

Master 2

Statistique, modélisation et science  
des données (SMSD)

Mathématiques pour la santé

Laurent PUJO-MENJOUET

Laurent PUJO - MENTOUET  
↑  
PAS DE T!

BRACONNIER BUREAU 246  
pujo@math.univ-lyon1.fr

- math.univ-lyon1.fr/~pujo

Equations aux dérivées partielles  
appliquées à la biologie et la médecine

PARTIE 1: équations paraboliques = équations de réaction-diffusion: • structures de Turing  
• ondes de propagation

PARTIE 2: équations hyperboliques & équations différentielles à retard

PARTIE 1: équations paraboliques: équations de réaction-diffusion

I Introduction

## Introduction

Dans un contexte biologique, les systèmes de réaction-diffusion ont été introduits par ALAN TURING en 1952 pour étudier la MORPHOGENÈSE (apparition de formes dans l'embryon) au cours de laquelle des formes semblent apparaître "à partir de rien"



Turing a montré que ce type d'émergence de forme peut avoir lieu dans des systèmes très simples comme des mélanges d'espèces chimiques soumises à la diffusion et la réaction.

Ces formes sont appelées structures de Turing et ont été utilisées depuis les années 70 dans de très nombreux travaux de biomathématiques:

Ref: JAMES MURRAY (2 VOLUMES) MATHEMATICAL BIOLOGY

## II Diffusion:

L'équation type décrivant les phénomènes de diffusion est:

L'équation type décrivant les phénomènes de diffusion est:

$$\frac{\partial}{\partial t} u(t, x) = d \Delta u(t, x) \quad : \text{équation de la chaleur - FOURIER.}$$

$u$ : quantité qui diffuse

$t$ : temps  $t \geq 0$

$x$ : espace  $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^N$   $N=1, 2, 3$  (ici  $N=1$ ) : en 1D:  $[0, L]$ ,  $L > 0$

$\frac{\partial}{\partial t}$ : dérivée partielle par rapport au temps

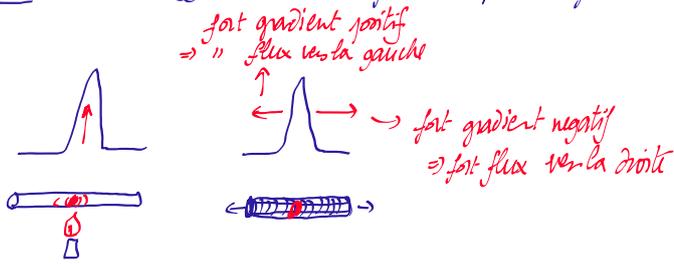
$\Delta$ : opérateur de diffusion appelé LAPLACIEN

en 1D:  $\Delta u(t, x) = \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(t, x)$

en 2D:  $\Delta u(t, x) = \frac{\partial^2}{\partial x_1^2} u(t, x) + \frac{\partial^2}{\partial x_2^2} u(t, x)$   $x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$

$d > 0$  coefficient de diffusion

Définition: La diffusion est un phénomène pour lequel le flux est proportionnel au gradient.



la diffusion aplatit les bosses d'autant plus vite que  $d$  est grand.

Question: que se passerait-il si  $d < 0$ ? on aura alors de la concentration



ce n'est pas le phénomène que l'on étudie ici! Ici on aura toujours  $d > 0$

Conditions aux limites

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d \Delta u$$

càd en 1D:  $\frac{\partial u}{\partial t} = d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$

1 condition initiale

2 conditions aux bords

condition initiale:  $u(0, x) = f(x)$  (connue, donnée au début de l'expérience)

$$x \in \Omega = [0, L]$$

conditions aux bords: • DIRICHLET homogène

$$u(t, 0) = 0 \text{ et } u(t, L) = 0$$

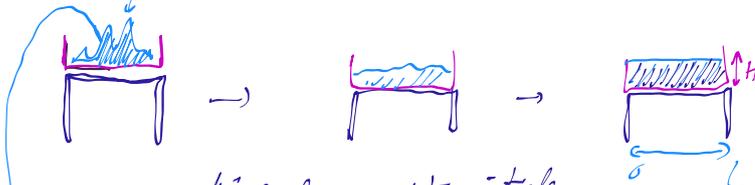
$t \geq 0$



$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t, x) = 0$$

• NEUMANN homogène

$$t \geq 0 \quad \frac{\partial u(t, 0)}{\partial x} = \frac{\partial u(t, L)}{\partial x} = 0$$



