d'une solution à l'équation (2.1) est montrée dans [81] à partir du modèle individu-centré. Plus récemment, il a été obtenu dans Cañizo et al. [14] par une méthode déterministe. On précise les hypothèses.

Hypothèses 2.1.2.

$$\mathcal{S} = \overline{\Omega}, \quad \Omega \subset \mathbb{R}^d \text{ est ouvert, borné, connexe à bord lipschitzien,}$$

$$B, D \in C_b^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+), \quad D(x,a) \geqslant \underline{D} > 0, \quad k \in C_b^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+\times\mathcal{S}),$$
$$p \in \left]0,1\right[, \quad c > 0$$

et il existe $\epsilon_0 > 0$ et $I \subset \mathbb{R}_+$ avec $\overset{\circ}{I} \neq 0$ tel que pour tout $x \in \mathcal{S}$ et $y \in \mathcal{V}(x,\epsilon_0) \cap \mathcal{S}$:

$$I \subset \text{supp}(k(x,y,.)) \cap \text{supp}(B(x,.)).$$

où $\mathcal{V}(x,\epsilon_0)$ désigne la boule centrée en x de rayon ϵ_0.

Remarque 2.1.3. L'hypothèse de compacité sur $\mathcal{S}$ est cruciale pour notre analyse. Nous utiliserons que sa mesure de Lebesgue est finie ainsi que la boule unité de $M(\mathcal{S})$ (pour la norme de variation totale) est relativement compacte pour la topologie faible-*. L'hypothèse d'une borne inférieure positive sur D assure que les individus ne vivent pas un temps infini. L'hypothèse sur k est une hypothèse "d'irréductibilité". Elle assure que les mutations permettent d'accéder à toutes les parties de l'espace du trait.

2.1.2 Énoncé des résultats

Nous introduisons quelques notations. Pour tout $(\lambda, x, y, a) \in]-\underline{D}, +\infty[\times \mathcal{S}^2 \times \mathbb{R}_+$, on définit :

$$\begin{cases} R_\lambda(x,a) = \exp\left(-\int_0^a D(x,\alpha)d\alpha) - \lambda a\right), \\ r_\lambda(x) = (1-p)\int_{\mathbb{R}_+} B(x,a)R_\lambda(x,a)da, \\ K_\lambda(x,y) = p\int_{\mathbb{R}_+} B(x,a)k(x,a,y)R_\lambda(x,a)da, \end{cases} \tag{2.2}$$

et on note $\overline{r}_\lambda = \sup_{x\in\mathcal{S}} r_\lambda(x)$. Pour tout $\lambda \in]-\underline{D}, +\infty[$, on définit l'opérateur linéaire $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ par

$$(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu = r_\lambda(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K_\lambda(y,x)\mu(dy)\right)dx \tag{2.3}$$

et on note $\rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)$ son rayon spectral. Le Théorème 2.1.4 montre l'existence de solutions stationnaires à l'équation (2.1).

Théorème 2.1.4. Supposons que les Hypothèses 2.1.2 soient vérifiées et que $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$. Il existe une mesure stationnaire positive $\overline{n} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ à l'équation (2.1), qui vérifie

$$\overline{n}(dx,da) = \mu_{\lambda^*}(dx)R_{\lambda^*}(x,a)da, \quad \lambda^* = c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \overline{n}(dy,d\alpha),$$

où $\lambda^* > 0$ est solution de l'équation $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$ et $\mu_{\lambda^*} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ est un vecteur propre de $\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}$ associée à la valeur propre $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$.

Remarque 2.1.5. La mesure μ_{λ^*} vérifie donc

$$\mu_{\lambda^*}(dx) = r_{\lambda^*}(x)\mu_{\lambda^*}(dx) + \left(\int_{\mathcal{S}} K_{\lambda^*}(y,x)\mu_{\lambda^*}(dy)\right)dx.$$

On remarque que si $\overline{r}_{\lambda^*} < 1$, la mesure μ_{λ^*} admet une densité continue. Si $\overline{r}_{\lambda^*} = 1$, elle peut admettre une partie singulière non-triviale.

Nous introduisons une hypothèse de régularité supplémentaire.

Hypothèses 2.1.6. $B, D \in W^{1,\infty}(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ et $k \in W^{1,\infty}(\mathbb{R}_+\times\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$.

Remarque 2.1.7. L'hypothèse ci-dessus est une hypothèse technique permettant d'obtenir la continuité des solutions de l'équation linéaire en la donnée initiale pour la norme $\|.\|_{\mathrm{BL}}$ comme dans [14]. Elle permet notamment de traiter le cas des solutions mesures comme dans [39].

Le Théorème 2.1.8 porte sur le comportement en temps long des solutions de l'équation (2.1).

Théorème 2.1.8. Supposons que les Hypothèses 2.1.2, 2.1.6 soient vérifiées et que $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$. On suppose qu'il existe une solution stationnaire $\overline{n} \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+))$ à l'équation (2.1). et qu'il existe $\underline{B}, \underline{k} > 0$ tels que $B \geqslant \underline{B}$ et $k \geqslant \underline{k}$. Soit $(n_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ une solution de (3.10) vérifiant $n_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)\backslash\{0\}$. Alors on a

$$\lim_{t\to\infty} \|n_t - \overline{n}\|_{\mathrm{TV}} = 0$$

et $\overline{n}$ est l'unique mesure stationnaire.

2.1.3 Idées de démonstration

Nous expliquons les idées principales des démonstrations des Théorèmes 2.1.4 et 2.1.8, qui sont données au Chapitre 3 dans leur intégralité.

Un problème linéaire

L'équation (2.1) est non-linéaire. Une astuce classique (cf. Iannelli [43], Burger [11], Leman et al. [58]) permet de ramener l'étude de (2.1) à celle d'un problème linéaire. On pose

$$v_t(dx, da) = \exp\left(\int_0^t \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_s(dy, d\alpha)ds\right) n_t(dx, da).$$

Il est facile de vérifier que v est une solution mesure de l'équation linéaire

$$\begin{cases} \partial_t v_t(x,a) + \partial_a v_t(x,a) = -D(x,a)v_t(x,a) \\ v_t(x,0) = \mathcal{F}\left[v_t\right](x), \qquad (t,x,a) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+ \,. \end{cases} \tag{2.4}$$

On remarque ensuite que pour tout $\lambda \in \mathbb{R}$

$$\frac{n_t(dx, da)}{\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(dy, d\alpha)} = \frac{e^{-\lambda t} v_t(dx, da)}{e^{-\lambda t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_t(dy, d\alpha)}. \tag{2.5}$$

L'équation (2.4) est une équation de type McKendrick-Von Foerster (cf. équation (1.1)) avec une structure en trait. Le problème se ramène à trouver un triplet (λ, N, ϕ) vérifiant

$$e^{-\lambda t} v_t(x,a) \underset{t\to+\infty}{\sim} \left(\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_0\phi\right) N(x,a),$$

et donc à l'étude des problème aux valeurs propres direct et dual associés à l'équation linéaire. On montre la proposition suivante.

Proposition 2.1.9. Supposons que les Hypothèses 2.1.2 soient vérifiées et que $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$. Il existe $(\lambda, N, \phi) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+) \times \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ avec N et ϕ non-nulles, vérifiant au sens des mesures :

$$\begin{cases} -\partial_a N(x,a) - D(x,a)N(x,a) = \lambda N(x,a) \\ N(x,0) = \mathcal{F}\left[N\right](x), \end{cases} \tag{2.6}$$

$$\begin{cases} \partial_a \phi(x,a) - D(x,a)\phi(x,a) + \mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = \lambda \phi(x,a) \\ \phi(x,a) \geqslant 0. \end{cases} \tag{2.7}$$

où $\mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = (1-p)B(x,a)\phi(x,0) + pB(x,a)\int_{\mathcal{S}} \phi(y,0)k(x,a,y)dy$.

Donnons les idées de la démonstration de la Proposition 2.1.9. En intégrant les équations (2.6) et (2.7), on obtient que les solutions (N, ϕ) de (2.6) et (2.7) sont absolument continues en la variable d'âge puis que les conditions de bord $(N(x,0), \phi(x,0)) \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})^2$ vérifient

$$\begin{cases} N(x,0) = r_\lambda(x)N(x,0) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(y,x)N(y,0)dy \\ \phi(x,0) = r_\lambda(x)\phi(x,0) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(x,y)\phi(y,0)dy. \end{cases}$$

Le problème se ramène donc à trouver un triplet $(\lambda, \mu_\lambda, \eta_\lambda) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{M}^+(\mathcal{S}) \times \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ vérifiant :

$$\begin{cases} (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda = \mu_\lambda \\ (\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta_\lambda = \eta_\lambda, \end{cases} \tag{2.8}$$

où $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda$ est défini en (2.3) et $\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ est défini par

$$(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta(dx) = r_\lambda(x)\eta(dx) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(x,y)\eta(dy).$$

Propriétés spectrales d'opérateurs positifs

Le problème (2.8) est relié aux travaux de Coville et al. [23],[24],[25], Beresticky et al. [6] qui portent sur l'étude spectrale d'opérateurs non-compacts et notamment de leur valeur propre principale (cf. Section 2.1.4).
Nous proposons de l'étudier indépendamment de la façon suivante. Nous utilisons la dualité $C(\mathcal{S})' = \mathcal{M}(\mathcal{S})$ en introduisant les opérateurs $r_\lambda + J_\lambda, r_\lambda + G_\lambda : C(\mathcal{S}) \longrightarrow C(\mathcal{S})$ définis par

$$\begin{cases} (r_\lambda + J_\lambda)f(x) = r_\lambda(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(y,x)f(y)dy \\ (r_\lambda + G_\lambda)f(x) = r_\lambda(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(x,y)f(y)dy, \end{cases}$$

puis en utilisant le Théorème 2.1.10 directement adapté de Krein-Rutman [52] (voir [76, Appendice 2.2.6]).

Théorème 2.1.10. [76, Appendice 2.2.6] Soit T un opérateur positif de $C(\mathcal{S})$. Le rayon spectral $\rho(T)$ est une valeur propre de T' associée à une mesure propre positive.

En remarquant que $(r_\lambda + J_\lambda)' = \tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda$ et $(r_\lambda + G_\lambda)' = \tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda$, on déduit du Théorème 2.1.10 le résultat suivant.

Théorème 2.1.11. Supposons que les Hypothèses 2.1.2 soient vérifiées. Pour tout $\lambda > -\underline{D}$, il existe $\mu_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ tel que

$$\rho(r_\lambda + G_\lambda)\mu_\lambda = (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda$$

qui vérifie $\mu_\lambda(A) > 0$ pour tout sous-ensemble borélien A de $\mathcal{S}$ tel que $\mathrm{Leb}(A) > 0$. Notons $\Sigma_\lambda = \{x \in \mathcal{S} : r_\lambda(x) = \overline{r}_\lambda\}$. Nous avons alors :

(i) $\overline{r}_\lambda \leqslant \rho(r_\lambda + G_\lambda)$.

(ii) $\overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + G_\lambda)$ si et seulement si il existe $u_\lambda \in C(\mathcal{S})$, $u_\lambda > 0$ tel que $\mu_\lambda = u_\lambda(x)dx$. Dans ce cas, $\rho(r_\lambda + G_\lambda)$ est une valeur propre de $r_\lambda + J_\lambda$ de multiplicité algébrique égale à 1, associée à la fonction propre u_λ.

(iii) Si $\mathrm{Leb}(\Sigma_\lambda) > 0$ ou si, $\mathrm{Leb}(\Sigma_\lambda) = 0$ et $\frac{1}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda} \notin L^1(\mathcal{S})$, on a $\overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + G_\lambda)$.

(iv) Si $\rho(r_\lambda + G_\lambda) = \overline{r}_\lambda$, on a $\mu_\lambda = \mu^s + h(x)dx$ avec $h \in L^1(\mathcal{S})$ et $\mu^s = 0$, ou $\mu^s \neq 0$ et $\mathrm{supp}(\mu^s) \subset \Sigma_\lambda$.

(v) $\rho(r_\lambda + J_\lambda) = \rho(r_\lambda + G_\lambda) = \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)$.

De plus, les mêmes résultats sont vrais si on échange J_λ et G_λ, $\tilde{J}_\lambda$ et $\tilde{G}_\lambda$.

Le Théorème 2.1.11 assure que pour tout $\lambda > -\underline{D}$, il existe $(\mu_\lambda, \eta_\lambda) \in \mathcal{M}(\mathcal{S})^2$ tel que

$$\begin{cases} (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda = \rho(r_\lambda + J_\lambda)\mu_\lambda \\ (\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta_\lambda = \rho(r_\lambda + J_\lambda)\eta_\lambda \end{cases}$$

Puisque $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$ et $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) = \rho(r_0 + J_0)$, la proposition suivante permet de conclure.

Proposition 2.1.12. Supposons que les Hypothèses 2.1.2 soient vérifiées et que $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$. L'application $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\mapsto \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ est continue et strictement décroissante. Il existe un unique $\lambda^* \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ tel que $\rho(r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}) = 1$.

Donnons les idées pour la preuve de la Proposition 2.1.12. Remarquons tout d'abord que la famille d'opérateurs $(r_\lambda + J_\lambda)_{\lambda \geqslant \underline{\lambda}}$ est continue et décroissante au sens des opérateurs. On montre d'abord la continuité. Fixons $\lambda_0 \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ et distinguons les cas $\overline{r}_{\lambda_0} < \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$ et $\overline{r}_{\lambda_0} = \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. Dans le premier cas, d'après le Théorème 2.1.11 (ii) et (v), le rayon spectral est une valeur propre de $r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}$ de multiplicité algébrique 1 associée à un vecteur propre positif. Nous pouvons conclure par des arguments classiques (cf. Kato [46]). Dans le second cas, nous raisonnons par l'absurde en supposant que $\liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_\lambda + J_\lambda) < \limsup_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_\lambda + J_\lambda)$. Le rayon du spectre

essentiel vérifie $\rho_e(r_\lambda + J_\lambda) = \overline{r}_\lambda$ et la fonction $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\mapsto \overline{r}_\lambda$ est continue. En utilisant la semi-continuité supérieure du rayon spectral, nous obtenons :

$$\overline{r}_{\lambda_0} = \liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho_e(r_\lambda + J_\lambda) \leqslant \liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_\lambda + J_\lambda) < \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}) = \overline{r}_{\lambda_0}$$

ce qui est absurde et permet de conclure pour la continuité. Pour la stricte monotonie, on se donne $\lambda_1 \leqslant \lambda_2$ et on suppose $\rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1}) = \rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})$. On montre que $\lambda_1 = \lambda_2$. Pour cela on distingue les deux cas $\overline{r}_{\lambda_1} < \rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1})$ et $\overline{r}_{\lambda_1} = \rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1})$. Dans le premier cas, on conclut en utilisant [35, Théorème 3.1] (cf. Proposition A.1.7). Dans le second cas, supposons que $\lambda_1 < \lambda_2$. S'il existe $\tilde{\lambda} \in [\lambda_1, \lambda_2]$ tel que $\rho(r_{\tilde{\lambda}} + J_{\tilde{\lambda}}) > \overline{r}_{\tilde{\lambda}}$, on conclut que $\rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1}) \geqslant \rho(r_{\tilde{\lambda}} + J_{\tilde{\lambda}}) > \rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})$ par le premier cas. Sinon, on conclut que $\rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1}) > \rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})$ en utilisant que $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\mapsto \overline{r}_\lambda$ est strictement décroissante (cf. Lemme 3.3.1 2)(iii)). On déduit que $\lambda_1 = \lambda_2$ ce qui termine la preuve.

La Proposition 2.1.12 et le Théorème 2.1.11 permettent de résoudre le Problème (2.8) et de conclure pour la Proposition 2.1.9. Celle-ci implique directement le Théorème 2.1.4. En effet, les solutions stationnaires $\overline{n}$ de l'équation (2.1) sont des solutions de l'équation (2.6) avec $\lambda = \lambda^*$ et vérifiant $\lambda^* = c \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \overline{n}(dy, d\alpha)$.

Comportement en temps long

L'hypothèse $\overline{n} \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+))$ dans le Théorème 2.1.8 assure que les vecteurs propres principaux déterminés dans la Proposition 2.1.11 vérifient $(N, \phi) \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \times C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$. Pour étudier le comportement en temps long des solutions de l'équation (2.4), on adapte la méthode utilisée dans Perthame [69, p 66, Section 3.7], basée sur l'invariant

$$\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} e^{-\lambda^* t} v_t(x,a)\phi(x,a)dxda = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} v_0(x,a)\phi(x,a)dxda$$

afin d'obtenir un résulat (voir Proposition 3.3.8) de type "trou spectral" pour les solutions de l'équation (2.4) dans l'espace pondéré $L^1(\phi)$. Les hypothèses de minoration dans le Théorème 2.1.8 permettent d'obtenir une convergence L^1. On déduit le résultat de convergence pour les solutions mesures par la même méthode que celle employée dans [39] basée sur la régularisation de la donnée initiale. On conclut en utilisant la relation (2.5) puis en étudiant le comportement en temps long de la masse $\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} n_t(dy, d\alpha)$ des solutions $(n_t)_{t \geqslant 0}$ de l'équation (2.1).

2.1.4 Commentaires et perspectives

Opérateurs positifs non-compacts

Les démonstrations des Théorèmes 2.1.4 et 2.1.8 reposent sur l'étude des propriétés spectrales d'opérateurs non-compacts de la forme $r + J : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ où

$$(r + J)f(x) = r(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K(y, x)f(y)dy.$$

Dans [23], Coville montre que si $\frac{1}{\overline{r}-r} \notin L^1(\mathcal{S})$ alors la valeur propre principale définie par

$$\lambda_p(r + J) = \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \,|\exists \varphi \in C(\mathcal{S}), \varphi > 0 \text{ tel que } (r + J)\varphi + \lambda\varphi \leqslant 0\} \tag{2.9}$$

est une valeur propre de $r + J$ associée à une fonction propre positive. Dans [24], il montre que si le critère n'est pas vérifié, on peut toujours trouver une mesure propre associée. L'utilisation du Théorème 2.1.10 nous a permis "d'unifier" les démonstrations de ces résultats dans le Théorème 2.1.11. Nous avons d'abord montré l'existence d'une mesure propre, ce qui nous a permis de retrouver le critère d'existence de fonctions propres principales.
Notre approche s'est avérée efficace pour étudier les questions relatives à la dualité. Elle nous a notamment permis d'obtenir facilement le point (v) du Théorème 2.1.11, résultat nouveau.
Dans la Section 4.2, nous donnons une application directe de la formulation (2.9) pour la valeur propre principale.

Dynamiques de sélection-mutation

Dans Bonnefon et al. [8], les auteurs montrent des résultats similaires aux Théorèmes 2.1.4 et 2.1.8 pour les solutions d'une équation de sélection-mutation sans structure d'âge. Nous avons étendu leurs résultats aux populations structurées en âge. Le Théorème 2.1.8 est vrai sous l'hypothèse que la mesure stationnaire admet une densité continue et bornée. Dans le cas où la mesure stationnaire admet une partie singulière, le résultat est faux puisqu'une suite de densités continues ne peut converger vers une mesure singulière en variation totale. Dans le cas où $\overline{r}_{\lambda^*} = 1$ et $|\Sigma_{\lambda^*}| > 1$ on n'a plus unicité de la solution stationnaire, et différents comportements peuvent avoir lieu, dépendant de la condition initiale (cf. [8]). Cependant, notons que dans le cas où $\overline{r}_{\lambda^*} = 1$ et $|\Sigma_{\lambda^*}| = 1$, on a unicité de la solution stationnaire. Une question naturelle est la suivante : a-t-on stabilité globale pour une topologie plus faible. Dans la section 4.1.1, nous étudions certains aspects du cas "singulier" ($\overline{r}_{\lambda^*} = 1$) en construisant des approximations régulières des éléments propres principaux (λ^*, N, ϕ).
Dans Calsina-Palamada [13], les auteurs montrent l'existence de solutions stationnaires

pour une dynamique de sélection-mutation avec une structure d'âge, pour un trait particulier (l'âge à la maturation) et dans le cas mutation pur (c'est à dire $p = 1$). La question du comportement en temps long n'y est pas abordée. Notons que pour l'équation (2.1) avec $p = 1$, il existe une unique solution stationnaire globalement stable. En effet, dans cette situation, tous les opérateurs J_λ, G_λ intervenant dans l'étude du problème stationnaire sont compacts, et la théorie de Krein-Rutman est applicable.
Dans la Section 4.1.2, nous étudions le comportement en temps long des solutions de l'équation (2.1) avec $p = 0$. Dans Nordmann et al. [68], les auteurs étudient le comportement limite des solutions de cette équation de sélection pur sous l'échelle de temps $t = t/\epsilon$ lorsque $\epsilon \to 0$. Sous des hypothèses bien précises, ils montrent que le comportement limite est décrit par une famille de masses de Dirac $(\alpha_t \delta_{x_t})_{t \geqslant 0}$ où la dynamique du trait $(x_t)_{t \geqslant 0}$ est donnée par une équation différentielle ordinaire. Notre approche est différente car nous n'effectuons pas cette normalisation en temps. En l'absence de structure d'âge, ce type de problème est étudié dans Ackleh et al. [1]. Nous étendons certains de leurs résultats à des populations structurées en âge.

Temps long pour des équations aux dérivées partielles de type Mckendrick-Von Foerster

Afin d'étudier le comportement en temps long des solutions de (2.4), nous avons utilisé une méthode adaptée de [69, Section 3.7] qui s'avère ici très efficace.
Cependant, d'autres méthodes auraient été envisageables. L'approche spectrale (cf. Webb [87]) permet d'obtenir le même type de résultat pour des solutions L^1. Il s'agit alors d'étudier le spectre du semi-groupe décrivant les solutions de l'équation (2.4). Cette méthode n'est pas du tout évidente à utiliser dans notre situation. En effet, l'existence de solutions stationnaires régulière se lit assez facilement sur les éléments propres principaux (la condition $\overline{r}_{\lambda *} < 1$) mais pas sur le semi-groupe d'évolution. Dans la Section 4.2, nous donnons un résultat partiel sur le spectre du générateur associé aux solutions de l'équation (2.4).
Une autre approche possible est celle développée plus récemment dans Bansaye et al. [5] et basée sur une condition de Doeblin.

2.2 Le "bd-model" pour le vieillissement : du modèle individu-centré aux inclusions différentielles évolutives

Nous présentons les résultats principaux de la prépublication intitulée *"The bd model of ageing : from individual based dynamics to evolutive differential inclusions"* écrite en collaboration avec Sylvie Méléard et Michael Rera. L'intégralité de l'article est fournie dans le chapitre 5. Le chapitre 6 contient des compléments et travaux en cours.

2.2.1 Le modèle individu-centré et son approximation en grande population

On définit rigoureusement le modèle dont les motivations et l'heuristique ont été données dans la Section 1.3.
A chaque instant $t \geqslant 0$, la population est représentée par une mesure ponctuelle sur $(\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+$:

$$Z_t^K(dx, da) = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x^i(t), a^i(t))}(dx, da) \tag{2.10}$$

où $N_t^K = K\langle Z_t^K, 1\rangle$ est la taille de la population, K est l'ordre de grandeur de la taille de la population pondérant la masse des individus, $x^i(t) = (x_b^i(t), x_d^i(t)) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ est le trait de l'individu i et $a^i(t) \in \mathbb{R}_+$ son âge. La dynamique est donnée par un processus de Markov déterministe par morceaux qui évolue de la façon suivante :

- Un individu $(x, a) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+$ se reproduit à taux $\mathbb{1}_{a \leqslant x_b}$. Le trait $y = (y_b, y_d)$ du descendant est déterminé par les deux étapes suivantes :
  - Étape 1 : si $a \leqslant x_d$, le descendant hérite du trait $x = (x_b, x_d)$.
    Effet Lansing : si $a > x_d$, on suppose que le descendant porte le trait $(x_b, 0)$. Notons $\tilde{x}$ le trait défini par $\tilde{x} = x$ si $a \leqslant x_d$ et $\tilde{x} = (x_b, 0)$ si $a > x_d$. On observe que le trait x_b n'est pas modifié et que seuls les individus vérifiant $x_d < x_b$ sont concernés par le second type $(x_b, 0)$.
  - Étape 2 : Mutations génétiques. Une mutation apparaît sur chaque trait x_b and $\tilde{x}_d$ indépendamment avec probabilité $p_K \in]0, 1[$. Si le trait x_b mute, le trait y_b du nouveau-né est $y_b = x_b + h_b$ où $h_b \in \mathbb{R}$ est choisi suivant une mesure de probabilité $k(x_b, h_b)dh_b$; si le trait $\tilde{x}_d$ mute, le trait y_d du nouveau-né est $y_d = \tilde{x}_d + h_d$ où $h_d \in \mathbb{R}$ est choisi suivant la probabilité $k(\tilde{x_d}, h_d)dh_d$, où le noyau k est défini pour tout $u \in \mathbb{R}_+$ et $v \in \mathbb{R}$ par

$$k(u, v) = \frac{\mathbb{1}_{[\max(0,u-1),u+1]}(u + v)e^{-\frac{v^2}{\sigma^2}}}{\int_{\mathbb{R}} \mathbb{1}_{[\max(0,u-1),u+1]}(u + z)e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}}dz} \tag{2.11}$$

    où $\sigma^2 > 0$. Notons que pour $u > 1$,

$$k(u, v) = k(v) = \frac{\mathbb{1}_{[-1,1]}(v)e^{-\frac{v^2}{\sigma^2}}}{\int_{\mathbb{R}} \mathbb{1}_{[-1,1]}(z)e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}}dz}. \tag{2.12}$$

- Un individu de trait (x, a) a un taux de mortalité $\mathbb{1}_{a>x_d} + \eta N_t^K$, avec $\eta > 0$. Chaque individu est soumis à la même pression de compétition η de la part de chaque individu dans la population, quelle que soit la valeur de son trait.
- Entre les sauts, les individus vieillissent à vitesse 1 : un individu d'âge a au temps t aura un âge $a + s$ au temps $t + s$.

Le modèle ci-dessus est inspiré de [81], [63]. Il s'agit d'un modèle aléatoire décrivant une dynamique de sélection-mutation structurée en âge. Nous avons ajouté un ingrédient au modèle de [81], l'effet Lansing, qui crée de la variabilité phénotypique même en l'absence de mutation. On se place sous les hypothèses suivantes.

Hypothèses 2.2.1. On suppose que :

(i) il existe $x \in (\mathbb{R}_+^*)^2$, tel que Z_0^K converge en loi vers $\delta_x n_x(0,a)da$ lorsque K tend vers l'infini,

(ii) $p_K \longrightarrow 0$ lorsque $K \to +\infty$.

Sous les Hypothèses 2.2.1, et lorsque $K \to +\infty$, il n'y a pas d'apparition de mutant sur tout intervalle de temps $[0,T]$. Néammoins, à cause de l'effet Lansing, deux populations monomorphes de traits $x = (x_b, x_d)$ et $(x_b, 0)$ son présentes, et leurs taux de naissance et de mortalité sont donnés par les matrices :

$$\mathbf{B}_x(a) = \begin{pmatrix} \mathbb{1}_{a \leqslant x_b \wedge x_d} & 0 \\ \mathbb{1}_{x_d < a \leqslant x_b} & 1_{a \leqslant x_b} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{D}_x(a) = \begin{pmatrix} \mathbb{1}_{a > x_d} & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}. \tag{2.13}$$

La proposition qui suit donne l'approximation en grande population et pour des mutations rares de la dynamique microscopique (2.10). Il s'agit d'une adaptation directe de [81, Section 3.6].

Proposition 2.2.2. Supposons que les Hypothèses 2.2.1 soient vérifiées. Pour tout $T > 0$, la suite de processus $(Z^K)_{K \geqslant 0}$ converge en loi dans l'espace de Skorohod $\mathbb{D}\left([0,T], \mathcal{M}^+((\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+)\right)$ vers une fonction continue $(\xi_t)_{t \geqslant 0}$ de la forme $\xi_t(dx,da) = \delta_x n_x^1(t,a)da + \delta_{(x_b,0)} n_x^2(t,a)da$. Le couple $n_x = (n_x^1, n_x^2)$ est solution du système

$$\begin{cases} \partial_t n_x(t,a) + \partial_a n_x(t,a) = -\left(\mathbf{D}_x(a) + \eta \|n_x(t,.)\|_1 \mathbf{I}\right) n_x(t,a) \\ n_x(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha) n_x(t,\alpha) d\alpha, \quad (t,a) \in \mathbb{R}_+^2 \end{cases} \tag{2.14}$$

où les densités $n_x^1(t,.)$ et $n_x^2(t,.)$ décrivent respectivement les densités de nombre des populations de traits (x_b, x_d), $(x_b, 0)$ et

$$\|n_x(t,.)\|_1 = \sum_{i \in \{1,2\}} \int_{\mathbb{R}_+} |n_x^i(t,\alpha)| d\alpha$$

est la taille de la population.

L'équation (2.14) est un système d'équation de type Gurtin McCamy (cf. [38]).

2.2.2 Énoncé des résultats et idées de démonstration

Les deux résultats principaux du Chapitre 5 portent sur l'étude de la dynamique adaptative (cf. Section 1.2.2) pour la dynamique microscopique (2.10). On suit la même démarche que celle utilisée dans [81] pour le modèle de sélection-mutation classique.

Comportement en temps long de la dynamique monomorphe et fitness d'invasion

On décrit les équilibres monomorphes, c'est à dire les solutions stationnaires de l'équation (2.14) puis on calcule la fonction de fitness d'invasion. On introduit d'abord l'ensemble de traits :

$$\mathcal{V} = \{x = (x_b, x_d) \in \mathbb{R}_+^2 : x_b \wedge x_d > 1\},$$

pour lesquels l'équation (2.14) admet une unique solution stationnaire $\overline{n}_x = (\overline{n}_x^1, \overline{n}_x^2)$ non triviale, comme le montre la proposition suivante.

Proposition 2.2.3. Soit $x \in \mathcal{V}$. Il existe une unique solution stationnaire non-triviale $\overline{n}_x \in L^1(\mathbb{R}_+)^2$ à l'équation (2.14). De plus, toute solution positive $n_x(t,.)$ dans $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ de (5.4) telle que $n_x^1(t,.) \neq 0$, converge vers $\overline{n}_x$ dans $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ lorsque $t \to \infty$.

La démonstration de la Proposition 2.2.3 est basée sur l'étude du comportement en temps long des solutions $v_x(t,a)$ de l'équation linéaire :

$$\begin{cases} \partial_t v_x(t,a) + \partial_a v_x(t,a) = -\mathbf{D}_x(a) v_x(t,a) \\ v_x(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha) v_x(t,\alpha) d\alpha, \quad (t,a) \in \mathbb{R}_+^2 . \end{cases}$$

Celles-ci vérifient $e^{-\lambda(x)t} v_x(t,.) \longrightarrow c(v_x(0,.)) N_x$ lorsque $t \to +\infty$, où $(\lambda(x), N_x)$ sont les éléments propres principaux associés à la dynamique linéaire et $c(v_x(0,.))$ une constante strictement positive. Le paramètre de Malthus $\lambda(x)$ est l'unique solution de l'équation suivante :

$$\int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda(x)a} da = 1. \tag{2.15}$$

On calcule la fonction de fitness d'invasion $1 - z(y,x)$, définie comme la probabilité de survie d'un processus de branchement bi-type de taux de naissance $\mathbf{B}_y$ et de taux de mort $\mathbf{D}_y + \eta \|\overline{n}_x\|_1$. La proposition suivante montre que la fonction de fitness d'invasion et le paramètre de Malthus sont reliés par une simple relation.

Proposition 2.2.4. Pour tout $x \in \mathcal{V}$ et $y \in \mathbb{R}_+^2$, on a $1 - z(y,x) = \max(\lambda(y) - \lambda(x), 0)$.

La Proposition 2.2.4 se montre de la façon suivante. Soit $U_t = (U_t^1, U_t^2)$ un processus de branchement bi-type comme ci-dessus. Le processus U^1 est un processus de branchement structuré en âge de taux de naissance $\mathbb{1}_{a \leqslant x_b \wedge x_d}$ et de taux de mort $\mathbb{1}_{a > x_d}$. Si $U_0^1 = 0$, le processus U_t^2 est un processus de branchement sous-critique et s'éteint presque sûrement. La survie du processus U est donc équivalente à la survie du processus U^1. On calcule sa probabilité de survie par des arguments classiques de fonctions génératrices et on obtient le résultat.

Nous sommes maintenant en mesure de décrire les modèles de la dynamique adaptative. On décompose l'ensemble $\mathcal{V} = U_1 \cup \mathcal{H} \cup U_2$ où $U_1 = \{x \in \mathcal{V} : x_b < x_d\}$, $U_2 = \{x \in \mathcal{V} : x_b > x_d\}$ et $\mathcal{H} = \{x \in \mathcal{V} : x_b = x_d\}$.

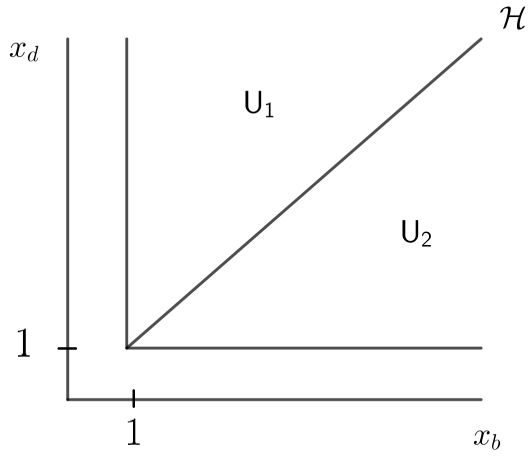

FIGURE 2.1 – $\mathcal{V} = U_1 \cup \mathcal{H} \cup U_2$.

Un Processus de substitution des traits avec structure d'âge

Le Théorème 2.2.5 montre qu'à l'échelle de temps des mutations, et sous l'hypothèse suivante de séparation des échelles de temps suivante (introduite dans Champagnat [16]) :

$$\forall V > 0, \quad \log(K) << \frac{1}{Kp_K} << \exp(KV), \tag{2.16}$$

le dynamique microscopique (2.10) est approchée par un processus de saut pur étendant le Processus de substitution des traits avec structure d'âge (cf. [63] et Section 1.2.2) afin de prendre en compte l'effet Lansing.

Théorème 2.2.5. Supposons que (2.16) soit vérifiée. Soit $x \in \mathcal{V}$. On suppose que la suite $(Z_0^K)_{K\geqslant 0}$ converge en loi vers la mesure $\delta_x n_x(0,a)da$. Alors la convergence suivante

$$\left(Z^K_{\frac{t}{2p_K(1-p_K)}}, t \geqslant 0\right) \underset{K\to+\infty}{\longrightarrow} (T_t, t \geqslant 0)$$

a lieu au sens des marginales fini-dimensionnelles. On a $T_t(dx,da) = \delta_{X(t)}\overline{n}^1_{X(t)}(a)da + \delta_{(X_b(t),0)}\overline{n}^2_{X(t)}(a)da$ où $(X(t), t \geqslant 0)$ est un processus de saut pur à valeurs dans $\mathcal{V}$ de générateur infinitésimal L, défini pour toute fonction mesurable bornée $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}^2_+$ par

$$L\varphi(x) = \int_{\mathbb{R}_+} (\varphi(x+h) - \varphi(x))(\lambda(x+h) - \lambda(x))\overline{n}^1_x(0)\mu(dh), \tag{2.17}$$

où $\mu(dh) = \frac{\delta_0(dh_2)k(h_1)dh_1 + \delta_0(dh_1)k(h_2)dh_2}{2}$.

La démonstration du Théorème 2.2.5 est basée sur les idées de [16], [63, Théorème 3.1]. Les arguments principaux sont donnés dans la Section 5.4.2. A la différence de [63], à chaque instant, la population est bimorphe, constituée des individus de traits $x \in \mathcal{V}$ et les individus dont le trait $(x_b, 0)$ est produit par l'effet Lansing.

Une inclusion différentielle pour la dynamique adaptative

Le second résultat concerne l'approximation du Processus de substitution des trait $(X(t), t \geqslant 0)$ de générateur inifinitésimal (2.17) sous l'hypothèse de petites mutations. Pour tout $\epsilon > 0$, on définit le processus $X^\epsilon(t) = \epsilon X(\frac{t}{\epsilon^2})$ dont le générateur L^ϵ vérifie pour toute fonction $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}^2$ mesurable bornée :

$$L^\epsilon \varphi(x) = \frac{1}{\epsilon} \int_{\mathbb{R}_+^2} (\varphi(x + \epsilon h) - \varphi(x)) \frac{\lambda(x + \epsilon h) - \lambda(x)}{\epsilon} \overline{n}_x^1(0) \mu(dh). \tag{2.18}$$

Dans les travaux précédents sur le comportement limite du Processus de substitution des traits en petites mutations (cf. [19],[63]), on suppose que la fonction de fitness d'invasion admet un gradient lipschitzien. Ainsi, on obtient la convergence des générateurs L^ϵ vers le générateur d'une équation différentielle ordinaire. Cette hypothèse de régularité est mise en défaut dans notre situation car le paramètre de Malthus λ n'est pas différentiable sur la diagonale $\mathcal{H}$. Nous utilisons une méthode introduite dans Gast-Gaujal [36] qui étend les résultats classiques d'approximation des chaînes de Markov par des équations différentielles ordinaires (cf. Ethier-Kurtz [32]) à des situations pathologiques, où l'on ne dispose pas de suffisamment de régularité sur le drift de la chaîne de Markov. Le comportement limite n'est pas nécessairement unique et décrit par une équation différentielle ordinaire mais par un ensemble de trajectoires, solutions d'une inclusion différentielle (cf. Section B.3 pour des rappels sur les inclusions différentielles). Le Théorème 2.2.7 montre que le comportement limite du processus X^ϵ lorsque ϵ tend vers zéro est décrit par l'ensemble des solutions d'une inclusion différentielle.

Notations 2.2.6. Pour tout $h \in \mathbb{R}$, on note $(h)_1 = \begin{pmatrix} h \\ 0 \end{pmatrix}$ et $(h)_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ h \end{pmatrix}$

On définit la fonction à valeurs ensemble $F : \mathcal{V} \longrightarrow \mathcal{P}(\mathbb{R}_+^2)$ en posant :

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad & F(x) = (f(x,1))_i \\ \forall x \in \mathcal{H}, \quad & F(x) = \left\{ \frac{1}{2} \begin{pmatrix} f(x,u) \\ f(x,u) \end{pmatrix}, u \in [0,1] \right\}, \end{aligned} \tag{2.19}$$

où pour tout $(x,u) \in \mathcal{V} \times [0,1]$ et en notant $G(x) = \int_0^{x_b} a e^{-\lambda(x)a} da$,

$$f(x,u) = \left(\int_0^u h^2 k(h) dh + \int_u^1 huk(h) dh \right) \frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \frac{\overline{n}_x^1(0)}{2}. \tag{2.20}$$

Théorème 2.2.7. Supposons que la suite $(X^\epsilon(0))_{\epsilon>0}$ converge en loi vers $x^0 \in \mathcal{V}$. Pour tout $T, \delta > 0$,

$$\lim_{\epsilon \to 0} \mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \in [0,T]} |X^\epsilon(t) - x(t)| > \delta \right) = 0,$$

où $\mathcal{S}_F(T, x^0)$ désigne l'ensemble des solutions de l'inclusion différentielle

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0. \end{cases} \tag{2.21}$$

La démonstration du Théorème 2.2.7 est donnée en intégralité dans la Section 5.4.3. Nous en présentons les éléments principaux.

Éléments de démonstration du Théorème 2.2.7. Soit $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ le processus de générateur infinitésimal (2.18). En utilisant un résultat classique de [32] on écrit le processus $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ comme une chaîne de Markov $(Y^\epsilon(k), k \geqslant 0)$ changée en temps. On s'intéresse alors au comportement limite de la chaîne de Markov Y^ϵ lorsque ϵ tend vers 0. Le Théorème 1 de [36] assure que le comportement limite de cette chaîne de Markov (proprement renormalisée en temps) est décrit par l'ensemble des solutions de l'inclusion différentielle

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in H(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0, \end{cases} \tag{2.22}$$

où la fonction H à valeurs ensemble est définie comme l'enveloppe convexe des points d'accumulation du drift, c'est à dire :

$$H(x) = \mathrm{conv}\left(\left\{ \mathrm{acc}_{\epsilon \to 0} \frac{g_\epsilon(x)}{\epsilon} : x^\epsilon \to x \right\} \right).$$

Il est facile de vérifier que le drift $g_\epsilon(x) = \mathbb{E}\left(Y^\epsilon(1) - Y^\epsilon(0) | Y^\epsilon = x\right)$ vérifie

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad g_\epsilon(x) &= \frac{\epsilon \overline{n}_x^1(0)}{2\tau} \int_{\mathbb{R}_+} \frac{\lambda(x + \epsilon(h)_i) - \lambda(x)}{\epsilon} k(h)(h)_i dh \\ \forall x \in \mathcal{H}, \quad g_\epsilon(x) &= 0. \end{aligned}$$

Si la famille $(g_\epsilon)_\epsilon$ convergeait uniformément vers une fonction lipschitzienne, l'ensemble $H(x)$ serait alors réduit à un élément et le comportement limite décrit par une équation différentielle ordinaire. Comme nous allons le voir, ce n'est pas le cas. Ci-dessous nous utilisons notamment que par (2.15), la fonction λ ne dépend que de $x_b \wedge x_d$. Soit $x \in \mathcal{H}$ and soit $u \in [0,1]$. On définit la suite $x^\epsilon = x - \epsilon(u)_i$. Nous avons

$$\begin{aligned} \lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) &= \lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x - \epsilon(u)_i) \\ &= \lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x) + \lambda(x) - \lambda(x - \epsilon(u)_i). \end{aligned}$$

Supposons que $h < u$, puisque λ est différentiable sur U_i, on obtient que

$$\lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) \approx \epsilon(h-u)_i.\nabla\lambda(x) + \epsilon(u)_i.\nabla\lambda(x) \approx \epsilon(h)_i.\nabla\lambda(x),$$

où $\nabla\lambda(x)$ est définie comme la limite $\nabla\lambda(y)$, $y \to x$, $y \in U_i$. Ceci mène à la première intégrale dans (2.23). Si $h > u$, on obtient que $\lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x) = 0$ et

$$\lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) \approx \epsilon(u)_i.\nabla\lambda(x) \leqslant \epsilon(h)_i.\nabla\lambda(x),$$

ce qui mène à la deuxième intégrale dans (2.23). On obtient ainsi le lemme suivant.

Lemme 2.2.8. La fonction à valeurs ensemble H vérifie

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad & H(x) = \{(f(x,1))_i\} \\ \forall x \in \mathcal{H}, \quad & H(x) = \left\{ \begin{pmatrix} \alpha f(x,u) \\ (1-\alpha) f(x,v) \end{pmatrix} : (u,v,\alpha) \in [0,1]^3 \right\} \end{aligned}$$

où

$$f(x,u) = \frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \frac{\overline{n}_x^1(0)}{2} \left(\int_0^u h^2 k(h) dh + \int_u^1 uhk(h) dh \right). \tag{2.23}$$

La fonction H est représentée en Figure 2.2.2 (a). La fonction F définie par (2.19) est représentée en Figure 2.2.2 (b). On conclut la démonstration du Théorème 2.2.7 en montrant que les inclusions différentielles associées aux fonctions F et H admettent les mêmes solutions. En effet, si $x \in U_i$, on a $H(x) = F(x)$. De plus sur chaque ouvert U_i la fonction F est lipschitzienne et la théorie de Cauchy Lipschitz s'applique. Par ailleurs on peut montrer qu'une solution $(x(t), t \in [0,T])$ de l'inclusion différentielle issue de $x(0) \in \mathcal{H}$ vérifie à tout temps $t \geqslant 0$ $H(x(t)) \subset \mathcal{H}$. On déduit ainsi que si x est solution de l'inclusion différentielle (2.22), alors x est solution de l'inclusion différentielle (2.21) ce qui permet de conclure. □

Remarque 2.2.9. Revenons aux motivations biologiques décrites dans la Section 1.3. Nous voulions montrer que sous l'hypothèse d'effet Lansing, la distribution du trait (x_b, x_d) se concentrait sur les configurations vérifiant $x_b = x_d$. Le Théorème 2.2.7 donne une réponse. Soit $(x(t), t \in [0,T])$ une solution de (2.21). Sur chaque U_i, on a

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} = (f(x(t),1))_i, \quad x(t) \in U_i.$$

L'application $x \in U_i \mapsto (f(x,1))_i$ est Lipschitzienne et bornée inférieurement par une constante strictement positive. Ainsi, on a l'unicité sur U_i pour (2.21) et toute solution atteint en temps fini la diagonale $\mathcal{H}$. Sur $\mathcal{H}$, la solution vérifie

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)), \quad x(t) \in \mathcal{H}.$$

Comme pour tout $x \in \mathcal{H}$, $F(x) \subset \mathcal{H}$, la solution reste dans $\mathcal{H}$.

La Figure 2.2.2 illustre le Théorème 2.2.7.

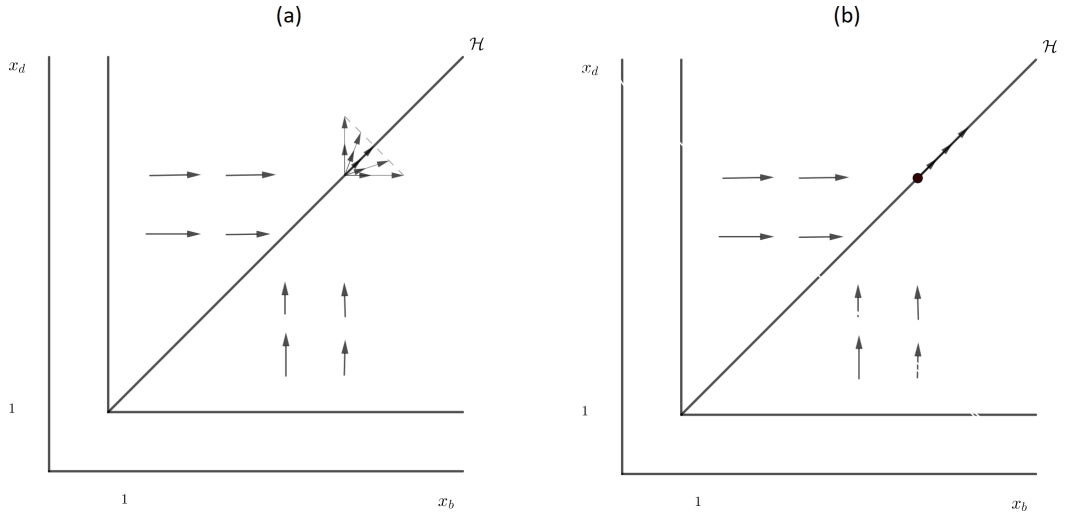

FIGURE 2.2 – (a) : Representation de H. (b) : Representation de F.

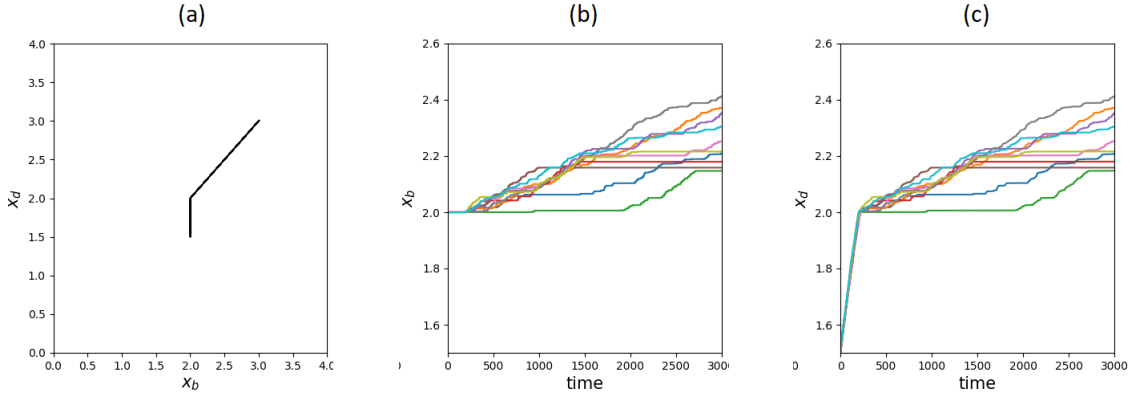

FIGURE 2.3 – Cette figure représente 10 simulations du processus $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ pour $\epsilon = 0.001$, $X^\epsilon(0) = (2, 1.5)$. (a) : On représente $X_d^\epsilon(t)$ en fonction de $X_b^\epsilon(t)$. (b) : $(X_b^\epsilon(t), t \geqslant 0)$. (c) : $(X_d^\epsilon(t), t \geqslant 0)$. Sur (b) et (c) on peut observer qu'avant d'atteindre la diagonale $\mathcal{H}$ la dynamique est unique. Sur $\mathcal{H}$, le processus évolue à une vitesse dans $F(x)$ pour tout $x \in \mathcal{H}$.

