JOURNÉES ÉQUATIONS AUX DÉRIVÉES PARTIELLES

NORIO SHIMAKURA

Un problème mixte non-linéaire parabolique provenant de la génétique des populations

Journées Équations aux dérivées partielles (1988), p. 1-10

<http://www.numdam.org/item?id=JEDP_1988____A12_0>

UN PROBLEME MIXTE NON-LINEAIRE PARABOLIQUE

PROVENANT DE LA GENETIQUE DES POPULATIONS

Norio SHIMAKURA

Nous allons traiter dans cet exposé un problème aux limites pour une équation aux dérivées partielles non-linéaire parabolique et dégénérée. Ce problème désormais le modèle de Kimura, provient de la génétique des populations ([1] , [2] , [3]). les résultats informés ici ont été obtenus par Yukio Ogura à l'Université de Saga et le rapporteur ([4] , [5] , [7]).

Le modèle de Kimura est un processus de diffusion unie-dimensionnelle. La variable spatiale x parcourt l'intervalle $[\ 0\ ,\ 1\ ]$. La variable du temps t parcourt l'intervalle $[\ 0\ ,\ +\infty\ [$. L'inconnue (solution) $U\,(t\ ,\ dx)$ est une mesure de probabilité sur $[\ 0\ ,\ 1]$ pour tout t.

Il n'est pas difficile d'établir l'existence et l'unicité des solutions globales par rapport au temps. Ce modèle contient d'autre part 5 paramètres réels $(P\ ,\ Q\ ,\ S\ ,\ M\ ,\ C)$. Ce qui est intéressant est plutôt d'étudier le comportement de $U\,(t\ ,\ dx)$ lorsque $t\ \to\ +\ \infty$ qui dépend essentiellement aux paramètres. Grâce à la particularité du modèle, nous pouvons trouver toutes les solutions stationnaires pour tous les cas intéressants. Et nous pouvons trouver la limite de $U\,(t\ ,\ dx)$ lorsque $t\ \to\ +\ \infty$ pour toute donnée initiale.

Le modèle de Kimura est un bon exemple de la théorie L^1 pour des équations non-linéaires paraboliques dégénérées.

§ 1 - PROBLEME (K) (MODELE DE KIMURA)

Notons par $\mathscr{P}$ l'ensemble de toutes les mesures de probabilité sur l'intervalle fermé $[0\ ,\ 1]$. Une fonction $U\,(t\ ,dx)$ de $t\ \in\ [\ O\ ,+\infty\ [$ à valeurs dans $\mathscr{P}$ est appelée une solution du problème (K) si elle satisfait aux conditions (1) , (2) , (3) et (4) suivantes :

(1) $$\frac{d}{dt}\int_{0-}^{1+} f(x)\; U(t\,,dx)$$

$$= \int_{0-}^{1+} \{\, a(x)\, f''(x) + b(x\,,\, \bar{x}(t))\; f'(x) + C(x-\bar{x}(t))f(x)\,\}\; U(t\,,dx)$$

si $t \in \,]\,O\,,+\infty\,]$, et

(2) $$\lim_{t\to o} \int_{O-}^{1+} f(x)\; U(t\,,dx) = \int_{O-}^{1+} f(x)\; \Phi(dx)$$

pour toute fonction f de classe C^2 sur $[\,O\,,1\,]$, où

(3) $$\begin{cases} a(x) = x(1-x) \\ b(x\,,\bar{x}(t)) = P(1-x) - Qx - Sx(1-x) + M(\bar{x}(t)-x) \end{cases}$$

(4) $$\bar{x}(t) = \int_{O-}^{1+} x\; U(t\,,dx).$$

Ici, $\Phi(dx) \in \mathcal{P}$ est la donnée initiale. $(P\,,Q\,,S\,,M\,,C)$ sont des constantes données qui satisfont à

(5) $$P \geq O\,,\, Q \geq O\,,\, S > O\,,\, M > O \quad \text{et} \quad O \leq C \leq M.$$

Pour être plus clair, supposons que $U(t\,,dx)$ soit à densité $u(t\,,x)$, c'est à dire, que $U(t\,,dx) = u(t\,,x)\,dx$. Alors, les conditions (1) ~ (4) s'écrivent