on a conservation de la quantité initiale

$$\int_0^L f(x) dx = \int_0^L u(t, x) dx =$$

$$L \times H = \int_0^L f(x) dx$$

$$H = \frac{1}{L} \int_0^L f(x) dx$$

Notre système est complet:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} u(t,x) = d \Delta u(t,x) & t > 0, x \in [0, L] \\ u(0,x) = f(x) & x \in [0, L] \\ + \text{conditions aux bords} & t \geq 0 \end{cases}$$

Question: comment résout-on ce type d'équation?

Réponse: en utilisant un outil mathématique appelé: FONCTION PROPRE

## II Les fonctions propres:

Définition: Une fonction propre de l'opérateur de diffusion  $\Delta$  (avec conditions aux bords) est un profil spatial (i.e.  $w : x \mapsto w(x)$ ) (une forme) tel que:

1.  $w$  est définie sur  $[0, L]$
2.  $w', w''$  — — —  $[0, L]$
3.  $w$  respecte les conditions aux bords

3.  $w$  respecte les conditions aux bords

4.  $w \neq 0$  sur  $[0, L]$

5.  $\Delta w(x) = \lambda w(x)$  ( si  $\lambda > 0$ : amplification  
si  $0 < \lambda < 1$ : atténuation ) mais la forme  
ne varie pas



On appelle  $\lambda$  la valeur propre associée à la fonction propre  $w$ .

Exercice 1: quelles sont les fonctions propres  $w$  associées à l'équation homogène ?

$w$  doit satisfaire 1, 2, 3, 4, 5 en particulier si  $x \in [0, L]$   $\Delta w(x) = \lambda w(x)$

C'est à dire  $\boxed{w''(x) = \lambda w(x)}$

on cherche les solutions sous la forme  $w(x) = e^{\lambda x}$ ,  $\lambda \in \mathbb{C}$

on remplace:  $\lambda e^{\lambda x} = \lambda e^{\lambda x} \quad x \in [0, L]$

$\Leftrightarrow \boxed{r^2 = \lambda}$  équation caractéristique

CAS 1:  $\lambda > 0$  on a alors 2 solutions  $r_1 = \sqrt{\lambda}$  et  $r_2 = -\sqrt{\lambda}$  ( $r_1 = -r_2$ )

Par conséquent les solutions de  $w''(x) = \lambda w(x)$  sont données par:

$$w(x) = c_1 e^{\lambda_1 x} + c_2 e^{\lambda_2 x}$$

Cherchons  $c_1$  et  $c_2$  grâce aux conditions de Dirichlet:  $w(0) = w(L) = 0$

•  $w(0) = 0 \Leftrightarrow c_1 e^0 + c_2 e^0 = 0 \Leftrightarrow c_1 + c_2 = 0 \Leftrightarrow c_1 = -c_2$

donc  $w(x) = c_1 (e^{\lambda_1 x} - e^{\lambda_2 x})$

•  $w(L) = 0 \Leftrightarrow c_1 (e^{\lambda_1 L} - e^{\lambda_2 L}) = 0$

$\rightarrow c_1 = 0$  impossible car  $w \neq 0$  sur  $[0, L]$

$\rightarrow e^{\lambda_1 L} = e^{\lambda_2 L}$

$= \frac{1}{e^{\lambda_1 L}}$

$\Leftrightarrow (e^{\lambda_1 L})^2 = 1$

$\sqrt{\lambda} \quad L > 0$   
 $\uparrow \quad \uparrow$   
 $2$

$\Rightarrow \lambda_1 L = 0$  IMPOSSIBLE  
 $\lambda_1 > 0$   
 $L > 0$

CAS 2  $\lambda > 0$  : N'Y A PAS DE SOLUTIONS

CAS 2  $\lambda = 0$

$$w''(x) = 0$$

$$\Leftrightarrow w'(x) = C_1$$

$$\Leftrightarrow w(x) = C_1 x + C_2$$

conditions aux bords:  $w(0) = 0 \Leftrightarrow C_1 \cdot 0 + C_2 = 0$

$$\Leftrightarrow \boxed{C_2 = 0}$$

donc  $w(x) = C_1 x$

$$) = c_1 x$$

$$\bullet w(L) = 0 \Leftrightarrow c_1 L = 0$$

$\Leftrightarrow c_1 = 0$  IMPOSSIBLE car  $w \neq 0 !!$

CAS  $\lambda = 0$  n'a pas de solution non triviale!