2.2.3 Commentaires et perspectives

L'effet Lansing

En introduisant l'effet Lansing dans le modèle, nous obtenons la convergence du trait (x_b, x_d) vers des configurations vérifiant $x_b = x_d$. Ce choix de modélisation repose sur le fait que l'effet Lansing a été observé chez plusieurs espèces (cf. [55],[70],[4]), dont

la drosophile (cf. [70]).
Dans la Section 6, nous introduisons un modèle plus général permettant de prendre en compte deux types d'individus : selon qu'ils sont soumis ou non à l'effet Lansing. Tout d'abord, nous étudions le cas où l'effet Lansing n'agit sur aucun individu. Il s'agit alors d'un modèle de sélection-mutation classique (cf. [81]). Nous dérivons notamment l'équation canonique de la dynamique adaptative qui nous permettra d'interpréter la force de sélection âge-spécifique (cf. Section 1.1.2) comme vitesse d'évolution des traits x_b et x_d. Nous mélangeons ensuite les deux types d'individus afin d'étudier la sélection de l'effet Lansing. Nous verrons que sous certaines hypothèses, l'effet Lansing peut représenter un avantage sélectif et être sélectionné. La Section 6 est accompagnée de plusieurs simulations et commentaires biologiques.

Inclusions différentielles et dynamiques adaptatives

À notre connaissance, il n'y a pas de précédent dans l'utilisation des inclusions différentielles en théorie de la dynamique adaptative. Cette approche semble utile pour étudier des modèles où le gradient de fitness n'est pas bien défini ou suffisamment régulier. Nous renvoyons à Kunze [54] pour des aspects théoriques sur les inclusions différentielles.

Évolution et épigénétique

Comme nous l'avons évoqué en introduction, l'effet Lansing s'apparente à une mutation épigénétique. En effet, il se traduit par une modification du phénotype chez le descendant, non pas causée par une mutation génétique mais par un dérèglement dû au vieillissement. Notre choix de modélisation est discutable au sens où l'effet Lansing a un impact très fréquent (échelle de temps de l'individu) et très négatif sur l'individu. Il serait intéressant d'étudier plus généralement l'impact de mutations épigénétiques sur l'évolution Darwinienne. Un aspect important de ces modifications est qu'elles sont plus fréquentes que les mutations génétiques (cf. [77]). En prenant en compte cette observation, il est montré par simulation dans [51] qu'elles peuvent avoir un impact sur l'évolution génétique. Il serait intéressant d'aborder cette question du point de vue des dynamiques adaptatives. Billiard et al. [7] s'intéressent à la dynamique d'une population structurée par un trait soumis à la sélection et par un marqueur neutre. Sous l'hypothèse que le marqueur évolue sur une échelle de temps plus rapide que le trait, ils s'intéressent à l'impact de l'évolution du trait sur celle du marqueur (le marqueur étant supposé neutre, il n'impacte pas l'évolution du trait). Ce modèle peut être facilement adapté à notre problème. En effet, on peut de la même façon considérer une population structurée par un trait génétique et des variables épigénétiques, celles-ci évoluant sur une échelle de temps plus rapide que celle des traits génétiques. Cette fois-ci, on supposera que les variables épigénétiques ne sont pas neutres, elles impacteront l'évolution génétique de la population.

Chapitre 3

Long-time behaviour for age and trait structured population dynamics

Ce chapitre contient l'article "On the long-time behaviour of a age and trait structured population dynamics" accepté pour publication dans le journal *Discrete and continuous dynamical systems-series B* (cf. [75]).

Sommaire

3.1 Preliminaries and Main Results 35
3.1.1 Introduction 35
3.1.2 Preliminaries 37
3.1.3 Main Results 39
3.2 Spectral Properties of some Positive Operators 40
3.2.1 Position of the Problem and Results 40
3.2.2 Proof of Theorem 3.2.3 42
3.3 The Linear Dynamics 47
3.4 Proof of the Main Results 59
3.5 Discussion 60
3.5.1 Summary of our results and related literature 60
3.5.2 Extension to more general models 60

We study the long-time behaviour of a population structured by age and a phenotypic trait under a selection-mutation dynamics. By analysing spectral properties of a family of positive operators on measure spaces, we show the existence of eventually singular stationary solutions. When the stationary measures are absolutely continuous with a continuous density, we show the convergence of the dynamics to the unique equilibrium.

3.1 Preliminaries and Main Results

3.1.1 Introduction

Our ultimate goal is the understanding of the long-time behaviour of a population where the individuals differ by their physical age $a \in \mathbb{R}_+$ and some hereditary variable $x \in \mathcal{S} \subset \mathbb{R}^d$ called trait. The population evolves as follows. An individual with trait $x \in \mathcal{S}$ and age $a \in \mathbb{R}_+$ has a death rate $D(x,a) + cN$ where D is the intrinsic death rate, N is the population size and $c > 0$ the competition rate. This individual gives birth at rate $B(x,a)$. At every birth, a mutation occurs with probability $p \in]0,1[$ and the trait of the newborn $y \in \mathcal{S}$ is choosen according a distribution $k(x,a,y)dy$. Otherwise, the descendant inherits of the trait $x \in \mathcal{S}$. In his thesis [81], Tran introduced an individual-based stochastic model to describe such a discrete population. The population is described by a random point measure

$$Z_t^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x_i(t),a_i(t))} \tag{3.1}$$

which evolves as a càdlàg Markov process with values in the set $\mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ of positive finite measures on $\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$ and each jump corresponds to birth or death of individuals. When the order K of the size of the population goes to infinity such that Z_0^K approximates a deterministic measure $n_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$, it is shown (see [81],[82]) that the process approximates the unique weak solution $(n_t)_{t \geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ in the sense given by (3.10) of the partial differential equation

$$\begin{cases} \partial_t n_t(x,a) + \partial_a n_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} n_t(y,\alpha) dy d\alpha\right) n_t(x,a), \\ n_t(x,0) = \mathcal{F}\left[n_t\right](x), \quad (t,x,a) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+, \end{cases} \tag{3.2}$$

where for all Borel subset T of $\mathcal{S}$

$$\begin{aligned} &\mathcal{F}\left[n_t\right](T) \\ &\quad = (1-p) \int_{T \times \mathbb{R}_+} B(x,\alpha) n_t(dx, d\alpha) + p \int_{T \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} B(y,\alpha) k(y,\alpha,x) n_t(dy, d\alpha) dx. \end{aligned} \tag{3.3}$$

Recently, the well-posedness of measure solutions for a large class of partial differential equations including (3.2) has also been established in [14], using a deterministic method. At our knowledge, nothing has been done about its long-time behaviour. In [13], the stationary problem is solved in $L^1(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ for a similar dynamics with a pure mutational kernel ($p = 1$). The present paper is also motivated by [8]. The authors study the long-time behaviour of a selection-mutation dynamics with trait structure (and no age) and $p \in]0,1[$. They show the existence of stationary measures which can admit dirac masses in some traits and they analyse the long-time behaviour of the solutions

when the stationary measure admits a bounded density.
In this paper, we extend these facts to an age and trait structured population. We show the existence of non-trivial stationary measures for Equation (3.2) (see Theorem 3.1.3) which can be singular. When these measures are absolutely continuous with a continuous density, we show that the solutions of (3.2) converge to the (unique) equilibrium (see Theorem 3.1.5). The method is based on the analysis of the linear dynamics. Indeed, the stationary states of (3.2) are eigenvectors for the direct eigenvalue problem

$$\begin{cases} -\partial_a N(x,a) - (D(x,a)+\lambda)N(x,a) = 0 \\ N(x,0) = \mathcal{F}\left[N\right](x). \end{cases} \tag{3.4}$$

The solutions of the dual problem

$$\partial_a \phi(x,a) - (D(x,a)+\lambda)\phi(x,a) + \mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = 0, \tag{3.5}$$

where

$$\mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = B(x,a)\left((1-p)\phi(x,0) + p\int_{\mathcal{S}} \phi(y,0)k(x,a,y)dy\right), \tag{3.6}$$

give us some useful invariants and allow us to apply a method based on [39],[69] leading to obtain an exponential rate of convergence for the linear dynamics to the stable distribution.
As we will see, the study of the problem (3.4) involves to understand spectral properties of a family of positive operators on the space of continuous functions on $\mathcal{S}$ of the form

$$(r+J)f(x) = r(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K(y,x)f(y)dy \tag{3.7}$$

where r is a continuous and positive function over $\mathcal{S}$ and K a continuous and non-negative kernel over $\mathcal{S}$. In [23], Coville finds a useful non-integrability criterion on the parameter r which gives the existence of eigenfunctions associated with the principal eigenvalue of the operator $r+J$. When this criterion fails, he gives examples where there's no eigenfunction. Nonetheless, he shows in [24] that there are always principal eigenvectors in the of Radon measures space. Other properties of the operator are studied in [25]. In Section 1, we give a new, shorter and unified proof of all these results (see Theorem 3.2.3). Our approach is based on duality arguments (see Proposition 3.2.7 which is adapted from a result due to Krein-Rutman [52]) and allows us to obtain the existence of eigenvectors in a measures space. The criterion for the existence of principal eigenfunctions is also deduced. Our approach allows us to study at the same way the operator $r+G$ defined by

$$(r+G)f(x) = r(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K(x,y)f(y)dy \tag{3.8}$$

which will be used for studying the dual problem (3.5).

In Section 1.3, we state our main results on the long-time behaviour of the solutions of (3.2). In Section 2, we study spectral properties of the operators of the form $r + J$, $r + G$ defined by (3.7), (3.8) and of their analogous operators in measure spaces. In Section 3, we apply these results to the study of the long-time behaviour of the linear dynamics. In Section 4, we deduce from the previous sections the proofs of our main results.

Notations. Let X be a metric space.

- $C(X)$ (resp. $C^+(X)$) represents the sets of continuous functions from X to $\mathbb{R}$ (resp. $\mathbb{R}_+$). $C_b(X)$ (resp. $C_b^+(X)$) represents the sets of continuous and bounded functions from X to $\mathbb{R}$ (resp. $\mathbb{R}_+$). $\mathcal{M}(X)$ (resp. $\mathcal{M}^+(X)$) represents the set of finite Radon (resp. positive and finite Radon) measures on X. $\mathcal{M}_{loc}(X)$ (resp $\mathcal{M}_{loc}^+(X)$) represents the set of Radon (resp. positive Radon) measures on X. For any metric space Y, we denote by $C(X, Y)$ the set of continuous functions from X to Y.
- We denote by $C_b^{1,0,1} = C_b^{1,0,1}(\mathbb{R}_+ \times X \times \mathbb{R}_+)$ (resp. $C_c^{1,0,1}$) the set of continuous and bounded (resp. with compact support) functions from $\mathbb{R}_+ \times X \times \mathbb{R}_+$ with continuous and bounded derivatives with respect to the first and third variables. We define similarly $C_b^{0,1} = C_b^{0,1}(X \times \mathbb{R}_+)$ and $C_c^{0,1} = C_c^{0,1}(X \times \mathbb{R}_+)$.
- For any $x \in X$ and $\epsilon \in \mathbb{R}_+^*$, we denote by $\mathcal{V}(x, \epsilon)$ (resp. $\overline{\mathcal{V}}(x, \epsilon)$) the open (resp. closed) ball centred in x with radius ϵ.

3.1.2 Preliminaries

We first give the main assumptions on the model. Then we recall some facts about topology of measure spaces and we conclude by giving some words about the well-posedness of the dynamics (3.1) and (3.2).

Assumptions 3.1.1.

$$\mathcal{S} = \overline{\Omega}, \quad \Omega \subset \mathbb{R}^d \text{ is open, bounded, connected with Lipschitz boundary,} \tag{A1}$$

$$B, D \in C_b^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+), \quad D(x, a) \geqslant \underline{D} > 0, \quad k \in C_b^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S}), \tag{A2}$$

$$p \in]0, 1[, \quad c > 0 \tag{A3}$$

and there exists $\epsilon_0 > 0$ and $I \subset \mathbb{R}_+$ with $\overset{\circ}{I} \neq 0$ such that for all $x \in \mathcal{S}$ and $y \in \mathcal{V}(x, \epsilon_0) \cap \mathcal{S}$:

$$I \subset \text{supp}(k(x, y, .)) \cap \text{supp}(B(x, .)). \tag{A4}$$

Measure theory. We recall some classical definitions and facts about topology on measures spaces. The Jordan decomposition theorem ensures that for any $\mu \in \mathcal{M}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$, there is $\mu^+, \mu^- \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ mutually singular, such that $\mu = \mu^+ - \mu^-$. The total variation measure is defined by $|\mu| = \mu^+ + \mu^-$ and the Total Variation norm by

$$\|\mu\|_{\mathrm{TV}} = |\mu|(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+).$$

The Bounded Lipschitz norm is defined for any $\mu \in \mathcal{M}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ by

$$\|\mu\|_{\mathrm{BL}} = \sup \left\{ \left| \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(x)\mu(dx) \right| : f \in W^{1,\infty}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+), \|f\|_{1,\infty} \leqslant 1 \right\}.$$

where $W^{1,\infty}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ is the set of bounded Lipschitz functions from $\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$ to $\mathbb{R}$ and $\|f\|_{1,\infty} = \|f\|_\infty + \mathrm{Lip}(f)$ where $\mathrm{Lip}(f)$ is the Lipschitz constant of f. We recall (see [85]) that for any sequence $\mu_n \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ and $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$, $\|\mu_n - \mu\|_{\mathrm{BL}} \underset{n\to\infty}{\to} 0$ if and only if for all continuous and bounded function f from $\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$ to $\mathbb{R}$,

$$\lim_{n\to\infty} \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(x)\mu_n(dx) = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(x)\mu(dx),$$

i.e that $\mu_n \to \mu$ weakly* in $(C_b(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))'$. We denote by $C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ the space of continuous maps from $\mathbb{R}_+$ to $\mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ with respect to the Bounded Lipschitz norm.

Well-posedness. We precise the link between the stochastic process (3.1) and the partial differential equation (3.2). We denote $\langle \mu, f \rangle = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(x,a)\mu(dx,da)$. Let us consider a sequence $(Z_0^K)_{K \geqslant 0}$ of $\mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ valued random variables of the form

$$Z_0^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x_i,a_i)}.$$

For each $K \in \mathbb{N}^*$, let $(Z_t^K)_{t \geqslant 0}$ be defined as the càdlàg measure-valued process started at Z_0^K with infinitesimal generator L^K given, for any $f \in C_b^{0,1}$ and $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ by

$$\begin{aligned} L^K F_f(\mu) = & \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \partial_a f(x,a) F'(\langle \mu, f \rangle) \mu(dx,da) \\ & + K \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \Big\{ (F(\langle \mu + \frac{\delta_{(x,0)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle))(1-p)B(x,a) \\ & + \left(\int_{\mathcal{S}} (F(\langle \mu + \frac{\delta_{(y,0)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle))B(x,a)pk(x,a,y)dy \right) \\ & + (F(\langle \mu - \frac{\delta_{(x,a)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle)) \left(D(x,a) + c\langle \mu, 1 \rangle \right) \Big\} \mu(dx,da) \end{aligned} \tag{3.9}$$

where $F_f(\mu) := F(\langle \mu, f \rangle)$ (we note that the set of functions of the form F_f is sufficient to characterise the infinitesimal generator, as it is proved in [28]). The following proposition allows to obtain the solutions of (3.2) as a large population limit of the stochastic process Z^K. We refer to [81] for the proof.

Proposition 3.1.2. Assume Assumptions 3.1.1 and that Z_0^K converges in law to $n_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ as $K \to \infty$. Then, the sequence of processes $(Z^K)_{K \geqslant 0}$ converges in law (on finite time interval) to the unique weak solution $(n_t)_{t \geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ of (3.2) which satisfies for all $f \in C_b^{1,0,1}$ and $t \in \mathbb{R}_+$,

$$\begin{aligned}\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} & f(t,x,a) n_t(dx,da) \\ &= \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(0,x,a) n_0(dx,da) + \int_0^t \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} (\partial_s f(s,x,a) + \partial_a f(s,x,a) \\ &\quad - (D(x,a) + c n_s(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)) f(s,x,a) + \mathcal{G}\left[f(s,.)\right](x,a)) \, n_s(dx,da) ds \end{aligned} \tag{3.10}$$

where $\mathcal{G}$ has been defined in (3.6).

3.1.3 Main Results

Let us introduce some notations. For any $(\lambda, x, y, a) \in \,]-\underline{D}, +\infty[\times \mathcal{S}^2 \times \mathbb{R}_+$, we define :

$$\begin{cases} R_\lambda(x,a) = \exp\left(-\int_0^a D(x,\alpha) d\alpha) - \lambda a\right), \\ r_\lambda(x) = (1-p) \int_{\mathbb{R}_+} B(x,a) R_\lambda(x,a) da, \\ K_\lambda(x,y) = p \int_{\mathbb{R}_+} B(x,a) k(x,a,y) R_\lambda(x,a) da. \end{cases} \tag{3.11}$$

For any $\lambda \in \,]-\underline{D}, +\infty[$, we define the linear operator $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ by

$$(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu = r_\lambda(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K_\lambda(y,x) \mu(dy) \right) dx \tag{3.12}$$

and we denote by $\rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)$ its spectral radius. We now give the main results of the paper. The first one shows the existence of stationary states for the dynamics (3.10), under some assumption on the spectral radius of the operators introduced above (similarly as in [13]). This assumption is related to the supercriticality of the associated linear dynamics.

Theorem 3.1.3. Assume Assumptions 3.1.1 and $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$. There exists a non-zero solution $\overline{n} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ of :

$$\forall f \in C_b^{0,1}, \quad \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \left(\partial_a f - \left(D + c \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \overline{n} \right) f + \mathcal{G}\left[f\right] \right)(x,a) \overline{n}(dx,da) = 0, \tag{3.13}$$

which is given by

$$\overline{n}(x,a) = \mu_{\lambda^*}(dx) R_{\lambda^*}(x,a) da$$

where $\lambda^* > 0$ is solution of the equation $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$ and $\mu_{\lambda^*} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ is an eigenvector of $\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}$ associated with the eigenvalue $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$.

Let us now introduce an additional regularity assumption which allows us to obtain the continuity of the solutions with respect to the initial conditions (see Lemma 3.3.10).

Assumptions 3.1.4. $B, D \in W^{1,\infty}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ and $k \in W^{1,\infty}(\mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$.

We now focus on the case where there exists a stationary measure $\overline{n}$ which admits a continuous density (we keep the same notation $\overline{n}$ for the density).

Theorem 3.1.5. Assume Assumptions 3.1.1, 3.1.4. Assume that $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$ and that there exists a solution $\overline{n} \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+))$ of (3.13). Assume that there exist $\underline{B}, \underline{k} > 0$ such that $B \geqslant \underline{B}$ and $k \geqslant \underline{k}$. Let $(n_t)_{t \geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ be the solution of (3.10) started at $n_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+) \backslash \{0\}$. Then we have

$$\lim_{t \to \infty} \|n_t - \overline{n}\|_{\mathrm{TV}} = 0$$

and $\overline{n}$ is the unique stationary measure.

Remark 3.1.6. Let us give a sufficient condition to obtain $\overline{n} \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+))$. By Theorem 3.1.3 the trait marginal $\mu_{\lambda^*}(dx)$ of $\overline{n}$ is an eigenvector of $\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}$ associated with the eigenvalue $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$. By Lemma 3.3.2 (iii) and (ii), we obtain that if $\mathrm{Leb}(\Sigma_{\lambda^*}) > 0$ or if $\mathrm{Leb}(\Sigma_{\lambda^*}) = 0$ and $\frac{1}{\overline{r}_{\lambda^*} - r_{\lambda^*}} \notin L^1(\mathcal{S})$ the measure $\mu_{\lambda^*}(dx)$ is absolutely continuous with a continuous density, and that $\overline{n} \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+))$.

Remark 3.1.7. If $\overline{n}$ admits a non-trivial singular part, Theorem 1.5 is false since any $L^1(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$-solution of (3.10) can't converge to a singular measure in total variation norm.

3.2 Spectral Properties of some Positive Operators

3.2.1 Position of the Problem and Results

Let us consider a subset $\mathcal{S}$ of $\mathbb{R}^d$ which satisfies Assumption (A1). We analyse the spectral properties of the operators $r + J, r + G : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ defined respectively by (3.7), (3.8) and of their analogous operators on measure spaces $\tilde{r} + \tilde{J}, \tilde{r} + \tilde{G} : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ defined similarly by

$$(\tilde{r} + \tilde{J})\mu = r(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy) \right) dx,$$
$$(\tilde{r} + \tilde{G})\mu = r(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K(x,y)\mu(dy) \right) dx.$$

Assumptions 3.2.1.

$$r \in C(\mathcal{S}) \text{ is positive,} \tag{A5}$$

$$K \in C(\mathcal{S} \times \mathcal{S}) \text{ is non-negative,} \tag{A6}$$

$$\exists \epsilon_0, c_0 > 0, \quad \inf_{x \in \mathcal{S}} \left(\inf_{y \in \mathcal{V}(x,\epsilon_0) \cap \mathcal{S}} K(x,y) \right) > c_0. \tag{A7}$$

Remark 3.2.2. Assume Assumption (A7), then we have

$$\inf_{x \in \mathcal{S}} \left(\inf_{y \in \mathcal{V}(x,\epsilon_0) \cap \mathcal{S}} K(y,x) \right) > c_0. \tag{3.14}$$

Indeed, let $x \in \mathcal{S}$ and $y \in \mathcal{V}(x, \epsilon_0) \cap \mathcal{S}$. Then $x \in \mathcal{V}(y, \epsilon_0)$ and $K(y,x) > c_0$.

The following result deals with the spectral properties of the operators introduced above. We denote by $\rho(r+J)$ the spectral radius of the operator $r+J$ (and similarly for $r+G$). The reader can refer to Appendix A for terminology and recalls about spectral theory. The following theorem is proved in Section 2.2.

Theorem 3.2.3. Assume Assumptions 3.2.1. There exists $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ such that

$$\rho(r+G)\mu = (\tilde{r} + \tilde{J})\mu$$

which satisfies $\mu(A) > 0$ for any Borel subset A of $\mathcal{S}$ such that $\text{Leb}(A) > 0$ (Leb denotes the Lebesgue measure on $\mathcal{S}$). Moreover, let us denote $\overline{r} = \sup_{x \in \mathcal{S}} r(x)$ and $\Sigma = \{x \in \mathcal{S} : r(x) = \overline{r}\}$. Then we have :

(i) $\overline{r} \leqslant \rho(r+G)$.

(ii) $\overline{r} < \rho(r+G)$ if and only if there exists $u \in C(\mathcal{S})$, $u > 0$ such that $\mu = u(x)dx$. In this case, $\rho(r+G)$ is an eigenvalue of $r+J$ with algebraic multiplicity equals to one, associated with the eigenfunction u.

(iii) If $\text{Leb}(\Sigma) > 0$ or if, $\text{Leb}(\Sigma) = 0$ and $\frac{1}{\overline{r}-r} \notin L^1(\mathcal{S})$, we have $\overline{r} < \rho(r+G)$.

(iv) If $\rho(r+G) = \overline{r}$, we have $\mu = \mu^s + h(x)dx$ with $h \in L^1(\mathcal{S})$ and either $\mu^s = 0$, or $\mu^s \neq 0$ and $\text{supp}(\mu^s) \subset \Sigma$.

(v) $\rho(r+J) = \rho(r+G) = \rho(\tilde{r} + \tilde{J}) = \rho(\tilde{r} + \tilde{G})$.

Moreover, the same results are true exchanging J and G, $\tilde{J}$ and $\tilde{G}$.

Démonstration. See Section 2.2. □

Remark 3.2.4. In [23],[24], Coville studies some spectral properties of the operators introduced above. To do so, he introduces the generalised principal eigenvalue

$$\lambda_p(r+J) = \sup\{\lambda \in \mathbb{R} \,|\exists \varphi \in C(\mathcal{S}), \varphi > 0 \text{ such that } (r+J)\varphi + \lambda\varphi \leqslant 0\}$$

which generalises the Perron-Frobenius eigenvalue for irreducible matrices with non-negative coefficients. The point (iii) is similar to the criterion obtained (in a more general setting) in [23]. The point (iv) is contained in the results of [24]. The point (v) is new. It is crucial for the proof of Propositions 3.3.5 and 3.3.6.

3.2.2 Proof of Theorem 3.2.3

The proof of Theorem 3.2.3 is given at the end of this section. We start by proving a lemma in which some well known facts about the operators introduced previously are recalled. We give a proof for the convenience of the reader. We denote by $\rho_e(r+J)$ the essential spectral radius of $r+J$ (see Appendix A).

Lemma 3.2.5. Assume Assumptions 3.2.1.
(i) The operators $r+J$ and $r+G$ are positive and irreducible on $C(\mathcal{S})$.
(ii) The operators J and G are compact on $C(\mathcal{S})$.
(iii) $\overline{r} = \rho_e(r+J) = \rho_e(r+G)$.

Démonstration. (i) : Since r is positive and K is non-negative, $r+J$ and $r+G$ are positive endomorphisms of $C(\mathcal{S})$. To prove irreducibility, it suffices to prove that there is $m \in \mathbb{N}^*$ such that for all $f \in C^+(\mathcal{S})$ and $x \in \mathcal{S}$, $(r+J)^m f(x) > 0$ (see Definition A.1.6 and Lemma A.2.3). Since the set $\mathcal{S}$ is compact, there exist $n \in \mathbb{N}^*$ and $(B_i)_{i=1}^n$ a family of balls with radius $\epsilon_0/4$ such that $\mathcal{S} \subset \cup_{i=1}^n B_i$. Let $f \in C^+(\mathcal{S})$ be non-zero and let I be an open subset of $\mathcal{S}$ such that f is positive on I. For all $x \in \mathcal{S}$ we have

$$\begin{aligned}(r+J)^n f(x) &\geqslant \int_I dx_1 f(x_1) K(x_1,x_2) \int_{\mathcal{S}} dx_2 \ldots \int_{\mathcal{S}} dx_n K(x_n,x) \\ &\geqslant C \int_{I\cap B_{i_1}\cap\mathcal{S}} dx_1 K(x_1,x_2) \int_{B_{i_2}\cap\mathcal{S}} dx_2 \ldots \int_{B_{i_n}\cap\mathcal{S}} dx_n K(x_n,x)\end{aligned}$$

where $C > 0$ and $(i_1,\ldots,i_n) \in [\![1,n]\!]^n$ satisfies : $B_{i_1} \cap I$ has non-empty interior ; for any $k \in [\![1,n-1]\!]$, $u \in B_{i_k} \cap \mathcal{S}$, $v \in B_{i_{k+1}} \cap \mathcal{S}$, $K(u,v) > c_0$ and for any $u \in B_n \cap \mathcal{S}$, $K(u,x) > c_0$. It comes that

$$(r+J)^n f(x) > 0$$

and $r+J$ is irreducible. The proof is similar for $r+G$.
(ii) : Let M be a bounded subset of $C(\mathcal{S})$ and let C_M be a positive constant such that for all $f \in M$, $\|f\|_\infty < C_M$. Applying Ascoli's criterion, we prove that $J(M)$ is relatively compact in $C(\mathcal{S})$. Let $x \in \mathcal{S}$ and $f \in M$, we have

$$\begin{aligned}|Jf(x)| &\leqslant \|f\|_\infty \sup_{z\in\mathcal{S}} \int_{\mathcal{S}} K(y,z)dy \\ &\leqslant C_M \sup_{z\in\mathcal{S}} \int_{\mathcal{S}} K(y,z)dy.\end{aligned}$$

Then the set $\{Jf(x), f \in M\}$ is bounded and so relatively compact in $\mathbb{R}$. We check the equi-continuity condition. Let $\epsilon > 0$, since K is uniformly continuous on $\mathcal{S}\times\mathcal{S}$, there exists $\delta > 0$ such that if $\|x_1 - x_2\| + \|y_1 - y_2\| < \delta$, we have $|K(x_1,y_1) - K(x_2,y_2)| <$

$\frac{\epsilon}{C_M \text{Leb}(\mathcal{S})}$. Let $y \in \mathcal{S}$ such that $\|x - y\| < \delta$. For all $f \in M$, we have

$$\begin{aligned} |Jf(y) - Jf(x)| &= \left| \int_{\mathcal{S}} f(z)(K(z,y) - K(z,x))dz \right| \\ &\leqslant C_M \int_{\mathcal{S}} |K(z,y) - K(z,x)|dz < \epsilon \end{aligned}$$

which allows us to conclude for the compactness. The proof is similar for G.
(iii) : Let us note from Lemma A.2.4 that the essential spectrum of r is $\{r(x), x \in \mathcal{S}\}$. Moreover J is compact. We deduce that $\rho_e(r + J) = \rho_e(r)$ and that $\overline{r} = \rho_e(r + J)$. The proof is similar for $\rho_e(r + G)$. □

The following lemma makes a duality link between the operators introduced above. It is crucial for the proof of Theorem 3.2.3.

Lemma 3.2.6. Assume Assumptions 3.2.1. We have

$$(r + J)' = \tilde{r} + \tilde{G} \quad (r + G)' = \tilde{r} + \tilde{J} \tag{3.15}$$

where $(r + J)'$ is the adjoint operator of $r + J$ and $(r + G)'$ is defined similarly.

Démonstration. Let $f \in C(\mathcal{S})$ and $\mu \in \mathcal{M}(\mathcal{S})$,

$$\begin{aligned} \int_{\mathcal{S}} \mu(dx)(r + J)f(x) &= \int_{\mathcal{S}} \mu(dx) \left(r(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K(y,x)f(y)dy \right) \\ &= \int_{\mathcal{S}} f(x)r(x)\mu(dx) + \int_{\mathcal{S}} \left(f(y) \int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dx) \right) dy \\ &= \int_{\mathcal{S}} f(x) \left(r(x)\mu(dx) + dx \int_{\mathcal{S}} K(x,y)\mu(dy) \right) \\ &= \int_{\mathcal{S}} f(x)(\tilde{r} + \tilde{G})\mu(dx) \end{aligned}$$

where we used Fubini's Theorem. The proof is similar for $(r + G)'$. □

The next result is easily adapted from [76, Appendix §2.2.6] (it was originally introduced by Krein-Rutman [52]) and [76, Appendix §3.3.3]. Combined with Lemma 3.2.6, it is the main tool for the proof of Theorem 3.2.3.

Proposition 3.2.7. (i) Let T be a positive endomorphism of $C(\mathcal{S})$. The spectral radius $\rho(T)$ is an eigenvalue of T' associated with an eigenvector which belongs to $\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$.

(ii) Let T be an irreducible endomorphism of $C(\mathcal{S})$. Then the spectral radius $\rho(T)$ is the only possible eigenvalue of T associated with a non-negative eigenvector. Moreover, if $\rho(T)$ is a pole of the resolvent, it is an eigenvalue of T with algebraic multiplicity equals to one.

We give now a technical lemma.

Lemma 3.2.8. Assume Assumptions 3.2.1. Let $x_0 \in \Sigma = \{x \in \mathcal{S} : r(x) = \overline{r}\}$. There exists a family $(r_j)_{j\geqslant 0}$ of $C^+(\mathcal{S})$ which satisfy for all $j \geqslant 0$:

(i) For all $x \in \mathcal{S}$, $r_j(x) \geqslant r_{j+1}(x)$,

(ii) $r_j(x_0) = \overline{r}_j = \overline{r}$ and $\mathrm{Leb}(\Sigma_j) > 0$, where $\Sigma_j = \{x \in \mathcal{S} : r_j(x) = \overline{r}_j\}$,

(iii) $\|r_j - r\|_\infty \underset{j\to\infty}{\to} 0$.

Démonstration. Let $x_0 \in \Sigma$ be fixed. For all $\epsilon > 0$ sufficiently small, we define the closed set $A_\epsilon = \left(\mathcal{V}(x_0,\epsilon)^c \cup \overline{\mathcal{V}}(x_0,\epsilon/2)\right) \cap \mathcal{S}$ and a map $g_\epsilon \in C(A_\epsilon)$ by $g_\epsilon(x) = r(x)$ if $x \in \mathcal{V}(x_0,\epsilon)^c$ and $g_\epsilon(x) = \overline{r}$ if $x \in \overline{\mathcal{V}}(x_0,\epsilon/2)$. By Tietze Theorem, we extend g_ϵ in a continuous function h_ϵ on $\mathcal{S}$ such that $\|h_\epsilon\|_\infty = \|g_\epsilon\|_\infty$ We introduce $r_\epsilon \in C(\mathcal{S})$ defined by $r_\epsilon(x) = \max(h_\epsilon(x), r(x))$. It is straightforward to check that : 1) $\lim_{\epsilon\to 0}\|r_\epsilon - r\|_\infty = 0$; $\mathrm{Leb}(\Sigma_\epsilon) > 0$; 3) $r_\epsilon(x) \geqslant r(x)$ and $\sup_{x\in\mathcal{S}} r_\epsilon(x) = \overline{r}$. We conclude by proving that we can extract a decreasing subsequence of the family r_ϵ which converges uniformly to r. To do so, we fix $\epsilon_0 >$ small and we define a sequence $(\epsilon_k)_{k\geqslant 0}$ by $\epsilon_{k+1} = \frac{\epsilon_k}{2}$. We check that the sequence $(r_{\epsilon_k})_{k\geqslant 0}$ is decreasing. Indeed, let $k \geqslant 0$. If $x \in \overline{\mathcal{V}}(x_0,\epsilon_{k+1}/2)$, then $x \in \overline{\mathcal{V}}(x_0,\epsilon_k/4)$ and $r_{\epsilon_{k+1}}(x) = h_{\epsilon_{k+1}}(x) = \overline{r} = h_{\epsilon_k}(x) = r_{\epsilon_k}(x)$. If $x \in A^c_{\epsilon_{k+1}}$ we have $\epsilon_{k+1}/2 < \|x - x_0\| < \epsilon_{k+1} = \epsilon_k/2$. So we have $r_{\epsilon_{k+1}}(x) \leqslant \overline{r} = h_{\epsilon_k}(x) = r_{\epsilon_k}(x)$. Finally, if $x \in \mathcal{V}(x_0,\epsilon_{k+1})^c$, $r_{\epsilon_{k+1}}(x) = r(x) \leqslant r_{\epsilon_k}(x)$. So we have proved that for all $x \in \mathcal{S}$, $r_{\epsilon_{k+1}}(x) \leqslant r_{\epsilon_k}(x)$. □

Let us now prove Theorem 3.2.3.

Proof of Theorem 3.2.3. By Lemma 3.2.6 and Proposition 3.2.7 (i) applied to the endomorphism $r + G$, there exists a non-zero measure $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ such that for all Borel and bounded functions $f : \mathcal{S} \to \mathbb{R}$,

$$\int_{\mathcal{S}} f(x)\left(\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)\right)dx + \int_{\mathcal{S}} f(x)(r(x) - \rho(r+G))\mu(dx) = 0. \tag{3.16}$$

Assume that there exists a largest Borel subset A of $\mathcal{S}$, $A \neq \mathcal{S}$ such that $\mathrm{Leb}(A) > 0$ and $\mu(A) = 0$. Choosing $f = \mathbb{1}_A$ in (3.16), we deduce that for all $x \in A$,

$$\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy) = 0. \tag{3.17}$$

Let $x_0 \in A$ be such that $\mathcal{V}(x_0,\epsilon_0) \cap \mathcal{S} \not\subset A$. By Assumption (A7) and (3.17) we obtain

$$0 \geqslant \int_{\mathcal{V}(x_0,\epsilon_0)\cap\mathcal{S}} K(y,x_0)\mu(dy) \geqslant c_0\mu(\mathcal{V}(x_0,\epsilon_0)\cap\mathcal{S})$$

and $\mu(A \cup (\mathcal{V}(x_0,\epsilon_0)\cap\mathcal{S})) = 0$ which is absurd by definition of A. Since $\mu(\mathcal{S}) > 0$, we conclude that for all Borel subset A of $\mathcal{S}$ such that Leb(A) > 0, we have $\mu(A) > 0$.

(i) : By Lemma 3.2.5 (iii), we have $\rho_e(r+G) = \rho_e(r) = \overline{r}$. It comes that $\overline{r} \leqslant \rho(r+G)$.
(ii) : Assume that $\overline{r} < \rho(r+G)$. Let $f \in C(\mathcal{S})$. Then the map $x \in \mathcal{S} \longmapsto \frac{f(x)}{\rho(r+G)-r(x)}$ is continuous and bounded. We get

$$\begin{aligned}\int_{\mathcal{S}} f(x)\mu(dx) &= \int_{\mathcal{S}} \frac{f(x)}{\rho(r+G)-r(x)}(\rho(r+G)-r(x))\mu(dx) \\ &= \int_{\mathcal{S}} \frac{f(x)}{\rho(r+G)-r(x)} \left(\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)\right) dx \\ &= \int_{\mathcal{S}} f(x) \frac{\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)}{\rho(r+G)-r(x)} dx.\end{aligned}$$

So we have $\mu = u(x)dx$ with

$$u(x) = \frac{\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)}{\rho(r+G)-r(x)}$$

a continuous, non-negative function on $\mathcal{S}$. Therefore, for all $f \in C(\mathcal{S})$

$$\int_{\mathcal{S}} f(x) \left(u(x)(r(x)-\rho(r+G)) + \int_{\mathcal{S}} K(y,x)u(y)dy\right) dx = 0$$

and we deduce that for all $x \in \mathcal{S}$, $(r+J)u(x) = \rho(r+G)u(x)$. Assume that there exists $x_0 \in \mathcal{S}$ such that $u(x_0) = 0$. Then we have

$$c_0 \int_{\mathcal{V}(x_0,\epsilon_0)\cap\mathcal{S}} u(y)dy \leqslant \int_{\mathcal{S}} K(y,x_0)u(y)dy = 0$$

which is absurd by the first statement we proved. Then, u is positive on $\mathcal{S}$. Since $\rho(r+G)$ is an eigenvalue of $r+J$ associated with a positive eigenfunction, Proposition 3.2.7 (ii) gives that $\rho(r+G) = \rho(r+J)$. We deduce that $\rho(r+J) > \overline{r} = \rho_e(r+J)$. It comes from Proposition A.1.4 in Appendix that $\rho(r+J)$ is a pole of the resolvent. Since $r+J$ is irreducible (see Lemma 3.2.5 (i)), it comes from Proposition 3.2.7 (ii) that the algebraic multiplicity of $\rho(r+J)$ is equals to one. Conversely, assume now that there exists $u \in C^+(\mathcal{S})$ such that $\mu = u(x)dx$. Then since for all $x \in \mathcal{S}$

$$u(x) = \frac{1}{\rho(r+G)-r(x)} \int_{\mathcal{S}} K(y,x)u(y)dy$$

we deduce that $\overline{r} < \rho(r+G)$.
(iii) : Assume first that $\mathrm{Leb}(\Sigma) > 0$. Choosing $f = \mathbb{1}_\Sigma$ in (3.16) and by the definition of Σ, we get that

$$\int_\Sigma \left(\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)\right) dx = (\rho(r+G)-\overline{r})\mu(\Sigma).$$

Since $\mathrm{Leb}(\Sigma) > 0$, we know that $\mu(\Sigma) > 0$. Since we have $\inf_{x\in\mathcal{S}} \int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy) > 0$, we deduce that $\overline{r} < \rho(r+G)$. Assume now that $\mathrm{Leb}(\Sigma) = 0$ and $\frac{1}{\overline{r}-r} \notin L^1(\mathcal{S})$. Here, our calculations are inspired by [23]. Let

$$A := \frac{\mu(\mathcal{S})}{\inf_{x\in\mathcal{S}} \int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy)} > 0$$

and $B > A$. There exists F a closed subset of Σ^c such that

$$B < \int_F \frac{1}{\overline{r} - r(x)} dx < +\infty.$$

Then, the map $\epsilon \in [0, +\infty[\mapsto \int_F \frac{1}{\overline{r}-r(x)+\epsilon} dx$ is continuous and strictly decreasing. So, there exists $\epsilon_0 > 0$ such that

$$A < \int_F \frac{1}{\overline{r} - r(x) + \epsilon_0} dx.$$

Choosing $f(x) = \mathbb{1}_F(x) \frac{1}{\rho(r+G)-r(x)}$ in (3.16), we have

$$\int_F \frac{1}{\rho(r+G) - r(x)} \left(\int_{\mathcal{S}} K(y,x)\mu(dy) \right) dx = \int_F \mu(dx) \leqslant \mu(\mathcal{S})$$

and

$$\int_F \frac{1}{\rho(r+G) - \overline{r} + \overline{r} - r(x)} dx \leqslant A.$$

Since the map $\epsilon \in [0, +\infty) \mapsto \int_F \frac{1}{\overline{r}-r(x)+\epsilon} dx$ is strictly decreasing, it comes that $\epsilon_0 < \rho(r+G) - \overline{r}$ and $\overline{r} < \rho(r+G)$.

(iv) : Assume that $\rho(r+G) = \overline{r}$. Let $\mu = \mu^s + h(x)dx$ be the Lebesgue decomposition of the measure μ with $h \in L^1(\mathcal{S})$ and μ^s the singular part of the measure μ, i.e there exists E a measurable subset of $\mathcal{S}$ such that $\mathrm{Leb}(\mathcal{S}) = \mathrm{Leb(E)}$ and $\mu^s(E^c) = \mu^s(\mathcal{S})$. It comes from (3.16) with $f = \mathbb{1}_{E^c}$ that

$$\int_{\mathcal{S}} \mu^s(dx)(r(x) - \rho(r+G)) = \int_{E^c} \mu^s(dx)(r(x) - \rho(r+G)) = 0.$$

Assume that $\mu^s \neq 0$, then we deduce that the support of the measure μ^s is a subset of Σ.

(v) : Assume first that $\frac{1}{\overline{r}-r} \notin L^1(\mathcal{S})$ and $\mathrm{Leb}(\Sigma) = 0$, or $\mathrm{Leb}(\Sigma) > 0$. By (iii) we get that $\overline{r} < \rho(r+G)$. By (ii), we deduce that there exists $u \in C(\mathcal{S})$, $u > 0$ such that $(r+J)u = \rho(r+G)u$. By Proposition 3.2.7 (ii), we have $\rho(r+J) = \rho(r+G)$. Assume now that $\frac{1}{\overline{r}-r} \in L^1(\mathcal{S})$. Let $x_0 \in \Sigma$. By Lemma 3.2.8, there is a sequence $(r_j)_{j\geqslant 0}$ of $C^+(\mathcal{S})$ which satisfies : 1) $\|r_j - r\|_\infty \to 0$; 2) $\mathrm{Leb}(\Sigma_j) > 0$ and $\overline{r}_j = \overline{r}$ ($\Sigma_j = \{x \in \mathcal{S} : r_j(x) = \overline{r}_j\}$) ; 3) for all $x \in \mathcal{S}$, $r_{j+1}(x) \leqslant r_j(x)$. By the first part of the proof of (v), we deduce that $\rho(r_j + J) = \rho(r_j + G)$ and we conclude that $\rho(r+J) = \rho(r+G)$ taking the limit $j \to \infty$, using the monotonicity (see Proposition A.1.7 (i) in Appendix A) and the upper semi-continuity of the spectral radius (see Lemma A.1.8 in Appendix A). The others equalities are proved arguing that $(r+J)' = \tilde{r} + \tilde{G}$ and $(r+G)' = \tilde{r} + \tilde{J}$. □

3.3 The Linear Dynamics

In this section, we apply the results of the previous section to analyse the long-time behaviour of the solutions $(v_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ of the linear equation :

$$\begin{cases} \partial_t v_t(x,a) + \partial_a v_t(x,a) = -D(x,a)v_t(x,a), \quad (t,x,a) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+, \\ v_t(x,0) = \mathcal{F}\left[v_t\right](x), \quad v_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+). \end{cases} \tag{3.18}$$

The well posedness of solutions $(v_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ is proved in [81] using the microscopic approach, and in [14] using a deterministic method. We start by proving that Assumptions 3.1.1 imply Assumptions 3.2.1 for r_λ and K_λ defined in (3.11).

Lemma 3.3.1. Assume Assumptions 3.1.1.

1) For all $\lambda \in]-\underline{D}, +\infty[$, the maps r_λ and K_λ are well-defined, continuous, respectively positive and non-negative. There exist $\epsilon_0, c_0 > 0$ such that

$$\inf_{x\in\mathcal{S}} \left(\inf_{y\in\mathcal{V}(x,\epsilon_0)\cap\mathcal{S}} K_\lambda(x,y) \right) > c_0.$$

2) Moreover we have :
   (i) For all $-\underline{D} < \lambda_1 < \lambda_2$ and $(x,y) \in \mathcal{S}\times\mathcal{S}$, $r_{\lambda_1}(x) > r_{\lambda_2}(x)$ and $K_{\lambda_1}(x,y) \geqslant K_{\lambda_2}(x,y)$.
   (ii) For all $\lambda_0 > -\underline{D}$, $\lim_{\lambda\to\lambda_0} \|r_\lambda - r_{\lambda_0}\|_\infty = 0$ and $\lim_{\lambda\to\lambda_0} \|K_\lambda - K_{\lambda_0}\|_\infty = 0$
   (iii) For all $\lambda > -\underline{D}$, let us denote $\overline{r}_\lambda := \sup_{x\in\mathcal{S}} r_\lambda(x)$. Then the map $\lambda \in]-\underline{D}, +\infty[\longmapsto \overline{r}_\lambda$ is continuous and (strictly) decreasing.

Proof of Lemma 3.3.1. 1) : Let $\lambda > -\underline{D}$, we have

$$\int_{\mathbb{R}_+} \exp\left(-\int_0^a D(x,\alpha)d\alpha - \lambda a \right) da \leqslant \int_{\mathbb{R}_+} \exp\left(-\underline{D}a - \lambda a\right) da < +\infty.$$

So, r_λ and K_λ are well-defined. Moreover, r_λ and K_λ are continuous by dominated convergence theorem and respectively positive and non-negative by Assumptions 3.1.1. The second part of the assertion is a consequence of assumption 3.1.1.
2) (i) : Let $\lambda > -\underline{D}$ and $x \in \mathcal{S}$. By derivation under the integral,

$$\partial_\lambda r_\lambda(x) = -(1-p)\int_{\mathbb{R}_+} aB(x,a) \exp\left(-\int_0^a D(x,\alpha)d\alpha - \lambda a \right) da < 0.$$

The proof is similar for K_λ.
(ii) : Let $\lambda_0 > -\underline{D}$ and $\alpha \in]-\underline{D}, \lambda_0[$. For all $x \in \mathcal{S}$ and $\lambda > \alpha$, we have

$$\begin{aligned} |r_\lambda(x) - r_{\lambda_0}(x)| &\leqslant \int_0^{+\infty} B(x,a)|e^{-(\lambda+\underline{D})a} - e^{-(\lambda_0+\underline{D})a}|da \\ &\leqslant |\lambda-\lambda_0|\|B\|_\infty \int_0^{+\infty} ae^{-(\alpha+\underline{D})a}da \end{aligned}$$

where we used that $|e^{-x} - e^{-y}| \leqslant |x - y|$ if $x, y \geqslant 0$, and which allow us to conclude. The proof is similar for K_λ.
(iii) : Let $\lambda_0 > -\underline{D}$ and let (λ_j) be a sequence such that $\lambda_j \to \lambda_0$. Let $(x_j) \in \mathcal{S}$ such that $\overline{r}_{\lambda_j} = r_{\lambda_j}(x_j)$ and let denote $x^* \in \mathcal{S}$ a limit point of (x_j). Using (ii), we obtain that $\overline{r}_{\lambda_j} \to r_{\lambda_0}(x^*) = \overline{r}_{\lambda_0}$. We conclude by proving the strict monotonicity. Let $-\underline{D} < \lambda_1 < \lambda_2$. For all $x \in \mathcal{S}$ we have $r_{\lambda_2}(x) < r_{\lambda_1}(x)$, and so $r_{\lambda_2}(x) < \overline{r}_{\lambda_1}$. Since $\mathcal{S}$ is compact and r_{λ_2} is continuous, we get that $\overline{r}_{\lambda_2} < \overline{r}_{\lambda_1}$. □

For any $\lambda \in]-\underline{D}, +\infty[$ we define the operators $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda, \tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ by

$$(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu = r_\lambda(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K_\lambda(y, x)\mu(dy)\right) dx, \tag{3.19}$$

$$(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\mu = r_\lambda(x)\mu + \left(\int_{\mathcal{S}} K_\lambda(x, y)\mu(dy)\right) dx \tag{3.20}$$

and $r_\lambda + J_\lambda, r_\lambda + G_\lambda : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ similarly as (3.7) and (3.8). By Lemma 3.3.1, we deduce that Theorem 3.2.3 is satisfied for r_λ and K_λ. We recall the conclusions in the following lemma.