(6) $$u(t\,,x) \geq O \quad \text{et} \quad \int_O^1 u(t\,,x)\,dx = 1$$

(7) $$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2}\{\,a(x)\,u\,\} - \frac{\partial}{\partial x}\{\,b(x\,,\bar{x}(t))\,u\,\} + C(x-\bar{x}(t))\,u$$

si $(t\,,x) \in \,]\,O\,,+\infty\,[\; \times \;]\,O\,,1\,[$,

(8) $$\frac{\partial}{\partial x}\{a(x)\,u\} - b(x, \bar{x}(t))\,u \to O \quad \text{lorsque} \quad x \to O \text{ et } x \to 1$$

si $t \in \,]O, +\infty[$,

(9) $$\lim_{t \to o} u(t, x) = \varphi(x) \quad \text{si} \quad \Phi(dx) = \varphi(x)\,dx$$

où

(10) $$\bar{x}(t) = \int_O^1 x\,u(t, x)\,dx.$$

Ce nombre $\bar{x}(t)$ provoque la non-linéarité (voir (7) et (8)). Notons que $\bar{x}(t) \in [O, 1]$ dans (4) et $\bar{x}(t) \in \,]O, 1[$ dans (10).

§ 2 - UN RESULTAT DE KIMURA

Chacun des paramètres (P, Q, S, M, C) a une signification génétique. Dans les cas intéressants, ils ne sont pas très grands. Pour fixer les idées, supposons ici que P/M et Q/M soient très petits que 1 (voir [1], [2] et [3]. Par exemple, $P = Q = 0,004$, $M = 1$, $S = 0,4$ et $0 \leq C \leq 1$). Par un raisonnement biomathématique à l'aide de l'analyse numérique, M. Kimura avait obtenu la conclusion suivante dont la démonstration était l'un des objectifs du présent travail.

Résultat de Kimura ([1])

$$\lim_{t \to +\infty} \bar{x}(t) \text{ est proche de } 1 \text{ si } C > SM \text{ et proche de } O \text{ si } C < SM.$$

(Pour simplicité, on peut fixer les (P, Q, S, M) et varier C). Ce résultat sera précisé dans le § 8 comme le théorème 6. Nous verrons que la restriction $(P+Q)/M << 1$ n'est pas obligatoire.

§ 3 - EXISTENCE ET UNICITE DES SOLUTIONS

Théorème 1 ([7])

Pour toute donnée initiale $\Phi(dx) \in \mathcal{P}$, il existe une et une seule solution $U(t, dx)$ du problème (K) pour $O \leq t < +\infty$.

§ 4 - SOLUTIONS STATIONNAIRES

Un élément $U(dx)$ de $\mathcal{P}$ est appelé solution stationnaire du problème (K) si $U(dx)$ est indépendant de t et s'il satisfait à (1), (3) et (4). Les mesures de Dirac δ_o (portée par $x = O$) et δ_1 (portée par $x = 1$) sont des solutions stationnaires si $P = O$ et $Q = O$ respectivement. Toute autre solution stationnaire est à densité : $U(dx) = u(x)\,dx$. La densité $u(x)$ est une fonction non-négative de masse totale 1 et satisfaisant à (11), (12) et (13) suivantes :

(11) $$\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{a(x)u\} - \frac{\partial}{\partial x}\{b(x,\bar{x})u\} + C(x-\bar{x})u = O$$

si $x \in \,]O,1[$,

(12) $$\frac{\partial}{\partial x}\{a(x)u\} - b(x,\bar{x})u \to O \qquad \text{lorsque } x \to O \text{ et } x \to 1 ,$$

où les $a(x)$ et $b(x,\bar{x})$ ont été définies par (3) et

(13) $$\bar{x} = \int_o^1 x\,u(x)\,dx .$$

Pour obtenir toutes les solutions stationnaires, il faut partager le domaine des paramètres (P, Q, S, M, C) en sept parties. La condition (5) est toujours sous-entendue.

(a) $P > O$ et $Q > O$

(b) $P = O$, $Q > O$ et $L_o \leq O$

(c) $P > O$, $Q = O$ et $L_1 \leq O$

(d) $P = O$, $Q > O$ et $L_o > O$

(e) $P > O$, $Q = O$ et $L_1 > O$

(f) $P = Q = O$ et $C \neq SM$

(g) $P = Q = O$ et $C = SM$

où $L_o = L_o(Q, S, M, C)$ et $L_1 = L_1(P, S, M, C)$ sont les suivantes :