**CAS 3**  $\lambda < 0$

$$\text{on a } r^2 = 1 = -|\lambda| = i^2 |\lambda| \rightarrow r = \pm i \sqrt{|\lambda|}$$

$$\text{on a donc 2 solutions complexes conjuguées } \begin{matrix} r_1 = \alpha + i\beta \\ r_2 = \alpha - i\beta \end{matrix} \left. \begin{matrix} \text{ici } \alpha = 0 \\ \beta = \sqrt{|\lambda|} \end{matrix} \right\}$$

$$w(x) = c_1 e^{r_1 x} + c_2 e^{r_2 x}$$

↓ qu'on peut écrire

$$w(x) = e^{\alpha x} (c_1 \cos(\beta x) + c_2 \sin(\beta x))$$

mais ici  $\alpha = 0$  on a alors

$$w(x) = c_1 \cos(\beta x) + c_2 \sin(\beta x)$$

calculons  $c_1$  et  $c_2$ :

$$\bullet w(0) = 0 \quad c_1 \underbrace{\cos(0)}_1 + c_2 \underbrace{\sin(0)}_0 = 0 \Rightarrow c_1 = 0$$

$$\text{donc } w(x) = c_2 \sin(\beta x)$$

$$\bullet w(L) = 0 \Leftrightarrow c_2 \sin(\beta L) = 0 \rightarrow \begin{matrix} c_2 = 0 \text{ PAS POSSIBLE car } w \neq 0 \\ \sin(\beta L) = 0 \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} \beta L = k\pi \\ \sqrt{|\lambda|} L = k\pi \quad k \in \mathbb{Z} \\ k = \frac{\sqrt{|\lambda|} \cdot L}{\pi} \quad k \in \mathbb{N}^* \\ \sqrt{|\lambda|} = \frac{k\pi}{L} \end{matrix}$$

$$\text{Donc } w_k(x) = c_2 \sin\left(\frac{k\pi}{L} x\right) \quad k \in \mathbb{N}^*$$

$$\text{et } \sqrt{|\lambda|} = \frac{k\pi}{L} \Rightarrow |\lambda| = \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2$$

$$\Rightarrow -\lambda = \left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 \Rightarrow \lambda = -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2$$

$$\text{comme } w''(x) = \lambda w(x) \quad \tilde{w}(x) = c w(x) \quad c \neq 0$$

$$c w''(x) = \lambda c w(x) \quad \tilde{w}''(x) = c w''(x)$$

donc sans perte de généralité on prend  $c = 1$

Conclusion: les fonctions propres associées à  $\Delta$  par Dirichlet sur  $[0, L]$

$$\text{sont } w_k(x) = \sin\left(\frac{k\pi x}{L}\right) \quad k \in \mathbb{N}^*$$

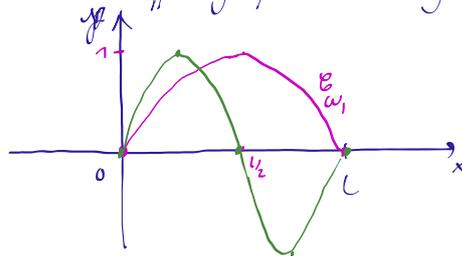
sont:  $\omega_k(x) = \sin\left(\frac{k\pi x}{L}\right)$ ,  $k \in \mathbb{N}^*$   
 et  $\lambda_k = -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2$

Exercice 2: Même exercice pour NEUMANN

$\hookrightarrow \omega_k(x) = \cos\left(\frac{k\pi x}{L}\right)$ ,  $k \in \mathbb{N}$  ↓ PAS DE \*  
 $\lambda_k = -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2$

Remarque:  $k$  est appelé fréquence de la fonction propre

Dirichlet:



$k=1$   $\omega_1(x) = \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right)$   
 $k=2$   $\omega_2(x) = \sin\left(\frac{2\pi x}{L}\right)$   
 $\frac{2\pi \cdot 3L}{2 \cdot 4L}$