Lemma 3.3.2. Assume Assumptions 3.1.1. For all $\lambda > -\underline{D}$, there exists $\mu_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ such that

$$\rho(r_\lambda + G_\lambda)\mu_\lambda = (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda$$

which satisfies $\mu_\lambda(A) > 0$ for all A Borel subset of $\mathcal{S}$ such that $\mathrm{Leb}(A) > 0$. Moreover, let us denote $\overline{r}_\lambda = \sup_{x \in \mathcal{S}} r_\lambda(x)$ and $\Sigma_\lambda = \{x \in \mathcal{S} : r_\lambda(x) = \overline{r}_\lambda\}$. Then we have :

(i) $\overline{r}_\lambda \leqslant \rho(r_\lambda + G_\lambda)$.
(ii) $\overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + G_\lambda)$ if and only if there exists $u_\lambda \in C(\mathcal{S})$, $u_\lambda > 0$ such that $\mu_\lambda = u_\lambda(x)dx$. In this case, $\rho(r_\lambda + G_\lambda)$ is an eigenvalue of $r_\lambda + J_\lambda$ with algebraic multiplicity equals to one, associated with the eigenfunction u.
(iii) If $\mathrm{Leb}(\Sigma_\lambda) > 0$ or if, $\mathrm{Leb}(\Sigma_\lambda) = 0$ and $\frac{1}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda} \notin L^1(\mathcal{S})$, we have $\overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + G_\lambda)$.
(iv) If $\rho(r_\lambda + G_\lambda) = \overline{r}_\lambda$, we have $\mu_\lambda = \mu^s + h(x)dx$ with $h \in L^1(\mathcal{S})$ and either $\mu^s = 0$, or $\mu^s \neq 0$ and $\mathrm{supp}(\mu^s) \subset \Sigma$.
(v) $\rho(r_\lambda + J_\lambda) = \rho(r_\lambda + G_\lambda) = \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)$.

Moreover, the same results are true exchanging J_λ and G_λ, $\tilde{J}_\lambda$ and $\tilde{G}_\lambda$.

Démonstration. The proof of this theorem is a direct consequence of Theorem 3.2.3. □

The following assumption allows us to characterise the Malthusian parameter associated with the linear dynamics.

Assumptions 3.3.3. There is $\underline{\lambda} > -\underline{D}$ such that $\rho(\tilde{r}_{\underline{\lambda}} + \tilde{J}_{\underline{\lambda}}) > 1$.

Proposition 3.3.4. Assume Assumptions 3.1.1 and 3.3.3. The map $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\longmapsto \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)$ is continuous and (strictly) decreasing. There exists a unique $\lambda^* \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ such that $\rho(\tilde{r}_{\lambda^*} + \tilde{J}_{\lambda^*}) = 1$.

Proof of Proposition 3.3.4. First, remark that by Lemma 3.3.2 (v), we have for any $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$, $\rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$. We divide the proof in three steps.
Step 1 : the map $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\longmapsto \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ is non-increasing. Let $\underline{\lambda} \leqslant \lambda_1 \leqslant \lambda_2$. By Lemma 3.3.1 2)(i), we get that for all $f \in C^+(\mathcal{S})$,

$$(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})f(x) \leqslant (r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1})f(x). \tag{3.21}$$

By Proposition A.1.7 (i) in Appendix, the spectral radius is monotone on the set of positive operators, we conclude that $\rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2}) \leqslant \rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1})$.
Step 2 : The map $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\longmapsto \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ is continuous. Let $\lambda_0 \geqslant \underline{\lambda}$. We consider the two possible cases. First, we assume that $\overline{r}_{\lambda_0} < \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. We deduce by Lemma 3.3.2 (ii) that : $\rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$ is an eigenvalue of $r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}$ with algebraic multiplicity equals to one. On the other hand, for all $\lambda \geqslant \underline{\lambda}$ and $f \in C(\mathcal{S})$, we have

$$\|(r_\lambda + J_\lambda)f - (r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})f\|_\infty \leqslant (\|r_\lambda - r_{\lambda_0}\|_\infty + \mathrm{Leb}(\mathcal{S})\|K_\lambda - K_{\lambda_0}\|_\infty)\|f\|_\infty. \tag{3.22}$$

Therefore, we deduce from Proposition A.1.5 that : **(a)** there is $\delta > 0$ such that if $|\lambda - \lambda_0| < \delta$, there exists an eigenvalue κ_λ of $r_\lambda + J_\lambda$ with algebraic multiplicity equals to one ; **(b)** $P_\lambda \longrightarrow P$ as $\lambda \to \lambda_0$ for the operator norm where P, P_λ represent respectively the projector on the null space of $\rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})I - r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}$ and $\kappa_\lambda I - r_\lambda + J_\lambda$. Let u be a positive eigenfunction of $r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}$ associated with $\rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. By **(b)**, we have $P_\lambda u \to Pu = u$ when $\lambda \to \lambda_0$. In particular, we deduce that there is $0 < \delta' < \delta$ such that if $|\lambda - \lambda_0| < \delta'$, $P_\lambda u$ is a positive eigenfunction of $r_\lambda + J_\lambda$ associated with κ_λ. Hence, Proposition A.2.2 (i) gives that if $|\lambda - \lambda_0| < \delta'$, $\rho(r_\lambda + J_\lambda) = \kappa_\lambda$. In order to conclude, let (λ_j) be a sequence of $[\underline{\lambda}, +\infty[$ which converges to λ_0. Since the function $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\to \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ is bounded, there exists $\rho^* \in [0, +\infty[$ and a subsequence always denoted (λ_j) such that $\rho(r_{\lambda_j} + J_{\lambda_j}) \to \rho^*$. We check that $\rho^* = \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. Let u be a positive eigenfunction of $r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}$. For all j sufficiently large, we have $(r_{\lambda_j} + J_{\lambda_j})P_{\lambda_j}u = \rho(r_{\lambda_j} + J_{\lambda_j})P_{\lambda_j}u$. By (3.22) and **(b)**, and taking the limit $j \to \infty$, we deduce that $(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})u = \rho^* u$. So, u is a positive eigenfunction associated with the eigenvalue ρ^*, it comes from Proposition A.2.2 (i) that $\rho^* = \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. Consider now the case where $\overline{r}_{\lambda_0} = \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. Assume that the map $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[\longmapsto \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ is not continuous at λ_0. So we have $\liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_\lambda + J_\lambda) < \limsup_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0})$. Since the spectral radius is upper semi-continuous (see Lemma A.1.8 in Appendix A), we deduce that

$$\overline{r}_{\lambda_0} = \liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho_e(r_\lambda + J_\lambda) \leqslant \liminf_{\lambda \to \lambda_0} \rho(r_\lambda + J_\lambda) < \rho(r_{\lambda_0} + J_{\lambda_0}) = \overline{r}_{\lambda_0}$$

which is absurd and that concludes the proof of the continuity.
Step 3 : strong monotonicity. Let $\underline{\lambda} \leqslant \lambda_1 \leqslant \lambda_2$. By the first part of this proof, we have $\rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1}) \geqslant \rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})$. Assume that $\rho(r_{\lambda_1} + J_{\lambda_1}) = \rho(r_{\lambda_2} + J_{\lambda_2})$. We show that necessarily $\lambda_1 = \lambda_2$. As before, we distinguish two cases. First we consider the case

where $\rho(r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1})>\overline{r}_{\lambda_1}$. Since $r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1}$ is irreducible and $\rho(r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1})$ is a pole of the resolvent of $r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1}$, we deduce by Proposition A.1.7 (ii) that $r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1}=r_{\lambda_2}+J_{\lambda_2}$ and so $\lambda_1=\lambda_2$. We now consider the second case $\rho(r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1})=\overline{r}_{\lambda_1}$. Assume that $\lambda_1<\lambda_2$. If there exists $\tilde{\lambda}\in[\lambda_1,\lambda_2]$ such that $\rho(r_{\tilde{\lambda}}+J_{\tilde{\lambda}})>\overline{r}_{\tilde{\lambda}}$ we conclude that $\rho(r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1})\geqslant\rho(r_{\tilde{\lambda}}+J_{\tilde{\lambda}})>\rho(r_{\lambda_2}+J_{\lambda_2})$ by the previous part of the proof. Otherwise, we conclude that $\rho(r_{\lambda_1}+J_{\lambda_1})>\rho(r_{\lambda_2}+J_{\lambda_2})$ arguing that $\lambda\in[\underline{\lambda},+\infty[\mapsto\overline{r}_\lambda$ is decreasing (see Lemma 3.3.1 2)(iii)). We deduce that $\lambda_1=\lambda_2$.
Since $\rho(r_{\underline{\lambda}}+J_{\underline{\lambda}})>\rho_e(r_{\underline{\lambda}}+J_{\underline{\lambda}})=\overline{r}_{\underline{\lambda}}$, Assumption 3.3.3 gives that $\rho(r_{\underline{\lambda}}+J_{\underline{\lambda}})>1$ and we conclude by the intermediate value theorem. □

The two following theorems give the existence of principal real eigenelements associated with the linear dynamics.

Proposition 3.3.5. Assume Assumptions 3.1.1 and 3.3.3.

(i) Let $\lambda\in[\underline{\lambda},\infty[$. A non-zero measure $N\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ is a solution of

$$\forall f\in C_b^{0,1},\quad \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}\left(\partial_a f-(D+\lambda)f+\mathcal{G}\left[f\right]\right)(x,a)N(dx,da)=0 \tag{3.23}$$

if and only if

$$N(dx,da)=\mu_\lambda(dx)R_\lambda(x,a)da,$$

where $\mu_\lambda\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ is non-zero and satisfies $(\tilde{r}_\lambda+\tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda=\mu_\lambda$.

(ii) The largest $\lambda\in[\underline{\lambda},+\infty[$ such that there exists a non-zero measure $N\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ which satisfies (3.23) is the unique solution of $\rho(\tilde{r}_\lambda+\tilde{J}_\lambda)=1$.

Proof of Proposition 3.3.5. (i) : Let $\lambda\in[\underline{\lambda},+\infty[$ and let $N\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ be a non-trivial solution of (3.23). We decompose N as

$$N(dx,da)=\nu(dx)u(x,da).$$

where $\nu\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ and $u(x,da)$ be an associated transition measure. We extend these quantities to the whole set of the following way. Let $\tilde{\nu}\in\mathcal{M}^+(\mathbb{R}^d)$ defined for all Borel subset A of $\mathbb{R}^d$ by $\tilde{\nu}(A)=\nu(A\cap\mathcal{S})$; let $\tilde{u}(x,da)$ defined by $\tilde{u}(x,da)=0$ if $x\notin\mathcal{S}$ and $\tilde{u}(x,A)=u(x,A\cap\mathbb{R}_+)$ if $x\in\mathcal{S}$ and A is a Borel subset of $\mathbb{R}$. We define $\tilde{N}(dx,da)=\tilde{\nu}(dx)\tilde{u}(x,da)\in\mathcal{M}^+(\mathbb{R}^d\times\mathbb{R})$. We extend continuously the functions B,D and k to the whole sets $\mathbb{R}^d\times\mathbb{R}$, $\mathbb{R}^d\times\mathbb{R}$ and $\mathbb{R}^d\times\mathbb{R}^d\times\mathbb{R}$ respectively and we denote by $\tilde{B}$, $\tilde{D}$ and $\tilde{k}$ their extensions. We define

$$\tilde{V}=\frac{\mathbb{1}_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}(x,a)}{\tilde{R}_\lambda(x,a)}\tilde{N}\in\mathcal{M}^+_{\mathrm{loc}}(\mathbb{R}^d\times\mathbb{R})$$

where $\tilde{R}_\lambda(x,a) \in C(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R})$ is defined similarly as $R_\lambda(x,a)$. Now we compute the distributional partial derivatives $\partial_a \tilde{V}$. Let $f \in C_c^\infty(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R})$,

$$\begin{aligned}\int_{\mathbb{R}^d \times \mathbb{R}} \partial_a f(x,a)\tilde{V}(dx,da) &= \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \left(\partial_a \frac{f}{R_\lambda} - f\frac{D+\lambda}{R_\lambda}\right)(x,a)N(dx,da) \\ &= -\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \mathcal{G}\left[\frac{f}{R_\lambda}\right](x,a)N(dx,da) \\ &= -\int_{\mathbb{R}^d} f(x,0)(\tilde{P}(x)\tilde{\nu}(dx) + \mathbb{1}_{\mathcal{S}}(x)\tilde{Q}(x)dx)\end{aligned}$$

where we introduced

$$\begin{cases}\tilde{P}(x) = (1-p)\int_{\mathbb{R}} \tilde{B}(x,a)\tilde{u}(x,da) \\ \tilde{Q}(x) = p\int_{\mathbb{R}^d \times \mathbb{R}} \tilde{B}(y,a)\tilde{k}(y,a,x)\tilde{u}(y,da)\tilde{\nu}(dy).\end{cases}$$

It comes that $\partial_a \tilde{V} = (\tilde{P}\tilde{\nu} + \mathbb{1}_{\mathcal{S}}\tilde{Q}dx)\delta_0(da)$. Since the primitives of the zero distribution are constant functions, we deduce that there exists a distribution $T \in \mathcal{D}'(\mathbb{R}^d)$ such that

$$\tilde{V}(dx,da) = (\tilde{P}\tilde{\nu} + \mathbb{1}_{\mathcal{S}}\tilde{Q}dx)\mathbb{1}_{\mathbb{R}_+}(a)da + T(x).$$

Since the support of $\tilde{V}$ is a subset of $\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$, we get that $T = 0$ and finally

$$N(dx,da) = (P(x)\nu(dx) + Q(x)dx)R_\lambda(x,a)da \tag{3.24}$$

where $P := \tilde{P}_{|\mathcal{S}}$ and $Q := \tilde{Q}_{|\mathcal{S}}$. By (3.24), we obtain :

$$P(x)\nu(dx) = (P(x)\nu(dx) + Q(x)dx)r_\lambda(x), \tag{3.25}$$

and

$$Q(x)dx = \tilde{J}_\lambda(P\nu + Qdy)(dx). \tag{3.26}$$

Denoting $\mu := P(x)\nu(dx) + Q(x)dx$, we get by (3.25) and (3.26) that $\mu = (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu$. Finally, it comes by (3.24) that

$$N(dx,da) = \mu(dx)R_\lambda(x,a)da.$$

Reciprocally, it is easy to check that such a measure is solution of (3.23).
(ii) : Let $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ and assume that there exists a non-zero $N \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ which satisfies (3.23). By (i), we deduce that there is $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ such that $N = \mu(dx)R_\lambda(x,a)$ and which satisfies $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu = \mu$. We deduce that $1 \leqslant \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)$. Moreover, if $\rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = 1$ there exists $\nu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ such that $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\nu = \nu$ by Lemma 3.3.2. That concludes the proof. □

Proposition 3.3.6. Assume Assumptions 3.1.1 and 3.3.3.

(i) Let $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$. A non-zero measure $\psi \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ such that

$$\psi(dx, da) = \varphi(dx)m(x, a)da, \quad m(x, .) \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \varphi(dx) \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$$

is a solution of

$$\begin{aligned} \forall f \in C^{0,1}_c, \quad & \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} (\partial_a f + (D + \lambda)f)(x, a)\psi(dx, da) \\ & = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} f(x, a)\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right](dx, da) - \int_{\mathcal{S}} m(x, 0)f(x, 0)\varphi(dx), \end{aligned} \tag{3.27}$$

where

$$\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right] = B(x, a)\left((1 - p)\varphi(dx)m(x, 0) + p\int_{\mathcal{S}} \varphi(dy)m(y, 0)k(x, a, y)\right)da,$$

if and only if

$$\begin{aligned} \psi(dx, da) = \frac{da}{R_\lambda(x, a)}\Bigg((1 - p)\eta_\lambda(dx)\int_a^{+\infty} B(x, \alpha)R_\lambda(x, \alpha)d\alpha \\ + p\int_{\mathcal{S}} \eta_\lambda(dy)\int_a^{+\infty} B(x, \alpha)R_\lambda(x, \alpha)k(x, \alpha, y)d\alpha\Bigg), \end{aligned}$$

where $\eta_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ is non-zero and satisfies $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta_\lambda = \eta_\lambda$.

(ii) The largest $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ such that there exists a non-zero $\psi \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ which satisfies (3.27) is the unique solution of $\rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = 1$.

Proof of Proposition 3.3.6. The proof is very similar to the previous proof.
(i) : Let $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ and let $\psi \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ such that

$$\psi = \varphi(dx)m(x, a)da$$

with $m(x, .) \in L^\infty(\mathbb{R}_+)$ and $\varphi \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$, be a non-trivial solution of (3.27). As in the previous proof, we extend all the quantities to the whole set $\mathbb{R}^d \times \mathbb{R}$. We denote

$$\tilde{U} = \mathbb{1}_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+}(x, a)\tilde{R}_\lambda(x, a)\tilde{\psi} \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R})$$

and we compute the partial distributional derivative $\partial_a \tilde{U}$. We denote $\eta(dx) = \varphi(dx)m(x, 0)$. Let $g \in C^\infty_c(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R})$, we have

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}^d \times \mathbb{R}} \partial_a g(x, a)\tilde{U}(dx, da) &= \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \left(\partial_a(gR_\lambda) + (D + \lambda)(gR_\lambda)\right)(x, a)\psi(dx, da) \\ &= -\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} g(x, a)\tilde{R}_\lambda(x, a)\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right](dx, da) + \int_{\mathcal{S}} g(x, 0)\eta(dx). \end{aligned}$$

We deduce that $\partial_a \tilde{U} = \left(\eta\delta_0 - \tilde{R}_\lambda \tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right]\right) \mathbb{1}_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}$ and

$$\tilde{U} = \left(\eta(dx) - \int_0^a R_\lambda(x,\alpha)\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right](dx,d\alpha)\right) \mathbb{1}_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}(x,a)da.$$

It comes that

$$\psi = \frac{1}{R_\lambda(x,a)}\left(\eta(dx) - \int_0^a R_\lambda(x,\alpha)\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right](dx,da)\right). \tag{3.28}$$

Since $\psi \in \mathcal{M}^+_{\mathrm{loc}}(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ with $\psi = \varphi(dx)m(x,a)da$ and $m(x,.) \in L^\infty(\mathbb{R}_+)$, we have necessarily

$$\int_0^{+\infty} R_\lambda(x,\alpha)\tilde{\mathcal{G}}\left[\psi\right](dx,d\alpha) = \eta(dx) \tag{3.29}$$

which is equivalent to

$$r_\lambda(x)\eta(dx) + dx\int_{\mathcal{S}} \eta(dy)K_\lambda(x,y) = \eta(dx). \tag{3.30}$$

By (3.30) we get that $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta = \eta$ and using (3.28), (3.29), (3.30), it comes that

$$\begin{aligned}\psi = \frac{da}{R_\lambda(x,a)}\Bigg((1-p)\eta(dx)\int_a^{+\infty} B(x,\alpha)R_\lambda(x,\alpha)d\alpha \\ +p\int_{\mathcal{S}}\eta(dy)\int_a^{+\infty} B(x,\alpha)R_\lambda(x,\alpha)k(x,\alpha,y)d\alpha\Bigg).\end{aligned}$$

Conversely, it is easy to check that such a measure is a solution of (3.27). The proof of (ii) is similar as in the previous proof, since by Lemma 3.3.2, $\rho(\tilde{r}_\lambda+\tilde{J}_\lambda) = \rho(\tilde{r}_\lambda+\tilde{G}_\lambda)$. □

We deduce a corollary which concerns the "regular" case.

Corollary 3.3.7. Assume Assumptions 3.1.1, 3.3.3 and that $\overline{r}_{\lambda^*} < 1$. There exists a unique $(\lambda^*, N, \phi) \in [\underline{\lambda}, +\infty[\times C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \times C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$ such that

$$\begin{cases} -\partial_a N(x,a) - (D(x,a)+\lambda^*)N(x,a) = 0, \quad (x,a)\in\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+, \\ N(x,0) = \mathcal{F}\left[N\right](x), \quad \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N = 1, \end{cases} \tag{3.31}$$

$$\begin{cases} \partial_a\phi(x,a) - (D(x,a)+\lambda^*)\phi(x,a) + \mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = 0, \quad (x,a)\in\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+, \\ \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N\phi = 1. \end{cases} \tag{3.32}$$

Proof of Corollary 3.3.7. Let $\lambda^* \geqslant \underline{\lambda}$ be the unique solution of $\rho(r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}) = 1$ (see Proposition 3.3.4). Since $\overline{r}_{\lambda^*} < 1$ we deduce by Lemma 3.3.2 (ii) that 1 is a simple eigenvalue of the operators $r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}$ and $r_{\lambda^*} + G_{\lambda^*}$. Let $(N, \phi) \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \times C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$ be a solution of (3.31) and (3.32) with $\lambda = \lambda^*$. We have $N(x,0), \phi(x,0) \in C^+(\mathcal{S})$ and we deduce by Theorem 3.2.3 (ii) that $N(x,0)$ and $\phi(x,0)$ are positive eigenfunctions of $r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}$ and $r_{\lambda^*} + G_{\lambda^*}$ associated with the eigenvalue one. Since this eigenvalue is simple, the conditions $\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} N = 1$ and $\int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} N\phi = 1$ allow us to fix N and ϕ. Assume now that there exists (λ, N', ϕ') such that $\lambda \neq \lambda^*$ and which satisfies (3.31) and (3.32). By Theorems 3.3.5 and 3.3.6, it comes that $\lambda < \lambda^*$. We deduce that $\rho(r_\lambda + J_\lambda) > 1$. Moreover $N'(x,0), \phi'(x,0) \in C^+(\mathcal{S})$ are eigenfunctions of $r_\lambda + J_\lambda$ and $r_\lambda + G_\lambda$ associated with the eigenvalue 1, which is absurd by Proposition 3.2.7 (ii). □

We are now able to describe the long-time behaviour of the solutions of the linear equation (3.18).

Proposition 3.3.8. Assume Assumptions 3.1.1, 3.1.4, 3.3.3 and that $\overline{r}_{\lambda^*} < 1$. Assume that there exists $\underline{\eta} > 0$ such that for all $a \in \mathbb{R}_+$ and $(x, y) \in \mathcal{S}^2$

$$pB(y,a)k(y,x,a)\phi(x,0) \geqslant \underline{\eta}\phi(y,a). \tag{3.33}$$

Let $(v_t)_{t \geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))$ be the solution of (3.18) started at $v_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$. Then we have

$$\begin{aligned} \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \phi(x,a) |e^{-\lambda^* t} v_t - m_0 N|(dx, da) \\ \leqslant e^{-\underline{\eta} \mathrm{Leb}(\mathcal{S}) t} \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \phi(x,a) |v_0 - m_0 N|(dx, da) \end{aligned} \tag{3.34}$$

where $m_0 = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \phi(x,a) v_0(dx, da)$.

The idea of the proof is similar as in [39]. We show the spectral gap property for initial regular data, and then deduce it for measure initial data, using the two following Lemmas. The assumption (3.33) is similar as in [69, Theorem 3.5]. For any measure $\mu \in \mathcal{M}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$, let $\mu = \mu^a(x)dx + \mu^s(dx)$ be its Lebesgue decomposition. We define

$$\langle \mu \rangle = \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \sqrt{1 + |\mu^a(x)|^2} dx + \mu^s(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+).$$

We use the following (semi-)continuity properties. The point (i) is well-known. See [53, Theorem 5] for (ii).

Lemma 3.3.9. Let $\mu_n, \mu \in \mathcal{M}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ such that $\mu_n \underset{n \to \infty}{\to} \mu$ weakly* in $(C_b(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+))'$. Then for all $f \in C_b(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$,

(i)

$$\liminf_{n\to\infty} \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} f(x,a)|\mu_n|(dx,da) \geqslant \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} f(x,a)|\mu|(dx,da).$$

(ii) If moreover $\langle \mu_n \rangle \underset{n\to\infty}{\to} \langle \mu \rangle$, then

$$\lim_{n\to\infty} \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} f(x,a)|\mu_n|(dx,da) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} f(x,a)|\mu|(dx,da).$$

The following lemma is proved in [14, Theorem 2.4].

Lemma 3.3.10. Assume Assumptions 3.1.1, 3.1.4. There is a constant $C > 0$ such that for all $v_0^1, v_0^2 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ and $t \geqslant 0$:

$$\|v_t^1 - v_t^2\|_{\mathrm{BL}} \leqslant e^{Ct}\|v_0^1 - v_0^2\|_{\mathrm{BL}}$$

where v^1, v^2 are the solutions of (3.18) started at v_0^1, v_0^2.

We now give the proof of Proposition 3.3.8.

Proof of Proposition 3.3.8. It suffices to prove the result for regular initial data, and then conclude by regularising the initial measure. To analyse the regular case, we follow the ideas of [69]. So, let $(v_t)_{t\geqslant 0}$ be the solution of (3.18) started at $v_0 \in L^1(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)\cap C_b^{0,1}$. First, by choosing ϕ as test function in (3.10), we obtain the following invariance :

$$\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} e^{-\lambda^* t} v_t(x,a)\phi(x,a)dxda = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_0(x,a)\phi(x,a)dxda \tag{3.35}$$

where λ^*, ϕ are defined in Corollary 3.3.7. We now define $h_t(x,a) := e^{-\lambda^* t}v_t(x,a) - m_0 N(x,a)$ where

$$m_0 = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_0(x,a)\phi(x,a)dxda.$$

It is straightforward to verify that

$$\begin{cases} \partial_t(h_t(x,a)\phi(x,a)) + \partial_a(h_t(x,a)\phi(x,a)) = -h_t(x,a)\mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) \\ h_t(x,0)\phi(x,0) = \phi(x,0)\mathcal{F}\left[h_t\right](x). \end{cases}$$

Using a regularisation method used in [69, Proposition 6.3], we deduce that

$$\begin{cases} \partial_t(|h_t|(x,a)\phi(x,a)) + \partial_a(|h_t|(x,a)\phi(x,a)) = -|h_t|(x,a)\mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) \\ |h_t(x,0)|\phi(x,0) = \phi(x,0)|\mathcal{F}\left[h_t\right](x)|. \end{cases} \tag{3.36}$$

Integrating the first equation in (3.36) over $\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+$, we obtain

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{dt}}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|h_t(x,a)|\phi(x,a)dxda \tag{3.37}$$
$$=\int_{\mathcal{S}}\phi(x,0)|\mathcal{F}\left[h_t\right](x)|dx-\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|h_t(x,a)|\mathcal{G}\left[\phi\right](x,a)dxda.$$

From the equation (3.37), and using the invariant (3.35), we deduce that

$$\begin{aligned}
&\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{dt}}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|h_t(x,a)|\phi(x,a)dxda\\
&=\int_{\mathcal{S}}|(1-p)\phi(x,0)\int_{\mathbb{R}_+}B(x,a)h_t(x,a)da\\
&+\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}(pB(y,a)k(y,x,a)\phi(x,0)-\underline{\eta}\phi(y,a))h_t(y,a)dady|dx\\
&-\int_{\mathcal{S}}\Bigg((1-p)\int_{\mathbb{R}_+}\phi(x,0)B(x,a)|h_t(x,a)|da\\
&+p\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}B(x,a)k(x,y,a)\phi(y,0)|h_t(x,a)|dyda\Bigg)dx
\end{aligned}$$

Since we assume that for any $a\in\mathbb{R}_+$, $(x,y)\in\mathcal{S}^2$

$$pB(y,a)k(y,x,a)\phi(x,0)\geqslant\underline{\eta}\phi(y,a),$$

it comes that

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{dt}}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|h_t(x,a)|\phi(x,a)dxda\leqslant-\underline{\eta}\,\mathrm{Leb}(\mathcal{S})\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|h_t(x,a)|\phi(x,a)dxda$$

and we conclude by Gronwall's Lemma. Now consider the case $v_0\in\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$. There is a family of non-negative functions $v_0^\epsilon\in C_b^{0,1}\cap L^1(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ such that $\|v_0^\epsilon-v_0\|_{\mathrm{BL}}\underset{\epsilon\to0}{\to}0$ and $\langle v_0^\epsilon\rangle\underset{\epsilon\to0}{\to}\langle v_0\rangle$. By Lemma 3.3.10, it comes that for each $t\in\mathbb{R}_+$, $\|v_t^\epsilon-v_t\|_{\mathrm{BL}}\underset{\epsilon\to0}{\to}0$. Similarly as in [39], we conclude by using Lemma 3.3.9. By the previous part of the proof we deduce that (4.6) is satisfied fo v_t^ϵ. By applying Lemma 3.3.9 (i) with $\mu^\epsilon=e^{-\lambda^*t}v_t^\epsilon-m_0^\epsilon N$ which satisfies $\mu^\epsilon\to e^{-\lambda^*t}v_t-m^0N$ weakly* as $\epsilon\to0$; and Lemma 3.3.9 (ii) with $\mu_0^\epsilon=v_0^\epsilon-m_0^\epsilon N$ which satisfies $\mu_0^\epsilon\to v_0-m^0N$ weakly* and $\langle\mu_0^\epsilon\rangle\to\langle v_0-m^0N\rangle$ as $\epsilon\to0$, we conclude by taking the lim inf in the left side of (4.6) and the limit $\epsilon\to0$ in the right side of (4.6). □

Let us prove that the Malthusian parameter also plays a main role for the stochastic underlying dynamics. For each $K\in\mathbb{N}^*$, let $(Y_t^K)_{t\geqslant0}$ be the process with infinitesimal

generator B^K defined, for any $f \in C_b^{0,1}$ and $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ by

$$
\begin{aligned}
B^K F_f(\mu) = & \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \partial_a f(x,a) F'(\langle \mu, f \rangle) \mu(dx, da) \\
& + K \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \Big\{ (F(\langle \mu + \frac{\delta_{(x,0)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle))(1-p) B(x,a) \\
& + \left(\int_{\mathcal{S}} (F(\langle \mu + \frac{\delta_{(y,0)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle)) B(x,a) p k(x,a,y) dy \right) \\
& + (F(\langle \mu - \frac{\delta_{(x,a)}}{K}, f \rangle) - F(\langle \mu, f \rangle)) D(x,a) \Big\} \mu(dx, da)
\end{aligned} \tag{3.38}
$$

where $F_f(\mu) := F(\langle \mu, f \rangle)$. The following result is similar as one proved in [44] for age structured dynamics.

Proposition 3.3.11. Assume that $\lambda^* > 0$ and there exists $C > 0$ such that for all $(x,a) \in \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$

$$
\mathcal{G}\left[\phi^2\right](x,a) + D(x,a)\phi^2(x,a) \leqslant C\phi(x,a). \tag{3.39}
$$

(i) Let $K \in \mathbb{N}^*$. The process V^K defined by $V_t^K := e^{-\lambda^* t} \langle Y_t^K, \phi \rangle$ is a square integrable martingale which satisfies $\mathbb{E}\left[\langle V^K \rangle_\infty\right] < +\infty$. The process V^K converges in L^2 and almost surely to a non degenerate limit V_∞^K.

(ii) Assume that $\sup_{K \in \mathbb{N}^*} \mathbb{E}\left[\langle Y_0^K, 1 \rangle^2\right] < +\infty$ and that Y_0^K converges in law to $v_0 \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ as $K \to \infty$. For all $\epsilon > 0$,

$$
\lim_{K \to \infty} \mathbb{P}\left(\sup_{t \geqslant 0} |V_t^K - \langle v_0, \phi \rangle| > \epsilon \right) = 0.
$$

Démonstration. (i) : Using a classical semimartingale decomposition for the process Y^K proved in [81], the process V^K is a square integrable martingale with quadratic variation

$$
\langle V^K \rangle_t = \frac{1}{K} \int_0^t e^{-2\lambda^* s} \langle Y_s^K, \mathcal{G}\left[\phi^2\right] + D\phi^2 \rangle ds.
$$

Taking the expectation, we deduce from (3.39) that

$$
\mathbb{E}\left[\langle V^K \rangle_t\right] \leqslant \frac{C}{K} \int_0^t e^{-\lambda^* s} \mathbb{E}\left[e^{-\lambda^* s} \langle Y_s^K, \phi \rangle \right] ds.
$$

Since $e^{-\lambda^* t} \langle Y_t^K, \phi \rangle$ is a martingale, we deduce that

$$
\mathbb{E}\left[\langle V^K \rangle_t\right] \leqslant \frac{C \mathbb{E}\left[\langle Y_0^K, \phi \rangle\right]}{K} \int_0^t e^{-\lambda^* s} ds.
$$

Therefore

$$\mathbb{E}\left[\langle V^K\rangle_\infty\right] = O\left(\frac{1}{K}\right), \tag{3.40}$$

which proves (i).
(ii) : Let $\epsilon > 0$. We have

$$\mathbb{P}\left(\sup_{t\geqslant 0}|\langle V_t^K,\phi\rangle - \langle v_0,\phi\rangle| > \epsilon\right) \leqslant \mathbb{P}\left(\sup_{t\geqslant 0}|M_t^K| > \epsilon\right) + \mathbb{P}\left(|V_0^K - \langle v_0,\phi\rangle| > \epsilon\right)$$

where M_t^K is a martingale started at 0 which satisfies $\mathbb{E}\left[\langle M^K\rangle_\infty\right] = O\left(\frac{1}{K}\right)$. By Doob's inequality, we deduce that

$$\mathbb{P}\left(\sup_{t\geqslant 0}|M_t^K| > \epsilon\right) \leqslant \frac{2}{\epsilon^2}\sup_{t\geqslant 0}\mathbb{E}\left[|M_t^K|^2\right] = \frac{2}{\epsilon^2}\mathbb{E}\left[\langle M^K\rangle_\infty\right]$$

and we conclude using (3.40). □

As in [8], we can give a concrete example in which the eigenmeasure is singular. One can note that this phenomenon appears only if $p < 1$. If $p = 1$, we obtain that $r_\lambda = 0$: the operator $r_\lambda + J_\lambda = J_\lambda$ is compact and the eigenelements are continuous functions.

An example of a non regular stable distribution. Let $\mathcal{S} \subset \mathbb{R}^d$ which satisfies (A1). Let $B(x,a) = B(x)$ such that $\frac{1}{\overline{B}-B} \in L^1(\mathcal{S})$. Let $D(x,a) = D \in \mathbb{R}_+^*$ and $k(x,y,a) = 1$.

Proposition 3.3.12. Let $p_0 \in]0,1[$ such that $(p_0/(1-p_0))\overline{B}\int_{\mathcal{S}}\frac{1}{\overline{B}-B(x)}dx < 1$. Let $\lambda \geqslant \underline{\lambda}$, $\mu_\lambda = \mu^s + u(x)dx \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ and $\eta_\lambda = \eta^s + v(x)dx \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ be such that $\mu_\lambda = (\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda$ and $\eta_\lambda = (\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)\eta_\lambda$. Then for all $p \in]0,p_0[$, $\mu^s \neq 0$ and $\eta^s \neq 0$.

Démonstration. Let $p \in]0,p_0[$ and $\lambda \geqslant \underline{\lambda}$. First remark that we have $r_\lambda(x) = (1-p)\frac{B(x)}{\lambda+D}$ and $K_\lambda(x,y) = p\frac{B(x)}{\lambda+D}$. Assume there exists a non negative function $v \in L^1(\mathcal{S})$ with $\int_{\mathcal{S}} v(y)dy = 1$ such that $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda)v = v$. We have almost everywhere on $\mathcal{S}$,

$$r_\lambda(x)v(x) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(x,y)v(y)dy = v(x).$$

We get that almost everywhere on $\mathcal{S}$

$$v(x) = p\frac{B(x)}{\lambda+D}\frac{1}{1-r_\lambda(x)} \leqslant p\frac{B(x)}{\lambda+D}\frac{1}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda(x)} = \frac{p}{1-p}\frac{B(x)}{\overline{B}-B(x)}$$

and we deduce that

$$1 \leqslant \frac{p}{1-p}\overline{B}\int_{\mathcal{S}}\frac{1}{\overline{B}-B(x)}dx < 1$$

which is absurd. So, $\eta^s \neq 0$. The proof is similar for μ^s. □

3.4 Proof of the Main Results

We can now give the proof of our main results stated in Section 1.

Proof of Theorem 3.1.3. It is obvious that stationary states $\overline{n} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ are eigenmeasures of the linear operator. Indeed, they are solutions of (3.23) with $\lambda = c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \overline{n}$. Since $\rho(\tilde{r}_0 + \tilde{J}_0) > 1$ we deduce by monotony that $\lambda^* > 0$ and we can choose an eigenvector $\overline{n} = \mu_{\lambda^*} R_{\lambda^*}$ which satisfies $c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \overline{n} = \lambda^*$. □

Proof of Theorem 3.1.5. The idea is to transform the solution of the non-linear equation to those of the linear equation. Indeed, let $(n_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ be the solution of (3.10) and let us denote $\rho(t) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(dx,da)$. It is straightforward to check that

$$v_t(dx,da) = \exp\left(c\int_0^t \rho(s)ds\right) n_t(dx,da)$$

is a weak solution of the linear equation

$$\begin{cases} \partial_t v_t(x,a) + \partial_a v_t(x,a) = -D(x,a)v_t(x,a) \\ v_t(x,0) = \mathcal{F}\left[v_t\right](x), \quad v_0 = n_0. \end{cases}$$

Let (λ^*, N, ϕ) be the eigenelements given by Corollary 3.3.7. By the assumptions of the theorem we obtain that

$$\phi(x,a) \geqslant \frac{(1-p)\inf_{x\in\mathcal{S}}\phi(x,0)\underline{B}}{\lambda^* + \|D\|_\infty} =: \underline{\phi} > 0$$

and that

$$\frac{pB(x,a)k(x,a,y)\phi(x,0)}{\phi(x,a)} \geqslant \frac{p\underline{B}\underline{k}\underline{\phi}}{\|\phi\|_\infty} =: \underline{\eta} > 0.$$

We deduce that ϕ satisfies (3.33) and by applying Proposition 3.3.8 that

$$\lim_{t\to\infty} \|e^{-\lambda^* t} v_t - m_0 N\|_{\mathrm{TV}} = 0, \tag{3.41}$$

and that

$$\frac{n_t(dx,da)}{\rho(t)} = \frac{e^{-\lambda^* t}v_t(x,a)}{e^{-\lambda^* t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_t} \xrightarrow[t\to\infty]{\mathrm{TV}} N(x,a)dxda. \tag{3.42}$$

We now study the long-time behaviour of $\rho(t)$. Choosing $f = 1$ in (3.10) it comes that

$$\begin{aligned} &\frac{\mathrm{d}\rho}{\mathrm{d}t}(t) \\ &\quad = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(dx,da)\left((1-p)B(x,a) + pB(x,a)\int_{\mathcal{S}} k(x,a,y)dy - D(x,a)\right) - c\rho^2(t) \\ &\quad = \rho(t)\left(\mathcal{D}(t) + \lambda^*\right) - c\rho^2(t) \end{aligned}$$

with

$$\mathcal{D}(t) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \frac{n_t(dx,da)}{\rho(t)} \left((1-p)B(x,a) + pB(x,a)\int_{\mathcal{S}} k(x,a,y)dy - D(x,a) \right) - \lambda^*.$$

Using (3.42) we deduce that $\mathcal{D}(t) \to 0$ as $t \to \infty$ and that $\rho(t) \to \frac{\lambda^*}{c}$ as $t \to \infty$ (using a similar method as in [58]) that ends the proof. □

3.5 Discussion

3.5.1 Summary of our results and related literature

We studied the long-time behaviour of an age structured selection-mutation population dynamics. The crowding effect only affects the mortality rate of individuals. This is logistical and does not depend on the trait of the affected individual. The renewal term is linear and non-local. The probability of mutation satisfies $p \in]0,1[$. These assumptions are similar to those in [8]. Indeed, we extended results of [8] to an age-structured population. In terms of age-structured models, [13] shows the existence of stationary states in a function space for a selection mutation dynamics with age structure, in the pure mutation case. In [68], the authors study issues of concentration in a model similar to ours. In particular, in the pure selection case ($p = 0$), they show the convergence of dynamics on traits maximizing fitness. By considering the case $p \in]0,1[$, our results complement them. We showed the existence of eventually singular stationary solutions. When the stationary measure admits a continuous and bounded density, we obtained global stability (in total variation distance) of measure solutions of (3.2).
From an application perspective, our assumptions seem difficult to justify. The mortality rate assumption allows us to reduce the study of the non-linear equation to that of the linear problem and to apply a trick similar as in [11],[64],[43]. Linear dynamics is studied using arguments similar to those developed in [69] for the age-structured case. We show the existence of principal eigenmeasures for the direct and dual eigenvalue problems. The analysis of the eigenvalue problem is based on a duality approach for studying spectral properties of some non-local operators [23],[24].

3.5.2 Extension to more general models

In [1], the authors study a differential equation on measures space describing a very general selection mutation dynamics (without age structure). They consider very general birth rates and death rates. Crowding effects affect per capita birth rate, and the effect on per capita mortality depends on trait of affected individual. The authors show boundedness and persistence results for the solutions. Mortality rates of the same type are considered in [29] for a pure selection model. It was noted that there is not, in

general, a single steady state. The approach we use in this article does not allow us to obtain similar results in these very general frameworks. Concerning the renewal term, it could be interesting to consider one of the form

$$\mathcal{F}\left[n_t\right](dx) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} B(y,a)\gamma(y,a,dx)n_t(dy,da).$$

Note that in this paper, we considered the particularly case $\gamma(y,a,dx) = (1-p)\delta_y(dx) + pk(y,a,x)dx$. Let's try to apply the same method to the more general renewal condition. We have to solve the direct eigenvalue problem

$$\begin{cases} -\partial_a N(x,a) - D(x,a)N(x,a) = \lambda N(x,a) \\ N(x,0) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} B(y,\alpha)\gamma(y,a,dx)N(y,\alpha). \end{cases}$$

Following the same ideas as in Section 3, we obtain that the problem is reduced to studying the properties of the operators $\mathcal{F}_\lambda : \mathcal{M}(\mathcal{S}) \to \mathcal{M}(\mathcal{S})$ defined by

$$\mathcal{F}_\lambda\left[\mu\right](dx) = \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(dx,y)\mu(dy).$$

Arguing that $\mathcal{F}_\lambda = (G_\lambda)'$ where $G_\lambda : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ is defined by

$$G_\lambda\left[f\right](x) = \int_{\mathcal{S}} K_\lambda(dy,x)f(y)$$

we obtain that $\rho(G_\lambda) = \rho(\mathcal{F}_\lambda)$ is an eigenvalue of $\mathcal{F}_\lambda$ associated with a positive eigenmeasure. Then we have to study continuity and monotonicity properties of the map $\lambda \to \rho(G_\lambda)$. It does not seem possible to deduce such properties in the general case. It should then be considered on a case-by-case basis.
Indeed, when stationary states admits a non-trivial singular part, the topology induced by total variation distance is stronger to obtain global stability of solutions. In the pure selection case ($p = 0$), it has been shown in [68] that the trait distribution converges toward Dirac measures. In the case $p \in]0,1[$, similar arguments can't be used and the problem stays open.

Chapitre 4

Compléments sur le Chapitre 3

Dans ce chapitre, nous poursuivons l'étude de l'équation de sélection-mutation structurée en âge (3.2).
Dans la section 4.1, nous étudions le comportement en temps long des solutions de (3.2) dans les cas "singulier", c'est à dire dans les situations où l'équation (3.2) n'admet pas de solution stationnaire continue.
Dans la section 4.2, nous nous utilisons la formulation variationnelle pour la valeur propre principale (cf. Remarque 3.2.4) pour montrer un résultat sur le spectre du générateur du semi-groupe associé aux solutions de l'équation linéaire (3.18).

Sommaire

4.1 Les cas singuliers 62
4.1.1 Le cas $p \in]0,1[$ $(\overline{r}_{\lambda^*} = 1)$ 62
4.1.2 Le cas $p = 0$ (absence de mutations) 70
4.2 Un résultat spectral 74

4.1 Les cas singuliers

4.1.1 Le cas $p \in]0,1[$ $(\overline{r}_{\lambda^*} = 1)$

Dans le chapitre précédent, nous avons montré (cf. Propositions 3.3.4, 3.3.5 et 3.3.6) l'existence d'un nombre réel $\lambda^* \in \mathbb{R}$ tel qu'il existe des mesures $N \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ et $\phi \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ solutions aux sens des mesures des équations :

$$\begin{cases} -\partial_a N(x,a) - D(x,a)N(x,a) = \lambda^* N(x,a) \\ N(x,0) = \mathcal{F}\left[N\right](x), \quad N \geqslant 0, \end{cases}$$

$$\begin{cases} \partial_a \phi(x,a) - D(x,a)\phi(x,a) + \mathcal{G}\left[\phi\right](x,a) = \lambda^* \phi(x,a), \\ \phi \geqslant 0. \end{cases}$$

Nous rappelons que pour tout $\lambda > -\underline{D}$, r_λ est défini en (3.11) et $\overline{r}_\lambda = \sup_{x\in\mathcal{S}} r_\lambda(x)$. Si $\overline{r}_{\lambda^*} < 1$, d'après le Corollaire 3.3.7 on a $(N,\phi) \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \times C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$ et la Proposition 3.3.8 assure la convergence des solutions normalisées de l'équation linéaire (3.18) vers la distribution stable N dans l'espace $L^1(\phi)$. Nous abordons le cas "singulier", i.e le cas où

$$\overline{r}_{\lambda^*} = 1.$$

Nous supposerons (cf. Hypothèses 4.1.1) qu'il est toujours possible de se ramener au cas régulier par approximation (cf. Remarque 4.1.2).

Hypothèses 4.1.1. Il existe $(B^\epsilon, D^\epsilon)_{\epsilon>0}$ dans $C_b^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$, il existe $\underline{D}' \in \left]-\underline{\lambda}, \underline{D}\right]$ tels que pour tout $\epsilon > 0$,

(i) On a $D^\epsilon > \underline{D}'$ et pour tout $\lambda > -\underline{D}'$,

$$\frac{1}{\overline{r}_\lambda^\epsilon - r_\lambda^\epsilon} \notin L^1(\mathcal{S}) \tag{4.1}$$

où $r_\lambda^\epsilon(x) = \int_{\mathbb{R}_+} B^\epsilon(x,a) \exp\left(-\int_0^a D^\epsilon(x,\alpha)d\alpha - \lambda a\right) da$.

(ii) On a $\max(\|B^\epsilon - B\|_\infty, \|D^\epsilon - D\|_\infty) \underset{\epsilon\to 0}{\longrightarrow} 0$.

Remarque 4.1.2. En dimension $d = 1$ ou $d = 2$, les Hypothèses 4.1.1 sont toujours vérifiées. Comme cela est noté dans [23], le critère de non-intégrabilité (4.1) est satisfait si la fonction r_λ est suffisamment régulière. On peut donc toujours régulariser B et D de sorte que le critère (4.1) soit vérifié.

Dans toute la suite, on se donne une famille de fonctions $(B^\epsilon, D^\epsilon)_{\epsilon>0}$ vérifiant les Hypothèses 4.1.1. On note $r_\lambda^\epsilon + G_\lambda^\epsilon, r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ les opérateurs définis par $(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon)f(x) = r_\lambda^\epsilon(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda^\epsilon(y,x)f(y)dy$ et $(r_\lambda^\epsilon + G_\lambda^\epsilon)f(x) = r_\lambda^\epsilon(x)f(x) + \int_{\mathcal{S}} K_\lambda^\epsilon(x,y)f(y)dy$ où $K_\lambda^\epsilon(y,x) = \int_{\mathbb{R}_+} B^\epsilon(y,a)k(y,a,x)\exp\left(-\int_0^a D^\epsilon(y,\alpha)d\alpha - \lambda a\right) da$.

En nous plaçant sous les Hypothèses 4.1.1, nous construisons une approximation régulière $(\lambda^\epsilon, N^\epsilon, \phi^\epsilon)$ des éléments propres principaux (λ^*, N, ϕ) (cf. Lemme 4.1.7 et Proposition 4.1.8). Le résultat principal de cette partie est le Théorème 4.1.11 donné ci-après. Il montre que la dynamique linéaire associée aux paramètres B^ϵ, D^ϵ, proprement normalisée en temps, converge vers la distribution stable N.
Tout d'abord, nous utilisons un résultat récent de [37] afin de montrer un résultat d'unicité pour la valeur propre λ^*. Le lemme 4.1.3 concerne l'unicité de la valeur propre principale pour les opérateurs $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda$ et $\tilde{r}_\lambda + \tilde{G}_\lambda$ et est démontré dans [37] sous des hypothèses légèrement diffèrentes des notres. Nous en donnons donc une démonstration.

Lemme 4.1.3. [37, Théorème 3.1] Supposons que les Hypothèses 2.1.2 soient vérifiées. Pour tout $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$, le rayon spectral $\rho(r_\lambda + J_\lambda)$ (resp. $\rho(r_\lambda + G_\lambda)$) est l'unique nombre réel tel qu'il existe une mesure $\mu_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ (resp. $\nu_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$) non triviale vérifiant $(\tilde{r} + \tilde{J})\mu_\lambda = \rho(r_\lambda + J_\lambda)\mu_\lambda$ (resp. $(\tilde{r} + \tilde{G})\nu_\lambda = \rho(r_\lambda + G_\lambda)\nu_\lambda$).