$$(14)\qquad \begin{cases} L_o = \dfrac{M}{Q+M}\ {}_1F_1\left(\dfrac{C}{S}+1\,,Q+M+1\ ;\ -S\right) - {}_1F_1\left(\dfrac{C}{S}\,,Q+M\ ;\ -S\right) \\ L_1 = \dfrac{M}{P+M}\ {}_1F_1\left(\dfrac{C}{S}+1\,,P+M+1\ ;\ S\right) - {}_1F_1\left(\dfrac{C}{S}\,,P+M\ ;\ S\right) \end{cases}$$

et ${}_1F_1\,(a\,,c\,;z)$ est la série hypergéométrique confluente

$${}_1F_1\,(a\,,c\,;z) \;=\; \sum_{n=o}^{\infty} \frac{\Gamma(a+n)\ \Gamma(c)\,z^n}{\Gamma(a)\ \Gamma(c+n)\,n\,!}\ .$$

Théorème 2 ([4])

(i) Dans les cas (a), (b), (c), la solution stationnaire est unique :

(a) solution à densité , (b) δ_o , (c) δ_1 ;

(ii) Dans les cas (d) , (e) , (f) , il y a exactement deux solutions stationnaires :

(d) une solution à densité et δ_o

(e) une solution à densité et δ_1

(f) δ_o et δ_1

(iii) Dans le cas (g) , il existe une infinité des solutions stationnaires. C'est à dire, pour tout $y \in [O\,,1]$, il existe une et une seule solution stationnaire $U_y\,(d\,x)$ avec $\bar{x} = y$. $U_y\,(d\,x)$ est à densité si $y \in \,]O\,,1[$, $U_o\,(d\,x) = \delta_o$ et $U_1\,(d\,x) = \delta_1$.

Dans le cas (g), la densité de $U_y\,(d\,x)$ pour $y \in \,]O\,,1[$ est la suivante :

$$(15)\qquad u_y(x) \;=\; \frac{\Gamma(M)}{\Gamma(M\,y)\ \Gamma(M\,(1-y))}\ x^{My-1}\ (1-x)^{M(1-y)-1}$$

§ 5 - LIMITES DES SOLUTIONS

Désignons de nouveau par $U\,(t\,,\Phi)$ la solution du problème (K) pour la donnée initiale Φ. Désignons de plus par $U\,(+\infty\,,\Phi)$ la limite lorsque $t \to +\infty$, c'est à dire, l'élément de $\mathcal{P}$ tel que

$$\lim_{t \to +\infty} \int_{O^-}^{1^+} f(x)\, U(t, \Phi, dx) = \int_{O^-}^{1^+} f(x)\, U(+\infty, \Phi, dx)$$

pour toute fonction f continue sur $[O, 1]$. Nous allons montrer que la limite existe pour tout Φ.

Pour énoncer le résultat pour le cas (g), nous avons besoin de définir les sous-ensembles $\mathcal{P}_y$ ($y \in [O, 1]$) de $\mathcal{P}$:

$$\mathcal{P}_y = \{\Phi \in \mathcal{P} \; ; \int_{O^-}^{1^+} e^{Sx}\, \Phi(dx) = \int_{O^-}^{1^+} e^{Sx}\, U_y(dx)\}$$

où les U_y ont été définies dans le théorème 2 (iii). $\mathcal{P}$ est l'union disjointe des $\mathcal{P}_y$ ($y \in [O, 1]$). En particulier, $\mathcal{P}_o = \{\delta_o\}$ et $\mathcal{P}_1 = \{\delta_1\}$ (dans le cas (g), l'intégrale de $e^{Sx}\, U(t, \Phi, dx)$ sur $[O, 1]$ ne dépend pas de t).

Théorème 3 ([4], [5])

(i) Dans les cas (a), (b), (c), $U(+\infty, \Phi)$ est égale à la solution stationnaire qui est unique.

(ii) Dans le cas (d) (ou (e)), $U(+\infty, \Phi)$ est égale à la solution stationnaire à densité si $\Phi \neq \delta_o$ (resp. si $\Phi \neq \delta_1$).

(iii) Dans le cas (f) et $C > SM$, $U(+\infty, \Phi) = \delta_1$ si $\Phi \neq \delta_o$. Dans le cas (f) et $C < SM$, $U(+\infty, \Phi) = \delta_o$ si $\Phi \neq \delta_1$.

(iv) Dans le cas (g) avec l'hypothèse supplémentaire $O < S \leq max(2, 1 + (2/M))$, $U(+\infty, \Phi) = U_y$ si $\Phi \in \mathcal{P}_y$.