Remarque: En fait, peu m'importe quelle dimension ( $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ ) avec toutes les conditions aux bords usuelles (Dirichlet, Neumann, ...) on peut montrer qu'il y a une infinité dénombrable de fonctions propres  $(\omega_0, \omega_1, \omega_2, \dots, \omega_k, \dots)$  associées à des valeurs propres  $(\lambda_0, \lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k, \dots)$  qui sont forcément  $\leq 0$  on les numérote en commençant par la plus grande:

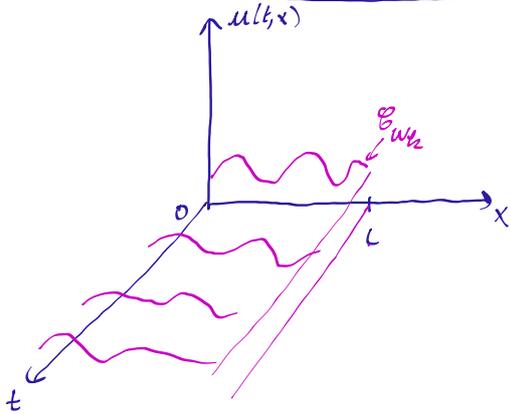
$$\dots \leq \lambda_3 \leq \lambda_2 \leq \lambda_1 \leq \lambda_0 \leq 0$$

### III Résolution de l'équation de la chaleur

1. CAS: condition initiale est une fonction propre.

fonction propre

On suppose que  $u(0, x) = w_2(x)$   $k \in \mathbb{N}$  ou  $\mathbb{R}^+$ ,  $x \in [0, l]$



$$(1) \quad \frac{\partial}{\partial t} u(t, x) = d \Delta u(t, x) \\ = d \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(t, x) \quad x \in [0, l], t > 0$$

On cherche les solutions sous la forme  $u(t, x) = \alpha(t) \cdot w_2(x)$  méthode de séparation des variables

Résolvons avec cette hypothèse

on remplace dans (1)  $\frac{\partial}{\partial t} (\alpha(t) \cdot w_2(x)) = d \cdot \Delta (\alpha(t) w_2(x))$

$$\Leftrightarrow w_2(x) \cdot \alpha'(t) = d \cdot \alpha(t) \Delta w_2(x) \quad \left. \begin{array}{l} \\ \end{array} \right\} w_2 \text{ fonction propre} \\ = d \cdot \alpha(t) \cdot \lambda_2 w_2(x)$$

$$\Leftrightarrow w_2(x) \alpha'(t) = d \cdot \lambda_2 \alpha(t) w_2(x)$$

$$\Leftrightarrow \boxed{\alpha'(t) = d \cdot \lambda_2 \alpha(t)}$$

$$\Rightarrow \alpha(t) = \alpha(0) e^{\lambda_2 t} \quad \lambda_2 \leq 0 \quad \lambda_2 > 0$$

$\downarrow t \rightarrow +\infty$   
 $0 \text{ si } \lambda_2 < 0$

$$u(t, x) = \alpha(0) e^{\lambda_2 t} w_2(x) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$$

$\lambda_2 < 0$

que vaut  $\alpha(0)$ :

$$u(t, x) = \alpha(0) e^{\lambda_2 t} w_2(x)$$

$$u(0, x) = \alpha(0) e^0 w_2(x) \text{ or } u(0, x) \stackrel{\text{hyp}}{=} w_2(x)$$

donc  $\alpha(0) = 1$

b. cas: condition initiale est une combinaison linéaire de 2 fonctions propres

On suppose  $u(0, x) = \alpha_{k_1} w_{k_1}(x) + \alpha_{k_2} w_{k_2}(x)$

On utilise alors le principe de superposition: autrement dit la solution de l'équation est la combinaison de 2 solutions: celle avec  $\alpha_{k_1} w_{k_1}(x)$  comme condition initiale et  $\alpha_{k_2} w_{k_2}(x)$  —

Pan conséquent  $u(t, x) = \alpha_{k_1} e^{d \lambda_{k_1} t} w_{k_1}(x) + \alpha_{k_2} e^{d \lambda_{k_2} t} w_{k_2}(x)$