Démonstration. Soit $\rho \in \mathbb{R}$ et $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ non-nulle tels que $(\tilde{r} + \tilde{J})\mu = \rho\mu$. On distingue deux cas. Si $\overline{r}_\lambda < \rho$, on obtient facilement que $\mu_\lambda = f_\lambda(x)dx$ où $f_\lambda \in C^+(\mathcal{S})$ est un vecteur propre de $r_\lambda + J_\lambda$ associé à la valeur propre ρ. En utilisant la Proposition A.2.2, on conclut que $\rho = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$. On considère maintenant le cas où $\overline{r}_\lambda = \rho$. Comme ρ est une valeur propre positive de $\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda$, on a $\rho \leqslant \rho(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda) = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$. Supposons que $\rho < \rho(r_\lambda + J_\lambda)$. Comme $\rho = \overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + J_\lambda)$, on déduit par le Lemme 3.3.2 que $\rho(r_\lambda + J_\lambda)$ est une valeur propre de $r_\lambda + J_\lambda$. Supposons $\frac{1}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda} \notin L^1(\mathcal{S})$, en utilisant des arguments similaires à ceux utilisés dans la démonstration du Théorème 3.2.3 (iii), on en déduit que $\overline{r}_\lambda < \rho$ ce qui est absurde. On a donc nécessairement $\frac{1}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda} \in L^1(\mathcal{S})$. On définit l'opérateur $\mathcal{K} : C(\mathcal{S}) \to C(\mathcal{S})$ en posant

$$\mathcal{K}[f](x) = \int_{\mathcal{S}} f(y) \frac{K_\lambda(y,x)}{\overline{r}_\lambda - r_\lambda(y)} dy.$$

L'opérateur $\mathcal{K}$ est compact, on note γ son rayon spectral. En utilisant que μ est un vecteur propre associé à la valeur propre ρ on déduit que $\gamma \leqslant 1$. Par ailleurs, le fait que $\rho(r_\lambda + J_\lambda)$ soit une valeur propre de $r_\lambda + J_\lambda$ implique que $\gamma > 1$ ce qui mène à la contradiction et conclut la démonstration. □

On en déduit le résultat d'unicité pour la valeur propre λ^*.

Proposition 4.1.4. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 soient vérifiées. Soit $\lambda^* \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ l'unique solution de l'équation $\rho(r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}) = 1$. Alors le nombre réel λ^* est l'unique élément de $[\underline{\lambda}, +\infty[$ tel qu'il existe :

(i) $N \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ solution de (3.23).

(ii) $\phi \in \mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ solution de (3.27)

Démonstration. (i) : Soit $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ et N solution de (3.23). D'après la Proposition 3.3.5, on a $N = \mu_\lambda(dx)R_\lambda(x,a)da$ où $\mu_\lambda \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ vérifie $(\tilde{r}_\lambda + \tilde{J}_\lambda)\mu_\lambda = \mu_\lambda$. D'après le Lemme 4.1.3, on a nécessairement $1 = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ ce qui permet de conclure en utilisant la Proposition 3.3.4.

(ii) : La démonstration est la même que celle de (i). □

Nous donnons un premier lemme pour l'approximation des éléments propres.

Lemme 4.1.5. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 et 4.1.1 soient vérifiées. Pour tout $\lambda > -\underline{D}'$ on a $\|r^\epsilon_\lambda - r_\lambda\|_\infty \to 0$ et $\|K^\epsilon_\lambda - K_\lambda\|_\infty \to 0$ lorsque $\epsilon \to 0$.

Démonstration. On a

$$\begin{aligned}
&|r_\lambda^\epsilon(x) - r_\lambda(x)| \\
&\quad = \left| \int_{\mathbb{R}_+} \exp\left(- \int_0^a D^\epsilon(x,\alpha) d\alpha - \lambda a \right) (B^\epsilon(x,a) - B(x,a)) da \right. \\
&\quad + \int_{\mathbb{R}_+} B(x,a) e^{-(\lambda + \underline{D}')a} \left(\exp\left(- \int_0^a (D^\epsilon(x,\alpha) - \underline{D}') d\alpha \right) \right. \\
&\quad \left. \left. - \exp\left(- \int_0^a (D(x,\alpha) - \underline{D}') d\alpha \right) \right) da \right| \\
&\quad \leqslant \|B^\epsilon - B\|_\infty \int_{\mathbb{R}_+} \exp\left(-(\underline{D}' + \lambda)a\right) da + \|B\|_\infty \|D^\epsilon - D\|_\infty \int_{\mathbb{R}_+} a e^{-(\lambda + \underline{D}')a} da
\end{aligned}$$

où on a utilisé dans la dernière inégalité que pour tout $x, y \geqslant 0$, $|e^{-x} - e^{-y}| \leqslant |x - y|$. La démonstration pour K_λ est similaire. □

On en déduit la convergence uniforme sur tout compact des rayons spectraux.

Lemme 4.1.6. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 et 4.1.1 soient vérifiées. Pour tout intervalle compact I de $]-\underline{D}', +\infty[$, on a :

$$\sup_{\lambda \in I} |\rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) - \rho(r_\lambda + J_\lambda)| \underset{\epsilon \to 0}{\longrightarrow} 0.$$

Démonstration. On montre la convergence simple puis on conclut par le Théorème de Dini. Soit $\lambda > -\underline{D}'$. Pour tout $f \in C(\mathcal{S})$, on a

$$|(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) f(x) - (r_\lambda + J_\lambda) f(x)| \leqslant \|r_\lambda^\epsilon - r_\lambda\|_\infty \|f\|_\infty + \mathrm{Leb}(\mathcal{S}) \|K_\lambda^\epsilon - K_\lambda\|_\infty \|f\|_\infty.$$

En utilisant le Lemme 4.1.5, on déduit de l'inégalité précédente la convergence $r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon \longrightarrow r_\lambda + J_\lambda$ lorsque $\epsilon \to 0$ pour la norme d'opérateur. On procède alors comme dans la démonstration du Théorème 3.3.4. Si $\overline{r}_\lambda < \rho(r_\lambda + J_\lambda)$, le rayon spectral est une valeur propre de multiplicité algébrique égale à 1 associée à un vecteur propre positif et on conclut que $\rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) \longrightarrow \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ lorsque $\epsilon \to 0$ par les même arguments (classiques) que dans la démonstration de la Proposition 3.3.4. Si $\overline{r}_\lambda = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$, on raisonne par l'absurde. Supposons que $\liminf_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) < \limsup_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon)$. En utilisant la semi-continuité supérieure du rayon spectral, on obtient :

$$\overline{r}_\lambda = \liminf_{\epsilon \to 0} \rho_e(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) \leqslant \liminf_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) < \rho(r_\lambda + J_\lambda) = \overline{r}_\lambda,$$

ce qui est absurde. Si $\liminf_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) = \limsup_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon)$ et $\limsup_{\epsilon \to 0} \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon) < \rho(r_\lambda + J_\lambda)$, on obtient comme précédemment que $\overline{r}_\lambda < \overline{r}_\lambda$ ce qui est absurde et permet de conclure.
D'après la Proposition 3.3.4, pour tout $\epsilon > 0$, l'application $\lambda \in]-\underline{D}', +\infty[\mapsto \rho(r_\lambda^\epsilon + J_\lambda^\epsilon)$ est strictement décroissante et l'application $\lambda \in]\underline{D}', +\infty[\mapsto \rho(r_\lambda + J_\lambda)$ est continue. On conclut la démonstration en appliquant le Théorème de Dini. □

En utilisant le lemme précédent, on déduit que pour ϵ suffisamment petit, la dynamique approximante admet des éléments propres réguliers.

Lemme 4.1.7. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 et 4.1.1 soient vérifiées. On suppose que $\rho(r_{\underline{\lambda}} + J_{\underline{\lambda}}) > 1$. Soit $\underline{\lambda}' \in]-\underline{D}', \underline{\lambda}[$. Il existe $\epsilon_1 > 0$ tel que pour tout $\epsilon \in]0, \epsilon_1[$, il existe un unique $(\lambda^\epsilon, N^\epsilon, \phi^\epsilon) \in [\underline{\lambda}', +\infty[\times C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \times C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$ solution de

$$\begin{cases} -\partial_a N^\epsilon(x,a) - D^\epsilon(x,a) N^\epsilon(x,a) = \lambda^\epsilon N^\epsilon(x,a) \\ N^\epsilon(x,0) = \mathcal{F}^\epsilon\left[N^\epsilon\right](x), \quad \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N^\epsilon(y,\alpha) dy d\alpha = 1. \end{cases}$$

$$\begin{cases} \partial_a \phi^\epsilon(x,a) - D^\epsilon(x,a) + \mathcal{G}^\epsilon\left[\phi^\epsilon\right](x,a) = \lambda^\epsilon \phi^\epsilon(x,a) \\ \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N^\epsilon(y,\alpha)\phi^\epsilon(y,\alpha) dy d\alpha = 1, \end{cases}$$

où $\lambda^\epsilon \in [\underline{\lambda}', +\infty[$ est l'unique solution de $\rho(r^\epsilon_{\lambda^\epsilon} + J^\epsilon_{\lambda^\epsilon}) = 1$ (on rappelle que $\rho(r^\epsilon_{\lambda^\epsilon} + J^\epsilon_{\lambda^\epsilon}) = \rho(\tilde{r}^\epsilon_{\lambda^\epsilon} + \tilde{J}^\epsilon_{\lambda^\epsilon})$, cf. Théorème 3.2.3).

Démonstration. Soit $\underline{\lambda}' \in]-\underline{D}', \underline{\lambda}[$. Comme $\underline{\lambda}' < \underline{\lambda}$, on déduit de la décroissance stricte du rayon spectral (cf. Proposition 3.3.4) que $\rho(r_{\underline{\lambda}'} + J_{\underline{\lambda}'}) > 1$. D'après le Lemme 4.1.6, on a également $\rho(r^\epsilon_{\underline{\lambda}'} + J^\epsilon_{\underline{\lambda}'}) \longrightarrow \rho(r_{\underline{\lambda}'} + J_{\underline{\lambda}'})$ lorsque $\epsilon \to 0$. Il existe donc $\epsilon_1 > 0$ tel que pour tout $\epsilon \in]0, \epsilon_1[$, on a $\rho(r^\epsilon_{\underline{\lambda}'} + J^\epsilon_{\underline{\lambda}'}) > 1$. D'après les Hyptohèses 4.1.1, on a $\overline{r}^\epsilon_{\lambda^\epsilon} < 1$ et on peut donc conclure en appliquant la Proposition 3.3.4 et le Corollaire 3.3.7. □

On déduit le résultat d'approximation pour les éléments propres principaux.

Proposition 4.1.8. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 et 4.1.1 soient vérifiées.

(i) On a $\lambda^\epsilon \longrightarrow \lambda^*$ lorsque $\epsilon \to 0$.

(ii) La famille $(N^\epsilon)_\epsilon$ est relativement compacte dans $\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ pour la topologie de la convergence étroite, les valeurs d'adhérence sont les mesures $N \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ solutions de (3.23) avec $\lambda = \lambda^*$ et vérifiant $\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N(dx,da) = 1$.

(iii) On suppose de plus que

$$\frac{1}{1 - r_{\lambda^*}} \in L^2(\mathcal{S}).$$

Alors on a

$$\inf_{\epsilon\in]0,\epsilon_1[, x\in\mathcal{S}} \phi^\epsilon(x,0) > 0.$$

De plus, la famille (ϕ^ϵ) est relativement compacte dans $\mathcal{M}^+_{\text{loc}}(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ pour la topologie de la convergence vague, les valeurs d'adhérence sont les solutions non-triviales de (3.5) avec $\lambda = \lambda^*$.

Remarque 4.1.9. La condition $\frac{1}{1-r_{\lambda^*}} \in L^2(\mathcal{S})$ permet d'obtenir, à partir de la relation $\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N^\epsilon \phi^\epsilon = 1$ que $\inf_{\epsilon\in]0,\epsilon_1[,x\in\mathcal{S}} \phi^\epsilon(x,0) > 0$. En particulier cela implique la non-trivialité des valeurs d'adhérence de la suite $(\phi^\epsilon)_\epsilon$.

Démonstration. (i),(ii) : On montre tout d'abord que la famille $(\lambda^\epsilon)_\epsilon$ est bornée. Soit $\epsilon \in]0, \epsilon_1[$. Pour tout $\lambda > -\underline{D}'$, la norme d'opérateur $\|r^\epsilon_\lambda + J^\epsilon_\lambda\|$ vérifie

$$\begin{aligned}\|r^\epsilon_\lambda + J^\epsilon_\lambda\| &\leqslant \|r^\epsilon_\lambda\|_\infty + \| \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_\lambda(y,.)dy\|_\infty \\ &\leqslant \left((1-p) \sup_{0<\epsilon<\epsilon_1} \|B^\epsilon\|_\infty + p \sup_{0<\epsilon<\epsilon_1} \|B^\epsilon\|_\infty \|k\|_\infty \right) \int_{\mathbb{R}_+} e^{-(\underline{D}'+\lambda)a} da.\end{aligned}$$

Le terme à droite de l'inégalité ci-dessus ne dépend pas de ϵ. C'est une fonction décroissante en λ qui tend vers 0. Le rayon spectral étant borné par la norme d'opérateur, on conclut que la famille $(\lambda^\epsilon)_\epsilon$ est bornée.
La fonction N^ϵ est de la forme $N^\epsilon(x,a) = f^\epsilon(x) R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a)$ avec $f^\epsilon \in C^+(\mathcal{S})$. D'une part, on a :

$$R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a) \leqslant \exp\left(-(\underline{D}' + \underline{\lambda}')a\right) \in L^1(\mathbb{R}_+) \tag{4.2}$$

où $\underline{\lambda}' \in]-\underline{D}', \underline{\lambda}[$ est choisi comme dans le lemme 4.1.7. D'autre part, on obtient par un calcul facile qu'il existe $\underline{c} > 0$ tel que pour tout $x \in \mathcal{S}$ et $\epsilon \in]0, \epsilon_1[$, on a $\int_{\mathbb{R}_+} R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a)da \geqslant \underline{c}$. On obtient donc que :

$$\int_{\mathcal{S}} f^\epsilon(x)dx \leqslant \frac{1}{\underline{c}} \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N^\epsilon(x,a)dxda = \frac{1}{\underline{c}}. \tag{4.3}$$

On déduit de (4.2) et (4.3) que la famille $(N^\epsilon)_\epsilon$ est relativement compacte pour la topologie de la convergence étroite. Soit $(\lambda, N) \in [\underline{\lambda}', +\infty[\times \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ une valeur d'adhérence de la suite $(\lambda^\epsilon, N^\epsilon)$. Elle vérifie $\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N(dx,da) = 1$. Soit $f \in C^{0,1}_b$, on a

$$\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \left(\partial_a f(x,a) - (D^\epsilon(x,a) + \lambda^\epsilon) f(x,a) + \mathcal{G}^\epsilon[f](x,a)\right) N^\epsilon(x,a)dxda = 0.$$

En passant à la limite $\epsilon \to 0$ dans l'égalité ci-dessus (le long d'une sous-suite), on obtient que (λ, N) est solution de (3.23). D'après la Proposition 4.1.4 on a $\lambda = \lambda^*$. Les points (i) et (ii) sont démontrés.
(iii) : On rappelle que $\phi^\epsilon \in C(\mathcal{S}, L^\infty(\mathbb{R}_+))$ vérifie

$$\begin{aligned}\phi^\epsilon(x,a) = \frac{1}{R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a)} \Bigg[&(1-p)\phi^\epsilon(x,0) \int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha) R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha)d\alpha \\ &+ p \int_{\mathcal{S}} \phi^\epsilon(y,0) \int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha) k(x,\alpha,y) R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha)d\alpha dy \Bigg]\end{aligned}$$

où $\phi^\epsilon(.,0)$ est un vecteur propre principal de $r^\epsilon_{\lambda^\epsilon} + G^\epsilon_{\lambda^\epsilon}$ fixé par la condition $\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \phi^\epsilon N^\epsilon = 1$. On déduit qu'il existe $\alpha_\epsilon > 0$ tel que $\phi^\epsilon(x,0) = \alpha_\epsilon g^\epsilon(x)$ où g^ϵ est le vecteur propre

principal de $r^\epsilon_{\lambda^\epsilon} + G^\epsilon_{\lambda^\epsilon}$ vérifiant $\int_{\mathcal{S}} g^\epsilon = 1$. On a donc

$$\begin{aligned}
1 &= \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \phi^\epsilon N^\epsilon \\
&= \alpha_\epsilon \Bigg[(1-p) \int_{\mathcal{S}} g^\epsilon(x) N^\epsilon(x,0) \int_{\mathbb{R}_+} \int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha) R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha) d\alpha da dx \\
&+ p \int_{\mathcal{S}} N^\epsilon(x,0) \int_{\mathcal{S}} g^\epsilon(y) \int_{\mathbb{R}_+} \int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha) k(x,\alpha,y) R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha) d\alpha da dy dx \Bigg]
\end{aligned}$$

On déduit facilement l'existence d'une constante $C_1 > 0$ telle que

$$1 \leqslant C_1 \alpha_\epsilon \left[\int_{\mathcal{S}} g^\epsilon(x) N^\epsilon(x,0) dx + \int_{\mathcal{S}} N^\epsilon(x,0) dx \int_{\mathcal{S}} g^\epsilon(x) dx \right].$$

On montre que le terme entre crochets ci-dessus est borné par une constante indépendante de ϵ. On a $g^\epsilon(x) = \frac{1}{1-r^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x)} \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,y) g^\epsilon(y) dy$. Comme $\frac{1}{1-r_{\lambda *}} \in L^1(\mathcal{S})$ et $K_{\lambda *}$ est bornée, on déduit que la famille $\left(\int_{\mathcal{S}} g^\epsilon\right)_\epsilon$ est bornée. De la même façon on a $N^\epsilon(x,0) = \frac{1}{1-r^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x)} \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(y,x) N^\epsilon(y,0) dy$. En utilisant que $\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} N^\epsilon = 1$ on déduit que $\left(\int_{\mathcal{S}} N^\epsilon(x,0) dx\right)_\epsilon$ est bornée. Enfin, on a

$$g^\epsilon(x) N^\epsilon(x,0) = \frac{1}{(1-r^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x))^2} \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(y,x) N^\epsilon(y,0) dy \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(y,x) g^\epsilon(y) dy.$$

et la condition $\frac{1}{1-r_{\lambda *}} \in L^2(\mathcal{S})$ assure que la famille $\left(\int_{\mathcal{S}} g^\epsilon(x) N^\epsilon(x,0) dx\right)_\epsilon$ est bornée. On déduit qu'il existe une constante $C_2 > 0$ telle que $\alpha_\epsilon > C_2$. On conclut en montrant que $\inf_{\epsilon\in]0,\epsilon_1[, x\in\mathcal{S}} g^\epsilon(x) > 0$. Il est clair que la famille g^ϵ est relativement compacte dans $\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$. Soit $\eta \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ une valeur d'adhérence. Elle vérifie $\eta(dx) = r_{\lambda *}(x)\eta(dx) + \int_{\mathcal{S}} K_{\lambda *}(x,y)\eta(dy)$. Supposons qu'il existe une suite $(x_\epsilon)_\epsilon$ dans $\mathcal{S}$ telle que $g^\epsilon(x^\epsilon) \to 0$ lorsque $\epsilon \to 0$. Comme $g^\epsilon(x_\epsilon) \geqslant \int_{\mathcal{S}} K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(y,x_\epsilon) g^\epsilon(y) dy$, on déduit en extrayant une sous-suite convergente $x_\epsilon \to x^*$ que $\int_{\mathcal{S}} K_{\lambda *}(y,x^*)\eta(dy) = 0$. D'après le Lemme 3.3.2, on a $\eta = 0$. Comme $1 = \int g^\epsilon \to \int_{\mathcal{S}} \eta$ on a la contradiction ce qui permet de conclure. □

Soit $(v^\epsilon_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ une solution de l'équation linéaire

$$\begin{cases} \partial_t v^\epsilon_t(x,a) + \partial_a v^\epsilon_t(x,a) = -D^\epsilon(x,a) v^\epsilon_t(x,a) \\ v^\epsilon_t(x,0) = \mathcal{F}^\epsilon\left[v^\epsilon_t\right](x). \end{cases} \tag{4.4}$$

La proposition suivante est une conséquence immédiate de la Proposition 3.3.8. Elle concerne le comportement en temps long de l'approximation.

Proposition 4.1.10. Supposons que les Hypothèses 3.1.1, 3.1.4 et 4.1.1 soient vérifiées. On suppose que $\rho(r_{\underline{\lambda}} + J_{\underline{\lambda}}) > 1$. Soit $\epsilon \in]0,\epsilon_1[$. Supposons qu'il existe $\underline{\eta}^\epsilon > 0$ tel que pour tout $a \in \mathbb{R}_+$ et $(x,y) \in \mathcal{S}^2$,

$$pB^\epsilon(y,a)k(y,a,x)\phi^\epsilon(x,0) \geqslant \underline{\eta}^\epsilon \phi^\epsilon(y,a). \tag{4.5}$$

Alors on a pour tout $t \geqslant 0$,

$$\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \phi^\epsilon(x,a)|e^{-\lambda^\epsilon t}v_t^\epsilon - m_0^\epsilon N^\epsilon|(dx,da)$$
$$\leqslant e^{-\underline{\eta}^\epsilon \mathrm{Leb}(\mathcal{S})t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} \phi^\epsilon(x,a)|v_0^\epsilon - m_0^\epsilon N^\epsilon|(dx,da) \tag{4.6}$$

où $m_0^\epsilon = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}\phi^\epsilon(x,a)v_0(dx,da)$.

Démonstration. Il s'agit d'une conséquence directe du Lemme 4.1.7 et de la Proposition 3.3.8. □

On donne le résultat principal de cette section.

Théorème 4.1.11. Supposons que les Hypothèses 3.1.1, 3.1.4 et 4.1.1 soient vérifiées. On suppose que $\rho(r_{\underline{\lambda}} + J_{\underline{\lambda}}) > 1$ et qu'il existe $\underline{B}, \underline{k} > 0$ tels que $B \geqslant \underline{B}$ et $k \geqslant \underline{k}$. On suppose que $\overline{r}_{\lambda^*} = 1$ et

$$\frac{1}{1 - r_{\lambda^*}} \in L^2(\mathcal{S}).$$

Enfin, on suppose que $v_0^\epsilon \in C_c(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ vérifie $v_0^\epsilon \underset{\epsilon\to 0}{\to} v_0 \in C_c(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$ uniformément. Soit $(t_\epsilon)_\epsilon \subset \mathbb{R}$ vérifiant

$$t_\epsilon >> \frac{1}{1-\overline{r}^\epsilon_{\lambda^\epsilon}}, \quad \epsilon \to 0.$$

Notons $(\lambda^\epsilon, N^\epsilon, \phi^\epsilon)$ une sous-suite convergeant vers un triplet d'éléments propres principaux (λ^*, N, ϕ). Alors, on a au sens de la convergence étroite des mesures :

$$e^{-\lambda^\epsilon t_\epsilon}v^\epsilon_{t_\epsilon} \underset{\epsilon\to 0}{\longrightarrow} m_0 N$$

où $m_0 = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_0(x,a)\phi(dx,da)$.

Démonstration. Soit v^ϵ une solution de (4.4). On considère une sous suite $(\lambda^\epsilon, N^\epsilon, \phi^\epsilon)$ convergeant vers les éléments propres principaux (λ^*, N, ϕ). On construit une suite $(\eta_\epsilon)_\epsilon$ vérifiant l'inégalité (4.5). Tout d'abord, d'après la Proposition 4.1.8 (iii), on a $\inf_{\epsilon>0, x\in\mathcal{S}}\phi^\epsilon(x,0) > 0$.
On montre ensuite qu'il existe une constante $C_1 > 0$ telle que

$$\|\phi^\epsilon\|_\infty \leqslant \frac{C_1}{1-\overline{r}^\epsilon_{\lambda^\epsilon}}.$$

En effet, on a

$$\phi^\epsilon(x,a) = \frac{1}{R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a)}\left((1-p)\phi^\epsilon(x,0)\int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha)R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha)d\alpha\right.$$
$$\left. + p\int_{\mathcal{S}}\phi^\epsilon(y,0)\int_a^{+\infty} B^\epsilon(x,\alpha)k(x,\alpha,y)R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha)d\alpha\right).$$

On a par ailleurs

$$\begin{aligned}\frac{1}{R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,a)}\int_a^{+\infty} R^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,\alpha)d\alpha &= \int_a^{+\infty}\exp\left(-\int_a^\alpha D^\epsilon(x,u)du-\lambda^\epsilon(\alpha-a)\right)d\alpha\\ &\leqslant \int_0^{+\infty}\exp\left(-(\underline{D}'+\lambda^\epsilon)\alpha\right)d\alpha\\ &\leqslant \int_0^{+\infty}\exp\left(-(\underline{D}'+\underline{\lambda}')\alpha\right)d\alpha.\end{aligned}$$

On en déduit qu'il existe une constante $C_1>0$ telle que

$$\phi^\epsilon(x,a)\leqslant C_2\phi^\epsilon(x,0)$$

puis on conclut en remarquant que $\phi^\epsilon(x,0)\leqslant \frac{1}{1-r^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x)}\int_{\mathcal{S}}K^\epsilon_{\lambda^\epsilon}(x,y)\phi^\epsilon(y,0)dy$ et qu'il existe une constante $C_3>0$ telle que $\phi^\epsilon(x,0)\leqslant\frac{C_3}{1-\bar{r}_{\lambda^\epsilon}}$. Enfin, puisque $B\geqslant\underline{B}$ et que $\|B^\epsilon-B\|_\infty\to 0$ lorsque $\epsilon\to 0$, il existe $\underline{B}'>0$ tel que pour ϵ suffisamment petit, $B^\epsilon\geqslant\underline{B}'$. Finalement, la suite définie par $\eta_\epsilon=p\underline{B}'C\underline{k}(1-\overline{r}^\epsilon_{\lambda^\epsilon})$ vérifie (4.5). De (4.6), on déduit que

$$\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|e^{-\lambda^\epsilon t_\epsilon}v^\epsilon_{t_\epsilon}-m^\epsilon_0N^\epsilon|\underset{\epsilon\to 0}{\longrightarrow}0.$$

Soit $f\in C_b(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$, on a

$$\begin{aligned}|\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}fe^{-\lambda^\epsilon t_\epsilon}v^\epsilon_{t_\epsilon}-\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}fm_0N|&\leqslant\|f\|_\infty\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}|e^{-\lambda^\epsilon t_\epsilon}v^\epsilon_{t_\epsilon}-m^\epsilon_0N^\epsilon|\\ &\quad+|\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}fm^\epsilon_0N^\epsilon-\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}fm_0N|\end{aligned}$$

Comme on suppose $v_0\in C_c(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+)$, on a $m^\epsilon_0\to m_0$ lorsque $\epsilon\to 0$ où

$$m_0=\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}v_0(x,a)\phi(dx,da),$$

ce qui permet de conclure. □

4.1.2 Le cas $p=0$ (absence de mutations)

Nous nous intéressons au comportement en temps long des solutions $(n_t)_{t\geqslant 0}\in C(\mathbb{R}_+,\mathcal{M}^+(\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+))$ de (3.2) dans le cas $p=0$ ou "sélection pur", qui vérifient :

$$\begin{cases}\partial_t n_t(x,a)+\partial_a n_t(x,a)=-\left(D(x,a)+c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+}n_t(y,\alpha)dyd\alpha\right)n_t(x,a)\\ n_t(x,0)=\int_{\mathbb{R}_+}B(x,\alpha)n_t(x,\alpha)d\alpha,\quad (t,x,a)\in\mathbb{R}_+\times\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+\,.\end{cases}\tag{4.7}$$

Dans Nordmann et al. [68], les auteurs étudient le comportement limite des solutions de l'équation (4.7) sous l'échelle de temps $t = t/\epsilon$ lorsque $\epsilon \to 0$. Sous des hypothèses bien précises, ils montrent que le comportement limite est décrit par une famille de masses de Dirac $(\alpha_t \delta_{x_t})_{t \geqslant 0}$ où la dynamique du trait $(x_t)_{t \geqslant 0}$ est donnée par une équation différentielle ordinaire. Notre approche est différente puisque nous n'effectuons pas cette renormalisation temporelle. Le résultat principal de cette section est le Théorème 4.1.13. Il étend les résultats de [1, Section 4] à des populations structurées en âge. Nous montrons que la distribution des traits concentre sur des masses de Dirac en des traits maximisant la fitness.
Pour tout $x \in \mathcal{S}$, on définit $\lambda(x)$ comme l'unique solution de l'équation

$$r_{\lambda(x)}(x) = 1.$$

On note $\lambda^* = \sup_{x \in \mathcal{S}} \lambda(x)$ et $\Sigma = \{x \in \mathcal{S} : \lambda(x) = \lambda^*\}$. On se place sous les hypothèses suivantes.

Hypothèses 4.1.12. Supposons que :

(i) $\lambda^* > 0$,

(ii) Pour tout ouvert U vérifiant $\Sigma \subset U \subset \mathcal{S}$, on a $n_0(U \times \mathbb{R}_+) > 0$, et $n_0(dx, da) = \nu(dx) u_0(x, da)$,

(iii) Pour tout $x \in \Sigma^c$, il existe $\alpha(x) > 0$ tel que $\nu(\{y \in \mathcal{S} : \lambda(y) \geqslant \alpha(x) > \lambda(x)\}) > 0$.

Théorème 4.1.13. Supposons que les Hypothèses (3.1.1) et (4.1.12) soient vérifiées. Alors, la famille $(n_t)_{t \geqslant 0} \subset \mathcal{M}^+(\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+)$ est relativement compacte pour la topologie de la convergence étroite. Les valeurs d'adhérences sont les mesures $\overline{n}$ vérifiant

$$\overline{n}(dx, da) = \mu(dx) \overline{s}(x, a) da, \quad c \int_{\mathcal{S} \times \mathbb{R}_+} \overline{n}(dx, da) = \lambda^*$$

avec $\mathrm{supp}(\mu) \subset \Sigma$ et

$$\overline{s}(x, a) = \overline{s}(x, 0) \exp\left(- \int_0^a D(x, \alpha) d\alpha - \lambda^* a \right).$$

La démonstration du Théorème 4.1.13 est fondée sur les lemmes suivants. L'idée principale est de séparer l'étude du comportement en long de la distribution des traits de celle des âges. Il nous semble qu'il s'agit d'une approche similaire à celle utilisée dans [68].

Lemme 4.1.14. Supposons que les Hypothèses (3.1.1) et (4.1.12) soient vérifiées. On pose $\rho_t(dx) = \int_{\mathbb{R}_+} n_t(dx, da)$. Alors, $\rho_t \in C(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}^+(\mathcal{S}))$ est solution de l'équation de sélection asymptotiquement autonome :

$$\partial_t \rho_t(dx) = \rho_t(dx) \left(\lambda(x) + \mathcal{D}_t(x) - c \rho_t(\mathcal{S}) \right), \tag{4.8}$$

où $\mathcal{D}$ vérifie $\sup_{x \in \mathcal{S}} |\mathcal{D}_t(x)| \underset{t \to +\infty}{\to} 0$.

Démonstration. On écrit $n_t(dx,da) = \nu(dx)u_t(x,da)$ où pour tout $x \in \text{supp}(\nu)$, la fonction $u_t(x,.)$ est solution de

$$\begin{cases} \partial_t u_t(x,a) + \partial_a u_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c\rho_t(\mathcal{S})\right) u_t(x,a) \\ u_t(x,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)u_t(x,\alpha)d\alpha. \end{cases}$$

On pose $\alpha_t(x) = \int_{\mathbb{R}_+} u_t(x,\alpha)d\alpha$. On a

$$\begin{aligned} \partial_t \alpha_t(x) &= \int_{\mathbb{R}_+} (B(x,\alpha) - D(x,\alpha))u_t(x,\alpha)d\alpha - c\alpha_t(x)\rho_t(\mathcal{S}) \\ &= \alpha_t(x)\left(\int_{\mathbb{R}_+} (B(x,\alpha) - D(x,\alpha))\frac{u_t(x,\alpha)}{\alpha_t(x)}d\alpha - c\rho_t(\mathcal{S})\right) \end{aligned}$$

On peut vérifier que $\int_{\mathbb{R}_+}(B(x,\alpha) - D(x,\alpha))\frac{u_t(x,\alpha)}{\alpha_t(x)}d\alpha \longrightarrow \lambda(x)$ lorsque $t \to +\infty$, uniformément sur $\mathcal{S}$ ce qui permet de conclure. □

L'équation (4.8) est une équation de sélection asymptotiquement autonome. Dans [1], les auteurs s'intéressent au comportement en temps long de l'équation autonome associée ($\mathcal{D}_t(x) = 0$). Nous montrons ici des résultats similaires aux leurs pour l'équation (4.8).

Lemme 4.1.15. Supposons que les Hypothèses (3.1.1) et (4.1.12) soient vérifiées. Alors, la famille $(\rho_t)_{t\geqslant 0}$ est relativement compacte dans $\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$. Les valeurs d'adhérence $\overline{\rho}(dx)$ sont des mesures dont le support est inclus dans Σ et qui vérifient $\overline{\rho}(\mathcal{S}) = \frac{\lambda^*}{c}$.

Démonstration. Il existe une constante $C > 0$ telle que $\frac{d\rho_t(\mathcal{S})}{\mathrm{d}t} \leqslant \rho_t(\mathcal{S})\left(\lambda^* + C - c\rho_t(\mathcal{S})\right)$. On déduit que la famille $(\rho_t(\mathcal{S}))_{t\geqslant 0}$ est bornée et donc que la famille $(\rho_t)_{t\geqslant 0}$ est relativement compacte. Soit $\overline{\rho}(dx) \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ une valeur d'adhérence. Soit $f \in C(\mathcal{S})$ dont le support est inclus dans Σ^c. On écrit $\rho_t(dx) = \nu(dx)u_t(x)$ où pour tout $x \in \text{supp}(\nu)$ on a $\partial_t u_t(x) = u_t(x)\left(\lambda(x) + \mathcal{D}_t(x) - c\rho_t(\mathcal{S})\right)$. On montre que pour tout $x \in \Sigma^c$, $u_t(x) \longrightarrow 0$ lorsque $t \to +\infty$. Pour cela on utilise que $u_t(x) = \int_{\mathbb{R}_+} \tilde{u}_t(x,da)$ où $\tilde{u}_t(x,da)$ est solution de

$$\begin{cases} \partial_t \tilde{u}_t + \partial_a \tilde{u}_t = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t\right)\tilde{u}_t \\ \tilde{u}_t(x,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(x,a)\tilde{u}_t(x,\alpha)d\alpha. \end{cases}$$

On pose $v_t(x,da) = \exp\left(\int_0^t \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_s\right)\tilde{u}_t(x,da)$ qui vérifie

$$\begin{cases} \partial_t v_t + \partial_a v_t = -Dv_t \\ v_t(x,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)v_t(x,d\alpha). \end{cases}$$

On a donc (cf. [39],[5])

$$e^{-\lambda(x)t}v_t(x,.) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} cN_x \tag{4.9}$$

en variation totale, où $c > 0$ et N_x est un vecteur propre principal associé à l'opérateur linéaire. On écrit

$$\frac{\tilde{u}_t(x,da)}{\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t} = \frac{e^{-\lambda(x)t}v_t(x,da)}{e^{-\lambda(x)t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_t(y,da)\nu(dy)}.$$

D'après l'Hypothèse 4.1.12 (iii), il existe $\alpha(x) > 0$ tel que $\nu(U_x) > 0$ où $U_x = \{y : \lambda(y) \geqslant \alpha(x) > \lambda(x)\}$. On en déduit que

$$e^{-\lambda(x)t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_t(y,da)\nu(dy) \geqslant e^{(\alpha(x)-\lambda(x))t}\int_{U_x\times\mathbb{R}_+} e^{-\lambda(y)t}v_t(y,da)\nu(dy)$$

En utilisant (4.9) et en appliquant le lemme de Fatou dans le terme de droite de l'inégalité ci-dessus, il vient que $e^{-\lambda(x)t}\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} v_t(y,da)\nu(dy) \longrightarrow +\infty$ lorsque $t \to +\infty$. La famille $(\rho_t(\mathcal{S}))_{t\geqslant 0}$ étant bornée, cela entraine que $u_t(x) \to 0$ lorsque $t \to +\infty$. Finalement on a

$$\int_{\mathcal{S}} f(x)\rho_t(dx) = \int_{\mathcal{S}} f(x)u_t(x)\nu(dx) \underset{t\to+\infty}{\to} 0$$

ce qui conclut la démonstration pour le support de $\overline{\rho}(dx)$. L'égalité $\overline{\rho}(\mathcal{S}) = \frac{\lambda^*}{c}$ se montre en utilisant des arguments similaires à ceux de [1, Section 4]. □

La démonstration du Théorème 4.1.13 n'est pas encore complète. Nous en donnons les heuristiques.

Démonstration du Théorème 4.1.13. Pour tout $t \geqslant 0$, il existe $s_t(x,da)$ une mesure de probabilité de transition telle que $n_t(dx,da) = \rho_t(dx)s_t(x,da)$. On a formellement (on doit pouvoir donner un sens rigoureux à l'égalité suivante en utilisant par exemple la dérivation faible des mesures) :

$$\partial_t n_t = \rho_t\partial_t s_t + s_t\partial_t\rho_t \tag{4.10}$$

On a par ailleurs

$$\partial_t n_t = -\rho_t\partial_a s_t - (D + c\int n_t(dy,d\alpha))\rho_t s_t. \tag{4.11}$$

Il vient en combinant (4.10) et (4.11) que :

$$\rho_t\left(\partial_t s_t + \partial_a s_t + s_t(D + c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(dy,d\alpha))\right) = -s_t\partial_t\rho_t.$$

Comme $\rho_t(\mathcal{S}) \to \lambda^*/c$ lorsque $t \to +\infty$ et puisque le long d'une sous-suite, on a $\rho_t \to \overline{\rho} \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ avec $\mathrm{supp}(\overline{\rho}) \subset \Sigma$, on déduit que pour tout $x \in \Sigma = \mathrm{supp}(\overline{\rho})$, $s_t(x,.) \to \overline{s}(x,.)$ dans $L^1(\mathbb{R}_+)$ où $\overline{s}(x,.)$ est solution de

$$\begin{cases} \partial_a\overline{s}(x,a) + (D(x,a) + \lambda^*)\,\overline{s}(x,a) = 0, \\ \int_{\mathbb{R}_+}\overline{s}(x,a)da = 1. \end{cases}$$

ce qui permet de conclure. □

Application à un système compétitif bimorphe Nous pouvons appliquer le résultat précédent à l'étude d'un système d'équations aux dérivées partielles décrivant une compétition entre deux populations de traits $x, y \in \mathcal{S}$. Les solutions $(u_t(x,a), u_t(y,a))$ vérifient pout tout $(t,a) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{S} \times \mathbb{R}_+$:

$$\begin{cases} \begin{cases} \partial_t u_t(x,a) + \partial_t u_t(x,a) = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathbb{R}_+}(u_t(x,\alpha) + u_t(y,\alpha))d\alpha\right) u_t(x,a) \\ u_t(x,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(x,\alpha)u_t(x,\alpha)d\alpha. \end{cases} \\ \begin{cases} \partial_t u_t(y,a) + \partial_t u_t(y,a) = -\left(D(x,a) + c\int_{\mathbb{R}_+}(u_t(y,\alpha) + u_t(x,\alpha))d\alpha\right) u_t(y,a) \\ u_t(y,0) = \int_{\mathbb{R}_+} B(y,\alpha)u_t(y,\alpha)d\alpha. \end{cases} \end{cases} \tag{4.12}$$

Notons que le système (4.12) est une simple réécriture de l'équation (4.7) pour une condition initiale vérifiant $\nu = \delta_x + \delta_y$. Ainsi, Si l'on suppose que $\lambda(x) > \lambda(y)$ et $\lambda(x) > 0$, les Hypothèses (4.1.12) (i),(iii) sont satisfaites et le Théorème 4.1.13 assure que $(u_t(x,.), u_t(y,.))$ converge vers l'état stationnaire $(\overline{u}(x,.), 0)$ lorsque $t \to +\infty$. Ce résultat est utile pour étudier la phase d'invasion d'un mutant sous les hypothèses de la dynamique adaptative (cf. Section 1.2.2).

4.2 Un résultat spectral

Dans cette partie, nous montrons un résultat sur le spectre ponctuel du générateur du semi-groupe associé aux solutions de l'équation linéaire (3.18). Il s'agit d'une application directe de la formulation variationnelle pour la valeur propre principale des opérateurs $r_\lambda + J_\lambda$ (cf. Remarque 3.2.4 et [23]). Pour tout $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ on pose :

$$\lambda_p(r_\lambda + J_\lambda) = \sup\{\mu \in \mathbb{R} \,|\exists \varphi \in C(\mathcal{S}), \varphi > 0 \text{ tel que } (r_\lambda + J_\lambda)\varphi + \mu\varphi \leqslant 0\}.$$

Le lemme suivant est une application directe de [37, Théorème 3.1] et du Théorème 3.2.3.

Lemme 4.2.1. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 soient vérifiées. Pour tout $\lambda \in [\underline{\lambda}, +\infty[$, on a $\lambda_p(r_\lambda + J_\lambda) = \rho(r_\lambda + J_\lambda)$.

On introduit le générateur du semi-groupe associé aux solutions $(v_t)_{t\geqslant 0} \in C(\mathbb{R}_+, C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)))$ de l'équation linéaire 3.18, défini par

$$\begin{cases} A : D(A) & \longrightarrow & C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) \\ u & \mapsto & -\partial_a u(x,a) - D(x,a)u(x,a). \end{cases} \tag{4.13}$$

où $D(A) = \{u \in C(\mathcal{S}, L^1(\mathbb{R}_+)) : u(x,0) = \mathcal{F}[u](x), u \in C(\mathcal{S}, W^{1,1}(\mathbb{R}_+))\}$ est le domaine de définition. On note $\sigma_P(A)$ le spectre ponctuel de l'opérateur A.

Proposition 4.2.2. Supposons que les Hypothèses 3.1.1 soient vérifiées. Soit $\lambda^* \in [\underline{\lambda}, +\infty[$ défini comme l'unique solution de $\rho(r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}) = 1$. Alors,

$$\forall z \in \sigma_P(A) \backslash \{\lambda^*\}, \quad \mathcal{R}e(z) < \lambda^*.$$

Démonstration. Soit $z \in \sigma_P(A)$, il existe $u \in D(A)$ (complexe) tel que $Au = zu$. On déduit que pour tout $x \in \mathcal{S}$,

$$\begin{aligned} |u(x,0)| &= |r_z(x)u(x,0) + \int_{\mathcal{S}} K_z(y,x)u(y,0)dy| \\ &\leqslant |r_z(x)||u(x,0)| + \int_{\mathcal{S}} |K_z(y,x)||u(y,0)|dy, \end{aligned}$$

où

$$\begin{aligned} |r_z(x)| &= \left| \int_{\mathbb{R}_+} B(x,a) \exp\left(- \int_0^a D(x,\alpha)d\alpha - za \right) da \right| \\ &\leqslant r_{\mathcal{R}e(z)}(x). \end{aligned}$$

De la même façon on a $|K_z(y,x)| \leqslant K_{\mathcal{R}e}(y,x)$ et on déduit que

$$|u(x,0)| \leqslant r_{\mathcal{R}e(z)}(x)|u(x,0)| + \int_{\mathcal{S}} K_{\mathcal{R}e(z)}(y,x)|u(y,0)|dy.$$

Le Lemme 4.2.1 entraine que $1 < \rho(r_{\mathcal{R}e(z)} + J_{\mathcal{R}e(z)})$. Puisque $\rho(r_{\lambda^*} + J_{\lambda^*}) = 1$ nous déduisons de la stricte monotonie du rayon spectral (cf. Proposition 3.3.4) que $\mathcal{R}e(z) < \lambda^*$. □

Chapitre 5

The bd-model of ageing : from individual-based dynamics to evolutive differential inclusions

Ce chapitre contient l'article *"The bd-model of ageing : from individual-based dynamics to evolutive differential inclusions"* soumis à *Journal of Mathematical Biology*.

Sommaire

5.1 Introduction 77
5.2 A stochastic model for the evolution of life-history traits 81
5.3 Monomorphic and bimorphic deterministic dynamics . . . 87
5.3.1 Monomorphic dynamics 88
5.3.2 Bimorphic dynamics 92
5.4 Adaptive dynamics analysis 93
5.4.1 Malthusian parameter and invasion fitness 93
5.4.2 Trait Substitution Sequence with age structure 97
5.4.3 A canonical inclusion for adaptive dynamics 100
5.5 Discussion 109

Ageing's sensitivity to natural selection has long been discussed because of its apparent negative effect on individual's fitness. Thanks to the recently described (Smurf) 2-phase model of ageing we were allowed to propose a fresh angle for modeling the evolution of ageing. Indeed, by coupling a dramatic loss of fertility with a high-risk of impending death - amongst other multiple so-called hallmarks of ageing - the Smurf phenotype allowed us to consider ageing as a couples of sharp transitions. The bd model

we describe here is a simple life-history trait model where each asexual and haploid individual is described by its fertility period x_b and survival period x_d. We show that, thanks to the Lansing effect, x_b and x_d converge during evolution to configurations $x_b - x_d \approx 0$. This guarantees that a certain proportion of the population maintains the Lansing effect which in turn, confers higher evolvability to individuals.
To do so, we build an individual-based stochastic model which describes the age and trait distribution dynamics of such a finite population. Then we rigorously derive the adaptive dynamics models, which describe the trait dynamics at the evolutionary timescale. First, we extend the Trait substitution sequence with age structure to take into account the Lansing effect. Finally, we study the limiting behaviour of this jump process when mutations are small. We show that the limiting behaviour is described by a differential inclusion whose solutions $x(t) = (x_b(t), x_d(t))$ reach in finite time the diagonal $\{x_b = x_d\}$ and then stay on it. This differential inclusion is a natural way to extend the canonical equation of adaptive dynamics in order to take into account the lack of regularity of the invasion fitness function on the diagonal $\{x_b = x_d\}$.

5.1 Introduction

Ageing is commonly defined as an age-dependant increase of the probability to die after the maturation phase (Kirkwood and Austad [48]). It affects a broad range of organisms in various ways ranging from negligible senescence to fast post-reproductive death (reviewed in [45]). In the recent years, a new 2-phases model of ageing proposed by Tricoire and Rera [83] described the ageing process not as being continuous but as made of at least 2 consecutive phases separated by a dramatic transition. This transition, dubbed "Smurf transition", was first described in drosophila ([72], [73]). In short, this transition occurs in every individuals prior to death and is marked by a series of associated phenotypes encompassing high-risk of impending death, increased intestinal permeability, loss of energy stores, reduced fertility (c.f [74]). It was later shown to be evolutionarily conserved in *Caenorhabditis elegans* and *Danio rerio* (c.f [26]). Such broad evolutionary conservation of a physiological marker of physiological age raises the question of an active selection of the underlying mechanisms throughout evolution. Since the beginning of ageing studies, the question of its ability to appear through evolution has been raised. In fact, since the Darwinian theory of evolution stipulates that species arise and develop thanks to the natural selection of small, inherited variations that increase the individual's ability to compete, survive, and reproduce (c.f [27]), many suggested that ageing - and more precisely senescence - could not be actively and directly selected thanks to evolution (c.f [33]). One of the first to publicly address the question of the evolution of ageing was August Weismann who proposed in 1881 that the life expectancy was programmed by "the needs of the species" (c.f [88]). Numerous theoretical works have been developed about ageing for the past 60 years in order to

recenter the selection of an ageing process on the individuals more than the population. Here we will focus our attention on the capability of a trait such as ageing to be selected through evolution.
The concept of evolvability comes from the EvoDevo community. It "is an abstract, robust, dispositional property of populations, which captures the joint causal influence of their internal features upon the outcomes of evolution" (c.f [10]). In other terms, it is "the capacity to generate heritable selectable phenotypic variation" (c.f [50]). It is an interesting concept as it allows for a character that has no direct effect on fitness to be under strong selection simply for its ability to birth the genetic-phenotypic variation that is the support of evolution.
If the only fitness - as an individual reproductive success or its average contribution to the gene pool of the next generation - were at play in the evolution process, the best adapted individuals would have infinite fertility as well as longevity. Nevertheless, this situation is never observed mainly because organisms adapted to constant variations of environmental conditions and physical limitations of resources availability. Thus, an active form mechanism for the elimination of these fitness-excessive individuals would represent a selective advantage in an environment where scarcity is the rule. The Lansing effect is a good candidate for such a mechanism. It is the effect through which the "progeny of old parents do not live as long as those of young parents" in rotifers (c.f [55], [56]). More recently, it has been shown that older drosophila females and in some extent males tend to produce shorter lived offspring (c.f [70]), zebra finch males give birth to offspring with shorter telomere lengths and reduced lifespans (c.f [67]) and finally in humans, "Older father's children have lower evolutionary fitness across four centuries and in four populations" (c.f [4]).
In the present article, we decided to approach the problem of ageing selection and evolution by using an extremely simplified version of a living organism. It is an haploid and asexual organism carrying only two "genes", x_b that defines the duration of its ability to reproduce and x_d that defines the duration of its ability to maintain its integrity - stay alive (see Figure 5.1). We will further discuss the properties of this simple model in the next part. Although quite simple, it allows the modeling of all types of observed ageing modes from negligible senescence to sudden post-reproductive death through post-reproductive "menopause-like" survival.
The main result of the present article is that a pro-senescence program can be selected through Darwinian mechanisms thanks to the Lansing effect. Indeed, our main mathematical result (see Theorem 5.4.17) shows that evolution drives the trait (x_b, x_d) towards configurations $x_b = x_d$. It means that the individuals can enjoy all their reproductive capacity, and then are quickly removed from the population. Moreover, this theorem shows that after reaching the configurations $x_b = x_d$, the traits x_b and x_d continue to increase with decreasing speed, while maintaining $x_b = x_d$. This decrease in the speed of evolution is a consequence of the fitness gradients being decreasing functions of the traits (see Remark 5.4.4) and is related to the well-known fact that the strength of

selection decreases with age (c.f [41],[62],[42]).
We built an individual based stochastic model inspired by Tran [82]. It describes an asexual and haploid population with a continuous age and a continuous life-history trait structure. In this model, the life-history trait of every individual is thus a couple of positive numbers $(x_b, x_d) \in \mathbb{R}_+^2$. An individual with trait (x_b, x_d) reproduces at rate one as long as it is younger than x_b and cannot die as long as it is younger than x_d (see Figure 5.1). This model leads to three typical configurations (see Figure 5.2). From one

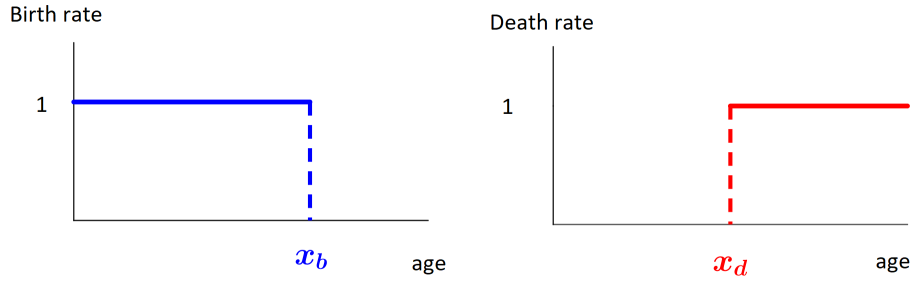

FIGURE 5.1 – Life-history associated with the trait $x = (x_b, x_d)$.