§ 6 - SUITES DES MOMENTS

Etant donné un $U(dx) \in \mathcal{P}$, posons

$$M_n = \int_{0^-}^{1^+} x^n \, U(dx) \qquad (n = O, 1, 2, \ldots).$$

$\{M_n\}_{n=o}^{\infty}$ est appelée la suite des moments de $U(dx)$. Alors $M_o = 1$ et la suite est complètement monotone, c'est à dire, pour tous entiers non négatifs p et q

$$\sum_{j=o}^{p} (-1)^j \binom{p}{j} M_{q+j} \geq O.$$

Réciproquement, une suite donnée $\{M_n\}_{n=o}^{\infty}$ est la suite des moments d'un élément de $\mathcal{P}$ si et seulement si elle est complètement monotone et $M_o = 1$. Dans ce cas, la suite caractérise la mesure ([8]).

Soient $U(t, dx)$ une solution du problème (K) et

(16) $$M_n(t) = \int_{0^-}^{1^+} x^n \, U(t, dx) \qquad (n = O, 1, 2, \ldots)$$

Alors $\overline{x}(t)$ n'est autre que le premier moment $M_1(t)$ de $U(t, dx)$. Pour chaque $t \in [O, +\infty[$, $\{M_n(t)\}_{n=o}^{\infty}$ est complètement monotone et satisfait à un système d'équations

(17) $$\frac{d}{dt} M_n(t) = (n\ S + C) M_{n+1}(t) + n(n - 1 + P + M M_1(t)) M_{n-1}(t)$$
$$- \{n(n-1+P+Q+S+M) + C M_1(t)\} M_n(t) \quad (n = 1, 2, 3, \ldots)$$

(18) $$M_o(t) = 1$$

pour $t \in [O, +\infty[$ avec $\{M_n(O)\}_{n=o}^{\infty}$ connue (la suite des moments de $\Phi(dx)$). Pour obtenir (17) et (18), on applique (1) à $f = x^n$.

Soient $U(dx)$ une solution stationnaire et $\{M_n\}_{n=o}^{\infty}$ sa suite des moments. Celle-ci est complètement monotone et satisfait à un système d'équations

(19) $$\begin{cases} M_{n+1} = b_n(M_1) M_n - a_n(M_1) M_{n-1} \ (n = 1, 2, 3, \ldots), \\ M_o = 1 \end{cases}$$

où, pour $y \in [O, 1]$ et $n = 1, 2, 3, \ldots$, on pose

(20) $$\begin{cases} a_n(y) = n(n-1+P+My)/(nS+C) \\ b_n(y) = \{n(n-1+P+Q+S+M) + Cy\}/(nS+C) \end{cases}$$

Le système (19) est lié avec la fonction

$$(21) \qquad F(y) = \frac{a_1(y)}{b_1(y)} - \frac{a_2(y)}{b_2(y)} - \cdots - \frac{a_n(y)}{b_n(y)} - \cdots$$

(le membre de droite est une fraction continue). F est une application continue de $[O, 1]$ dans lui-même. Voici un lemme clef pour démontrer le théorème 2.

Lemme ([4])

Le premier moment d'une solution stationnaire satisfait à

$$(22) \qquad F(y) = y \qquad \text{et} \qquad y \in [O, 1]$$

Réciproquement, une solution y de (22) donne une seule solution stationnaire. Elle est à densité si $y \in]O, 1[$, δ_o si $y = O$ et δ_1 si $y = 1$.

§ 7 - THEOREMES DE COMPARAISON

Soient $\Phi \in \mathscr{P}$ et $\{M_n(\Phi)\}_{n=o}^{\infty}$ sa suite des moments. Soient $U(t, \Phi)$ la solution du problème (K) de la donnée initiale Φ et $\{M_n(t, \Phi)\}_{n=o}^{\infty}$ sa suite des moments.

Théorème 4 ([5])

Soient Φ et Ψ éléments distincts de $\mathscr{P}$ tels que

$$(23) \qquad M_n(\Phi) \leq M_n(\Psi) \qquad \text{pour tout } n.$$

Alors, pour tout $n \geq 1$ et $t \in]O, +\infty[$,

$$(24) \qquad M_n(t, \Phi) < M_n(t, \Psi).$$

La condition (23) signifie grosso modo que la masse de Ψ est plus concentrée au voisinage de $x = 1$ que celle de Φ. Par le théorème 4 , cette propriété est conservée en résolvant l'équation d'évolution.