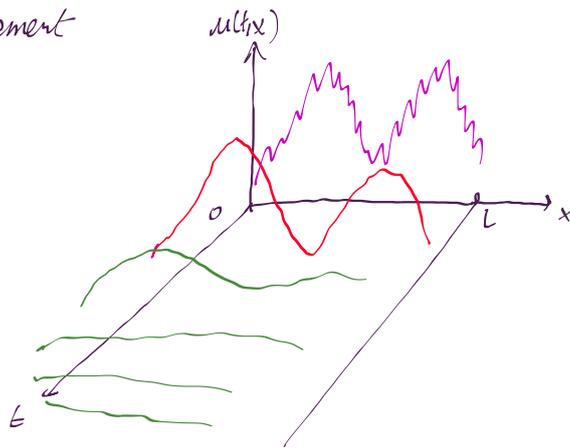
Par conséquent  $u(t,x) = \alpha_{k_1} e^{d\lambda_{k_1} t} u_{k_1}(x) + \alpha_{k_2} e^{d\lambda_{k_2} t} u_{k_2}(x)$

Remarque: si  $\lambda_{k_1}$  et  $\lambda_{k_2}$  sont  $< 0$  on aura  $e^{d\lambda_{k_1} t} \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$  et  $e^{d\lambda_{k_2} t} \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$

et si  $\lambda_{k_2} > \lambda_{k_1}$ ,  $e^{d\lambda_{k_2} t} \rightarrow 0$  plus vite que  $e^{d\lambda_{k_1} t}$

Autrement dit plus la fréquence est "grande" (plus négativement) plus le terme associé à sa valeur

tend vers 0 rapidement



c. CAS: condition initiale est "quelconque"

On suppose que  $u(0, x) = f(x)$

On se ramène au cas précédent s'il est possible de décomposer  $f$  en somme infinie de fonctions propres. Cette idée est à la base de la théorie des séries de Fourier.

sur  $\Omega = [0, L]$

Proposition: Toute fonction  $L$ -périodique et de carré intégrable sur  $[0, L]$  (c-à-d  $\int_0^L f(x)^2 dx < +\infty$ ) se décompose comme une somme infinie de cosinus et de sinus

$$f(x) = \sum_{n=0}^{+\infty} \left( a_n \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \right)$$

Ici  $a_n$  et  $b_n$  sont appelés les coefficients de Fourier et cette somme est appelée série de Fourier (les  $a_n$  et  $b_n$  se calculent en fonction de  $f$ )

$$\int f \cdot \cos \quad \int f \cdot \sin$$

Exercice: Soit  $\Omega = [0, \pi]$  avec Neumann homogène

1. Déterminer les fonctions propres et valeurs propres du Laplacien associées à cette géométrie.

2. Dessiner les 3 premières fonctions propres

3. On suppose que  $u(0, x) = 3 + 0.1 \cos(x) + 0.1 \cos(6x)$

3.1. On suppose  $d=1$  résoudre l'équation de la chaleur  
$$\begin{cases} \Omega = [0, \pi] \\ \text{Neumann} \end{cases}$$

3.2. Calculer  $\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t, x)$  ?

Conclusion: si  $f$  satisfait les hyp. de la proposition on a série de Fourier

$$u(0, x) = \sum_{n=0}^{+\infty} (a_n \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right))$$

$$\text{et } u(t, x) = \sum_{n=0}^{+\infty} (a_n e^{-d\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 t} \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n e^{-d\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 t} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right))$$

#### IV Les systèmes de réaction-diffusion

Comme l'équation de la chaleur "à l'état" le long d'un barreau il est impossible d'obtenir des émergents de forme.

Enfin a donc proposé l'étude de systèmes de réaction-diffusion

On considère le système suivant:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} u(t,x) = f(u(t,x), v(t,x)) + d_u \Delta u(t,x) & x \in [0, L], t \geq 0 \\ \frac{\partial}{\partial t} v(t,x) = g(u(t,x), v(t,x)) + d_v \Delta v(t,x) & \text{"} \end{cases}$$

réaction                      diffusion

### 1. Une seule équation de réaction-diffusion

Considérons l'équation:  $\frac{\partial u(t,x)}{\partial t} = f(u(t,x)) + D \Delta u(t,x) \quad (E)$

Définition: EQUILIBRE HOMOGÈNE:

Un équilibre homogène de (E) est une valeur  $u_0$  (constante)