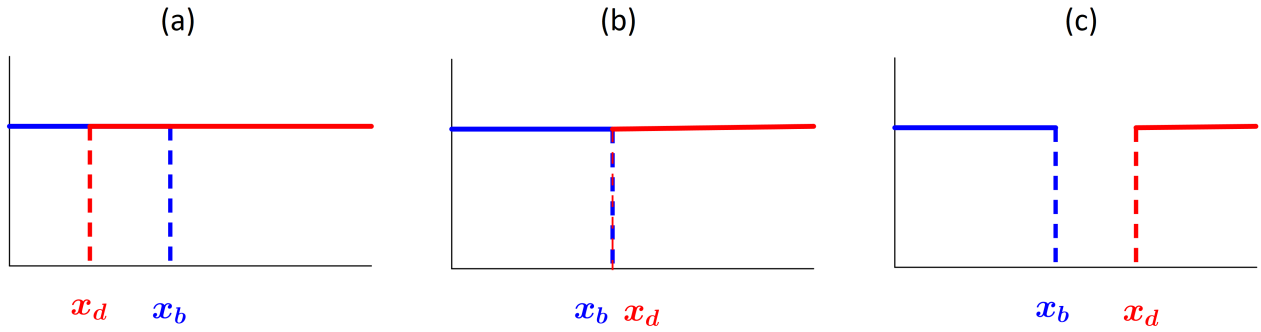

FIGURE 5.2 – Three typical configurations of the model. (a) 'Too young to die' : it corresponds to configurations (x_b, x_d) which satisfies $x_d < x_b$; (b) 'Now useless' : it corresponds to configurations (x_b, x_d) which satisfy $x_b = x_d$; (c) 'Menopause' : it corresponds to configurations (x_b, x_d) which satisfies $x_d > x_b$.

generation to the next, variation is generated by genetic mutations. In addition, natural selection occurs through mortality due to competition for resources thanks to a logistic equation defining the maximum load of the medium. Finally, we model the epigenetic effect of senescence through the Lansing Effect. It introduces a source of phenotypic variation at a much faster time-scale than genetic mutations. In that aim, we assume

that an individual that reproduces after age x_d transmits to his descendant a shorter life expectancy (see Section 2 for details). Therefore, only individuals with trait $x_d < x_b$ are affected (see Figure 5.2 (c)). That creates an adaptive trade-off which impacts the phenotypic evolution of the population.
The purpose of this paper is to study the long-term evolution of the trait $x = (x_b, x_d)$ and to determine wether it concentrates on $x_b - x_d = 0$. To do so, we are inspired by the theory of adaptive dynamics [66],[65], [30]. Adaptive dynamics theory studies the phenotypic eco-evolution of large populations under the assumption that genetic mutations are rare and have small effects. A central tool in that theory is the concept of *invasion fitness*. The invasion fitness is a function $1 - z(y, x)$ unformally defined as the probability that an individual with trait y survives in a resident population with trait x. In section 4, we prove that the invasion fitness satisfies the simple relation $1 - z(y, x) = \max(\lambda(y) - \lambda(x), 0)$ where $\lambda(x)$ is the *Malthusian parameter*, describing the adaptive value associated with the trait x (see Section 3.1 (5.9) for the definition). This allows us to introduce the *Trait Substitution Sequence* process (TSS) which is a pure jump process describing the successive invasions of successfull mutants in monomorphic populations at the demographic equilibrium. The TSS has been heuristically introduced in [65], [30] for population structured in traits. In [16], it has been rigorously derived from an individual based model and generalised in [63], to age-structured populations. Our case differs from [63] by mainly two reasons : the additional Lansing effect and the specific form of the mutation kernel which is not absolutely continuous with respect to Lebesgue measure on $\mathbb{R}^2$ (as assumed in[16], [63]). In the usual case, the TSS is approximated by the solution of the *Canonical equation of adaptive dynamics* when the size of mutation is small and in a longer time-scale (cf. [18],[19],[63]). This limiting theorem requires the Lipschitz regularity of the fitness gradient. In our case this assumption is not satisfied. Nonetheless, we prove that the limiting behaviour of the TSS when mutation are small is captured by a differential inclusion, using an approach developed in [36]. A differential inclusion is an extension of ordinary differential equation to set-valued time-derivatives, which extends Cauchy-Lipschitz theory to non regular gradient cases. In our case, the gradient is smooth except on the diagonal $\{x_b = x_d\}$. Therefore, we prove that the solutions are well-defined until they attain the diagonal (in finite time). Then they stay on this line and evolve with different speeds. The drift of the differential inclusion depends on the derivatives of the Malthusian parameter with respect to the trait variable. These derivatives are expressed as functions of the stable age distribution and reproductive value as in [42], [15] (see Remark 5.4.4).

In section 2, we present the individual based model. Thanks to simulations, we show what was suggested by observations. The trait distribution of the population stabilises on the diagonal $x_b - x_d = 0$.
In Section 3, we study the deterministic approximations of the stochastic dynamics under the assumption of large population and rare mutations. These approximations

are non-linear systems of partial differential equations similar to the Gurtin-McCamy Equation [38]. We study their long-time behaviour and give some results of convergence to the stationary states.
In section 4, we state and prove the main mathematical results of this paper concerning the approximation by the TSS and the canonical inclusion of adaptive dynamics. (Theorem 5.4.13 and Theorem 5.4.17).

5.2 A stochastic model for the evolution of life-history traits

At each time $t \geqslant 0$, the population is described by a point measure on $(\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+$

$$Z_t^K(dx, da) = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x^i(t), a^i(t))}(dx, da) \tag{5.1}$$

where $N_t^K = K\langle Z_t^K, 1\rangle$ is the population size, K is the order of the population size and weights each individual, $x^i(t) = (x_b^i(t), x_d^i(t)) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ is the trait of the individual i and $a^i(t) \in \mathbb{R}_+$ is its age. The dynamics is defined as a piecewise deterministic Markov process which jumps as follows :

- An individual $(x, a) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+$ reproduces at rate $\mathbb{1}_{a \leqslant x_b}$. The trait of the newborn $y = (y_b, y_d)$ is determined by the following two-steps mechanism (see Figure 5.3 below for an illustration) :
  - Step 1 : If $a \leqslant x_d$, the offspring inherits of the trait $x = (x_b, x_d)$.
    Lansing Effect : if $a > x_d$, we assume that the offspring carries the trait $(x_b, 0)$. Let us denote by $\tilde{x}$ the trait defined as $\tilde{x} = x$ if $a \leqslant x_d$ and $\tilde{x} = (x_b, 0)$ if $a > x_d$. Let us observe that x_b stays unchanged and that only individuals with configurations $x_d < x_b$ are concerned by the second type $(x_b, 0)$ (see Figure 5.2 (c)).
  - Step 2 : Genetic mutations. A mutation appears instantaneously on each trait x_b and $\tilde{x}_d$ independently with probability $p_K \in]0, 1[$. If the trait x_b mutates, the trait y_b of the newborn is $y_b = x_b + h_b$ where $h_b \in \mathbb{R}$ is chosen according to the probability measure $k(x_b, h_b)dh_b$; if the trait $\tilde{x}_d$ mutates, the trait y_d of the newborn is $y_d = \tilde{x}_d + h_d$ where $h_d \in \mathbb{R}$ is chosen according to $k(\tilde{x_d}, h_d)dh_d$, where the mutational kernel k is defined for all $u \in \mathbb{R}_+$ and $v \in \mathbb{R}$ by

$$k(u, v) = \frac{\mathbb{1}_{[\max(0,u-1),u+1]}(u + v)e^{-\frac{v^2}{\sigma^2}}}{\int_{\mathbb{R}} \mathbb{1}_{[\max(0,u-1),u+1]}(u + z)e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}}dz} \tag{5.2}$$

where $\sigma^2 > 0$. Note that for $u > 1$,

$$k(u, v) = k(v) = \frac{\mathbb{1}_{[-1,1]}(v) e^{-\frac{v^2}{\sigma^2}}}{\int_{\mathbb{R}} \mathbb{1}_{[-1,1]}(z) e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}} dz}. \tag{5.3}$$

- An individual with trait (x, a) has a death rate $\mathbb{1}_{a>x_d} + \eta N_t^K$, with $\eta > 0$, meaning that each individual is submitted to the same competition pressure η from any individual in the population and whatever the value of its trait.
- Between jumps, individuals age at speed one : an individual with age a at time t has an age $a + s$ at time $t + s$.

Figure 5.3 summarizes the trait dynamics described above.

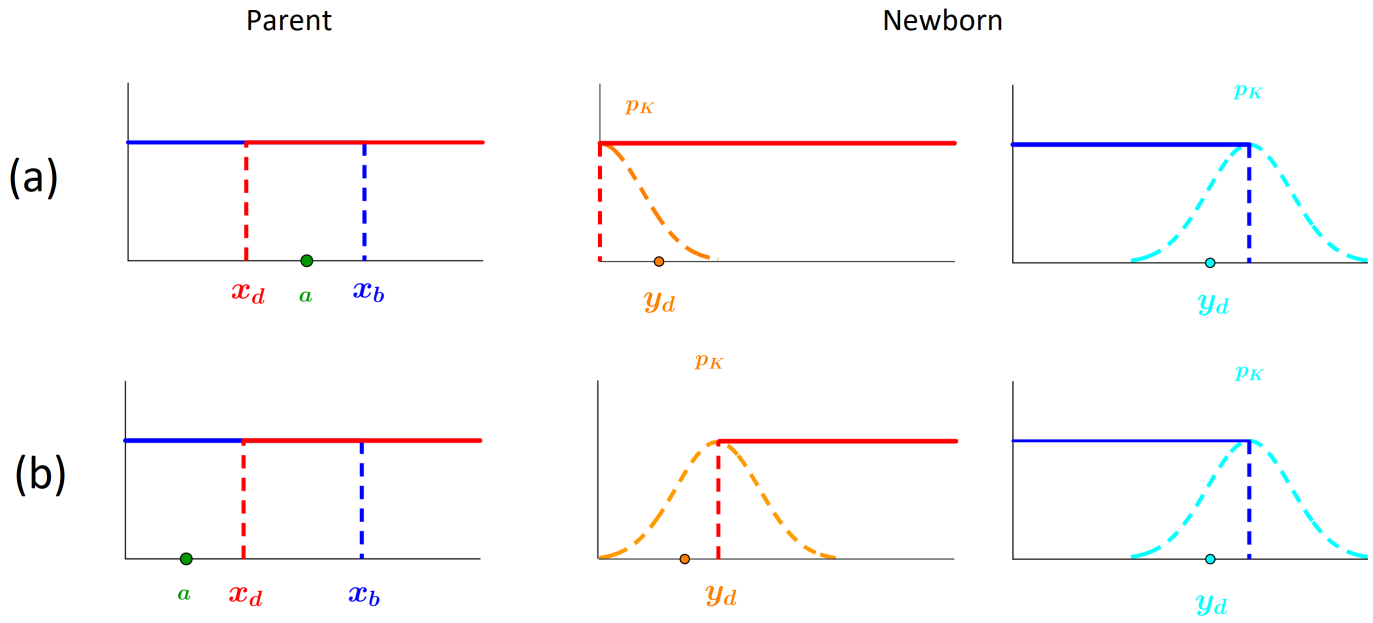

FIGURE 5.3 – Picture of the reproduction and mutation mechanism. (a) : the individual reproduces before age x_d, there is no Lansing Effect. (b) : the individual reproduces after age x_d, the Lansing Effect acts.

Numerical simulation. The pictures in Figure 5.4 represent a simulation of the trait marginals dynamics of the process $Z_t^K(dx, da)$. We consider a monomorphic initial population with trait $x = (1.2, 1.6)$ and $N_0^K = 10000$. We consider a competition rate $\eta = 0.0005$, a probability of mutation $p_K = 0.05$ and a variance of mutations $\sigma = 0.05$. At time $t = 0$, the population is monomorphic with trait $(x_b, x_d) = (1.2, 1.6)$. We observe that before that the trait x_b reaches the value of 1.5, the trait x_d doesn't evolve, there

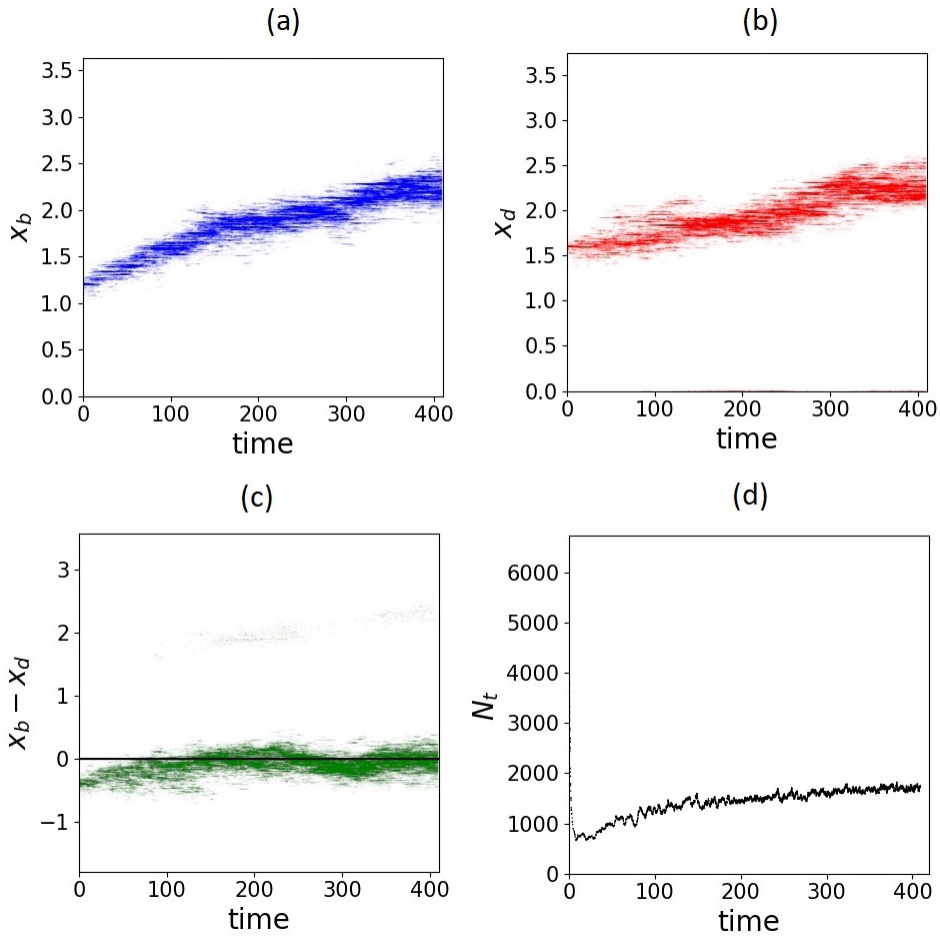

FIGURE 5.4 – Simulation of the individual based model (see the script in Appendix A.4) . (a) : Dynamics of the trait x_b as a function of time. (b) : Dynamics of the trait x_d as a function of time. (c) : Dynamics of $x_b - x_d$ as a function of time. (d) : Population size as a function of time. Parameters : $N_0^K = 10000$ individuals with trait $(1.2, 1.6)$, $\eta = 0.0005$, $p = 0.05$, $\sigma = 0.05$.

is no selection pressure on it. When x_b reaches $x_d \simeq 1.6$, the traits x_b and x_d continue to increase by maintaining $x_b \simeq x_d$.

Python code for numerical simulations We give the Python script for the numerical simulations of the individual based model described above. The algorithm is based on a classical acceptation/reject method (see [17], [81])

#parameters

```
competition = 0.0005  #intensity of competition
p_mut = 0.05                    #probability of mutation
var_mut = 0.05                                  #variance of mutations
number_of_jumps = 1000000           #number of jumps
population_size = 10000         #initial population size


#traits in the initial population

trait = numpy.ones((population_size, 2))
for k in range(len(trait[:, 0])):
    trait[k, :] = [1.2, 1.6]


#initial matrix population: [x_b,x_d, living/dead, birth date, death date
    , id, id parent, parent senescent]


population_0 = numpy.zeros((len(trait[:, 0]), 8), order='C', dtype=numpy.
    float32)
population_0[:, 0:2] = trait
population_0[:, 2] = 1
population_0[:, 3: 5] = 0
for l in range(len(population_0[:, 0])):
    population_0[l, 5] = l+1


#birth rates

def b(x, a):
    if a <= x[0]:
        u = 1
    else:
        u = 0.0
    return u

#death rates

def d(x, a):
    if a > x[1]:
        u = 1
    else:
        u = 0.0
    return u


# maximal jump intensity by individual  (for the acceptation/reject
    method)
```

```
intmax = 2.0 + competition


#Lansing effect

def lansing_effect(x, u):
    if x[1] > 0:
        if u < x[1]:
            r = x
        else:
            r = [x[0], 0]
    else:
        r = x
    return r


#mutation kernel

def dm(x):
    g = random.gauss(0, var_mut)
    while x + g < 0:
        g = random.gauss(0, var_mut)
    return x + g


#functions for acceptation/reject method

def acceptation_rejet_clone(t, a, n):
    return b(t, a)*(1-(p_mut*p_mut+2*p_mut*(1-p_mut)))/(intmax*n)

def acceptation_rejet_mutant_1(t, a, n):
    return acceptation_rejet_clone(t, a, n)+(b(t, a)*2*p_mut*(1-p_mut))/(
        intmax*n)

def acceptation_rejet_mutant_2(t, a, n):
    return acceptation_rejet_mutant_1(t, a, n) + (b(t, a)*p_mut*p_mut)/(
        intmax*n)

def acceptation_rejet_mort(t, a, n):
    return acceptation_rejet_mutant_2(t, a, n) + (d(t, a) + (n-1)*
        intensite_competition)/(intmax*n)



#transition of the process: it is based on a classical acceptation/reject
    method

def transition(p, time):
```

```
    #initialisation for acceptation/reject method
    viv = p[(p[:, 2] == 1), :]      #living individuals
n = len(viv[:, 0])              #population size
jump_time = random.expovariate(1)/(intmax*n*n)      #jump time
u = random.uniform(0, 1)    #uniform law on (0,1)
ind = random.randint(0, n-1)   #random sampling of one individual
w = time - viv[ind, 3] + jump_time #age of this individual

    #acceptation/reject method
while u > acceptation_rejet_mort(viv[ind, :2], w, n):
    jump_time += (random.expovariate(1)/(intmax*n*n))
    u = random.uniform(0, 1)
    ind = random.randint(0, n-1)
    w = time - viv[ind, 3] + jump_time

    #when accepted
s = viv[ind, :]
a1 = acceptation_rejet_clone(s[:2], w, n)
a2 = acceptation_rejet_mutant_1(s[:2], w, n)
a3 = acceptation_rejet_mutant_2(s[:2], w, n)

a = 0

if w > s[1]:
    a = 1

    #Lansing effect
s[:2] = lansing_effect(s[:2], w)

    #if clonal birth
if u <= a1:
    c1 = [1, time + jump_time, 0.0, p[-1, 5]+1, s[5], a]
    p = numpy.vstack((p, numpy.append(numpy.array(s[:2]), numpy.array
        (c1))))

    #if birth with mutation (1 trait)
elif a1 < u <= a2:
    x1 = int(numpy.random.randint(1, 3, 1))
    z1 = [[dm(s[0]), s[1]], [s[0], dm(s[1])]]
    c2 = [1, time + jump_time, 0.0, p[-1, 5]+1, s[5], a]
    p = numpy.vstack((p, numpy.append(numpy.array(z1[x1-1]), numpy.
        array(c2))))

    #if birth with mutation (2 traits)
elif a2 < u <= a3:
    c3 = [1, time + jump_time, 0.0, p[-1, 5]+1, s[5], a]
    p = numpy.vstack((p, numpy.append(numpy.array([dm(s[0]), dm(s[1])
        ]), numpy.array(c3))))
```

```
        #if death
    else:
        p[(p[:, 5] == s[5]), 2] = 0
        p[(p[:, 5] == s[5]), 4] = time + jump_time

    time += jump_time

    return p, time


#for simulating one trajectory of the process of number_of_jumps jumps

def trajectoire(p):
    population_size = sum(p[:, 2])
                time = 0
    for cs in range(0, number_of_jumps):
        if population_size >= 1:
            x = transition(p, time)
            p = x[0]
            time = x[1]
            population_size = sum(p[:, 2])
            print cs
        else:
            break
    p[(p[:, 4] == 0), 4] = time
    return p, time
```

5.3 Monomorphic and bimorphic deterministic dynamics

In this section, we study a deterministic approximation of the process Z^K when K goes to infinity. We also assume that p_K goes to zero : it means that almost no mutation occurs on a time interval $[0, T]$. Nonetheless, some phenotypic variation is created by Lansing Effect. Since our model is density-dependent, the deterministic approximation is a system of classical non-linear partial differential equations similar as the Gurtin MacCamy Equation [38]. In the monomorphic case, we show that the dynamics converges to the unique non-trivial equilibrium. In the bimorphic case, we show the convergence to a monomorphic equilibrium. Note that a monomorphic population with trait x is composed of two subpopulations with traits (x_b, x_d) and $(x_b, 0)$.

Notations 5.3.1. We define $\mathbf{I} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$.

5.3.1 Monomorphic dynamics

Let $x = (x_b, x_d) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ be a phenotypic trait. We consider a monomorphic initial sequence $(Z_0^K)_K$ such that Z_0^K converges as $K \to \infty$ to the measure $\delta_x n_x(0,a)da$ which describes a monomorphic population with trait x. Then, as in [82], we can prove that the sequence of processes $(Z^K)_K$ converges in probability on any finite time interval to the weak solution $(n_x(t,.), t \geqslant 0) = ((n_x^1(t,.), n_x^2(t,.)), t \geqslant 0) \in C(\mathbb{R}_+, L^1(\mathbb{R}_+)^2)$ of the following system of partial differential equations

$$\begin{cases} \partial_t n_x(t,a) + \partial_a n_x(t,a) = -\left(\mathbf{D}_x(a) + \eta \|n_x(t,.)\|_1 \mathbf{I}\right) n_x(t,a) \\ n_x(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha) n_x(t,\alpha) d\alpha \end{cases} \tag{5.4}$$

where the densities $n_x^1(t,.)$ and $n_x^2(t,.)$ describe the population distributions with trait (x_b, x_d) and $(x_b, 0)$ respectively ;

$$\|n_x(t,.)\|_1 = \sum_{i \in \{1,2\}} \int_{\mathbb{R}_+} |n_x^i(t,\alpha)| d\alpha$$

is the total population size and

$$\mathbf{B}_x(a) = \begin{pmatrix} \mathbb{1}_{a \leqslant x_b \wedge x_d} & 0 \\ \mathbb{1}_{x_d < a \leqslant x_b} & 1_{a \leqslant x_b} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{D}_x(a) = \begin{pmatrix} \mathbb{1}_{a > x_d} & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \tag{5.5}$$

are the birth and death interactions. Equation (5.4) can be interpreted as a selection-mutation equation with discrete trait space and age structure. We refer to [87] for the well-posedness theory of $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ solutions of Equation (5.4).

We introduce the set of viable traits

$$\mathcal{V} = \{x = (x_b, x_d) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 : x_b \wedge x_d > 1\}. \tag{5.6}$$

We show that for any trait $x \in \mathcal{V}$, there exists a unique non-trivial and globally stable stationary state of (5.4).

Proposition 5.3.2. Assume that $x \in \mathcal{V}$. There exists a unique non-trivial stationary solution $\overline{n}_x \in L^1(\mathbb{R}_+)^2$ to Equation (5.4). Moreover, any $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ non negative solution $n_x(t,.)$ of (5.4) such that $n_x^1(t,.) \neq 0$ converges to $\overline{n}_x$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ as $t \to \infty$.

Remark 5.3.3. In Proposition 5.3.6 below, we will give a more explicit expression for the stationary state $\overline{n}_x$.

The proof of Proposition 5.3.2 is based on the study of the associated linear dynamics. We introduce the linear operator

$$\begin{array}{rcl} A : D(A) \subset L^1(\mathbb{R}_+)^2 & \to & L^1(\mathbb{R}_+)^2 \\ u & \mapsto & -u' - \mathbf{D}_x(a) u \end{array} \tag{5.7}$$

where $D(A) = \{u \in L^1(\mathbb{R}_+)^2 : u \text{ abs. cont.}, u' \in L^1(\mathbb{R}_+)^2,\ u(0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha)u(\alpha)d\alpha\}$. It is well known that A is the infinitesimal generator of a strongly continuous semigroup of linear operators [87, Proposition 3.7] which describes the solutions of the linear system of McKendrick Von- Foerster Equation

$$\begin{cases} \partial_t v_x(t,a) + \partial_a v_x(t,a) = -\mathbf{D}_x(a)v_x(t,a) \\ v_x(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha)v_x(t,\alpha)d\alpha. \end{cases} \tag{5.8}$$

In [21], a similar linear model is studied. The "entropy method" introduced in [69] allows the authors to prove the convergence of the normalised solutions to some stable distribution in some weighted L^1-space. We need stronger convergence in order to study the long-time behaviour of the masses of the solutions of (5.4). Since the birth matrix $\mathbf{B}_x$ is not irreducible and the parameters $\mathbf{B}_x$ and $\mathbf{D}_x$ are not smooth, we cannot apply Theorems 4.9 and 4.11 in [87]. Nonetheless, we easily extend them to our reducible and non-smooth setting.

We define the Malthusian parameter $\lambda(x)$ associated with some trait x as the unique solution of the equation

$$\int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda(x)a}da = 1. \tag{5.9}$$

Proposition 5.3.4 justifies this definition and shows that $\lambda(x)$ is the asymptotic growth rate of the dynamics defined by (5.8). Its proof is postponed to Appendix.
Let us define for all $z \in \mathbb{C}$ the 2×2 matrix

$$\mathbf{F}(z) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(a) \exp\left(-\int_0^a (\mathbf{D}_x(\alpha) + z\mathbf{I})d\alpha\right) da. \tag{5.10}$$

(Note that it is well-defined since $\mathbf{B}_x$ has compact support).

Proposition 5.3.4. Assume that $x \in \mathcal{V}$. Then the linear operator A admits a unique couple of simple principal eigenelements $(\lambda(x), N_x) \in \mathbb{R}_+^* \times D(A)$ where the stable age distribution N_x satisfies

$$N_x^1(a) = e^{-(\lambda(x)a + (a-x_d)\vee 0)}, \quad N_x^2(a) = \frac{[\mathbf{F}(\lambda(x))]_{21}}{1 - [\mathbf{F}(\lambda(x))]_{22}} e^{-(1+\lambda(x))a}.$$

Moreover, for any non-negative solution $v_x(t,a)$ of (5.8) in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$, there exists a positive constant $c(v_x(0,.))$ such that $e^{-\lambda(x)t}v_x(t,.) \to c(v_x(0,.))N_x$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ as $t \to +\infty$.

Let us now give a lemma which will be used to study the long-time behaviour of the masses of the solutions of (5.4) and whose proof is postponed to Appendix.

Lemma 5.3.5. Let $(m_{11}, m_{12}, m_{22}) \in \mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_-^*$. Let $\mathcal{D}_{11}(t), \mathcal{D}_{12}(t), \mathcal{D}_{22}(t)$ be continuous functions from $\mathbb{R}_+$ to $\mathbb{R}$ which tend to zero as $t \to \infty$. Let us denote

$$M = \begin{pmatrix} m_{11} & 0 \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix}, \quad \mathcal{D}(t) = \begin{pmatrix} \mathcal{D}_{11}(t) & 0 \\ \mathcal{D}_{21}(t) & \mathcal{D}_{22}(t) \end{pmatrix}.$$

Then any solution $(z(t), t \geqslant 0)$ of the equation

$$\frac{\mathrm{d}z(t)}{\mathrm{dt}} = (M + \mathcal{D}(t))z(t) - \eta \|z(t)\|_1 \, z(t) \tag{5.11}$$

started at $z(0) \in \mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+$ converges to a vector $\overline{z}$ which satisfies

$$\overline{z}_1 = \frac{m_{11}}{\eta} \frac{1}{1 + \frac{m_{21}}{m_{11} - m_{22}}}, \quad \overline{z}_2 = \frac{m_{21}}{m_{11} - m_{22}} \overline{z}_1. \tag{5.12}$$

We conclude this section by proving Proposition 5.3.2.

Proof of Proposition 5.3.2. We prove the first assertion. Let $x \in \mathcal{V}$ and let $\lambda(x)$ be the principal eigenvalue of A given by Proposition 5.3.4. Let $\overline{n}_x$ be the (unique) principal eigenvector of A which satisfies $\eta \|\overline{n}_x\|_1 = \lambda(x)$. It is obvious that $\overline{n}_x$ is a non-trivial stationary state of (5.4). Reciprocally, let $\overline{n}$ be a stationary state of (5.4). Then we have necessarily $\lambda(x) = \eta \|\overline{n}\|_1$ and that $\overline{n}$ is an eigenvector of A associated with the eigenvalue $\lambda(x)$ that allows us to conclude. We now study the long-time behaviour of the solutions. Let us define

$$v_x(t, a) = \exp\left(\eta \int_0^t \|n_x(s, .)\|_1 ds\right) n_x(t, a).$$

It is straightforward to prove that v_x is a solution of the linear equation (5.8). By Proposition 5.3.4 we have $e^{-\lambda(x)t} v_x(t, .) \to c(v_x(0, .))N_x$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ as $t \to \infty$. We deduce that for $i \in \{1, 2\}$ and denoting $\rho_x^i(t) = \|n_x^i(t, .)\|_1$,

$$\frac{n_x^i(t, .)}{\rho_x^i(t)} = \frac{e^{-\lambda(x)t} v_x^i(t, .)}{\int_{\mathbb{R}_+} e^{-\lambda(x)t} v_x^i(t, \alpha) d\alpha} \to \frac{N_x^i}{\int_{\mathbb{R}_+} N_x^i(\alpha) d\alpha} \tag{5.13}$$

in $L^1(\mathbb{R}_+)$ as $t \to +\infty$. We now study the behaviour of the masses $\rho_x(t)$. By deriving under the integral, we obtain that for $i \in \{1, 2\}$

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}\rho_x^i(t)}{\mathrm{dt}} &= \sum_{j=1}^{2} \int_{\mathbb{R}_+} \left([\mathbf{B}_x(\alpha)]_{ij} - [\mathbf{D}_x(\alpha)]_{ij}\right) n_x^j(t, \alpha) d\alpha - \eta \rho_x^i(t) \|\rho_x(t)\|_1 \\ &= \sum_{j=1}^{2} \rho_x^j(t) \int_{\mathbb{R}_+} \left([\mathbf{B}_x(\alpha)]_{ij} - [\mathbf{D}_x(\alpha)]_{ij}\right) \frac{n_x^j(t, \alpha)}{\rho_x^j(t)} d\alpha - \eta \rho_x^i(t) \|\rho_x(t)\|_1. \end{aligned}$$

Hence we obtain by (5.13) that

$$\frac{\mathrm{d}\rho_x(t)}{\mathrm{dt}} = (\mathbf{A} + \mathcal{A}(t))\rho_x(t) - \eta\|\rho_x(t)\|_1\rho_x(t)$$

where $\mathbf{A} = (a_{ij})$ and for $(i,j) \in \{1,2\}^2$,

$$a_{ij} = \int_{\mathbb{R}_+} ([\mathbf{B}_x(\alpha)]_{ij} - [\mathbf{D}_x(\alpha)]_{ij}) \frac{N_x^j(\alpha)}{\int_{\mathbb{R}_+} N_x^j} d\alpha, \tag{5.14}$$

and $\mathcal{A}(t)$ is a continuous function decreasing to zero as t tends to infinity. Since $a_{11} = \lambda(x) > 0$, $a_{21} \geqslant 0$, $a_{12} = 0$ and $a_{22} < 0$, Lemma 5.3.5 allows us to conclude that $\rho_x(t)$ converges to $\overline{\rho}_x$, which is defined as the unique solution of the equation $A\overline{\rho}_x - \eta\|\overline{\rho}_x\|_1\overline{\rho}_x = 0$. We easily solve this system and we obtain that $\overline{\rho}_x$ satisfies

$$\overline{\rho}_x^1 = \frac{\lambda(x)}{\eta}\frac{1}{1+\frac{a_{21}}{\lambda(x)-a_{22}}}, \quad \overline{\rho}_x^2 = \frac{a_{21}}{\lambda(x)-a_{22}}\overline{\rho}_x^1. \tag{5.15}$$

□

We conclude this section by writing more explicit formulas for the stationary state $\overline{n}_x$.

Proposition 5.3.6. Let $x \in \mathcal{V}$ then we have

$$\overline{n}_x^1(a) = \overline{\rho}_x^1 \frac{N_x^1(a)}{\int_{\mathbb{R}_+} N_x^1(\alpha)d\alpha}, \quad \overline{n}_x^2(a) = \overline{\rho}_x^2 \frac{N_x^2(a)}{\int_{\mathbb{R}_+} N_x^2(\alpha)d\alpha}$$

where

$$\overline{\rho}_x^1 = \frac{\lambda(x)}{\eta}\frac{1}{1+\frac{a_{21}}{\lambda(x)-a_{22}}}, \quad \overline{\rho}_x^2 = \frac{a_{21}}{\lambda(x)-a_{22}}\overline{\rho}_x^1,$$

N_x is defined in Proposition 5.3.4 and a_{ij} are defined in (5.14).

Démonstration. It is a direct consequence of (5.13) and (5.15). □

Interprétation biologique 1. Equation (5.4) describes the dynamics of a large monomorphic population with trait x. Proposition 5.3.2 shows that the age distribution of the population stabilizes around the equilibrium $\overline{n}_x = (\overline{n}_x^1, \overline{n}_x^2)$. The equilibria $\overline{n}_x^1$ and $\overline{n}_x^2$ describe the age equilibria of the population with trait (x_b, x_d) and $(x_b, 0)$ respectively. We observe that if $x_b < x_d$, then $a_{21} = 0 = \overline{\rho}_x^2$ and Proposition 5.3.6 leads to the equilibrium $\overline{n}_x = (\overline{n}_x^1, 0)$.

5.3.2 Bimorphic dynamics

Let $x = (x_b, x_d)$ and $y = (y_b, y_d)$ be two viable traits. We consider a bimorphic initial sequence $(Z_0^K)_K$ weakly converging to $\delta_x n_x(0,a)da + \delta_y n_y(0,a)da$ as K tends to infinity. Using similar arguments as in [82], we can prove that the sequence of processes $(Z^K)_K$ converges in probability, on any finite time interval, to the solution $((n_x(t,.), n_y(t,.)), t \geqslant 0) \in L^1(\mathbb{R}_+)^4$ of the following system of non-linear partial differential equations

$$\begin{cases} \partial_t n_x(t,a) + \partial_a n_x(t,a) = -\left(\mathbf{D}_x(a) + \eta(\|n_x(t,.)\|_1 + \|n_y(t,.)\|_1)\mathbf{I}\right) n_x(t,a) \\ n_x(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha) n_x(t,\alpha) d\alpha \\ \partial_t n_y(t,a) + \partial_a n_y(t,a) = -\left(\mathbf{D}_y(a) + \eta(\|n_x(t,.)\|_1 + \|n_y(t,.)\|_1)\mathbf{I}\right) n_y(t,a) \\ n_y(t,0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_y(\alpha) n_y(t,\alpha) d\alpha. \end{cases} \tag{5.16}$$

Equations (5.16) describe the dynamics of two monomorphic populations with traits x and y interacting by competition. We prove the following proposition.

Proposition 5.3.7. Let $x, y \in \mathcal{V}$ such that $x_b \wedge x_d < y_b \wedge y_d$. Then any $L^1(\mathbb{R}_+)^4$-solution $(n_x(t,.), n_y(t,.))$ of (5.16) satisfying $n_y^1(t,.) \neq 0$ converges to $(0, \overline{n}_y)$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^4$ as $t \to \infty$.

Démonstration. Let $x, y \in \mathcal{V}$ such that $x_b \wedge x_d < y_b \wedge y_d$. Then by (5.9), we have that $\lambda(x) < \lambda(y)$. For $u \in \{x, y\}$ we define

$$v_u(t,a) = \exp\left(\eta \int_0^t (\|n_x(s,.)\|_1 + \|n_y(s,.)\|_1) ds\right) n_u(t,a).$$

The functions v_x and v_y are solutions of the linear systems (5.8). We deduce from Proposition 5.3.4 that $e^{-\lambda(u)t} v_u(t,.) \to c(v_u(0,.)) N_u$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ as $t \to +\infty$, for a positive constant $c(v_u(0,.))$. Hence, we obtain that $e^{-\lambda(x)t} \int_{\mathbb{R}_+} v_x^1(t,\alpha) d\alpha$ converges to a positive limit. Since $\lambda(y) > \lambda(x)$ it comes that $e^{-\lambda(y)t} \int_{\mathbb{R}_+} v_x^1(t,\alpha) d\alpha$ converges to 0 as $t \to +\infty$. We deduce that

$$\frac{\rho_y^1(t)}{\rho_x^1(t)} = \frac{e^{-\lambda(y)t} \int_{\mathbb{R}_+} v_y^1(t,\alpha) d\alpha}{e^{-\lambda(y)t} \int_{\mathbb{R}_+} v_x^1(t,\alpha) d\alpha} \to +\infty.$$

Since $\rho_y^1(t)$ is bounded we deduce that $\rho_x^1(t) \to 0$ and similarly that $\rho_x^2(t) \to 0$. Then the population with trait x becomes extinct. Using similar arguments as in the previous proof we obtain that $n_y(t,.) \to \overline{n}_y$ in $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ which allows us to conclude. □

Interprétation biologique 2. Equation (5.16) describes a competition dynamics between two large monomorphic populations with trait x and y. Proposition 5.3.7 shows that if $x_b \wedge x_d < y_b \wedge y_d$, then the population with trait y invades and becomes fixed while the population with trait x becomes extinct. That gives us an invasion-implies-fixation criterion.

5.4 Adaptive dynamics analysis

In this section, we study the model that we introduced in Section 2 under the different scaling of the adaptive dynamics. We generalise the Trait substitution sequence with age structure (cf. [63]) to take into account the Lansing Effect. Then we study the behaviour of the TSS on a large time-scale when mutations are small. We show that the limiting behaviour of the TSS is described by a differential inclusion which generalises the canonical equation of adaptive dynamics (cf. [30],[18],[19]) to non regular fitness functions. We first state some properties of the demographic parameters and introduce the invasion fitness function.

5.4.1 Malthusian parameter and invasion fitness

Let us introduce the following sets : $U_1 = \{x \in \mathcal{V} : x_b < x_d\}$, $U_2 = \{x \in \mathcal{V} : x_d < x_b\}$ and $\mathcal{H} = \{x \in \mathcal{V} : x_b = x_d\}$.

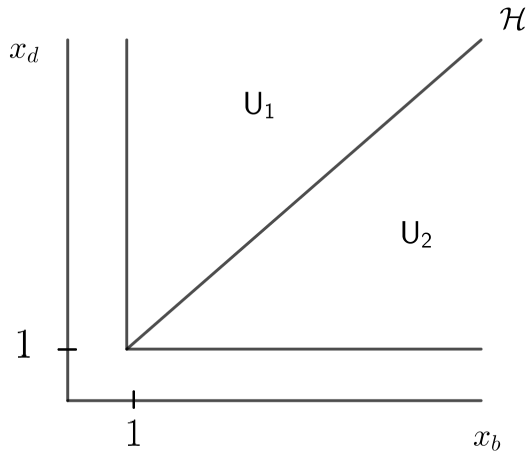

FIGURE 5.5 – Picture of $\mathcal{V} = U_1 \cup \mathcal{H} \cup U_2$.

Malthusian parameter

We now give some properties of the Malthusian parameter $\lambda(x)$ defined in (5.9).

Proposition 5.4.1. (i) For all $x \in \mathcal{V}$, $0 \leqslant \lambda(x) < 1$.

(ii) The map $x \in \mathcal{V} \mapsto \lambda(x)$ is continuous. It is differentiable on $U_1 \cup U_2$ and satisfies

$$\begin{aligned} \forall x \in U_1, \quad \nabla\lambda(x) &= \left(\frac{e^{-\lambda(x)x_b}}{G(x)}, 0 \right) \\ \forall x \in U_2, \quad \nabla\lambda(x) &= \left(0, \frac{e^{-\lambda(x)x_d}}{G(x)} \right) \end{aligned} \tag{5.17}$$

where $G(x) = \int_0^{x_b \wedge x_d} a e^{-\lambda(x)a} da$.

(iii) We have $\sup_{x \in U_1 \cup U_2} \|\nabla\lambda(x)\| < +\infty$. Moreover, for all $i \in \{1, 2\}$, the fitness gradient $\nabla\lambda$ is Lipschitz on U_i.

Remark 5.4.2. Note that the Malthusian parameter $\lambda(x)$ is not differentiable on the diagonal $\mathcal{H}$, which can be easily obtained by computing left and right partial derivatives on $\mathcal{H}$.

Notations 5.4.3. For all $h \in \mathbb{R}$ we define $(h)_1 = \begin{pmatrix} h \\ 0 \end{pmatrix}$ and $(h)_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ h \end{pmatrix}$.

Démonstration. (i) Since $x_b \wedge x_d > 1$ we obtain from the definition (5.9) that $\lambda(x) > 0$. Assume that $\lambda(x) \geqslant 1$. Then we obtain that $1 = \int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda(x)a} da \leqslant 1 - e^{-x_b \wedge x_d}$ which is absurd.
(ii) We prove the continuity. Let $x \in \mathcal{V}$ and let (x_n) be a sequence of $\mathcal{V}$ such that $x^n \to x$. By (i), λ is bounded and we can extract a subsequence (still denoted $(x^n)_n$ by simplicity) such that $\lambda(x^n) \to \lambda^*$. We deduce that $1 = \int_0^{x_b^n \wedge x_d^n} e^{-\lambda(x^n)a} da \to \int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda^* a} da = 1$ which allows us to conclude. Differentiability properties are a direct consequence of the Implicit Function Theorem. For each $i \in \{1, 2\}$ we apply implicit function Theorem to the map

$$(\lambda, x) \in \mathbb{R} \times U_i \mapsto \int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda a} da - 1.$$

We deduce that λ is differentiable over $U_1 \cup U_2$ and that

$$\forall i \in \{1, 2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad \nabla\lambda(x) = \left(\frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \right)_i .$$

(iii) It is straightforward to check that for all $x \in \mathcal{V}$,

$$\frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \leqslant \frac{1}{\int_0^1 a e^{-a} da}$$

which allows us to obtain that $\sup_{x \in U_1 \cup U_2} \|\nabla\lambda(x)\| < +\infty$. Moreover, the gradient $\nabla\lambda$ is obviously differentiable on U_i. Since G is bounded below by $\int_0^1 a e^{-a} da$, we deduce that $\nabla\lambda$ has bounded derivatives on U_i and that $\nabla\lambda$ is Lipschitz on U_i. □

Remark 5.4.4. Formulae (5.17) describe the sensitivity of the Malthusian parameter to small variations of the trait x as well as the strength of selection at ages x_b and x_d for a population with Lansing effect. The quantity $G(x)$ can be interpreted as the mean generation time associated with the trait x. Moreover (5.17) and Proposition 5.3.4 yield

$$\forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad \nabla\lambda(x) = \left(\frac{N_x^1(x_b \wedge x_d)}{G(x)}\right)_i \tag{5.18}$$

where N_x^1 is the stable age distribution. In [15], Caswell obtains similar formulae for derivatives of the Malthusian parameter with respect to some little perturbations on the intensity of birth or death at some given age while our formulae are obtained considering a small perturbation on the duration of the reproduction phase (not on the intensity).

The following proposition recalls a simple link between the Malthusian parameter and the stationary state of the monomorphic partial differential equation (5.4).

Proposition 5.4.5. (i) For all $x \in \mathcal{V}$, we have $\lambda(x) = \eta \, \|\overline{n}_x\|_1$.
(ii) The map $x \in \mathcal{V} \mapsto \overline{n}_x(0)$ is continuous and bounded.

Démonstration. (i) has been proved at the beginning of the proof of Proposition 5.3.2.
(ii) By (i) we have

$$\lambda(x) = \eta \left(\overline{n}_x^1(0) u_1(x) + \overline{n}_x^2(0) u_2(x)\right) \tag{5.19}$$

where

$$u_1(x) = \int_0^{+\infty} \exp\left(-\int_0^a \mathbb{1}_{\alpha > x_d} d\alpha - \lambda(x) a\right) da \; ; \; u_2(x) = \int_0^{+\infty} \exp\left(-(1+\lambda(x))a\right) da.$$

Moreover $\overline{n}_x(0)$ is a solution of

$$\overline{n}_x(0) = \mathbf{F}(\lambda(x)) \, \overline{n}_x(0) \tag{5.20}$$

where $\mathbf{F}$ is defined in (5.10). From (5.19) and (5.20) we obtain by simple computation that

$$\overline{n}_x^1(0) = \frac{\lambda(x)}{\eta} \frac{1}{u_1(x) + u_2(x) \frac{[\mathbf{F}(\lambda(x))]_{21}}{1 - [\mathbf{F}(\lambda(x))]_{22}}}$$

which is a continuous function of x. Boundedness is obvious arguing that $\overline{n}_x^1(0) \leqslant \|\overline{n}_x\|_1$. □

Invasion fitness

We extend the definition of the invasion fitness for age-structured populations introduced in [63, Section 3] to take into account the Lansing effect.

Definition 5.4.6. For all $y \in \mathbb{R}_+^*$ and $x \in \mathcal{V}$, the invasion fitness $1-z(y,x)$ is defined as the survival probability of a bi-type age structured branching process with birth rates and death rates defined in (5.5), respectively equal to

$$\mathbf{B}_y(a) \quad \text{and} \quad \mathbf{D}_y(a) + \eta \left\| \overline{n}_x \right\| \mathbf{I}.$$

The next proposition gives a precise and precious relation between the invasion fitness and the Malthusian parameter.