D'autre part, les moments de la solution sont des fonctions continues des paramètres (P, Q, S, M, C) et de plus monotones par rapport à chacun d'eux. Nous allons varier l'un ξ des (P, Q, S, M, C) en fixant les autres et désigner $M_n(t)$ par $M_n(t, \xi)$ pour souligner la dépendance à ξ. La condition (5) est toujours sous-entendue.

Théorème 5 ([5])

(i) Soit ξ l'un des P et C. Si $\xi_1 < \xi_2$,

(25) $$M_n(t, \xi_1) \leq M_n(t, \xi_2).$$

(ii) Soit ξ l'un des Q, S et M. Si $\xi_1 < \xi_2$,

(26) $$M_n(t, \xi_1) \geq M_n(t, \xi_2).$$

Les inégalités (25) et (26) sont strictes pour $n \geq 1$ et $t \in \,]O, +\infty[$ sauf les deux cas suivants : { la variable ξ n'est pas P, $P = O$, $\Phi = \delta_o$ } et { la variable ξ n'est pas Q, $Q = O$, $\Phi = \delta_1$ }.

§ 8 - RESULTAT DE KIMURA PRECISE

Le premier moment $\bar{x}(t) = M_1(t)$ de la solution $U(t, dx)$ est très important dans ce modèle. Considérons les deux cas extrêmes : si $\bar{x}(t)$ est proche de O, $U(t, dx)$ est approximativement égale à δ_o, tandis que si $\bar{x}(t)$ est proche de 1, $U(t, dx)$ est presque égale à δ_1. Voici une formulation du résultat de Kimura que nous avons cité dans le § 2 :

Théorème 6 ([5])

(i) Fixons les Q, S, M et C dans le domaine (5) et $C < SM$. Supposons que $\Phi \neq \delta_1$. Alors, pour tout $\varepsilon > O$, il existe un $\eta > O$ et un $T > O$ tels que

(27) $$O \leq \bar{x}(t) < \varepsilon \quad \text{si} \quad O \leq P \leq \eta \quad \text{et} \quad t \geq T.$$

(ii) Fixons les P, S, M et C dans le domaine (5) et $C > SM$. Supposons que $\Phi \neq \delta_o$. Alors, pour tout $\varepsilon > O$, il existe un $\eta > O$ et un $T > O$ tels que

(28) $$1 - \varepsilon < \bar{x}(t) \leq 1 \quad \text{si} \quad O \leq Q \leq \eta \quad \text{et} \quad t \geq T.$$

Ce théorème est une conséquence des théorèmes 3 et 5. Le théorème 3 (iii) suggèrait déjà ce résultat.

Nous renvoyons les significations génétiques du modèle de Kimura et les autres résultats par lui-même à [1] , [2] et [3].

§ 9 - REMARQUE

Un travail récent de T. Shiga [6] généralise notre théorème 1 à des problèmes de plusieurs dimensions spatiales et de non-linéarités plus générales.

****

REFERENCES

[1] : KIMURA M. - Diffusion model of intergroup selection, with special reference to evolution of an altruistic character.
Proc. Nat. Acad. Sci. USA , 80 (1983), 6317 - 6321.

[2] : KIMURA M. - Evolution of an altruistic trait through group selection as studied by diffusion equation model.
IMA J. Math. Applied to Medicine and Biology, 1 - 1 (1984), 1 - 15.

[3] : KIMURA M. - Diffusion model of population genetics incorporating group selection, with special reference to an altruistic trait.
15-th Conf. Stoch. Proc. Appl., Nagoya, 1985, Lec. Note in Math., 1203 (1986), 101-118, Springer.

[4] : OGURA Y. - SHIMAKURA N. - Stationary solutions and their stability for Kimura's diffusion model with intergroup selection.
J. Math. Kyoto Univ., 27-2 (1987), 305-347.

[5] : OGURA Y. - SHIMAKURA N. - _____ II ,
J. Math. Kyoto Univ., 27-4 (1987), 635-655.

[6] : SHIGA T. - Existence and uniqueness of solutions for a class of non-linear diffusion equations.
J. Math. Kyoto Univ., 27-2 (1987), 195-215.

[7] : SHIMAKURA N. - Existence and uniqueness of solutions for a diffusion model of intergroup selection.
J. Math. Kyoto Univ., 25-4 (1985), 775-788.

[8] : WIDDER D.V. - The Laplace transform.
(1946), Princeton Univ. Press.