Proposition 5.4.7. Let $y \in \mathbb{R}_+^*$ and $x \in \mathcal{V}$, then the invasion fitness satisfies

$$1 - z(y,x) = \max(\lambda(y) - \lambda(x), 0). \tag{5.21}$$

Démonstration. Let $Z_t(da) = (Z_t^1(da), Z_t^2(da))$ be an age- structured branching process with birth rates $\mathbf{B}_y(a)$ and death rates $\mathbf{D}_y(a) + \eta \left\| \overline{n}_x \right\| \mathbf{I} = \mathbf{D}_y(a) + \lambda(x)\mathbf{I}$. The process Z_t becomes extinct if and only if the process Z_t^1 becomes extinct. Indeed, if $Z_0^1 = 0$, the process Z_t^2 evolves as a sub-critical branching process. The process Z_t^1 is an age structured branching process with birth rates and death rates respectively

$$\left[\mathbf{B}_y(a)\right]_{11} = \mathbb{1}_{a \leqslant y_b \wedge y_d} \quad \text{and} \quad \left[\mathbf{D}_y(a)\right]_{11} + \lambda(x) = \mathbb{1}_{a > y_d} + \lambda(x).$$

We deduce that $z(y,x)$ equals the smallest solution of the equation $z = F(z)$ where

$$\begin{aligned}
F(z) &= \int_{\mathbb{R}_+} e^{(z-1)\int_0^a [\mathbf{B}_y(\alpha)]_{11} d\alpha} \left(\left[\mathbf{D}_y(a)\right]_{11} + \lambda(x) \right) e^{-\int_0^a \left([\mathbf{D}_y(\alpha)]_{11} + \lambda(x) \right) d\alpha} da \\
&= \int_0^{y_b \wedge y_d} \lambda(x) e^{(z-1-\lambda(x))a} da + e^{(z-1)(y_b \wedge y_d)} \int_{y_b \wedge y_d}^{y_d} \lambda(x) e^{-\lambda(x)a} da \\
&+ e^{(z-1)(y_b \wedge y_d)} (1 + \lambda(x)) \int_{y_d}^{+\infty} e^{-(a-y_d)-\lambda(x)a} da \\
&= 1 - e^{(z-1-\lambda(x))(y_b \wedge y_d)} + (z-1) \int_0^{y_b \wedge y_d} e^{(z-1-\lambda(x))a} da \\
&+ e^{(z-1)y_b \wedge y_d} \left(e^{-\lambda(x)(y_b \wedge y_d)} - e^{-\lambda(x) y_d} \right) + e^{(z-1)(y_b \wedge y_d)} + e^{(z-1)(y_b \wedge y_d)} e^{-\lambda(x) y_d} \\
&= 1 + (z-1) \int_0^{y_b \wedge y_d} e^{(z-1-\lambda(x))a} da.
\end{aligned}$$

We have obtained that the equation $z = F(z)$ is equivalent to

$$z - 1 = (z-1) \int_0^{y_b \wedge y_d} e^{(z-1-\lambda(x))a} da. \tag{5.22}$$

If $\lambda(y) > \lambda(x)$, Equation (5.22) admits two solutions $z = 1$ and $z = \lambda(x) - \lambda(y) + 1 < 1$. If $\lambda(y) < \lambda(x)$, Equation (5.22) admits a unique solution $z = 1$. That allows us to conclude the proof. □

Remark 5.4.8. It is interesting to note that in our model, the invasion fitness (which is a concept from adaptive dynamics theory) and the Malthusian parameter are connected thanks to a simple relation.

The following proposition characterises the set of traits y which can invade some given trait x.

Proposition 5.4.9. For all $x \in \mathcal{V}$, $y \in \mathbb{R}_+^2$,

$$1 - z(y,x) > 0 \Longleftrightarrow \lambda(y) > \lambda(x) \Longleftrightarrow x_b \wedge x_d < y_b \wedge y_d.$$

Démonstration. The first equivalence is obvious seeing Proposition 5.4.7.
By definition of the Malthusian parameter, for all $u \in \{x, y\}$ we have

$$\int_0^{u_b \wedge u_d} e^{-\lambda(u)a} da = 1.$$

From this definition, we easily deduce the following equivalences :

$$\begin{aligned} \max(\lambda(y) - \lambda(x), 0) > 0 &\Longleftrightarrow \lambda(y) - \lambda(x) > 0 \\ &\Longleftrightarrow \int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-\lambda(y)a} da < 1 \\ &\Longleftrightarrow x_b \wedge x_d < y_b \wedge y_d, \end{aligned}$$

which conclude the proof. □

5.4.2 Trait Substitution Sequence with age structure

We first generalise the definition of the Trait Substitution Sequence (TSS) with age structure defined in [63] to take into account the Lansing Effect.

Definition 5.4.10. We define the measure valued process $(T_t(dx, da), t \geqslant 0)$ by

$$T_t(dx, da) = \delta_{X(t)}(dx)\overline{n}^1_{X(t)}(a)da + \delta_{(X_b(t),0)}(dx)\overline{n}^2_{X(t)}(a)da$$

where $(X(t), t \geqslant 0) = ((X_b(t), X_d(t)), t \geqslant 0)$ is defined as the pure jump Markov process on $\mathcal{V}$ with infinitesimal generator L defined for all measurable and bounded function $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}$ and $x \in \mathcal{V}$ by

$$L\varphi(x) = \int_{(\mathbb{R}_+)^2} (\varphi(x+h) - \varphi(x))(\lambda(x+h) - \lambda(x))\ \overline{n}^1_x(0)\ \mu(dh) \tag{5.23}$$

where

$$\mu(dh) = \frac{k(h_b)dh_b \otimes \delta_0(dh_d) + \delta_0(dh_b) \otimes k(h_d)dh_d}{2},$$

k being defined in (5.3).
The process X will be called the *Trait Substitution Sequence*.

Remark 5.4.11. The process $(T_t, t \geqslant 0)$ describes the evolution of the phenotypic structure of the population at the mutational time-scale. At each time, and because of the Lansing effect, the population is composed of two sub-populations at each time t : the first one corresponds to viable individuals with trait $X(t) = (X_b(t), X_d(t)) \in \mathcal{V}$ whose age distribution is given by $\overline{n}^1_{X(t)}(a)da$; and the second one is composed of individuals generated by the Lansing effect, with trait $(X_b(t), 0)$ and age distribution $\overline{n}^2_{X(t)}(a)da$.

Remark 5.4.12. Figure 5.6 describes the behaviour of the process $(X(t), t \geqslant 0)$.
Any trait $x \in \mathcal{H}$ is an absorbing state for the process X. Indeed, by Proposition 5.4.9, for all $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}$ measurable and bounded, for all $x \in \mathcal{H}$, $L\varphi(x) = 0$.
By definition of the measure $\mu(dh)$ the process evolves horizontally or vertically (which means that the two traits x_b and x_d do not mutate simultaneously). By Proposition 5.4.9, we deduce easily that the process evolves from the left to the right on U_1 and from bottom to top on U_2.
Since the jump rates are continuous and tend to zero on $\mathcal{H}$, the process slows down as it approaches $\mathcal{H}$.

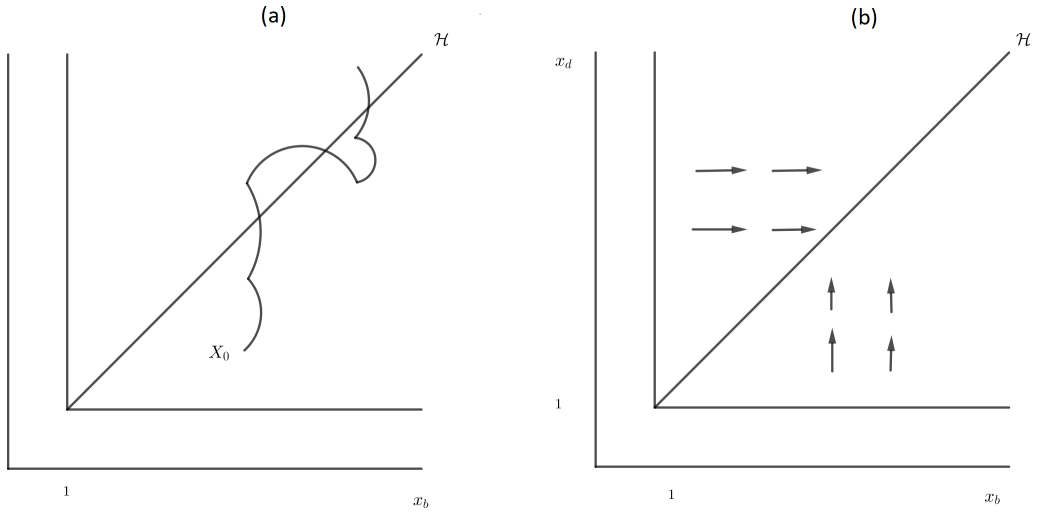

FIGURE 5.6 – (a) : This picture represents a trajectory of the TSS process. (b) : This picture represents the drift associated with the TSS process.

We now explain the heuristics, rigorously proved in [63], which allow to obtain the TSS from the individual based model defined in Section 2.1. The main ideas have been introduced in [16], for a population without age-structure. They are based on the time-scale separation assumption on mutation probability p_K : as $K \to +\infty$

$$\forall V > 0, \quad \exp(-KV) = o(p_K), \quad p_K = o\left(\frac{1}{K \log(K)}\right), \tag{5.24}$$

which allows to separate the effect of the natural selection and the appearance of new mutants. Let $x \in \mathcal{V}$ and consider a sequence $(Z_0^K)_K$ converging to $\delta_x n_x^1(0,a)da$ as $K \to +\infty$.

1) Monomorphic approximation. For large K, the process Z_t^K stays close to the measure $\delta_x n_x^1(t,.) + \delta_{(x_b,0)} n_x^2(t,.)$ where $n_x(t,.) = (n_x^1(t,.), n_x^2(t,.))$ satisfies the partial differential equation (5.4). By Proposition 5.3.2, the dynamics $n_x(t,.)$ converges to $\overline{n}_x = (\overline{n}_x^1, \overline{n}_x^2)$ as t tends to infinity and hence reaches a given neighbourhood of $\overline{n}_x$ in finite time. By using large deviation results [82], we obtain with probability tending to one as K tends to infinity that the process Z_t^K stays in this neighbourhood of $\delta_x \overline{n}_x^1 + \delta_{(x_b,0)} \overline{n}_x^2$ during a time e^{CK} for some $C > 0$. The left-hand side in Assumption (5.24) ensures that the next mutation appears before the process leaves this neighbourhood.

2) Appearance of a mutant. We deduce that the monomorphic population with trait x creates a mutant with trait :

(i) $y = (x_b + h_b, x_d)$ or $y = (x_b, x_d + h_d)$ at a rate approximatively equal to $2Kp_K(1-p_K)\overline{n}_x^1(0)$;

(ii) $y = (x_b + h_b, x_d + h_d)$ at a rate approximatively equal to $Kp_K^2 \overline{n}_x^1(0)$;

(iii) $y = (x_b, h_d)$ or $y = (x_b + h_b, 0)$ at at rate approximatively equal to $2Kp_K(1-p_K)\overline{n}_x^2(0)$;

(iv) $y = (x_b + h_b, h_d)$ at rate approximatively equal to $Kp_K^2 \overline{n}_x^2(0)$.

where the variables h_b and h_d are chosen independently with distribution k.

Since $p_K^2 = o(p_K(1-p_K)$, the cases (ii) and (iv) cannot be observed on the mutation time-scale $t/2K(1-p_K)$.

3) Effect of the natural selection. In cases (i) and (iii), the mutant population dynamics is approximated by a bi-type age structured branching process with birth rates $\mathbf{B}_y$ and death rates $\mathbf{D}_y + \eta \|\overline{n}_x\|_1 \mathbf{I}$. By Proposition 5.4.7, the mutant population survives with probability

$$\max(\lambda(y) - \lambda(x), 0).$$

Let us detail the two different cases.

- Case (i). With probability 1/2, the trait of the mutant is $y = (x_b + h_b, x_d)$. By Proposition 5.4.7, we deduce that the mutant can survive if and only if

$$\lambda(x_b + h_b, x_d) > \lambda(x) \Longleftrightarrow h_b > 0 \text{ and } x \in U_1. \tag{5.25}$$

  With probability 1/2, $y = (x_b, x_d + h_d)$ and can survive if and only if

$$\lambda(x_b, x_d + h_d) > \lambda(x) \Longleftrightarrow h_d > 0 \text{ and } x \in U_2. \tag{5.26}$$

- Case (iii) (Lansing effect). The mutant has the trait $y = (x_b, h_d)$ or $y = (x_b + h_b, 0)$. By (5.3), we have $y \wedge y_d < 1$ which implies that $\lambda(y) < 0$ and then $\max(\lambda(y) - \lambda(x), 0) = 0$. In this case, the mutant population becomes extinct.

We deduce that the mutant can only survive (with positive probability) in case (i). The birth rate of such a mutant (on the time-scale $t/2p_K(1-p_K)$) is given by the intensity measure on $\mathbb{R}$

$$\overline{n}_x^1(0)\mu(dh)$$

that leads to the right hand side in (5.23). The probability that such a mutant survives and reaches a size of order K equals

$$\max(\lambda(y)-\lambda(x),0).$$

Moreover (5.25) and (5.26) imply that

$$\max(\lambda(x+h)-\lambda(x),0)\mu(dh)=(\lambda(x+h)-\lambda(x))\mathbb{1}_{\mathbb{R}_+^2}(h)\mu(dh)$$

that allows to obtain the left hand side of (5.23).
If the mutant population becomes extinct, the resident population stays close to its equilibrium $\overline{n}_x$.
If the mutant population survives, then it reaches a size of order K with a probability that tends to one and the population dynamics is approximated by the solution $(n_x(t,.),n_y(t,.))$ of the bimorphic system of partial differential equations (5.16). In this case we have necessarily $\lambda(y)>\lambda(x)$. By Proposition 5.3.7, the deterministic dynamics $(n_x(t,.),n_y(t,.))$ reaches a neighbourhood of $(0,\overline{n}_y)$. By using branching processes approximations and arguments introduced in [16], we can deduce that the resident population with trait x becomes extinct. One can prove as in [16] that this competition phase has a duration of order $\log(K)$.
The right hand side of Assumption (5.24) ensures that the three steps of invasion are completed before the next mutation occurs.The Markov property allows to reiterate the same reasoning for the next mutation occurence. In summary, the following theorem holds.

Theorem 5.4.13. The following convergence holds in the sense of finite dimensional marginals :

$$\left(Z^K_{\frac{t}{2Kp_K(1-p_K)}},t\geqslant 0\right)\longrightarrow(T_t,t\geqslant 0),\qquad \text{as } K\to\infty,$$

where the process T is defined in Definition 5.4.10.

5.4.3 A canonical inclusion for adaptive dynamics

In this section, we assume in addition that mutations are small. We study the behaviour of the process X defined in (5.23) when the mutation size scale equals $\epsilon>0$ and the time is rescaled by $1/\epsilon^2$. To this aim, we define the rescaled trait substitution sequence process X^ϵ and study the limiting behaviour of the process X^ϵ as $\epsilon\to 0$. In the

usual cases (smooth fitness functions) the canonical equation introduced by Dieckmann-Law can be derived as limit of X^ϵ as $\epsilon \to 0$ (cf. [19]). As observed in Section 4.1, the fitness function $\lambda(x)$ does not satisfy these regularity assumptions. To overpass this difficulty, we use the approach developed in [36] based on differential inclusions. We prove in Theorem 5.4.17 that the set of limit points of the family X^ϵ is characterised as the set of solutions of a differential inclusion.

Definition 5.4.14. The rescaled TSS process $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ is defined as a pure jump Markov process with infinitesimal generator L^ϵ defined for all measurable and bounded function $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}$ and $x \in \mathcal{V}$ by

$$L^\epsilon \varphi(x) = \frac{1}{\epsilon^2} \int_{(\mathbb{R}_+)^2} (\varphi(x + \epsilon h) - \varphi(x))(\lambda(x + \epsilon h) - \lambda(x)) \overline{n}_x^1(0) \mu(dh) \tag{5.27}$$

Remark 5.4.15. The process X^ϵ shows a dynamics similar to the process X. The jump rates are of order $1/\epsilon$ and the jump sizes are of order ϵ.

We first introduce the set-valued map $F : \mathcal{V} \to \mathcal{P}(\mathbb{R}_+^2)$ defined for any $x \in \mathcal{V}$ by

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad & F(x) = (f(x,1))_i \\ \forall x \in \mathcal{H}, \quad & F(x) = \left\{ \frac{1}{2} \begin{pmatrix} f(x,u) \\ f(x,u) \end{pmatrix}, u \in [0,1] \right\}, \end{aligned} \tag{5.28}$$

where for all $(x,u) \in \mathcal{V} \times [0,1]$,

$$f(x,u) = \left(\int_0^u h^2 k(h) dh + \int_u^1 huk(h) dh \right) \frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \frac{\overline{n}_x^1(0)}{2}; \tag{5.29}$$

and G is defined in Proposition 5.4.1.

This set-valued map F somehow generalises the classical fitness gradient. It is represented by a picture in Figure 5.7.
Let us explain the ideas leading to this function. Let us consider a compact subset K of U_i. Since the Malthusian parameter λ is differentiable on U_i, the following approximation holds : for all $h \in \mathbb{R}_+$, uniformly for $x \in K$, we have

$$\lambda(x + \epsilon(h)_i) - \lambda(x) \approx \epsilon(h)_i . \nabla \lambda(x), \tag{5.30}$$

which leads to the definition of F on U_i. We analyse the case $x \in \mathcal{H}$ for which the approximation (5.30) is not true. Indeed, let $x \in \mathcal{H}$ and let $u \in [0,1]$ and let us consider a sequence $x^\epsilon = x - \epsilon(u)_i$, we have

$$\begin{aligned} \lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) &= \lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x - \epsilon(u)_i) \\ &= \lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x) + \lambda(x) - \lambda(x - \epsilon(u)_i) \end{aligned}$$

Assume $h < u$, since λ is differentiable on U_i we obtain when ϵ tends to 0 that

$$\lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) \approx \epsilon(h-u)_i.\nabla\lambda(x) + \epsilon(u)_i.\nabla\lambda(x) \approx \epsilon(h)_i.\nabla\lambda(x),$$

where $\nabla\lambda(x)$ is defined as the limit of $\nabla\lambda(y)$, $y \to x$, $y \in U_i$. That leads to the first integral in (5.29). If $h > u$, we obtain that $\lambda(x + \epsilon(h-u)_i) - \lambda(x) = 0$ and

$$\lambda(x^\epsilon + \epsilon(h)_i) - \lambda(x^\epsilon) \approx \epsilon(u)_i.\nabla\lambda(x) \leqslant \epsilon(h)_i.\nabla\lambda(x),$$

which leads to the second integral in (5.29). The inequality above means that when the process evolves near the diagonal $\mathcal{H}$ the adaptation slows down.

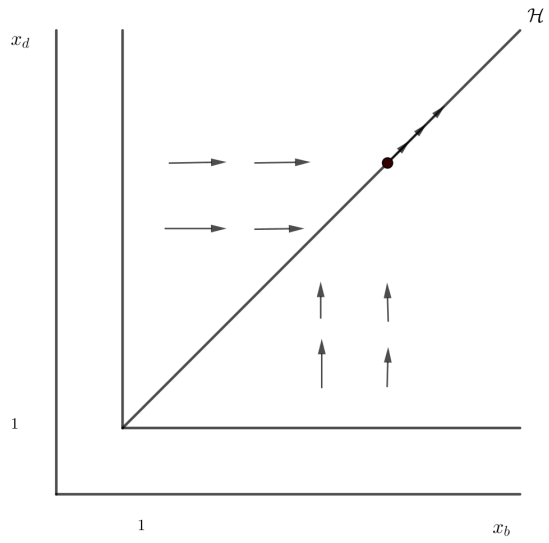

FIGURE 5.7 – Representation of the set-valued map F.

We now introduce the differential inclusion associated with F that generalises the classical canonical equation for adaptive dynamics. For any $T > 0$ and $x^0 \in \mathcal{V}$, we denote by $\mathcal{S}_F(T, x^0)$ the set of solutions of the differential inclusion

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0. \end{cases} \tag{5.31}$$

Remark 5.4.16. A solution of the differential inclusion (5.31) is an absolutely continuous function $x : [0,T] \to \mathcal{V}$ which satisfies, for almost all $t \in [0,T]$,

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)).$$

The following theorem characterises the limit of the process X^ϵ as the solution of the differential inclusion (5.31).

Theorem 5.4.17. Let $x^0 \in \mathcal{V}$. Assume that $X^\epsilon(0) \to x^0$ in probability as $\epsilon \to 0$. For all $T, \delta > 0$,

$$\lim_{\epsilon \to 0} \mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \in [0,T]} |X^\epsilon(t) - x(t)| > \delta \right) = 0.$$

Remark 5.4.18. Theorem 5.4.17 justifies our complete study. Let $(x(t), t \in [0,T])$ be a solution of (5.31). On each U_i, it satisfies

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} = (f(x(t),1))_i, \quad x(t) \in U_i.$$

The map $x \in U_i \mapsto (f(x,1))_i$ is Lipschitz and bounded below by a positive constant. Hence, unicity holds on U_i for (5.31) and any solution reaches in finite time the diagonal $\mathcal{H}$. On $\mathcal{H}$, the solution satisfies

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)), \quad x(t) \in \mathcal{H}.$$

Since for all $x \in \mathcal{H}$, $F(x) \subset \mathcal{H}$, we deduce that any solution stays in $\mathcal{H}$.
Figure 5.8 illustrates Theorem 5.4.17. We represent some trajectories of the process $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ started at $X^\epsilon(0) = (2, 1.5)$ for $\epsilon = 0.001$.

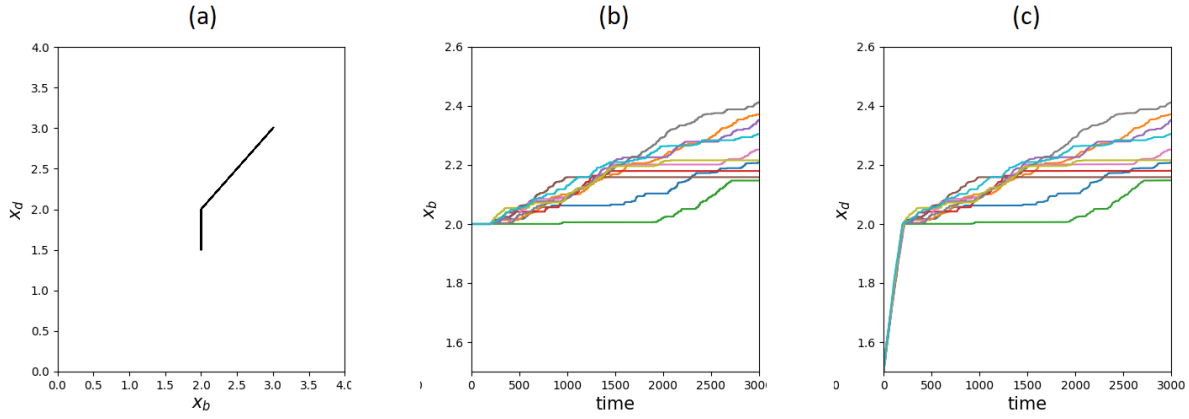

FIGURE 5.8 – We represent 10 simulations of the process $(X^\epsilon(t), t \geqslant 0)$ for $\epsilon = 0.001$, $X^\epsilon(0) = (2, 1.5)$. (a) : We represent $X^\epsilon_d(t)$ as a function of $X^\epsilon_b(t)$. (b) : $(X^\epsilon_b(t), t \geqslant 0)$. (c) : $(X^\epsilon_d(t), t \geqslant 0)$. We observe on (b) and (c) that before reaching the diagonal $\mathcal{H}$ the dynamics is unique. On $\mathcal{H}$, the process evolves with speed in $F(x)$ for $x \in \mathcal{H}$.

The proof of Theorem 5.4.17 is based on [36, Theorem 1] recalled in Appendix. We start by writing the process X^ϵ as a time-changed Markov chain. We first re-write the generator L^ϵ as follows

$$L^\epsilon\varphi(x) = \int_{\mathbb{R}_+^2} (\varphi(x+h) - \varphi(x)) \frac{\overline{n}_x^1(0)}{\epsilon} k^\epsilon(x, dh)$$

where $k^\epsilon(x, dh) =$

$$\frac{\lambda(x+h) - \lambda(x)}{\epsilon} \mu^\epsilon(dh) + \left(\int_{(\mathbb{R}_+)^2} \left(1 - \frac{\lambda(x+g) - \lambda(x)}{\epsilon} \right) \mu^\epsilon(dg) \right) \delta_0(dh)$$

and μ^ϵ is the image measure of μ by the map $h \mapsto \epsilon h$. The following lemma is proved in [32, Ch. 4, S. 2, p. 163].

Lemma 5.4.19 ([32])**.** Let $\tau = \sup_{x \in \mathcal{V}} \overline{n}_x^1(0)$. Let $(Y^\epsilon(k), k \geqslant 0)$ be a Markov chain with jump law

$$\tilde{k}^\epsilon(x, dh) = \frac{\overline{n}_x^1(0)}{\tau} k^\epsilon(x, dh) + \left(1 - \frac{\overline{n}_x^1(0)}{\tau} \right) \delta_0(dh)$$

and Λ^ϵ be a Poisson process with intensity τ/ϵ. Then the processes X^ϵ and $Y^\epsilon(\Lambda^\epsilon)$ have the same law.

Then we are led to study the Markov chain $(Y^\epsilon(k), k \geqslant 0)$. We first define the drift of the Markov chain Y^ϵ by

$$g_\epsilon(x) = \mathbb{E}\left[Y^\epsilon(1) - Y^\epsilon(0) | Y^\epsilon(0) = x \right].$$

A simple calculation gives us

$$\begin{aligned} \forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad g_\epsilon(x) &= \frac{\epsilon \overline{n}_x^1(0)}{2\tau} \int_{\mathbb{R}_+} \frac{\lambda(x + \epsilon(h)_i) - \lambda(x)}{\epsilon} k(h)(h)_i dh \\ \forall x \in \mathcal{H}, \quad g_\epsilon(x) &= 0. \end{aligned}$$

Then, we write the Markov chain Y^ϵ as a stochastic approximation algorithm

$$Y^\epsilon(k+1) = Y^\epsilon(k) + \frac{\epsilon}{\tau} U^\epsilon(k) + g^\epsilon(Y^\epsilon(k))$$

where U^ϵ is a martingale difference sequence. Assumptions of Theorem B.3.2 are clearly satisfied. In order to apply it, we compute the following set-valued map

$$\forall x \in \mathcal{V}, \quad H(x) = \operatorname{conv} \left\{ \operatorname{acc}_{\epsilon \to 0} \frac{\tau g_\epsilon(x^\epsilon)}{\epsilon} : x^\epsilon \to x \right\}$$

where $\operatorname{conv}(A)$ denotes the smallest convex set which contains A and $\operatorname{acc}_{\epsilon \to 0} \tau g_\epsilon(x^\epsilon)/\epsilon$ is the set of accumulation points of the sequence $\tau g_\epsilon(x^\epsilon)/\epsilon$ as ϵ tends to zero.

Lemma 5.4.20. The set-valued map H satisfies

$$\forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad H(x) = \{(f(x,1))_i\}$$
$$\forall x \in \mathcal{H}, \quad H(x) = \left\{ \alpha \begin{pmatrix} f(x,u) \\ 0 \end{pmatrix} + (1-\alpha) \begin{pmatrix} 0 \\ f(x,v) \end{pmatrix} : (u,v,\alpha) \in [0,1]^3 \right\}$$

where

$$f(x,u) = \frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)} \frac{\overline{n}_x^1(0)}{2} \left(\int_0^u h^2 k(h) dh + \int_u^1 uhk(h) dh \right).$$

Démonstration. Let $i \in \{1,2\}$. Let K be a compact subset of U_i. Let $\delta > 0$. We fix $\epsilon_0 > 0$ such that for all $x \in K$, $\epsilon < \epsilon_0$ and $h \in [0,1]$, we have $x + \epsilon(h)_i \in U_i$. The map λ is differentiable on U_i. Hence, for all $(x, \epsilon, h) \in K \times [0, \epsilon_0] \times [0,1]$, there exists $\theta \in [x, x + \epsilon(h)_i]$ such that

$$\lambda(x + \epsilon(h)_i) - \lambda(x) = \epsilon(h)_i . \nabla\lambda(\theta).$$

Let $x \in K$, we have

$$\begin{aligned} \left\| \frac{\tau g^\epsilon(x)}{\epsilon} - (f(x,1))_i \right\| &= \frac{\overline{n}_x^1(0)}{2} \left| \int_{\mathbb{R}_+} [\nabla\lambda(\theta)]_i h^2 k(h) dh - [\nabla\lambda(x)]_i \int_{\mathbb{R}_+} h^2 k(h) dh \right| \\ &\leqslant \frac{\sup_{x \in \mathcal{V}} \overline{n}_x^1(0)}{2} \int_{\mathbb{R}_+} | [\nabla\lambda(\theta)]_i - [\nabla\lambda(x)]_i | h^2 k(h) dh. \end{aligned}$$

By Proposition 5.4.1, the map $\nabla\lambda$ is Lipschitz on U_i with some Lipschitz constant C. We deduce that

$$\left\| \frac{\tau g^\epsilon(x)}{\epsilon} - (f(x,1))_i \right\| \leqslant \frac{\epsilon \sup_{x \in \mathcal{V}} \overline{n}_x^1(0) C}{2} \int_{\mathbb{R}_+} h^3 k(h) dh.$$

We obtain that $\tau g^\epsilon / \epsilon$ converges uniformly on all compact subsets of U_i and we conclude that for all $x \in U_i$, $H(x) = (f(x,1))_i$.
Let $x \in \mathcal{H}$. We first show that

$$\left\{ \mathrm{acc}_{\epsilon \to 0} \frac{\tau g_\epsilon(x^\epsilon)}{\epsilon} : x^\epsilon \to x \right\} = \bigcup_{i \in \{1,2\}} \{(f(x,u))_i : u \in [0,1]\}. \tag{5.32}$$

We prove the inclusion from right to left. Let $i \in \{1,2\}$, let $u \in [0,1]$, we define the sequence $x^\epsilon = x - \epsilon(u)_i$. We have

$$\begin{aligned} \frac{\tau g^\epsilon(x^\epsilon)}{\epsilon} &= \left(\int_{\mathbb{R}_+} \frac{\lambda(x - \epsilon(u)_i + \epsilon(h)_i) - \lambda(x - \epsilon(u)_i)}{\epsilon} k(h)(h)_i dh \right) \frac{\overline{n}_{x^\epsilon}^1(0)}{2} \\ &= \left(\int_0^u \frac{\lambda(x - \epsilon(u)_i + \epsilon(h)_i) - \lambda(x - \epsilon(u)_i)}{\epsilon} k(h)(h)_i dh \right. \\ &\quad \left. + \int_u^1 \frac{\lambda(x - \epsilon(u)_i + \epsilon(h)_i) - \lambda(x - \epsilon(u)_i)}{\epsilon} k(h)(h)_i dh \right) \frac{\overline{n}_{x^\epsilon}^1(0)}{2}. \end{aligned}$$

For all $h \in [0,u]$, we have $[x-\epsilon(u)_i, x-\epsilon(u-h)_i] \subset U_i$. So we can find $\theta \in [x-\epsilon(u)_i, x-\epsilon(u-h)_i]$ such that $\lambda(x-\epsilon(u-h)_i) - \lambda(x-\epsilon(u)_i) = \epsilon(h)_i.\nabla\lambda(\theta)$. By Proposition 5.4.1 (ii), we deduce that

$$\int_0^u \frac{\lambda(x-\epsilon(u)_i+\epsilon(h)_i)-\lambda(x-\epsilon(u)_i)}{\epsilon}\ k(h)(h)_i dh \to \frac{e^{-\lambda(x)(x_b\wedge x_d)}}{G(x)}\int_0^u (h^2)_i\ k(h)dh$$

as ϵ tends to zero. For all $h \in [u,1]$ we have $\lambda(x+\epsilon(h-u)_i) = \lambda(x)$. We deduce similarly that

$$\int_u^1 \frac{\lambda(x-\epsilon(u)_i+\epsilon(h)_i)-\lambda(x-\epsilon(u)_i)}{\epsilon}\ k(h)(h)_i dh \to \frac{e^{-\lambda(x)(x_b\wedge x_d)}}{G(x)}\int_u^1 (h)_i u\ k(h)dh$$

as ϵ tends to zero. We conclude the proof of the first inclusion arguing that $\overline{n}^1_{x^\epsilon}(0) \to \overline{n}^1_x(0)$ as ϵ tends to zero.
We prove the inclusion from left to right. Let $x \in \mathcal{V}$. If $x \in \mathcal{H}$ then we have

$$g^\epsilon(x) = 0. \tag{5.33}$$

If $x \in U_i$, for some $i \in \{1,2\}$, then we have

$$\frac{\tau g^\epsilon(x)}{\epsilon} = \frac{\overline{n}^1_x(0)}{2}\int_0^1 \frac{\lambda(x+\epsilon(h)_i)-\lambda(x)}{\epsilon}k(h)(h)_i dh$$

Moreover for all ϵ, h there exists $\theta \in [x, x+\epsilon(h)_1]$ such that $\lambda(x+\epsilon(h)_i)-\lambda(x) \leqslant \frac{\partial\lambda(\theta)}{\partial x_i}\epsilon h$. We deduce that

$$\left[\frac{\tau g^\epsilon(x)}{\epsilon}\right]_i \leqslant \frac{\overline{n}^1_x(0)}{2}\int_0^1 \frac{\partial\lambda(\theta)}{\partial x_i}h^2 k(h)dh \tag{5.34}$$

From (5.33) and (5.34), we deduce easily the second inclusion in (5.32). We conclude that

$$\text{conv}\left\{\text{acc}_{\epsilon\to 0}\frac{\tau g_\epsilon(x^\epsilon)}{\epsilon} : x^\epsilon \to x\right\} = \text{conv}\left\{\cup_{i\in\{1,2\}}\{(f(x,u))_i : u \in [0,1]\}\right\} = H(x).$$

□

In Lemma 5.4.22, we prove that differential inclusions associated with H and F have identical solutions. Before, we give a technical lemma.

Lemma 5.4.21. Let $x \in \mathcal{H}$. Let $(u,v,\alpha) \in [0,1]^3$ and let

$$m = \alpha\begin{pmatrix} f(x,u) \\ 0 \end{pmatrix} + (1-\alpha)\begin{pmatrix} 0 \\ f(x,v) \end{pmatrix} \in H(x).$$

Assume that $m \notin F(x)$. Then we have $\alpha f(x,u) \neq (1-\alpha)f(x,v)$.

Démonstration. We prove the lemma by contradiction. Assume that $\alpha f(x,u) = (1-\alpha)f(x,v)$. Then we obtain that

$$m = \frac{1}{2}\begin{pmatrix} \frac{2f(x,u)f(x,v)}{f(x,u)+f(x,v)} \\ \frac{2f(x,u)f(x,v)}{f(x,u)+f(x,v)} \end{pmatrix}.$$

We assume without loss of generality that $f(x,u) \leqslant f(x,v)$. Then we obtain that $0 \leqslant \frac{2f(x,u)f(x,v)}{f(x,u)+f(x,v)} \leqslant f(x,v)$. Finally we remark that the map $s \mapsto f(x,s)$ is a bijection from $[0,1]$ to $[0,f(x,1)]$. Hence there exists $w \in [0,1]$ such that $f(x,w) = \frac{2f(x,u)f(x,v)}{f(x,u)+f(x,v)}$ that allows us to obtain the contradiction. □

Lemma 5.4.22. Any solution of

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in F(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0. \end{cases} \tag{5.35}$$

is a solution of

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t} \in H(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0. \end{cases} \tag{5.36}$$

and conversely.

Démonstration. For all $x \in \mathcal{V}$, we have $F(x) \subset H(x)$. We deduce that if $(x(t), t \in [0,T])$ is a solution of (5.35) then it is a solution of (5.36). Assume conversely that there exists a solution $(x(t), t \in [0,T])$ of (5.36) which is not a solution of (5.35). We deduce that there exists $t_0 \in [0,T]$ such that x is differentiable at t_0, $\mathrm{d}x(t_0)/\mathrm{d}t \in H(x(t_0))$ and $\mathrm{d}x(t_0)/\mathrm{d}t \notin F(x(t_0))$. Then we have $x(t_0) \in \mathcal{H}$ and $\mathrm{d}x(t_0)/\mathrm{d}t \notin F(x(t_0))$.

We now deduce the contradiction. By Lemma 5.4.21, we obtain that $\frac{\mathrm{d}x_b(t_0)}{\mathrm{d}t} \neq \frac{\mathrm{d}x_d(t_0)}{\mathrm{d}t}$. Without loss of generality, we may assume that $\frac{\mathrm{d}x_b(t_0)}{\mathrm{d}t} < \frac{\mathrm{d}x_d(t_0)}{\mathrm{d}t}$. Since $x_b(t_0) = x_d(t_0)$, there exists an interval $]t_0, t_1[$ such that for all $s \in]t_0, t_1[$, $x(s) \in U_1$. Assume that for all $s \in]t_0, t_1[$ such that x is differentiable at s, we have

$$\frac{\mathrm{d}x_d(s)}{\mathrm{d}t} = 0. \tag{5.37}$$

The solution x of the differential inclusion (5.36) is absolutely continuous. Hence for all $s \in]t_0, t_1[$, $x_d(s) = x_d(t_0) = x_b(t_0)$. Since $x(s) \in U_1$, we obtain that $x_b(s) < x_b(t_0)$. It is absurd since x_b is non-decreasing and hence it contradicts (5.37). So, there exists $s_0 \in]t_0, t_1[$ such that $x(s_0) \in U_1$, x is differentiable at s_0 and satisfies $\frac{\mathrm{d}x_d(s_0)}{\mathrm{d}t} > 0$. However, x is a solution of (5.36) that leads to the final contradiction. □

We now give the proof of Theorem 5.4.17. It is a direct consequence of [36, Theorem 1] recalled in Appendix A.3.

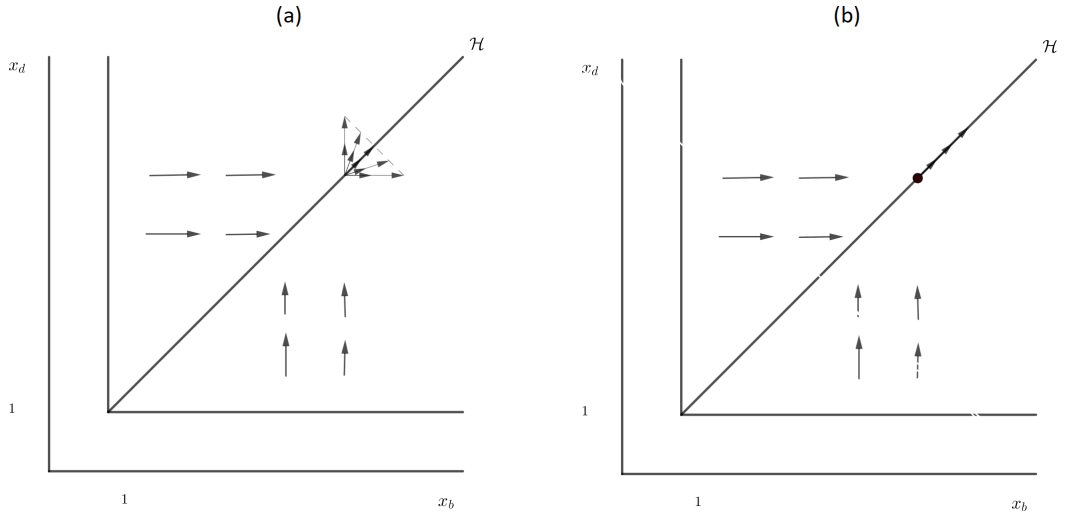

FIGURE 5.9 – (a) : Representation of H. (b) : Representation of F.

Proof of Theorem 5.4.17. Let $T > 0$ be fixed. By Lemma 5.4.22 and Theorem B.3.2, we deduce that for all $\delta > 0$ we have

$$\lim_{\epsilon \to 0} \mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \in [0,T]} |Y^\epsilon(\lfloor t\tau/\epsilon \rfloor) - x(t)| > \delta \right) = 0. \tag{5.38}$$

We conclude by using similar arguments as in the proof of [36, Theorem 4]. Since Λ^ϵ is a Poisson process with parameter τ/ϵ, we obtain that for all $\delta > 0$,

$$\mathbb{P}\left(\sup_{t \leqslant T} |\Lambda^\epsilon(t) - \frac{t\tau}{\epsilon}| \geqslant \frac{\tau\delta}{\epsilon} \right) \leqslant \frac{T\epsilon}{\tau\delta}. \tag{5.39}$$

We have $\mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \leqslant T} |X^\epsilon(t) - x(t)| > \delta\right)$

$$\begin{aligned} &= \mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \leqslant T} |Y^\epsilon(\Lambda^\epsilon(t)) - x(t)| > \delta \right) \\ &\leqslant \mathbb{P}\left(\inf_{x \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \leqslant T} \left\{ |Y^\epsilon(\Lambda^\epsilon(t)) - x\left(\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}\right)| + |x\left(\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}\right) - x(t)| \right\} > \delta \right). \end{aligned} \tag{5.40}$$

Let $x \in \mathcal{S}_F(T, x^0)$ be a solution of the differential inclusion (5.31). For almost all $t \in [0,T]$, we have $\mathrm{d}x(t)/\mathrm{d}t \in F(x(t))$. Since $\sup_{x \in \mathcal{V}} \sup\{F(x)\} < +\infty$, we deduce that there exists $C_T > 0$ such that for all $y \in \mathcal{S}_F(T, x^0)$, for all $s, t \in [0,T]$, $|y(t) - y(s)| \leqslant C_T|t - s|$.

We deduce that (5.40) is less than

$$\mathbb{P}\left(\inf_{x\in\mathcal{S}_F(T,x^0)}\left\{\sup_{t\leqslant T}|Y^\epsilon(\Lambda^\epsilon(t))-x\left(\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}\right)|\right\}+C_T\sup_{t\leqslant T}|\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}-t|>\delta\right)$$
$$\leqslant\mathbb{P}\left(\inf_{x\in\mathcal{S}_F(T,x^0)}\sup_{t\leqslant T}|Y^\epsilon(\Lambda^\epsilon(t))-x\left(\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}\right)|>\delta\right)+\mathbb{P}\left(C_T\sup_{t\leqslant T}|\frac{\epsilon\Lambda^\epsilon(t)}{\tau}-t|>\delta\right)$$

and we conclude by using (5.38) and (5.39). □

5.5 Discussion

In the present article, we studied the genotypic/phenotypic evolution of a population with a trait structure describing a simple class of life-histories. We built a stochastic individual-based model in a framework that is continuous for time, age and trait. The trait is a pair of parameters (x_b, x_d) characterising the age at end-of-reproduction x_b and the age at transition to a non-zero mortality risk x_d. The model sees two origins of phenotypic variation. First, the genetic mutations that are supposed to be rare and do modify the traits symmetrically - equal probability to increase or decrease the face value of the parameter. Second, we model the Lansing effect which can be considered as an epigenetic mutation affecting the progeny of an "old" individual. It is acting on a much faster time-scale - one generation - than genetic mutations and has only a negative effect on the life expectancy of the progeny. We must admit that we have chosen here to model the Lansing effect by an extremely strong effect on the descendant. Indeed, it acts at each generation and degrades dramatically the life-expectancy of the descendant. Although, it would be interesting to later study more generally and realistically the impact of epigenetic modifications on the genetic evolution, we chose this strong effect here to accelerate evolution. Some aspects of this question have been studied in [51]. It is based on the fact that epigenetic modifications are more frequent than genetic mutations [77]. We think it would be interesting to develop adaptive dynamics theory using this new framework. Nevertheless, multiple experimental data do support the existence of a Lansing effect in a broad range of organisms.
We studied the long term evolution of the trait using adaptive dynamics theory and wrote the TSS process associated to the microscopic model. The main mathematical result of the present work concerns the behaviour of the TSS when mutations are small. We show in Theorem 5.4.17 that the behaviour of the TSS towards the limit is characterised by a differential inclusion whose solutions are not unique on the diagonal $\mathcal{H} = \{x_b = x_d\}$. This differential inclusion allows to generalize the canonical equation in order to consider the non-smooth fitness gradient. The proof is based on [36]. Thanks to this approach, we show that the evolution of our model, whatever its initial configuration, leads to the apparition and maintenance of configurations (x_b, x_d) satisfying $x_b - x_d = 0$.

To our knowledge, differential inclusions have never been used before in the adaptive dynamics theory. In [18],[19], [63], the fitness gradient is assumed to be a Lipschitz function, which ensures the uniqueness of the solutions. Our approach seems to be very useful for generalizing the canonical equation to situations where the fitness gradient is neither Lipschitz nor continuous.
The drift associated with the differential inclusion depends on the fitness gradient which satisfies (see Proposition 5.4.1)

$$\forall i \in \{1,2\}, \quad \forall x \in U_i, \quad \nabla\lambda(x) = \left(\frac{e^{-\lambda(x)(x_b \wedge x_d)}}{G(x)}\right)_i \tag{5.41}$$

where $\lambda(x)$ is the Malthusian parameter and $G(x)$ the mean generation time associated with the trait x. Hence the fitness gradient $\nabla\lambda(x)$ describes the evolution's speed of the trait x. It can be related to the seminal work of Hamilton [42] on the moulding of senescence. In this article, Hamilton states that senescence is inevitable because the *strength of selection* decreases with age. To show it, he defines the strength of selection at some given age a_0 as the sensitivity of the Malthusian parameter with respect to some little perturbation on the birth or death intensities at age a_0. He concluded arguing that these quantities decrease to zero as a_0 tends to infinity. Similarly, formula (5.41) describes the sensitivity of the Malthusian parameter with respect to some perturbation on the duration of the reproduction or the survival phase at ages x_b and x_d. Then, they can be interpreted as the strength of selection at ages x_b and x_d and describe the speed of evolution of the traits x_b and x_d in the canonical inclusion (5.31).

The present article studies a case of bd-model with a strong Lansing effect and constant competition applied to asexual and haploid individuals in order to validate mathematically the favored convergence of x_b and x_d observed in the numerical exploration. Further characterisation of this model is in progress, in order to better understand the influence of its different parameters on the evolution of (x_b, x_d).
To conclude, our initial motivation for developing the bd-model was an attempt to understand whether a phenomenon leading to a dramatic decrease of an individual's fitness could be selected through evolution with simple and no explicitely constraining trade-offs. Indeed, in the past years, Rera and collaborators have identified and characterized a dramatic transition preceding death in drosophila (see [72], [73]) as well as other organisms (see [74], [26]). We show here that, in conditions of uniform competition - i.e. environmental limitation equally affecting all genotypes - a mechanism coupling the end of reproductive capabilities and organismal homeostasis can and will be selected thanks to evolution. Thus, at least these two characteristics of senescent organisms can directly be selected through evolution. In regards to the biological interpretation of our model, our thesis is that individuals with a senescence mechanism associated with the Lansing effect tend to produce more genetic variants - i.e. individuals - than those without senescence. Hence, these individuals could show a higher evolvability. This question is investigated in a on going work. This result is reminiscent of [84] that proposed

a new selective mechanism for post-reproductive life span. It relies on the hypothesis that it can evolve as an insurance against indeterminacy ; a longer life expectancy reducing the risk of dying by chance before the cessation of reproductive activity. Here, the maintenance of individuals with Lansing effect is the counterpart of individuals with post-reproductive survival in our model where we observe a convergence of x_b and x_d. As discussed in [49], one of August Weismann's concepts that persisted without changes throughout his life is a conviction that "life is endowed with a fixed duration, not because it is contrary to its nature to be unlimited, but because unlimited existence of individuals would be a luxury without any corresponding advantage" (see [89]). To our knowledge, broadly evolutionarily conserved manifestation of such a mechanism has been described in vivo in the past years as the Smurf phenotype.

Chapitre 6

Compléments sur le Chapitre 5

Ce chapitre porte sur des travaux en cours dans le cadre d'une collaboration avec Sylvie Méléard, Michael Rera et Pierre Jolivet.
Dans le chapitre précédent nous avons étudié le "bd-model" sous l'hypothèse que les individus de trait (x_b, x_d) se reproduisant après l'âge x_d transmettent à leur descendance une espérance de vie plus courte : l'effet Lansing. Nous avons montré que sous les hypothèses de la dynamique adaptative, la distribution du trait (x_b, x_d) se concentre sur les configurations vérifiant $x_b = x_d$. Plusieurs questions se posent alors : quelle est la dynamique du trait en l'absence d'effet Lansing ? Peut-on expliquer la présence d'effet Lansing chez certaines populations d'individus, représente-t-il un avantage adaptatif ?

Sommaire

6.1 Un modèle plus général 113
6.2 Le "bd-model" sans effet Lansing 114
6.2.1 Paramètre de Malthus 115
6.2.2 Étude de la dynamique adaptative 116
6.3 Sur la sélection de l'effet Lansing 122
6.4 Un modèle avec probabilité de mutation mutable 128

Dans la section 6.1, nous introduisons un modèle plus général permettant de prendre en compte deux types d'individus : avec ou sans effet Lansing..
Dans la section 6.2, nous étudions le modèle sans effet Lansing, du point de vue de la dynamique adaptative. A l'aide de simulations, nous conjecturons que la distance entre les traits $x_b - x_b$ se stabilise autour d'une grandeur positive, et cela sans la présence d'aucun trade-off entre les traits x_b et x_b.
Dans la section 6.3, nous abordons la question de la sélection de l'effet Lansing. À l'aide de simulations, nous montrons que sous certaines hypothèses, celui-ci peut représenter un avantage adaptatif.

La Section 6.4 est indépendante des précédentes. Nous introduisons un nouvel ingrédient au modèle de sélection-mutation classique en supposant que le taux de mutation est lui aussi soumis à des mutations. Il s'agit d'une perspective de travail que nous pouvons placer dans le cadre de travaux sur l'évolution des taux de mutations [47], [31],[3],[59].

6.1 Un modèle plus général

A tout instant $t \geqslant 0$ la population est représentée par une mesure ponctuelle

$$H_t^K(dx, da, dm) = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t^K} \delta_{(x^i(t), a^i(t), m^i(t))} \in \mathcal{M}^+(\mathbb{R}_+^2 \times \mathbb{R}_+ \times \{0,1\}).$$

où $x^i(t) = (x_b^i(t), x_d^i(t)) \in \mathbb{R}_+^2$ est le trait de l'individu i, $a^i(t) \in \mathbb{R}_+$ son âge et $m^i(t) \in \{0,1\}$ un marqueur décrivant si l'effet Lansing agit ou non chez l'individu i. La dynamique est définie comme un processus de Markov déterministe par morceaux qui évolue de la façon suivante :

- Un individu $(x, a, m) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \times \mathbb{R}_+$ se reproduit à taux $B(x, a) = \mathbb{1}_{a \leqslant x_b}$. L'âge du descendant est 0 et il hérite du marqueur m du parent. Le trait $y = (y_b, y_d)$ du nouveau-né est déterminé par les deux étapes suivantes :
  - Étape 1 : Si $m = 0$, le descendant hérite du trait du parent $x = (x_b, x_d)$. Si $m = 1$ et si $a \leqslant x_d$, le descendant hérite du trait du parent $x = (x_b, x_d)$.
    Effet Lansing : Si $m = 1$ et $a > x_d$, on suppose que le descendant porte le trait $(x_b, 0)$. Notons $\tilde{x}$ le trait défini par $\tilde{x} = x$ si $a \leqslant x_d$ et $\tilde{x} = (x_b, 0)$ si $a > x_d$. On peut voir que x_b reste inchangé et seuls les individus avec $m = 1$ et $x_d < x_b$ sont concernés par le second type $(x_b, 0)$.
  - Étape 2 : Mutations génétiques. Une mutation apparaît sur chaque trait x_b et $\tilde{x}_d$ indépendamment avec probabilité $p_K \in]0, 1[$. Si le trait x_b mute, le trait y_b du descendant est $y_b = x_b + h_b$ où $h_b \in \mathbb{R}$ est distribué suivant la probabilité $k(x_b, h_b)dh_b$; si le trait $\tilde{x}_d$ mute, le trait y_d du nouveau-né est $y_d = \tilde{x}_d + h_d$ où $h_d \in \mathbb{R}$ est choisi distribué suivant $k(\tilde{x_d}, h_d)dh_d$, où le noyau k est défini pour tout $u \in \mathbb{R}_+$ et $v \in \mathbb{R}$ par

$$k(u, v) = \frac{\mathbb{1}_{[0,+\infty[}(u + v)e^{-\frac{v^2}{\sigma^2}}}{\int_{\mathbb{R}} \mathbb{1}_{[0,+\infty[}(u + z)e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}} dz} \tag{6.1}$$

    où $\sigma^2 > 0$.

- Un individu (x, a, m) a un taux de mortalité $D(x, a) + \eta N_t^K$ avec $D(x, a) = \mathbb{1}_{a > x_d}$ et $\eta > 0$. Chaque individu est soumis à la même pression de compétition η de

n'importe quel autre individu de la population et quelle que soit la valeur de son trait.

- Entre les sauts, les individus vieillissent à vitesse 1 : un individu d'âge a au temps t a l'âge $a + s$ au temps $t + s$.

Remarque 6.1.1. Si la condition initiale vérifie $H_0^K = \mathbb{1}_{m=0} H_0^K$, alors pour tout temps $t \geqslant 0$, on a $H_t^K = \mathbb{1}_{m=0} H_t^K$. Cela signifie que l'effet Lansing n'agit pas. Il s'agit d'un modèle de type sélection-mutation avec structure d'âge similaire à ceux étudiés dans [81].
Si la condition initiale vérifie $H_0^K = \mathbb{1}_{m=1} H_0^K$, alors pour tout temps $t \geqslant 0$, on a $H_t^K = \mathbb{1}_{m=1} H_t^K$ et l'effet Lansing agit chez tous les individus. Il s'agit du modèle étudié dans le Chapitre 5.
L'intérêt d'introduire ce marqueur est de pouvoir considérer des populations mélangeant les deux types d'individus : avec et sans effet Lansing.

6.2 Le "bd-model" sans effet Lansing

Dans cette partie, nous étudions le modèle sans effet Lansing. La dynamique est donc décrite par le processus $(H_t^K)_{t \geqslant 0}$ pour une condition initiale vérifiant

$$H_0^K = \mathbb{1}_{m=0} H_0^K.$$

À tout instant $t \in \mathbb{R}_+$, on a $H_t^K = \mathbb{1}_{m=0} H_t^K$. Il s'agit d'une dynamique de sélection-mutation structurée en âge similaire à celles étudiées dans [81]. En nous basant sur la méthode utilisée dans [63], nous étudions la dynamique du trait sous les hypothèses de la dynamique adaptative. Nous calculons les équilibres monomorphes (cf. Proposition 6.2.7) puis la fitness d'invasion. Comme pour le modèle avec effet Lansing, nous obtenons une relation simple entre la fitness d'invasion et le paramètre de Malthus (cf. Proposition 6.2.8). Nous verrons qu'à la différence du modèle avec effet Lansing, la fonction de fitness d'invasion vérifie des propriétés de régularité suffisantes pour pouvoir décrire le comportement limite en petites mutations du Processus de substitution des traits par les trajectoires (uniques) de l'équation canonique des dynamiques adaptatives (cf. Proposition 6.2.11). Nous présentons des simulations de cette équation où l'on observe que le trait (x_b, x_b) se concentre sur des configurations (x_b, x_d) vérifiant $x_b - x_d = \gamma > 0$. Nous énonçons une conjecture sur le comportement en temps long de l'écart $x_b - x_d$ (cf. Conjecture 6.2.13). Nous montrons ensuite un résultat intermédiaire (cf. Proposition 6.2.15).

6.2.1 Paramètre de Malthus

Nous introduisons le paramètre de Malthus associé à un trait $x \in \mathbb{R}_+^2$. Pour cela, on détermine les solutions $(\tilde{\lambda}(x), \tilde{N}_x, \tilde{\phi}_x)$ des problèmes aux valeurs propres direct et dual :

$$\begin{cases} -\partial_a \tilde{N}_x(a) - \mathbb{1}_{a>x_d} \tilde{N}_x(a) = \tilde{\lambda}(x) \tilde{N}_x(a) \\ \tilde{N}_x(0) = \int_0^{x_b} \tilde{N}_x(\alpha) d\alpha, \quad \tilde{N}_x(a) \geqslant 0, \quad \tilde{N}_x(0) = 1, \end{cases} \tag{6.2}$$

$$\begin{cases} \partial_a \tilde{\phi}_x(a) - \mathbb{1}_{a>x_d} \tilde{\phi}_x(a) + \mathbb{1}_{a\leqslant x_b} \tilde{\phi}_x(0) = \tilde{\lambda}(x) \tilde{\phi}_x(a) \\ \tilde{\phi}_x(a) \geqslant 0, \quad \tilde{\phi}_x(0) = 1. \end{cases} \tag{6.3}$$

Ceci fait l'objet de la proposition suivante.

Proposition 6.2.1. Pour tout $x \in (\mathbb{R}_+^*)^2$, il existe un unique triplet $(\tilde{\lambda}(x), \tilde{N}_x, \tilde{\phi}_x) \in \mathbb{R} \times L^1(\mathbb{R}_+) \times L^\infty(\mathbb{R}_+)$ solution de (6.2), (6.3). Le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}(x)$ est solution de l'équation

$$\int_0^{x_b} e^{-(a-x_d)_+ - \tilde{\lambda}(x) a} da = 1. \tag{6.4}$$

La distribution stable des âges $\tilde{N}_x$ et le potentiel reproducteur $\tilde{\phi}_x$ vérifient

$$\tilde{N}_x(a) = \exp\left(-(a-x_d)_+ - \tilde{\lambda}(x) a\right), \quad \tilde{\phi}_x(a) = \mathbb{1}_{a\leqslant x_b} \frac{1}{\tilde{N}_x(a)} \int_a^{x_b} \tilde{N}_x(\alpha) d\alpha.$$

Démonstration. Il suffit de résoudre les équations (6.2) et (6.3). Ceci est fait dans [69] par exemple. □

Remarque 6.2.2. Le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}(x)$ décrit la fitness darwinienne associée au trait x. On rappelle que $\lambda(x)$ désigne le paramètre de Malthus avec effet Lansing (cf. Chapitre 5). Notons que si $x_b < x_d$ on a $\tilde{\lambda}(x) = \lambda(x)$. Si $x_d < x_b$, on a clairement $\tilde{\lambda}(x) > \lambda(x)$. Sans effet Lansing, les individus se reproduisant après l'âge x_d participent à la croissance de la population. On peut observer que la distribution stable $\tilde{N}_x$ vérifie $e^{\tilde{\lambda}(x)a} \tilde{N}_x(a) = 1$ pour tout $a < x_d$. En effet, les individus ne meurent pas avant l'âge x_d. Le potentiel reproducteur $\tilde{\phi}_x(a)$ décrit la quantité de reproduction potentielle d'un individu de trait x après l'âge a. Si $a > x_b$, l'individu ne se reproduit plus, on a $\tilde{\phi}_x(a) = 0$.

Nous donnons des propriétés de régularité du paramètre de Malthus. Nous montrons que le gradient du paramètre de Malthus s'exprime simplement en fonction de la distribution stable des âges $\tilde{N}_x$, du potentiel reproducteur $\tilde{\phi}_x$ et du temps moyen de génération $\tilde{G}(x)$.

Proposition 6.2.3. L'application $x \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \mapsto \tilde{\lambda}(x)$ est de classe $\mathcal{C}^1$ et on a

$$\frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_d} = \frac{\tilde{N}_x(x_d) \tilde{\phi}_x(x_d)}{\tilde{G}(x)}, \quad \frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_b} = \frac{\tilde{N}_x(x_b)}{\tilde{G}(x)} \tag{6.5}$$

avec $\tilde{G}(x) = \int_0^{x_b} a \exp\left(-(a-x_d)_+ - \tilde{\lambda}(x)a\right) da$.

Démonstration. On note $U_1 = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : x_b < x_d\}$, $U_2 = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : x_b > x_d\}$ et $\mathcal{H} = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : x_b = x_d\}$.
Pour tout $x \in U_1$, le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}(x)$ vérifie

$$\int_0^{x_b} e^{-\tilde{\lambda}(x)a} da = 1.$$

D'après le théorème des fonctions implicites, on a

$$\forall x \in U_1, \quad \frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_b} = \frac{e^{-\tilde{\lambda}(x)x_b}}{\tilde{G}(x)} = \frac{\tilde{N}_x(x_b)}{\tilde{G}(x)}, \quad \frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_d} = 0 = \frac{\tilde{N}_x(x_d)\tilde{\phi}_x(x_d)}{\tilde{G}(x)}.$$

Pour tout $x \in U_2$, le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}(x)$ vérifie

$$\int_0^{x_d} e^{-\tilde{\lambda}(x)a} da + e^{x_d} \int_{x_d}^{x_b} e^{-(1+\tilde{\lambda}(x))a} da = 1$$

D'après le théorème des fonctions implicites, on a

$$\forall x \in U_2, \quad \frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_b} = \frac{e^{x_d - x_b} e^{-\tilde{\lambda}(x)x_b}}{\tilde{G}(x)} = \frac{\tilde{N}_x(x_b)}{\tilde{G}(x)}$$
$$\frac{\partial \tilde{\lambda}(x)}{\partial x_d} = \frac{e^{x_d} \int_{x_d}^{x_b} e^{-(1+\tilde{\lambda}(x))a} da}{\tilde{G}(x)} = \frac{\tilde{N}_x(x_d)\tilde{\phi}_x(x_d)}{\tilde{G}(x)}$$

On déduit que $\tilde{\lambda}$ admet des dérivées partielles continues sur $(\mathbb{R}_+^*)^2$ ce qui permet de conclure. □

Remarque 6.2.4. Dans le cas "avec effet Lansing", nous avions observé que le paramètre de Malthus $\lambda(x)$ n'était pas différentiable sur la diagonale. En absence d'effet Lansing, le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}(x)$ est différentiable sur $(\mathbb{R}_+^*)^2$, ce qui simplifiera notamment l'étude de la dynamique adaptative.

Remarque 6.2.5. Les formules (6.5) décrivent la sensibilité du paramètre de Malthus à une perturbation du trait x_b ou x_d. On retrouve les formules de [42],[15] décrivant la force de sélection âge-spécifique.

6.2.2 Étude de la dynamique adaptative

Équilibres monomorphes

Soit $x \in \mathbb{R}_+^2$. On détermine tout d'abord les équilibres monomorphes associés à une population de trait x. La dynamique monomorphe est décrite par la solution $(n_x(t,.), t \geqslant$

$0) \in C(\mathbb{R}_+, L^1(\mathbb{R}_+))$ de l'équation aux dérivées partielles suivante :

$$\begin{cases} \partial_t n_x(t,a) + \partial_a n_x(t,a) = \left(\mathbb{1}_{a>x_d} + \eta \int_{\mathbb{R}_+} n_x(t,\alpha) d\alpha \right) n_x(t,a) \\ n_x(t,0) = \int_0^{x_b} n_x(t,\alpha) d\alpha, \quad (t,a) \in \mathbb{R}_+^2 . \end{cases} \tag{6.6}$$

Il s'agit de l'équation de Gurtin MacCamy (cf. [38]). On introduit l'ensemble de traits

$$\tilde{\mathcal{V}} = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : x_b > x_d - \log(x_d) \text{ si } x_b > x_d;\ x_b > 1 \text{ si } x_b \leqslant x_d\}$$

pour lesquels l'équation (6.6) admet une solution stationnaire non-triviale, comme le montre la Proposition 6.2.7 ci-dessous. Nous donnons d'abord un lemme.

Lemme 6.2.6. On a :

$$\tilde{\mathcal{V}} = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : \tilde{\lambda}(x) > 0\},$$

et pour tout $x \in \tilde{\mathcal{V}}$, $\tilde{\lambda}(x) \leqslant 1$. De plus, l'application $x \in \tilde{\mathcal{V}} \mapsto \nabla \tilde{\lambda}(x)$ est lipschitzienne.

Démonstration. Pour tout $x \in \mathbb{R}_+^2$, on définit $R(x) = \int_0^{x_b} \exp\left(-\int_0^a \mathbb{1}_{\alpha>x_d} d\alpha\right) da$. Soit $x \in U_1$, alors on a $R(x) = x_b$ et $R(x) > 1$ si et seulement si $x_b > 1$. Soit $x \in U_2$, on a $R(x) = x_d + 1 - e^{x_d - x_b}$ et on déduit que $R(x) > 1$ si et seulement si $x_b > x_d - \log(x_d)$. On conclut pour la première assertion en remarquant que l'application $\lambda \mapsto \int_0^{x_b} \exp\left(-\int_0^a \mathbb{1}_{\alpha>x_d} d\alpha - \lambda a\right) da$ est strictement décroissante. Montrons que $\tilde{\lambda}$ est bornée supérieurement par 1. Supposons qu'il existe $x \in \tilde{\mathcal{V}}$ tel que $\tilde{\lambda}(x) > 1$. On en déduit que

$$1 = \int_0^{x_b} e^{-(a-x_d)_+ - \tilde{\lambda}(x)a} da < \int_0^{x_b} e^{-a} da = 1 - e^{-x_b},$$

ce qui est absurde et permet de conclure. La seconde assertion se démontre en remarquant que l'application $x \in \tilde{\mathcal{V}} \mapsto \nabla \tilde{\lambda}(x)$ est différentiable sur $U_1 \cup U_2$ et admet des dérivées partielles bornées. □

Proposition 6.2.7. Pour tout $x \in \tilde{\mathcal{V}}$, il existe un unique équilibre globalement stable $\overline{n}_x \in L^1(\mathbb{R}_+)$ à l'équation (6.6), c'est à dire solution de

$$\begin{cases} -\partial_a \overline{n}_x(a) - \left(D(x,a) + c \int_{\mathbb{R}_+} \overline{n}_x \right) \overline{n}_x(a) = 0 \\ \overline{n}_x(0) = \int_0^{+\infty} B(x,\alpha) \overline{n}_x(\alpha) d\alpha, \end{cases} \tag{6.7}$$

qui vérifie $c \int_{\mathbb{R}_+} \overline{n}_x(a) da = \tilde{\lambda}(x)$.

Démonstration. La démonstration de l'existence est immédiate en intégrant la première équation dans (6.7) et en utilisant que (cf. Lemme 6.2.6) :

$$\tilde{\mathcal{V}} = \{x \in \mathbb{R}_+^2 : \tilde{\lambda}(x) > 0\}.$$

Le comportement en temps long des solutions de l'équation 6.7 est étudié dans [87, Section 5.4]. □

Fitness d'invasion

Nous calculons la fitness d'invasion $1-\tilde{z}(y,x)$ d'un mutant de trait y dans une population résidente de trait x en suivant la définition donnée dans [63, Théorème 3.4] : $1-\tilde{z}(y,x)$ est définie comme la probabilité d'extinction d'un processus de branchement structuré en âge de taux de naissance $B(y,.)$ et de taux de mort $D(y,.)+c\int_{\mathbb{R}_+}\overline{n}_x(a)da$. La proposition suivante se démontre de manière similaire à la Proposition 5.4.7.

Proposition 6.2.8. Soit $y\in(\mathbb{R}_+^2)^*$ et $x\in\tilde{\mathcal{V}}$, la fitness d'invasion vérifie

$$1-\tilde{z}(y,x)=\max(\tilde{\lambda}(y)-\tilde{\lambda}(x),0).$$

Nous sommes en mesure de définir le Processus de substitution des traits. On énonce l'analogue du Théorème 5.4.13 pour le cas sans effet Lansing.

Proposition 6.2.9. Soit $x\in\tilde{\mathcal{V}}$. Soit $(H_0^K)_K$ une suite de mesures aléatoires telle que H_0^K converge en loi vers une mesure déterministe de la forme $\delta_x n_x^0(a)da$ lorsque $K\to\infty$. Alors la convergence suivante a lieu au sens des marginales fini-dimensionnelles :

$$(H^K_{\frac{t}{2p_K(1-p_K)}},t\geqslant 0)\longrightarrow(H_t,t\geqslant 0)$$

avec $H_t(dx,da)=\delta_{X_t}\overline{n}_{X_t}(a)da$ où $(X_t,t\geqslant 0)$ est un processus de saut pur issu de $X_0=x$ et dont la loi est définie par le générateur L, défini pour tout fonction mesurable bornée $\varphi:\tilde{\mathcal{V}}\to\mathbb{R}_+^2$ et $x\in\tilde{\mathcal{V}}$ par :

$$L\varphi(x)=\int_{\mathbb{R}_+^2}(\varphi(x+h)-\varphi(x))(\tilde{\lambda}(x+h)-\tilde{\lambda}(x))\overline{n}_x(0)\mu(x,dh), \tag{6.8}$$

où $\mu(x,dh)=\frac{\delta_0(dh_2)k(x,h_1)dh_1+\delta_0(dh_1)k(x,h_2)dh_2}{2}$.

Remarque 6.2.10. On notera que le processus défini par le générateur (6.8) diffère légèrement du Processus de substitution des traits étudié dans [63] car les deux composantes x_b et x_d n'évoluent pas en même temps.

On s'intéresse au comportement du Processus de substitution des traits sous les hypothèses de petites mutations. Pour tout $\epsilon>0$ on définit $X^\epsilon(t)=\epsilon X(\frac{t}{\epsilon^2})$. A la différence du cas "avec effet Lansing" (cf. Chapitre 5), le paramètre de Malthus $\tilde{\lambda}$ est ici suffisamment régulier (gradient lipschitzien) pour que le comportement limite du processus X^ϵ lorsque $\epsilon\to 0$ soit décrit par la trajectoire (unique) d'une équation différentielle ordinaire.

Proposition 6.2.11. Soit $T>0$. On suppose que $X^\epsilon(0)$ converge en loi vers $x^0\in\tilde{\mathcal{V}}$. Alors la suite de processus $(X^\epsilon)_{\epsilon>0}$ converge en loi dans $\mathbb{D}([0,T],\tilde{\mathcal{V}})$ vers la solution $(x(t),t\geqslant 0)$ de l'équation différentielle ordinaire

$$\frac{\mathrm{d}x(t)}{\mathrm{d}t}=\nabla\tilde{\lambda}(x(t))\frac{\overline{n}_{x(t)}(0)}{2}\int_{\mathbb{R}_+}h^2k(x(t),h)dh \tag{6.9}$$

issue de $x(0)=x^0$.

Démonstration. Tout d'abord, notons que l'application $x \in \tilde{\mathcal{V}} \mapsto \nabla\lambda(x)\frac{\overline{n}_x(0)}{2}\int_{\mathbb{R}_+} h^2 k(x,h)dh$ est lipschitzienne. Ainsi le Théorème de Cauchy-Lipschitz s'applique : on a existence et unicité des solutions $(x(t), t \geqslant 0) \subset \tilde{\mathcal{V}}$ de (6.9). Notons L le générateur associé à l'équation canonique, défini pour toute fonction $\varphi : \mathcal{V} \to \mathbb{R}_+^2$ de classe $\mathcal{C}^1$ par

$$L\varphi(x) = \left[\nabla\varphi(x).\nabla\tilde{\lambda}(x)\right]\frac{\overline{n}_x(0)}{2}\int_{\mathbb{R}_+} h^2 k(x,h)dh,$$

et L^ϵ le générateur infinitésimal du processus X^ϵ donné par

$$L^\epsilon\varphi(x) = \sum_{i=1}^{2}\int_{\mathbb{R}_+}\frac{\varphi(x+\epsilon(h)_i)-\varphi(x)}{\epsilon}\frac{\tilde{\lambda}(x+\epsilon(h)_i)-\tilde{\lambda}(x)}{\epsilon}\frac{\overline{n}_x(0)}{2}k(x,h)dh.$$

D'après le Lemme 6.2.6, l'application $x \in \tilde{\mathcal{V}} \mapsto \nabla\tilde{\lambda}(x)$ est lipschitzienne et on déduit que :

$$\sup_{x\in\tilde{\mathcal{V}}}\left|\frac{\tilde{\lambda}(x+\epsilon(h)_i)-\tilde{\lambda}(x))}{\epsilon} - h\frac{\partial\tilde{\lambda}(x)}{\partial x_i}\right| \underset{\epsilon\to 0}{\longrightarrow} 0,$$

ce qui permet d'obtenir que $\|L^\epsilon\varphi - L\varphi\|_\infty \underset{\epsilon\to 0}{\to} 0$ et de conclure par des arguments classiques. □

Remarque 6.2.12. On observe que l'équation (6.9) fait intervenir le gradient du paramètre de Malthus $\nabla\tilde{\lambda}(x)$ qui vérifie

$$\nabla\tilde{\lambda}(x) = \frac{1}{\tilde{G}(x)}\begin{pmatrix}\tilde{N}_x(x_b)\\ \tilde{\phi}_x(x_d)\tilde{N}_x(x_d)\end{pmatrix}.$$

On retrouve les formules présentées en introduction (cf. Section 1.1.2) décrivant la force de sélection aux âges x_b et x_d. Ainsi, notre modèle permet de donner un sens dynamique à cette notion de force de sélection âge spécifique en tant que vitesse d'évolution des traits x_b et x_d sous les hypothèses de la dynamique adaptative.
On observe que lorsque t tend vers l'infini, $\nabla\tilde{\lambda}(x(t)) \to 0$, ce qui signifie que la vitesse d'évolution des traits x_b et x_d tend vers 0. Au bout d'un certain temps, il n'y a plus vraiment d'avantage sélectif à vivre plus longtemps ou à se reproduire plus longtemps. Par ailleurs, notons que le gradient de fitness est inversement proportionnel au temps moyen de génération $\tilde{G}(x)$. Nous retrouvons ainsi le fait qu'il est avantageux de posséder des temps de génération faibles, favorisant ainsi la vitesse d'évolution vers des traits plus adaptés.

Notre objectif premier est de montrer l'apparition du phénotype Smurf (cf. Section 1.3) correspondant à des individus dont le trait (x_b, x_d) vérifie $x_b \approx x_d$, $x_b > x_d$. Nous répondons partiellement à cette question en analysant le comportement de l'écart $x_b(t) - x_d(t)$ où $x(t)$ désigne la solution de l'équation canonique (6.9). La figure 6.2.2 représente

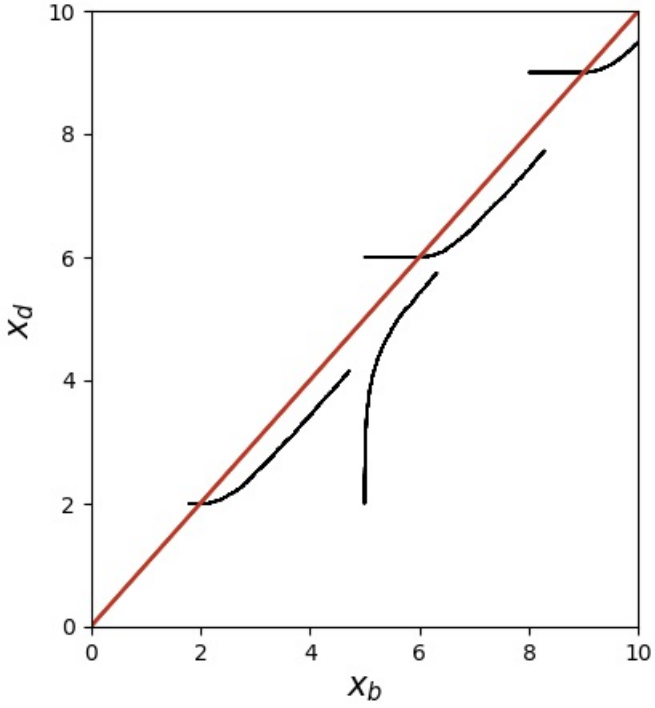

FIGURE 6.1 – Les courbes noires représentent différentes trajectoires du Processus de substitution des traits, pour différentes conditions initiales et une taille de mutation de l'ordre de $\epsilon = 0.001$. La courbe rouge représente la diagonale $\mathcal{H}$.

l'évolution de $x_d(t)$ en fonction de $x_b(t)$. Nous observons que l'écart $x_b(t) - x_d(t)$ semble se stabiliser sur un nombre réel strictement positif γ. Nous énonçons la conjecture suivante sur le comportement en temps long des solutions de l'équation canonique.

Conjecture 6.2.13. Soit $x \in \tilde{\mathcal{V}}$ et soit $(x(t), t \geqslant 0)$ une solution de l'équation canonique (6.9) issue de x. Alors la convergence suivante est vérifiée :

$$x_b(t) - x_d(t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} \frac{\log(3)}{2}.$$

Remarque 6.2.14. Ce résultat que nous devons encore démontrer serait assez inattendu. En effet, nous n'avons imposé aucun trade-off entre les deux traits x_b et x_d.

Nous donnons maintenant une proposition allant dans le sens de la conjecture 6.2.13. Nous donnons ensuite une remarque justifiant son énoncé.

Proposition 6.2.15. Soit $x^0 \in \tilde{\mathcal{V}}$. Soit $(x(t), t \geqslant 0)$ la solution de (6.9) issue de x^0. Alors, il existe $c_1, c_2 > 0$ tels que :

$$0 \leqslant \liminf_{t \to +\infty} (x_b(t) - x_d(t)) \leqslant \limsup_{t \to +\infty} (x_b(t) - x_d(t)) \leqslant \log(3 + e^{c_1 + \frac{c_2}{(\alpha-1)t^{\alpha-1}}})$$

où $\alpha = \frac{1}{\tilde{\lambda}(x)} > 1$.

Démonstration. Soit $(x(t), t \geqslant 0)$ une solution de (6.9) issue de $x(0) = x^0 \in \tilde{\mathcal{V}}$. On montre que $\liminf_{t\to+\infty}(x_b(t) - x_d(t)) \geqslant 0$. Soit $t \geqslant 0$ tel que $x(t) \in U_1$, i.e tel que $x_b(t) < x_d(t)$. On a $dx_b(t)/d\mathrm{t} = 0$ et

$$\frac{\mathrm{d}x_b(t)}{d\mathrm{t}} = \frac{\overline{n}_{x(t)}(0)}{2}\frac{\tilde{N}(x_b(t))}{\tilde{G}(x(t))}\int_{\mathbb{R}_+} k(x(t),h)h^2 dh, \tag{6.10}$$

où $\overline{n}_{x(t)}(0) = \tilde{\lambda}(x(t))/c\int_0^{+\infty}\exp\left(-\int_0^a D(x(t),\alpha)d\alpha - \tilde{\lambda}(x(t))a\right)da$ et $\tilde{\lambda}(x(t)) \geqslant \tilde{\lambda}(x^0)$. On en déduit qu'il existe une constante $C_1(x^0) > 0$ telle que $dx_b(t)/d\mathrm{t} > C_1(x^0)$ et donc que $\liminf_{t\to+\infty}(x_b(t) - x_d(t)) \geqslant 0$. On montre maintenant la borne supérieure. Soit $t \geqslant 0$ tel que $x_b(t) - x_d(t) > \log(3)$. On a alors :

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}(x_b(t)-x_d(t))}{\mathrm{d}t} &= \frac{1}{\tilde{G}(x(t))}\left(e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_b(t)}e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - \int_{x_d(t)}^{x_b(t)} e^{-\tilde{\lambda}(x(t))a}e^{-(a-x_d(t))}da\right)\\
&= \frac{1}{\tilde{G}(x(t))}\left(e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_b(t)}e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - \frac{e^{x_d(t)}}{1+\tilde{\lambda}(x(t))}\left(e^{-(1+\tilde{\lambda}(x(t)))x_d(t)} - e^{-(1+\tilde{\lambda}(x(t)))x_b(t)}\right)\right)\\
&= \frac{1}{(1+\tilde{\lambda}(x(t)))\tilde{G}(x(t))}\left((2+\tilde{\lambda}(x(t)))e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_b(t)}e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_d(t)}\right)\\
&= \frac{e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_d(t)}}{(1+\tilde{\lambda}(x(t)))\tilde{G}(x(t))}\left((2+\tilde{\lambda}(x(t)))e^{-(1+\tilde{\lambda}(x(t)))(x_b(t)-x_d(t))} - 1\right) \qquad (6.11)\\
&\leqslant \frac{e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_d(t)}}{(1+\tilde{\lambda}(x(t)))\tilde{G}(x(t))}\left(3e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - 1\right).
\end{aligned}$$

Comme $x_b(t) - x_d(t) > \log(3)$, on a $3e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - 1 < 0$. Par ailleurs, d'après le Lemme 6.2.6, on a $\tilde{\lambda}(x(t)) < 1$ et $\tilde{G}$ est clairement bornée supérieurement. On en déduit que :

$$\frac{\mathrm{d}(x_b(t)-x_d(t))}{\mathrm{d}t} \leqslant \frac{e^{-x_b(t)}}{2\sup\tilde{G}}\left(3e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - 1\right). \tag{6.12}$$

Par ailleurs on vérifie facilement qu'il existe une constante $C_2(x^0) > 0$ telle que :

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}x_b(t)}{\mathrm{d}t} &\leqslant C_2(x^0)e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_b(t)}\\
&\leqslant C_2(x^0)e^{-\tilde{\lambda}(x^0)x_b(t)}, \qquad (6.13)
\end{aligned}$$

où l'on a utilisé que pour tout $t \geqslant 0$, $\tilde{\lambda}(x(t)) \geqslant \tilde{\lambda}(x^0)$. Soit u la solution de $\mathrm{d}u(t)/\mathrm{d}t = C_2(x^0)e^{-\tilde{\lambda}(x^0)u}$ vérifiant $u(0) = x^0$. On vérifie facilement qu'il existe une constante $C_3(x^0) > 0$ telle que $u(t) \leqslant C_3(x^0) + \log(t)/\tilde{\lambda}(x^0)$. En utilisant l'inégalité (6.13), on

obtient que $x_b(t) \leqslant C_3(x^0) + \log(t)/\tilde{\lambda}(x^0)$. En injectant dans (6.12), on obtient qu'il existe une constante $C_4(x^0) > 0$ telle que sur $\{t \in \mathbb{R}_+ : x_b(t) - x_d(t) > \log(3)\}$, on ait :

$$\frac{\mathrm{d}(x_b(t) - x_d(t))}{\mathrm{d}t} \leqslant \frac{C_4(x^0)}{t^\alpha}(3e^{-(x_b(t)-x_d(t))} - 1). \tag{6.14}$$

Soit v la solution de

$$\frac{\mathrm{d}v(t)}{\mathrm{d}t} = \frac{C_4(x^0)}{t^\alpha}(3e^{-v(t)} - 1)$$

vérifiant $v(0) = x_b^0 - x_d^0$. On vérifie facilement qu'il existe $C_5(x^0) > 0$ tel que

$$v(t) = \log\left(e^{C_5(x^0) + \frac{C_4(x^0)}{(\alpha-1)t^{\alpha-1}}} + 3\right).$$

On conclut comme précédemment en utilisant (6.14) □

Remarque 6.2.16. La Proposition 6.2.15 répond en partie au problème soulevé dans l'introduction (cf. Section 1.3). En effet, elle montre que pour une condition initiale $x(0) = x^0$, les traits se concentrent sur des configurations vérifiant

$$x_b - x_d \in \left[0, \log(3 + e^{c_1 + \frac{c_2}{(\alpha-1)t^{\alpha-1}}})\right],$$

qui "correspondent" aux phénotypes Smurf.

Remarque 6.2.17. Nous expliquons maintenant les raisons pour lesquelles nous conjecturons la convergence $x_b(t) - x_d(t) \to \frac{\log(3)}{2}$. Notons que comme $\tilde{\lambda}(x(t)) \to 1$ lorsque $t \to +\infty$, le terme de droite dans (6.11) se comporte comme

$$\left((2 + \tilde{\lambda}(x(t)))e^{-(1+\tilde{\lambda}(x(t)))(x_b(t)-x_d(t))} - 1\right) \approx 3e^{-2(x_b(t)-x_d(t))} - 1$$

Le terme de gauche se comporte lui comme

$$\frac{e^{-\tilde{\lambda}(x(t))x_d(t)}}{(1 + \tilde{\lambda}(x(t)))\tilde{G}(x(t))} \approx \frac{e^{-x_d(t)}}{2\sup\tilde{G}}.$$

Ainsi, si ce dernier terme ne tend pas trop vite vers 0 lorsque $t \to +\infty$, on s'attend à ce que $x_b(t) - x_d(t) \to \log(3)/2$ lorsque $t \to +\infty$.

6.3 Sur la sélection de l'effet Lansing

L'effet Lansing décrit le phénomène suivant lequel "la descendance de parents vieux vit moins longtemps que celle de parent jeune". Il s'agit d'un méchanisme non-génétique, transmissible et réversible décrit pour la première fois dans [55] chez les rotifères, puis

chez l'espèce *Drosophila melanogaster* dans [70]. Plus récemment, cet effet a été observé dans la nature chez l'espèce *Passer domesticus* (cf. [78]). Dans [67], il est montré que sa présence chez l'espèce *Taeniopygia guttata* (diamant mandarion ou zebra finch) est associée à un raccourcissement des télomères chez les descendants de vieux mâles. Dans [70], les auteurs montrent que l'effet Lansing pourrait jouer un rôle dans l'évolution de la sénescence. En effet, la théorie de l'accumulation de mutation (cf. [62]) explique le vieillissement par des accumulations de mutations délétères agissant aux âges avancés. La force de sélection étant décroissante avec l'âge, ces mutations ne sont pas éliminées et provoquent le vieillissement. L'effet Lansing a tendance à faire décroître plus rapidement la force de sélection et donc à faciliter cette accumulation de mutations délétères.
À notre connaissance il n'y a pas aujourd'hui d'explication adaptative de la présence d'effet Lansing. Il serait intéressant de comprendre dans quelle mesure l'effet Lansing peut représenter un intérêt adaptatif, et ainsi être présent chez certaines sinon toutes les espèces.
Rappelons notre modélisation de l'effet Lansing. Nous avons supposé qu'un individu de trait (x_b, x_d) avec $x_d < x_b$ se reproduisant après l'âge x_d transmettait à son descendant le trait $\tilde{x}_d = 0$. Ainsi la force de sélection aux âges $a \in]x_d, x_b]$ est nulle car la descendance d'un individu se reproduisant à ces âges n'est pas viable. Cependant, nous allons montrer que la force de sélection à l'âge x_d est plus importante que chez des individus sans effet Lansing. Cette observation nous pousse à émettre l'hypothèse suivante : malgré le fait que l'effet Lansing ait un effet négatif sur les fitness individuelles, il peut agir comme un accélérateur de l'évolution.

Approche numérique.

Afin de tester cette hypothèse, nous procédons de la façon suivante. Nous mettons en compétition deux populations monomorphes de tailles égales : l'une avec effet Lansing et l'autre sans. De plus, nous supposons que les deux populations sont monomorphes de traits x_0 et $\tilde{x}_0$ vérifiant $\lambda(x_0) = \tilde{\lambda}(\tilde{x}_0)$ (on rappelle que $\lambda(x_0)$ et $\tilde{\lambda}(\tilde{x}_0)$ désignent les paramètres de Malthus respectivement associés aux individus avec et sans effet Lansing et sont définis respectivement par (5.9) et (6.4)), c'est-à-dire qu'elles possèdent la même fitness. En calculant numériquement les paramètres de Malthus on peut vérifier que si $x_0 = (1.5, 1.3)$ et $\tilde{x}_0 = (1.5, 0.82)$ on a $\lambda(x_0) = \tilde{\lambda}(\tilde{x}_0) = 0.42$. En résumé, nous considérons une donnée initiale H_0^K vérifiant

$$\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+\times\{0,1\}} \mathbb{1}_{x=x_0,m=1} H_0^K(dx,da,dm) = \int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+\times\{0,1\}} \mathbb{1}_{x=\tilde{x}_0,m=0} H_0^K(dx,da,dm) = 5000.$$

Nous supposons que seul le trait x_d mute (le trait x_b est fixé). Le résultat des simulations est donné dans la Figure 6.3. Lorsqu'il n'y a pas de mutation ($p_K = 0$), on observe que les deux populations coexistent, ce qui est consistant puisque les deux sont supposées avoir la même fitness. Plus la probabilité de mutation est grande, plus l'effet Lansing

est sélectionné. Ceci conforte donc la thèse selon laquelle l'effet Lansing permettrait aux populations de s'adapter plus rapidement.

Justification théorique

Nous proposons une explication théorique pour ces observations en nous basant sur les gradients de fitness, c'est à dire les dérivées du paramètre de Malthus par rapport à la variable de trait. Nous calculons les fonctions $x_d \in [1, 1.5] \mapsto \lambda((1.5, x_d)) \in [0, 0.6]$, $x_d \in [1, 1.5] \mapsto \tilde{\lambda}((1.5, x_d)) \in [0, 0.6]$ (qui sont des bijections), puis les fonctions $x_d \in [1, 1.5] \mapsto \partial\lambda(1.5, x_d)/\partial x_d$, $x_d \in [1, 1.5] \mapsto \partial\tilde{\lambda}(1.5, x_d)/\partial x_d$. On peut ainsi représenter sur la Figure 6.3 les dérivées partielles de la fitness par rapport à la variable x_d en fonction de la fitness : $\lambda \in [0, 0, 6] \mapsto \partial\lambda(1.5, x_d)/\partial x_d$ et $\tilde{\lambda} \in [0, 0, 6] \mapsto \partial\tilde{\lambda}(1.5, x_d)/\partial x_d$. On observe que pour tout x et $\tilde{x}$ tels que $\lambda(x) = \tilde{\lambda}(x)$, on a $\partial\lambda(x)/\partial x_d < \partial\tilde{\lambda}(\tilde{x})/\partial\tilde{x}_d$. À fonctions de fitness égales, la force de sélection est plus importante chez la population avec effet Lansing. Cette population va donc évoluer plus rapidement, atteindre des fitness plus élevées et ainsi pouvoir envahir la population.
A notre connaissance, cet aspect conférant à l'effet Lansing un intérêt adaptatif n'a pas été abordé dans la littérature. Notons tout de même l'article [51] où les auteurs s'intéressent à l'impact des modifications épigénétiques sur l'évolution phénotypique des populations. Ils montrent que l'interaction entre les mutations épigénétiques et mutations génétiques, les premières agissant sur des échelles de temps plus courtes que les secondes, peut affecter l'adaptation et l'évolution des populations.

Code Python pour les simulations

Nous donnons ci-dessous le code Python pour les simulations de la Figure 6.3. Il s'agit d'une légère modification du code présenté en Section 5.2 afin de prendre en compte les deux types d'individus (avec ou sans effet Lansing).

```
# saisie parametres
intensite_competition = 0.005
p_mut = 1.0
var_mut = 0.05
nombre_saut = 200000
taille_population = 1000

#distribution initiale des traits
trait = numpy.ones((taille_population, 2))
for k in range(int(len(trait[:, 0])/2)):
    trait[k, :] = tirage_pop_uniform()          # population avec lansing
for k in range(int(len(trait[:, 0])/2), len(trait[:, 0])):
    trait[k, :] = tirage_pop_uniform()       #population sans lansing

#matrice de la population
```

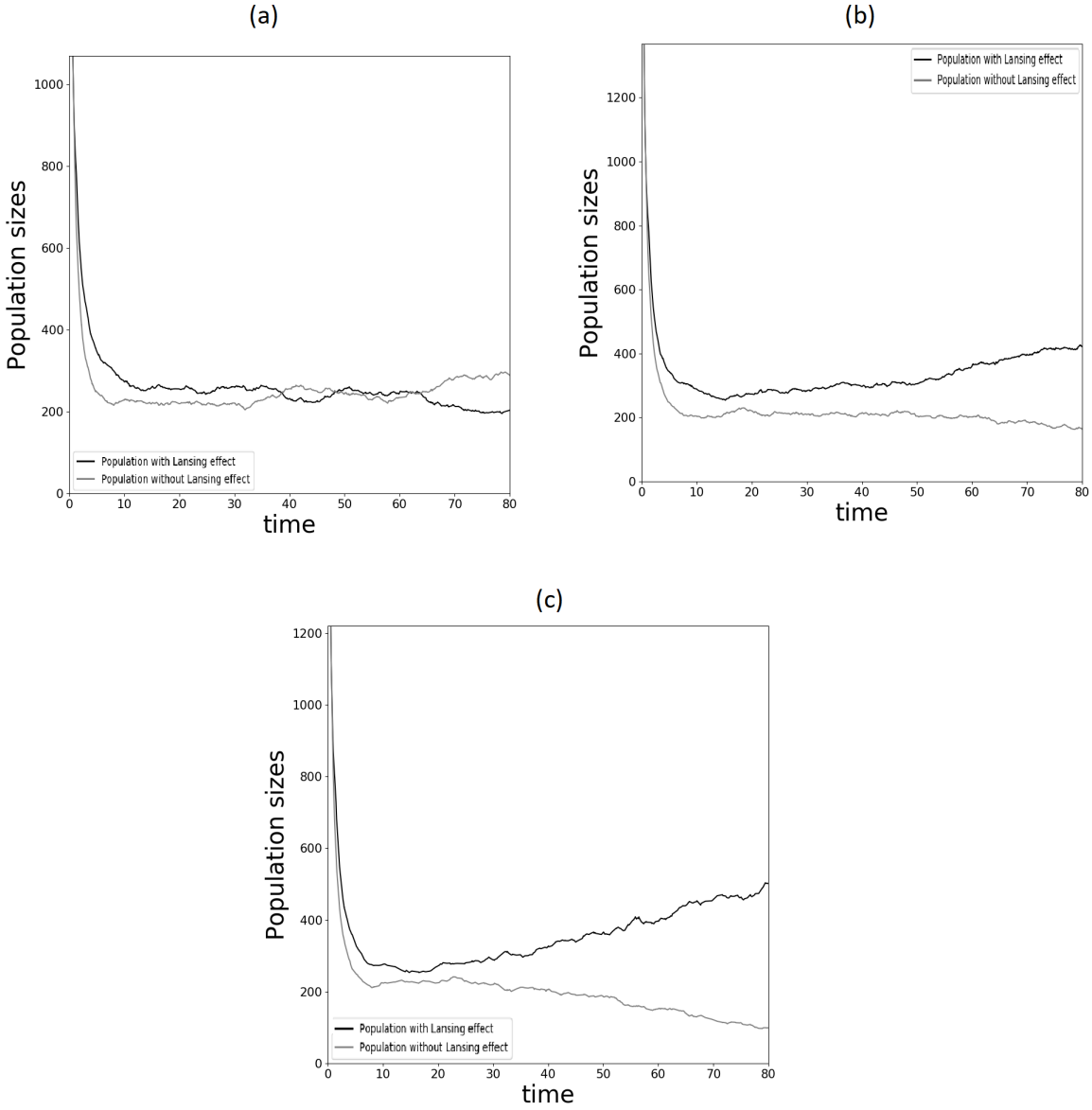

FIGURE 6.2 – On représente les tailles des deux sous-populations (avec et sans effet Lansing) en fonction du temps, pour différentes probabilités de mutations. Chaque courbe est une moyenne sur 20 simulations pour une population initiale de taille 10000. Courbe noire : population avec effet Lansing et trait initial $x = (1.5, 1.3)$, $\lambda(x) = 0.42$. Courbe grise : population sans effet Lansing et trait initial $\tilde{x} = (1.5, 0.82)$, $\tilde{\lambda}(\tilde{x}) = 0.42$. (a) : $p_K = 0$ $\sigma = 0.05$. (b) : $p_K = 0.5$, $\sigma = 0.05$. (c) : $p_K = 1$, $\sigma = 0.008$.

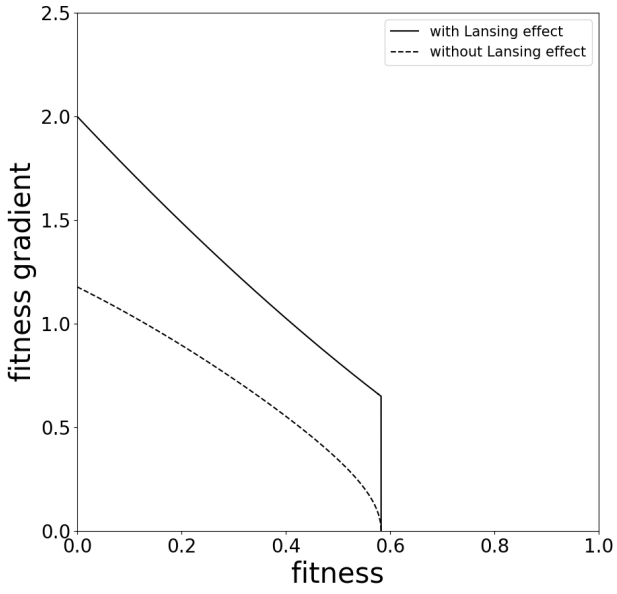

FIGURE 6.3 – Courbe pointillée (sans effet Lansing) : représentation de l'application $\tilde{\lambda} \in [0,0,6] \mapsto \partial\tilde{\lambda}(1.5,x_d)/\partial x_d$. Courbe pleine (avec effet Lansing) : représentation de l'application $\lambda \in [0,0,6] \mapsto \partial\lambda(1.5,x_d)/\partial x_d$.

```
population_0 = numpy.zeros((len(trait[:, 0]), 7), order='C', dtype=numpy.
    float32)
population_0[:, 0:2] = trait          # traits
population_0[:, 2: 4] = 0  # temps de naissance et mort
for l in range(len(population_0[:, 0])):
    population_0[l, 4] = l+1                # id individu

population_0[:taille_population/2, 6] = 1   # avec lansing
population_0[taille_population/2:, 6] = 0   # sans lansing

# taux de naissance individu de trait x et d'age a
def b(x, a):
    if a <= x[0]:
        u = 1
    else:
        u = 0.0
    return u

# taux de mortalite intrinseque d'un individu de trait x et d'age a
def d(x, a):
    if a > x[1]:
```

```
        u = 1
    else:
        u = 0.0
    return u

# intensite globale max par individu
intmax = 2 + intensite_competition

# effet lansing
def trait_herite(x, u):
    if x[1] > 0:
        if u < x[1]:
            r = x
        else:
            r = [x[0], dmth(x[1])]
    else:
        r = x
    return r

# effet des mutations
def mutations(x):
        trait_mut = x
    proba_mut = numpy.zeros(2)
        for i in range(2):
        proba_mut[i] = numpy.random.binomial(1, p_mut)
        if proba_mut[0] == 1:
        trait_mut[0] = dm(x[0])
        if proba_mut[1] == 1:
        trait_mut[1] = dm(x[1])
        return trait_mut

#fonctions pour acceptation/rejet
def acceptation_rejet_naissance(t, a, n):
    return b(t, a)/(intmax*n)

def acceptation_rejet_mort(t, a, n):
    return acceptation_rejet_naissance(t, a, n) + (d(t, a) + (n-1)*
       intensite_competition)/(intmax*n)

# fonction simulant une transition du processus de Markov.
def transition(p, temps):
        viv = p[(p[:, 3] == 0), :]
    n = len(viv[:, 0])
    temps_maximal = random.expovariate(1)/(intmax*n*n)
    u = random.uniform(0, 1)
    ind = random.randint(0, n-1)
    w = temps - viv[ind, 3] + temps_maximal
        while u > acceptation_rejet_mort(viv[ind, :2], w, n):
                temps_maximal += (random.expovariate(1)/(intmax*n*n))
```

```
            u = random.uniform(0, 1)
            ind = random.randint(0, n-1)
            w = temps - viv[ind, 2] + temps_maximal
            s = viv[ind, :]
            if viv[ind, 6] == 1:
            s[:2] = trait_herite(s[:2], w)
            s[6] = 1
        else:
            s[:2] = s[:2]
            s[6] = 0
            if u <= acceptation_rejet_naissance(s[:2], w, n):
            c1 = [temps + temps_maximal, 0.0, p[-1, 4] + 1, s[4], s[6]]
            p = numpy.vstack((p, numpy.append(mutations(s[:2]), numpy.array(
                c1))))  # ajout a la population
            else:
            p[(p[:, 4] == s[4]), 3] = temps + temps_maximal
            temps += temps_maximal
            return p, temps

# simule trajectoire du processus sur un nombre de sauts donne
def trajectoire(p):
    n = len(p[(p[:, 3] == 0), 0])                    # taille
        population
    temps = 0                                        # instant de la
        dynamique
    for cs in range(0, nombre_saut):
        if n >= 1:
            x = transition(p, temps)                 # transition du
                processus
            p = x[0]                                 # matrice pop
            temps = x[1]                             # instant du saut
            n = len(p[(p[:, 3] == 0), 0])
                        print cs
        else:
            break
        return p                                  # renvoie l'etat de la
            pop a l'instant "temps" et "temps"
```

6.4 Un modèle avec probabilité de mutation mutable

Avec l'hérédité des caractères et la sélection naturelle, les mutations constituent l'un des ingrédients de l'évolution. Une question naturelle est alors la suivante : à quelles fréquences les mutations apparaissent chez les individus ? Pourquoi observe-t-on des taux de mutation élevés chez certaines espèce et faibles chez d'autres ? Cette variabilité observée suggère que les taux de mutations peuvent être eux aussi soumis

aux différentes forces de l'évolution. De nombreux travaux ont été développés sur le sujet [47],[31],[3],[59]. Ils montrent notamment que chez de nombreuses espèces, les taux de mutations ont tendance à se stabiliser sur de faibles valeurs. Nous proposons un modèle simple permettant d'étudier ce type de question. On considère le couple (x,p) où x est le trait phénotypique et p la probabilité de mutation comme un trait soumis aux mutations. Un individu de trait $\mathbf{x}=(x,p)$ et d'âge a se reproduit à taux $B(x,a)$. Avec probabilité p, une mutation apparaît et modifie le trait $\mathbf{x}$ suivant une distribution $k(\mathbf{x},\mathbf{y})d\mathbf{y}$ où $\mathbf{y}=(y,q)$ sur $\mathcal{S}\times[0,1]$. Ainsi, on peut décrire la dynamique macroscopique de la population par une densité $n_t(\mathbf{x},a)$ qui évolue suivant l'équation aux dérivées partielles :

$$\begin{cases} \partial_t n_t(\mathbf{x},a)+\partial_a n_t(\mathbf{x},a) = -\left(D(x,a)+c\int_{\mathcal{S}\times\mathbb{R}_+} n_t(\mathbf{y},\alpha)d\mathbf{y}d\alpha\right) \\ n_t(\mathbf{x},0) = (1-p)\int_0^{+\infty} B(x,\alpha)n_t(\mathbf{x},\alpha)d\alpha + \int_{\mathcal{S}\times[0,1]\times\mathcal{S}} qB(y,\alpha)k(\mathbf{y},\mathbf{x})n_t(\mathbf{y},\alpha)d\mathbf{y}d\alpha \end{cases} \tag{6.15}$$

où $c>0$ est l'intensité de compétition et $D(x,a)$ le taux de mortalité intrinsèque. Cette équation est similaire à celle étudiée dans le Chapitre 3. Cependant, le fait que la probabilité de mutation ne soit pas fixée modifie le comportement des solutions. Donnons les idées. L'étude du problème stationnaire se ramène à celui d'une famille d'opérateurs $\mathbf{r}_\lambda+\mathbf{J}_\lambda$ qui vérifient

$$(\mathbf{r}_\lambda+\mathbf{J}_\lambda)f(\mathbf{x}) = (1-p)r_\lambda(\mathbf{x})f(\mathbf{x}) + \int_{\mathcal{S}\times[0,1]} qK_\lambda(\mathbf{y},\mathbf{x})f(\mathbf{y})d\mathbf{y}.$$

Ces opérateurs diffèrent de ceux étudiées dans le Chapitre 3. En effet les quantités $(1-p)r_\lambda(x)$ et $qK_\lambda(\mathbf{y},\mathbf{x})$ s'annulent respectivement en $p=1$ et $q=0$. Ceci implique notamment que l'équation 6.15 admet des solutions stationnaires de la forme $\overline{n}(d\mathbf{x},da)=\mu(d\mathbf{x})R_{\lambda^*}(x,a)da$ où λ^* vérifie $\overline{r}_{\lambda^*}=1$ et le support de la mesure μ est inclus dans l'ensemble $\{(x,0)\in\mathcal{S}\times[0,1] : r_{\lambda^*}(x)=\overline{r}_{\lambda^*}\}$.
Nous présentons maintenant des simulations du modèle bd (cf. Chapitre 5) en introduisant des mutations sur le taux de mutation p. Par ailleurs nous conditionnons la distribution des mutations afin que le trait (x_b,x_d) reste dans le cube $[0,2]\times[0,2]$. La fitness (i.e le paramètre de Malthus) admet alors un maximum en le trait $(2,2)$.
Nous observons sur les simulations présentées dans la Figure 6.4 que la distribution du trait (x_b,x_d) atteint rapidement des valeurs proche du trait optimal $(2,2)$. Dans un premier temps, la probabilité de mutation fluctue autour de grandes valeurs puis décroit vers 0. Cette décroissance entraîne une concentration plus forte sur le trait optimal $(2,2)$. Donnons un argument heuristique pour ces observations. Dans un premier temps, il peut être avantageux pour un individu peu adapté (c'est à dire avec une fitness faible), d'avoir un taux de mutation élevé, permettant ainsi de générer des mutants, potentiellement mieux adapté. Une fois que la population a atteint des fitness élevées, il n'y a plus d'intérêt adaptatif a générer des mutants et le taux de mutation diminue. Cette diminution entrainant une concentration plus forte autour des traits optimaux.

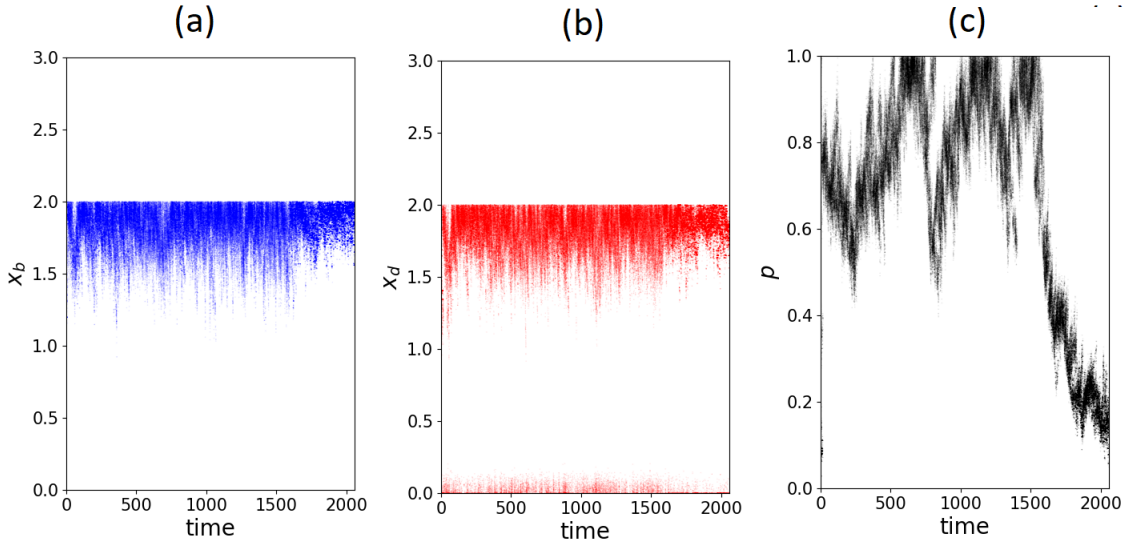

FIGURE 6.4 – On représente l'évolution de la distribution des trait (x_b, x_d, p) pour une population initiale de taille $N_0 = 1000$ et dont les traits des individus sont uniformément distribués sur $[1, 2] \times [1, 2] \times [0, 1]$. (a) : dynamique du trait x_b. (b) : dynamique du trait x_d. (c) : dynamique de la probabilité de mutation p.

Annexe A

Operator Theory

In this appendix, we recall some well-known results about spectral theory for bounded linear operators on Banach space and positive operators.

A.1 Resolvent and spectrum

Let $(X, \|.\|)$ be a complex Banach space. We denote by $\mathbf{B}(X)$ the set of all bounded linear maps from X to X. Let $T \in \mathbf{B}(X)$. We denote by $\|T\|_{op} = \sup_{\|x\|=1} \|T(x)\|$ the operator norm of T.

Definition A.1.1. Let $T \in \mathbf{B}(X)$.

(i) The resolvent set of T is $\mathcal{R}(T) = \{z \in \mathbb{C} : (zI - T)^{-1} \in \mathbf{B}(X)\}$. For all $z \in \mathcal{R}(T)$, the linear map $R_T(z) = (zI - T)^{-1}$ is called resolvent of T at point z.

(ii) The spectrum of T is $\sigma(T) = \mathbb{C}\backslash\mathcal{R}(T)$ and the spectral radius of T is $\rho(T) = \sup\{|z| : z \in \sigma(T)\}$.

(iii) The essential spectrum of T is the set $\sigma_e(T)$ of $z \in \sigma(T)$ which satisfy at least one of the following condition : (1) the range of $zI - T$ is not closed ; (2) z is not isolated in $\sigma(T)$; (3) $\cup_{n\geqslant 1} \ker((zI - T)^n)$ is infinite dimensional. The essential spectral radius of T is $\rho_e(T) = \sup\{|z| : z \in \sigma_e(T)\}$

Remark A.1.2. There are different definition of the essential spectrum in the literature, which are not equivalent. The definition we choose has been introduced by Browder [9].

Definition A.1.3. Let z_0 be a pole of the resolvent. Let

$$R_T(z) = \sum_{k=-m}^{+\infty} a_k (z - z_0)^k \tag{A.1}$$

be the Laurent expansion of R_T near z_0 where a_k are linear operators on X and $a_{-m} \neq 0$. The integer m is the order of the pole z_0. Then $P(T) := a_{-1}$ is the projector onto the

space $\ker((zI-T)^m)$. The dimension of $\ker((zI-T)^m)$ is called algebraic multiplicity of z_0.

The following characterisation of the essential spectrum is very useful. It is proved in [9, Lemma 17].

Proposition A.1.4. Let $T \in \mathbf{B}(X)$ and $z \in \sigma(T)$. Then, $z \notin \sigma_e(T)$ if and only if for some $m \in \mathbb{N}^*$, z is a pole of the resolvent of order m such that $\ker((zI-T)^m)$ is finite dimensional.

The following result is adapted from Kato [46, Ch.IV §4. Thm 3.16].

Proposition A.1.5. Let $T \in \mathbf{B}(X)$ and $z_0 \in \sigma(T) \backslash \sigma_e(T)$. We denote by $\alpha_T(z_0)$ the algebraic multiplicity of z_0. Let $\epsilon > 0$. There is $\delta > 0$ such that if $\|T-S\|_{op} < \delta$, the two following assertions are satisfied :
(a) There is $z \in \sigma(S) \backslash \sigma_e(S)$ such that $\alpha_S(z) = \alpha_T(z_0)$.
(b) $\|P(T) - P(S)\|_{op} < \epsilon$.

A.1.1 Ordered Banach space

Let $(X, \|.\|)$ be a real Banach space. Let $C \subset X$ be a positive cone. We denote always $\mathbf{B}(X)$ for the set of bounded linear maps on X.

Definition A.1.6. Let $T \in \mathbf{B}(X)$.
(i) The operator T is positive if $T(C) \subset C$.
(ii) The operator T is irreducible if T is positive and for some scalar $z > \rho(T)$ and for each non-zero $u \in C$, the element $\sum_{k=1}^{+\infty} z^{-n} T^n(u)$ is quasi interior to C (see [76] for the definition of quasi interior point).
(iii) Let $T, S \in B(X)$ be positive. We denote $T \leqslant S$ if the bounded linear map $S-T$ is positive.

The following proposition gives some monotonicity properties of the spectral radius. The point (i) is proved in [12, Theorem 1.1]. The point (ii) is proved in [35, Theorem 3.9].

Proposition A.1.7. Let $S, T \in \mathbf{B}(X)$ be positive such that $S \leqslant T$. We have
(i) $\rho(S) \leqslant \rho(T)$;
(ii) Assume moreover that $\rho(T)$ is a pole of the resolvent of T. Then we have either $T = S$ or $\rho(S) < \rho(T)$.

We deduce a result of upper-semi continuity of the spectral radius. It is classical.

Lemma A.1.8. Let $T \in \mathbf{B}(X)$ be positive and let $(T_k)_{k \geqslant 0}$ be a non-increasing sequence of $\mathbf{B}(X)$ such that $\|T_k - T\|_\infty \to 0$ when $k \to \infty$. Then $\rho(T_k) \underset{k \to \infty}{\to} \rho(T)$.

Démonstration. By Proposition A.1.7 (i), the sequence $\rho(T_k)$ is non-increasing and is bounded below by $\rho(T)$. Then, it converges to a limit $\rho^* \geqslant \rho(T)$. Assume that $\rho^* > \rho(T)$. Since the spectral radius is an element of the spectrum, we deduce that for all $k \in \mathbb{N}$ the operator $\rho(T_k)I - T_k$ is singular (e.g $(\rho(T_k)I - T_k)^{-1}$ is not bounded). Moreover, the set of singular operators being closed, we deduce, taking the limit $k \to \infty$ that $\rho^* I - T$ is singular which is absurd since $\rho^* > \rho(T)$. □

A.2 The space $\left(C(\mathcal{S}), \|.\|_\infty\right)$

Let $\mathcal{S}$ be a compact subset of $\mathbb{R}^d$. We now give some results on the Banach space $(C(\mathcal{S}), \|.\|_\infty)$ where $C(\mathcal{S})$ denotes the set of continuous functions from $\mathcal{S}$ to $\mathbb{R}$ and $\|.\|_\infty$ denotes the uniform norm. We denote by $C^+(\mathcal{S})$ the cone of non-negative functions on $\mathcal{S}$. We recall that the space of (signed) Radon measure $\mathcal{M}(\mathcal{S})$ is the topological dual (the space of continuous linear form) of $C(\mathcal{S})$ and that the set of positive Radon measure $\mathcal{M}^+(\mathcal{S})$ is the dual cone of $C^+(\mathcal{S})$. For any $T \in \mathbf{B}(C(\mathcal{S}))$, we denote by $T' \in \mathbf{B}(\mathcal{M}(\mathcal{S}))$ his adjoint.
The next result is easily adapted from [76, Appendix §2.2.6] (it was originally introduced by Krein-Rutman [52]). It is a generalisation of Perron-Frobenius Theorem for positive matrices to the infinite-dimensional framework.

Proposition A.2.1. Let $T \in \mathbf{B}(C(\mathcal{S}))$ such that $T \geqslant 0$. Then $\rho(T)$ is an eigenvalue of T' associated with a positive eigenmeasure $\mu \in \mathcal{M}^+(\mathcal{S})$.

The following result is proved in [76, Appendix §3.3.3]. It precises the analogy with the Perron-Frobenius theory.

Proposition A.2.2. Let $T \in \mathbf{B}(C(\mathcal{S}))$ such that T is irreducible. Then we have :
(i) The spectral radius $\rho(T)$ is the only possible eigenvalue associated with a non-negative eigenfunction.
(ii) Assume moreover that $\rho(T)$ is a pole of the resolvent. Then, $\rho(T)$ is a pole of order one with algebraic multiplicity equals to one.

We give a lemma which characterises the quasi interior points (see [76] for the definition) of $C^+(\mathcal{S})$.

Lemma A.2.3. Let $f \in C(\mathcal{S})$. Then f is quasi interior to $C^+(\mathcal{S})$ if and only if $f(x) > 0$ for all $x \in \mathcal{S}$.

We give now a result on the spectrum of the multiplication operator.

Lemma A.2.4. Let $r \in C(\mathcal{S})$ be a positive function. Let us denote by r the endomorphism of $C(\mathcal{S})$ defined by $rf(x) = r(x)f(x)$. Then we have $\sigma(r) = \sigma_e(r) = \{r(x) : x \in \mathcal{S}\}$.

Démonstration. We start by proving that $\sigma(r) = \{r(x) : x \in \mathcal{S}\} =: r(\mathcal{S})$. Let $y \in r(\mathcal{S})^c$. It is straightforward to verify that the operator $f \in C(\mathcal{S}) \longmapsto \frac{1}{y-r(x)} f$ is the inverse of $(yI - r)$ and is bounded. We deduce that $y \in \mathcal{R}(r)$ and $\sigma(r) \subset r(\mathcal{S})$. Conversely, let $y \in \mathcal{R}(r)$ and assume $y = r(x)$ with $x \in \mathcal{S}$. Let $u := (yI - r)^{-1}$ and $f \in \mathcal{S}$ such that $f(x) \neq 0$. We have $f(x) = u(yI - r)f(x) = 0$ which is absurd and then $r(\mathcal{S}) \subset \sigma(r)$. The function r being continuous, the set $\sigma(r)$ has no isolated point and we deduce that $\sigma(r) = \sigma_e(r)$. □

Annexe B

Proofs of Chapter 5

B.1 Proof of Proposition 5.3.4

Démonstration. The proof is based on classical arguments of spectral theory for strongly continuous semi-groups. Let us denote by $(P_t)_{t\geqslant 0}$ the semi-group on $L^1(\mathbb{R}_+)^2$ associated with the infinitesimal generator $(A, D(A))$. Let us denote by $\sigma(A)$ and $\sigma_e(A)$ the spectrum and the essential spectrum of the operator A respectively. Let us denote by $\alpha\left[P_t\right]$ the measure of non-compactness of P_t (see [87, Definition 4.14 p 165]), and define $w_1(A) := \lim_{t\to\infty} t^{-1}\log(\alpha\left[P_t\right])$. We show that there exists $\omega > 0$ such that

$$\max\left(w_1(A), \sup_{z\in(\sigma(A)\backslash\sigma_e(A))\backslash\{\lambda(x)\}} \mathcal{R}e(z)\right) < \omega < \lambda(x). \tag{B.1}$$

By using arguments similar to [71, Section 1], we obtain that for all t large enough

$$\alpha\left[P_t\right] \leqslant e^{-t}.$$

and that

$$w_1(A) := \lim_{t\to\infty} t^{-1}\log(\alpha\left[P_t\right]) \leqslant -1.$$

By [87, Proposition 4.13 p 170], we obtain that $\sigma_e(A) \subset \{z \in \mathbb{C} : \mathcal{R}e(z) \leqslant -1\}$. Let $z \in \sigma(A)\backslash\sigma_e(A)$. Then there exists a non-zero $u \in L^1(\mathbb{R}_+, \mathbb{C})^2$ such that

$$\begin{cases} -u'(a) - \mathbf{D}_x(a)u = zu(a) \\ u(0) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(\alpha)u(\alpha)d\alpha. \end{cases} \tag{B.2}$$

By solving the first equation in (B.2) and by injecting the result in the second equation, we obtain that $u(0)$ satisfies

$$u(0) = \mathbf{F}(z)u(0) \tag{B.3}$$

where

$$\mathbf{F}(z) = \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{B}_x(a) \exp\left(- \int_0^a (\mathbf{D}_x(\alpha) + z\mathbf{I}) d\alpha \right) da. \tag{B.4}$$

Equation (B.3) admits a non-trivial solution $u(0)$ if and only if $\det[\mathbf{F}(z) - \mathbf{I}] = 0$. Since the matrix $\mathbf{F}(z)$ is triangular we have

$$\det[\mathbf{F}(z) - \mathbf{I}] = ([\mathbf{F}(z)]_{11} - 1)([\mathbf{F}(z)]_{22} - 1) \tag{B.5}$$

where $[\mathbf{F}(z)]_{11} = \int_0^{x_b \wedge x_d} e^{-za} da$ and $[\mathbf{F}(z)]_{22} = \int_0^{x_b} e^{-(1+z)a} da$. We deduce that the Malthusian parameter $\lambda(x)$ is the largest real solution of $\det[\mathbf{F}(z) - \mathbf{I}] = 0$. By using similar analytical arguments as in the proof of [87, Theorem 4.10], we deduce that there exists only finitely many $z \in \mathbb{C}$ such that $\mathcal{R}e(z) > 0$ and $\det[\mathbf{F}(z) - \mathbf{I}] = 0$ which allows us to conclude for (B.1). We prove that $\lambda(x)$ is a simple eigenvalue of A by showing that $\lambda(x)$ is a simple zero of the equation $\det[\mathbf{F}(z) - \mathbf{I}] = 0$. Indeed we have

$$\frac{\mathrm{d} \det[\mathbf{F}(\lambda(x)) - \mathbf{I}]}{\mathrm{d}\lambda} = \frac{\mathrm{d}[\mathbf{F}(\lambda(x))]_{11}}{\mathrm{d}\lambda} ([\mathbf{F}(\lambda(x))]_{22} - 1) > 0.$$

Let N_x be a principal eigenvector associated with the eigenvalue $\lambda(x)$. By (B.2), we have

$$N_x^1(a) = N_x^1(0) e^{-((a-x_d)\vee 0) - \lambda(x)a}, \quad N_x^2(a) = N_x^2(0) e^{-(1+\lambda(x))a}$$

and Equation (B.3) gives that

$$N_x^2(0) = \frac{[\mathbf{F}(\lambda(x))]_{21}}{1 - [\mathbf{F}(\lambda(x))]_{22}} N_x^1(0).$$

We conclude for the convergence by using arguments similar to proof of [87, Theorem 4.9 p187]. □

B.2 Proof of Lemma 5.3.5

Démonstration. Equation (5.11) has the form $\mathrm{d}u/\mathrm{d}t = f(t,u)$ with $f(t,u) \to g(u)$ as $t \to \infty$. So (5.11) is called an asymptotically autonomous differential equation (see [61],[80]) with the limit equation

$$\frac{\mathrm{d}y(t)}{\mathrm{d}t} = My(t) - \eta \|y(t)\|_1 y(t). \tag{B.6}$$

We first show that any solution $y(t)$ of (B.6) started at $y(0) \in \mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+$ converges to a stationary state. In [2], the proof is given when M is irreducible. We give a slightly different proof. Let $\overline{z}$ be defined in (5.12). It is straightforward to prove that $\overline{z}$ is the eigenvector of M associated with the simple eigenvalue m_{11}, which satisfy the condition

$\|\overline{z}\|_1 = m_{11}/\eta$. Since $z(0) \in \mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+$ there exists a positive constant $c(z(0))$ such that $e^{-m_{11}t}e^{Mt}z(0) \to c(z(0))\overline{z}$ as $t \to \infty$. We now write

$$\frac{y_1(t)}{y_2(t)} = \frac{\left[e^{-m_{11}t}e^{Mt}y(0)\right]_1}{\left[e^{-m_{11}t}e^{Mt}y(0)\right]_2} \to \frac{\overline{z}_1}{\overline{z}_2}.$$

We deduce that the ω-limit set of any solution of (B.6) is a subset of $\Delta = \{z \in \mathbb{R}_+^2 : z_1 = \frac{\overline{z}_1}{\overline{z}_2} z_2\}$. We conclude by proving that any solution starting from Δ converges to $\overline{z}$. Let us consider such a solution (always denoted by $y(t)$). We have

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}y_1(t)}{\mathrm{dt}} &= y_1(t)(m_{11} - \eta\|y(t)\|_1), \\
\frac{\mathrm{d}y_2(t)}{\mathrm{dt}} &= y_2(t)\left(m_{21}\frac{y_1(t)}{y_2(t)} + m_{22} - \eta\|y(t)\|_1\right).
\end{aligned}$$

Since the ω-limit set is an invariant subset, we deduce that

$$\frac{\mathrm{d}y_2(t)}{\mathrm{dt}} = y_2(t)(m_{11} - \eta\|y(t)\|_1),$$

that $\|y(t)\|_1 \to m_{11}/\eta$ and $y(t) \to \overline{z}$ as $t \to \infty$. In order to conclude about the solutions of (5.11) we use [80, Theorem 1.2] arguing that $\overline{z}$ is an asymptotically stable equilibrium of (B.6) and that for any $y(0) \in \mathbb{R}_+^*$, the ω-limit set of any solution $y(t)$ of (5.11) started at $y(0)$ is not a subset of $\{0\} \times \mathbb{R}_+$. The first claim is easily proved by showing that the Jacobian matrix has negative eigenvalues. For the second claim, let us assume it is not satisfied. Then $y_1(t) \to 0$ as $t \to \infty$. Let us show the contradiction. Let ϵ be sufficiently small and t_0 such that for any $t \geqslant t_0$

$$\begin{aligned}
0 < m_{11} - \epsilon \leqslant m_{11} + \mathcal{D}_{11}(t) \leqslant m_{11} + \epsilon \\
m_{22} - \epsilon \leqslant m_{22} + \mathcal{D}_{22}(t) \leqslant m_{22} + \epsilon < 0 \\
0 < m_{12} - \epsilon \leqslant m_{12} + \mathcal{D}_{12}(t) \leqslant m_{12} + \epsilon.
\end{aligned}$$

We introduce

$$\begin{aligned}
P^\epsilon(y_1, y_2) &= y_1(m_{11} - \epsilon - \eta(y_1 + y_2)) \\
Q^\epsilon(y_1, y_2) &= y_2(m_{22} + \epsilon - \eta(y_1 + y_2)) + (m_{12} + \epsilon)y_1
\end{aligned}$$

and

$$\begin{aligned}
\mathcal{A}^\epsilon &= \left\{y \in \mathbb{R}_+^2 : y_1 + y_2 \leqslant m_{11} - \epsilon\right\} \\
\mathcal{B}^\epsilon &= \left\{y \in \mathbb{R}_+^2 : y_2 \geqslant \frac{1}{2\eta}\left(m_{22} + \epsilon - \eta y_1 + \sqrt{(m_{22} + \epsilon - \eta y_1)^2 + 4\eta(m_{12} + \epsilon)y_1}\right)\right\}.
\end{aligned}$$

We deduce that there exists t_1 such that for any $t \geqslant t_1$, $\frac{\mathrm{d}y_2(t)}{\mathrm{dt}} < 0$ on $\mathcal{B}^\epsilon$ and $y_1(t) < \epsilon$. We deduce that there exists t_2 such that for all $t \geqslant t_2$, $y_1(t) + y_2(t) \leqslant \frac{m_{11} - \epsilon}{\eta}$. So for all $t \geqslant t_2$, $\frac{\mathrm{d}y_1(t)}{\mathrm{dt}} \geqslant 0$ which is absurd. □

B.3 Differential inclusions

In this appendix, we recall the results of [36] which concern the approximation of Markov chains by differential inclusions.
Let $\epsilon > 0$ be a scale parameter. Let $(Y^\epsilon(k), k \in \mathbb{N})$ be a Markov chain with values in $\mathbb{R}^d$. The drift of the Markov chain Y^ϵ is defined by

$$g^\epsilon(x) = \mathbb{E}\left[Y^\epsilon(k+1) - Y^\epsilon(k) | Y^\epsilon(k) = x\right].$$

Let $(\gamma^\epsilon)_{\epsilon>0}$ be such that $\lim_{\epsilon\to 0} \gamma^\epsilon = 0$ and let us denote

$$f^\epsilon(x) = \frac{g^\epsilon(x)}{\gamma^\epsilon}.$$

One can write the evolution of the Markov chain as a stochastic approximation algorithm with constant step size γ^ϵ

$$Y^\epsilon(k+1) = Y^\epsilon(k) + \gamma^\epsilon \left(f^\epsilon(Y^\epsilon(k)) + U^\epsilon(k+1)\right)$$

where U^ϵ is a martingale difference sequence with respect to the filtration associated with the process Y^ϵ.
Let us define

$$F(x) = \text{conv}\left(\left\{\text{acc}_{\epsilon\to 0} f^\epsilon(x^\epsilon) \text{ for all } x^\epsilon \text{ such that } \lim_{\epsilon\to 0} x^\epsilon = x\right\}\right)$$

where $\text{conv}(A)$ denotes the convex hull of the set A and $\text{acc}_{\epsilon\to 0} f^\epsilon(x^\epsilon)$ denotes the set of accumulation points of the sequence $f^\epsilon(x^\epsilon)$ as $\epsilon \to 0$. Let us denote by $\mathcal{S}_F(T, x^0)$ the set of solutions $(x(t), t \in [0,T])$ of the differential inclusion

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x(t)}{dt} \in F(x(t)), \quad t \in [0,T] \\ x(0) = x^0. \end{cases} \tag{B.7}$$

Let us recall the definition of a solution of (B.7).

Definition B.3.1. A map $x : [0,T] \mapsto \mathbb{R}^d$ is a solution of (B.7) if there exists a map $\varphi : [0,T] \mapsto \mathbb{R}^d$ such that :
(i) For all $t \in [0,T]$, $x(t) = x^0 + \int_0^t \varphi(s)ds$,
(ii) For almost every $t \in [0,T]$, $\varphi(t) \in F(x(t))$.

In particular (i) is equivalent to saying that x is absolutely continuous. (i) and (ii) imply that x is differentiable at almost every $t \in [0,T]$ with $\mathrm{d}x(t)/\mathrm{d}t \in F(x(t))$.

We define the continuous process $\overline{Y}^\epsilon(t)$ as the piecewise interpolation of Y^ϵ whose time has been accelerated by $1/\gamma^\epsilon$: for all $k \in \mathbb{N}$, $\overline{Y}^\epsilon(k\gamma^\epsilon) = Y^\epsilon(k)$ and $\overline{Y}^\epsilon$ is linear on $[k\gamma^\epsilon, (k+1)\gamma^\epsilon]$. We have the following theorem proved in [36, Theorem 1].

Theorem B.3.2. Assume that :

- There exists a constant $c > 0$ such that for all $y \in \mathbb{R}^d$, $\quad \|f^\epsilon(y)\| \leqslant c(1 + \|y\|)$.
- U^ϵ is a martingale difference sequence which is uniformly integrable.

If $Y^\epsilon(0)$ tends to x^0 in probability as ϵ tends to zero, then

$$\inf_{y \in \mathcal{S}_F(T,x^0)} \sup_{t \in [0,T]} \|\overline{Y}^\epsilon(t) - x(t)\| \longrightarrow 0$$

in probability as ϵ tends to zero.

Bibliographie

[1] A. Ackleh, S. Azmy, J. Cleveland, and H.R. Thieme. Population dynamics under selection and mutation : Long-time behavior for differential equations in measure spaces. *Journal of Differential Equations*, 261(2) :1472–1505, 2016.

[2] A. Ackleh and S. Hu. Comparison between stochastic and deterministic selection-mutation models. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 4(2) :133, 2007.

[3] J-B. André and B. Godelle. The evolution of mutation rate in finite asexual populations. *Genetics*, 2005.

[4] R.C. Arslan, K.P. Willführ, E.M. Frans, K.J.H Verweij, P. Bürkner, M. Myrskylä, E. Voland, C. Almqvist, B.P. Zietsch, and L. Penke. Older fathers' children have lower evolutionary fitness across four centuries and in four populations. *Proc. R. Soc. B*, 284(1862) :20171562, 2017.

[5] V. Bansaye, B. Cloez, and P. Gabriel. Ergodic behavior of non-conservative semigroups via generalized doeblin's conditions. *arXiv preprint arXiv :1710.05584*, 2017.

[6] H. Berestycki, J. Coville, and HH. Vo. On the definition and the properties of the principal eigenvalue of some nonlocal operators. *Journal of Functional Analysis*, 271(10) :2701–2751, 2016.

[7] S. Billiard, R. Ferrière, S. Méléard, and V.C. Tran. Stochastic dynamics of adaptive trait and neutral marker driven by eco-evolutionary feedbacks. *Journal of mathematical biology*, 71(5) :1211–1242, 2015.

[8] O. Bonnefon, J. Coville, and G. Legendre. Concentration phenomenon in some non-local equation. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B 22 (2017), no. 3, 763–781.*

[9] F.E. Browder. On the spectral theory of elliptic differential operators. i. *Mathematische Annalen*, 142(1) :22–130, 1961.

[10] R.L. Brown. What evolvability really is. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 65 :549–572, 2014.

[11] R. Bürger. Perturbations of positive semigroups and applications to population genetics. *Mathematische Zeitschrift*, 197(2) :259–272, 1988.

[12] L. Burlando. Monotonicity of spectral radius for positive operators on ordered banach spaces. *Archiv der Mathematik*, 56(1) :49–57, 1991.

[13] À. Calsina and J.M. Palmada. Steady states of a selection-mutation model for an age structured population. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 400(2) :386–395, 2013.

[14] J.A. Cañizo, J.A. Carrillo, and S. Cuadrado. Measure solutions for some models in population dynamics. *Acta applicandae mathematicae*, 123(1) :141–156, 2013.

[15] H.l Caswell. Reproductive value, the stable stage distribution, and the sensitivity of the population growth rate to changes in vital rates. *Demographic Research*, 23 :531–548, 2010.

[16] N. Champagnat. A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stochastic processes and their applications*, 116(8) :1127–1160, 2006.

[17] 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.

[18] N. Champagnat, R. Ferrière, and G. Ben Arous. The canonical equation of adaptive dynamics : a mathematical view. *Selection*, 2(1-2) :73–83, 2002.

[19] N. Champagnat and S. Méléard. Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching. *Probability Theory and Related Fields*, 151(1-2) :45–94, 2011.

[20] B. Charlesworth. *Evolution in age-structured populations*, volume 2. Cambridge University Press Cambridge, 1994.

[21] F. Clément, F. Robin, and R. Yvinec. Analysis and calibration of a linear model for structured cell populations with unidirectional motion : Application to the morphogenesis of ovarian follicles. *arXiv preprint arXiv :1712.05372*, 2017.

[22] M. Costa, C. Hauzy, N. Loeuille, and S. Méléard. Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community. *Journal of mathematical biology*, 72(3) :573–622, 2016.

[23] J. Coville. On a simple criterion for the existence of a principal eigenfunction of some nonlocal operators. *Journal of Differential Equations*, 249(11) :2921–2953, 2010.

[24] J. Coville. Singular measure as principal eigenfunction of some nonlocal operators. *Applied Mathematics Letters*, 26(8) :831–835, 2013.

[25] J. Coville, J. Davila, and S. Martinéz. Pulsating fronts for nonlocal dispersion and kpp nonlinearity. In *Annales de l'Institut Henri Poincare (C) Non Linear Analysis*, volume 30, pages 179–223. Elsevier, 2013.

[26] E. Dambroise, L. Monnier, L. Ruisheng, H. Aguilaniu, JS. Joly, H. Tricoire, and M. Rera. Two phases of aging separated by the smurf transition as a public path to death. *Scientific reports*, 6 :23523, 2016.

[27] C. Darwin. *The origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, John Murray, 1871.

[28] D. Dawson. Measure-valued markov processes. *École d'été de probabilités de Saint-Flour XXI-1991*, pages 1–260, 1993.

[29] L. Desvillettes, PE. Jabin, S. Mischler, and G. Raoul. On selection dynamics for continuous structured populations. *Communications in Mathematical Sciences*, 6(3) :729–747, 2008.

[30] U. Dieckmann and R. Law. The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of mathematical biology*, 34(5-6) :579–612, 1996.

[31] J.W. Drake. A constant rate of spontaneous mutation in dna-based microbes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88(16) :7160–7164, 1991.

[32] S.N. Ethier and T.G. Kurtz. *Markov processes : characterization and convergence*, volume 282. John Wiley & Sons, 2009.

[33] D. Fabian and T. Flatt. The evolution of aging. *Nature Education Knowledge*, 3(9), 2011.

[34] R.A. Fisher. *The genetical theory of natural selection : a complete variorum edition*. Oxford University Press, 1999.

[35] N. Gao. Extensions of Perron–Frobenius theory. *Positivity*, 17(4) :965–977, 2013.

[36] N. Gast and B. Gaujal. Markov chains with discontinuous drifts have differential inclusion limits. *Performance Evaluation*, 69(12) :623–642, 2012.

[37] Q. Griette. Singular measure traveling waves in an epidemiological model with continuous phenotypes. *arXiv preprint arXiv :1710.02240*, 2017.

[38] M.E. Gurtin and R.C. MacCamy. Non-linear age-dependent population dynamics. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 54(3) :281–300, 1974.

[39] P. Gwiazda and E. Wiedemann. Generalized entropy method for the renewal equation with measure data. *Commun. Math. Sci. 15 (2017), no. 2, 577–586.*

[40] J.B.S. Haldane. New paths in genetics. *New paths in genetics.*, 1941.

[41] J.B.S. Haldane. *New paths in genetics*. George allen & Unwin, 1942.

[42] W.D. Hamilton. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of theoretical biology*, 12(1) :12–45, 1966.

[43] M. Iannelli and F. Milner. *The Basic Approach to Age-Structured Population Dynamics : Models, Methods and Numerics*. Springer, 2017.

[44] P. Jagers and F.C. Klebaner. Population-size-dependent and age-dependent branching processes. *Stochastic Processes and their Applications*, 87(2) :235–254, 2000.

[45] O.R. Jones, A. Scheuerlein, R. Salguero-Gómez, C.G. Camarda, R. Schaible, B.B. Casper, J.P. Dahlgren, J. Ehrlén, M.B. García, and E.S. Menges. Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 505(7482) :169, 2014.

[46] T. Kato. *Perturbation theory for linear operators*, volume 132. Springer Science & Business Media, 2013.

[47] M. Kimura. On the evolutionary adjustment of spontaneous mutation rates. *Genetics Research*, 9(1) :23–34, 1967.

[48] T.B.L. Kirkwood and S.N. Austad. Why do we age ? *Nature*, 408(6809) :233, 2000.

[49] T.B.L. Kirkwood and T. Cremer. Cytogerontology since 1881 : a reappraisal of august weismann and a review of modern progress. *Human genetics*, 60(2) :101–121, 1982.

[50] M. Kirschner and J. Gerhart. Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15) :8420–8427, 1998.

[51] F.D. Klironomos, J. Berg, and S. Collins. How epigenetic mutations can affect genetic evolution : model and mechanism. *Bioessays*, 35(6) :571–578, 2013.

[52] M.G. Krein and M.A. Rutman. Linear operators leaving invariant a cone in a banach space. *Uspekhi Matematicheskikh Nauk*, 3(1) :3–95, 1948.

[53] J. Kristensen and F. Rindler. Relaxation of signed integral functionals in bv. *Calculus of Variations and Partial Differential Equations*, 37(1) :29–62, 2010.

[54] M. Kunze. *Non-smooth dynamical systems*, volume 1744. Springer Science & Business Media, 2000.

[55] A.I. Lansing. A transmissible, cumulative, and reversible factor in aging. *Journal of Gerontology*, 2(3) :228–239, 1947.

[56] A.I. Lansing. A nongenic factor in the longevity of rotifers. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 57(1) :455–464, 1954.

[57] H. Leman. Convergence of an infinite dimensional stochastic process to a spatially structured trait substitution sequence. *Stochastics and Partial Differential Equations : Analysis and Computations*, 4(4) :791–826, 2016.

[58] H. Leman, S. Méléard, and S. Mirrahimi. Influence of a spatial structure on the long time behavior of a competitive lotka-volterra type system. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B 20 (2015), no. 2, 469–493.*, 2014.

[59] M. Lynch. Evolution of the mutation rate. *Trends in Genetics*, 26(8) :345–352, 2010.

[60] T.R. Malthus. *An essay on the principle of population : or, A view of its past and present effects on human happiness*. Reeves & Turner, 1888.

[61] L. Markus. Asymptotically autonomous differential systems. In *Contributions to the theory of nonlinear oscillations, vol. 3*, Annals of Mathematics Studies, no. 36, pages 17–29. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1956.

[62] P.B. Medawar. *An unsolved problem of biology*. College, 1952.

[63] S. Méléard and V.C. Tran. Trait substitution sequence process and canonical equation for age-structured populations. *Journal of mathematical biology*, 58(6) :881–921, 2009.

[64] J.A. Metz and O. Diekmann. *The dynamics of physiologically structured populations*, volume 68. Springer, 2014.

[65] J.A.J. Metz, S.A.H. Geritz, G. Meszéna, F.A.J. Jacobs, and J.S. Van Heerwaarden. Adaptive dynamics : a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. *Stochastic and Spatial Structures of Dynamical Systems. Elsevier Science, Burlington, MA*, pages 183–231, 1996.

[66] J.A.J. Metz, R.M. Nisbet, and S.A.H. Geritz. How should we define 'fitness' for general ecological scenarios ? *Trends in Ecology & Evolution*, 7(6) :198–202, 1992.

[67] J.C. Noguera, N.B. Metcalfe, and P. Monaghan. Experimental demonstration that offspring fathered by old males have shorter telomeres and reduced lifespans. *Proc. R. Soc. B*, 285(1874) :20180268, 2018.

[68] S. Nordmann, B. Perthame, and C. Taing. Dynamics of concentration in a population model structured by age and a phenotypical trait. *Acta Applicandae Mathematicae*, pages 1–29, 2017.

[69] B. Perthame. *Transport equations in biology*. Springer Science & Business Media, 2006.

[70] N.K. Priest, B. Mackowiak, and D.E.L. Promislow. The role of parental age effects on the evolution of aging. *Evolution*, 56(5) :927–935, 2002.

[71] J. Prüß. Equilibrium solutions of age-specific population dynamics of several species. *Journal of Mathematical Biology*, 11(1) :65–84, 1981.

[72] M. Rera, S. Bahadorani, J. Cho, C.L. Koehler, M. Ulgherait, J.H. Hur, W.S. Ansari, T. Lo Jr, D.L. Jones, and D.W. Walker. Modulation of longevity and tissue homeostasis by the drosophila pgc-1 homolog. *Cell metabolism*, 14(5) :623–634, 2011.

[73] M. Rera, R.I. Clark, and D.W. Walker. Intestinal barrier dysfunction links metabolic and inflammatory markers of aging to death in drosophila. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52) :21528–21533, 2012.

[74] M. Rera, C. Vallot, and C. Lefrançois. The smurf transition : new insights on ageing from end-of-life studies in animal models. *Current opinion in oncology*, 30(1) :38–44, 2018.

[75] T. Roget. On the long-time behaviour of age and trait structured population dynamics. *arXiv preprint arXiv :1711.07688*, 2017.

[76] H.H. Schaefer and M.P. Wolff. Graduate texts in mathematics. *Topological Vector Space*, 1971.

[77] R.J. Schmitz, M.D. Schultz, M.G. Lewsey, R.C. O'Malley, M.A. Urich, O. Libiger, N.J. Schork, and J.R. Ecker. Transgenerational epigenetic instability is a source of novel methylation variants. *Science*, 334(6054) :369–373, 2011.

[78] J. Schroeder, S. Nakagawa, M. Rees, M-E. Mannarelli, and T. Burke. Reduced fitness in progeny from old parents in a natural population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, page 201422715, 2015.

[79] F.R. Sharpe and A.J. Lotka. L. a problem in age-distribution. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 21(124) :435–438, 1911.

[80] H.R. Thieme. Asymptotically autonomous differential equations in the plane. *The Rocky Mountain Journal of Mathematics*, pages 351–380, 1994.

[81] V.C. Tran. *Modèles particulaires stochastiques pour des problèmes d'évolution adaptative et pour l'approximation de solutions statistiques*. PhD thesis, Université de Nanterre-Paris X, 2006.

[82] 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, 2008.

[83] H. Tricoire and M. Rera. A new, discontinuous 2 phases of aging model : lessons from drosophila melanogaster. *PloS one*, 10(11) :e0141920, 2015.

[84] T. Tully and A. Lambert. The evolution of postreproductive life span as an insurance against indeterminacy. *Evolution*, 65(10) :3013–3020, 2011.

[85] C. Villani. *Topics in optimal transportation*. Number 58. American Mathematical Soc., 2003.

[86] H. Von Foerster. Some remarks on changing populations. In J. F. Stohlman, editor, *The Kinetics of Cellular Proliferation*, pages 382–407. Grune and Stratton, New York, 1959.

[87] G.F. Webb. *Theory of nonlinear age-dependent population dynamics*. CRC Press, 1985.

[88] A. Weismann. The origin of the markings of caterpillars. *Studies in the theory of descent/Tr. and ed. R. Meldola. London : Sampson Low. Marston. Searle Rivington*, pages 161–389, 1881.

[89] A. Weismann, E. Poulton, S. Bagnall, S. Schönland, A.E. Shipley, and S. Arthur Everett. *Essays upon heredity and kindred biological problems*, volume v.1. Oxford,Clarendon Press, 1891-1892.

Titre : Dynamiques de sélection-mutation structurées en âge : comportement en temps long et application à l'évolution des histoires de vie.

Mots-clés : Dynamique de populations structurées en âge, équations de sélection-mutation, théorie spectrale des opérateurs positifs, dynamique adaptative, évolution des histoires de vie, modèles individu-centrés.

Résumé : Cette thèse est divisée en deux parties reliées par un même fil conducteur. Elle porte sur l'étude théorique et l'application de modèles mathématiques décrivant des dynamiques de population où les individus se reproduisent et meurent à des taux dépendant de leur âge et d'un trait phénotypique. Le trait est fixé durant la vie de l'individu. Il est modifié au fil des générations par des mutations apparaissant lors de la reproduction. On modélise la sélection naturelle en introduisant un taux de mortalité densité-dépendant décrivant la compétition pour les ressources. Dans une première partie, nous nous intéressons au comportement en temps long d'une équation aux dérivées partielles de sélection-mutation structurée en âge décrivant une grande population d'individus. En étudiant les propriétés spectrales d'une famille d'opérateurs positifs sur un espace de mesures, nous montrons l'existence de mesures stationnaires pouvant admettre des masses de Dirac en les traits maximisant la fitness. Lorsque ces mesures admettent une densité continue, nous montrons la convergence des solutions vers cet (unique) état stationnaire. La seconde partie de cette thèse est motivée par un problème issu de la biologie du vieillissement. Nous voulons comprendre l'apparition et le maintien au cours de l'évolution d'un marqueur de sénescence observé chez l'espèce Drosophila melanogaster. Pour cela, nous introduisons un modèle individu-centré décrivant la dynamique d'une population structurée par l'âge et par le trait d'histoire de vie suivant : l'âge de fin de reproduction et celui où la mortalité devient non-nulle. Nous modélisons également l'effet Lansing, qui est l'effet suivant lequel « la descendance de parent jeune vit plus longtemps que celle de parents vieux » . Nous montrons, sous des hypothèses de grande population et de mutations rares, que l'évolution amène ces deux traits à coïncider. Pour cela, nous sommes amenés à étendre l'équation canonique de la dynamique adaptative à une situation où le gradient de fitness n'admet pas des propriétés de régularité suffisantes. L'évolution du trait n'est plus décrite par la trajectoire (unique) d'une équation différentielle ordinaire mais par un ensemble de trajectoires solutions d'une inclusion différentielle.

Title : Selection-mutation dynamics with age structure : long-time behaviour and application to the evolution of life-history traits

Keywords : age-structured population dynamics, selection mutation equations, spectral theory for positive operators, adaptive dynamics, life history evolution, individual-based models.

Abstract : This thesis is divided into two parts connected by the same thread. It concerns the theoretical study and the application of mathematical models describing population dynamics. The individuals reproduce and die at rates which depend on age a and phenotypic trait. The trait is fixed during the life of the individual. It is modified over generations by mutations appearing during reproduction. Natural selection is modeled by introducing a density-dependent mortality rate describing competition for resources. In the first part, we study the long-term behavior of a selection-mutation partial differential equation with age structure describing such a large population. By studying the spectral properties of a family of positive operators on a measures space, we show the existence of stationary measures that can admit Dirac masses in traits maximizing fitness. When these measures admit a continuous density, we show the convergence of the solutions towards this (unique) stationary state. The second part of this thesis is motivated by a problem from the biology of aging. We want to understand the appearance and maintenance during evolution of a senescence marker observed in the species Drosophila melanogaster. For this, we introduce an individual-based model describing the dynamics of a population structured by age and by the following life history trait : the age of reproduction ending and the one where the mortality becomes non-zero. We also model the Lansing effect, which is the effect through which the "progeny of old parents do not live as long as those of young parents". We show, under large population and rare mutation assumptions, that the evolution brings these two traits to coincide. For this, we are led to extend the canonical equation of adaptive dynamics to a situation where the fitness gradient does not admit sufficient regularity properties. The evolution of the trait is no longer described by the (unique) trajectory of an ordinary differential equation but by a set of trajectories solutions of a differential inclusion.

Université Paris-Saclay
Espace Technologique / Immeuble Discovery
Route de l'Orme aux Merisiers RD 128 / 91190 Saint-Aubin, France