(stationnaire: indep. du temps) et homogène: indépendante de  $x$ )

Par conséquent  $\frac{\partial u_0}{\partial t} = 0$  et  $\Delta u_0 = 0$

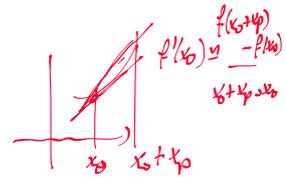
On a ainsi  $u_0$  qui vérifie  $f(u_0) = 0$

Etude de la stabilité: Soit  $u_0$  un équilibre et soit  $u_p(t,x)$  une petite perturbation de cet équilibre. Si  $u_p(t,x) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0$  alors  $u_0$  est localement asymptotiquement stable (LAS). Sinon  $u_0$  est instable.

On pose  $u(t,x) = u_0 + u_p(t,x)$  et on remplace dans (E)  
 $\frac{\partial}{\partial t}(u_0 + u_p(t,x)) = f(u_0 + u_p(t,x)) + d \Delta(u_0 + u_p(t,x))$

$$\frac{\partial}{\partial t} u_p(t,x) = \underbrace{f(u_0 + u_p(t,x))}_{\text{on linéarise autour de } u_0} + d \Delta u_p(t,x)$$

on linéarise autour de  $u_0$ :  $f(u_0 + u_p(t,x)) \approx f(u_0) + f'(u_0) \cdot u_p(t,x)$



$$\approx f'(u_0) u_p(t,x)$$

### Linéarisation

$$\frac{\partial}{\partial t} u_p(t,x) = f'(u_0) \cdot u_p(t,x) + d \Delta u_p(t,x)$$

si  $u_p(t,x) = \alpha(t) u_E(x)$  une fonction propre, associée au problème  
on cherche  $u_p(t,x)$  sous la forme  $\alpha(t) u_E(x)$

$$\frac{\partial}{\partial t} \alpha(t) u_E(x) = f'(u_0) \cdot \alpha(t) u_E(x) + d \Delta \alpha(t) u_E(x)$$

$$\Leftrightarrow \cancel{u_E(x)} \alpha'(t) = f'(u_0) \alpha(t) \cancel{u_E(x)} + d \cdot \cancel{u_E(x)} \Delta \alpha(t) u_E(x)$$

$$\Rightarrow \alpha'(t) = (f'(u_0) + d \Delta) \alpha(t)$$

$$\text{donc } \alpha(t) = \alpha(t_0) e^{(f'(u_0) + d \Delta) t}$$

$$\text{donc } u_p(t,x) = e^{(f'(u_0) + d \Delta) t} u_E(x)$$

Conclusion:

Proposition: si  $f'(u_0) + d\lambda_k < 0$  alors  $u_0$  est LAS  
si  $f'(u_0) + d\lambda_k > 0$  "  $u_0$  est instable

Exercice: On considère l'équation:

$$\frac{\partial}{\partial t} u = u(1-u) + \varepsilon \Delta u \quad \text{Equation de FISHER}$$

1. Quels sont les équilibres

2. Étudiez leur stabilité avec  $\Omega = [0, \pi]$  + Neumann

$$\lambda_k = -\left(\frac{k\pi}{L}\right)^2 = -k^2 \quad k \in \mathbb{N}$$

Réponse: 1. On pose  $f: u \mapsto u(1-u) = u - u^2$

$f(u_0) = 0 \Leftrightarrow u_0 = 0$  ou  $u_0 = 1$  on a donc 2 équilibres

2. Pour  $u_0 = 0$   $f'(u) = 1 - 2u$

$$f'(0) = 1$$

$$\text{et donc } f'(0) + 2(-k^2) = f'(0) - 2k^2 \quad (k \in \mathbb{N})$$

$$= 1 - 2k^2$$

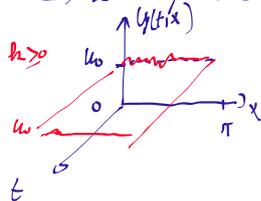
$$1 - 2k^2 < 0 \Leftrightarrow 1 < 2k^2$$

$$\Leftrightarrow \frac{1}{2} < k^2 \quad k \in \mathbb{N} \quad ; \text{ c'est si } k \in \mathbb{N}^* : u_0 \text{ LAS.}$$

pour toutes les perturbations de fréquence  $k > 0$

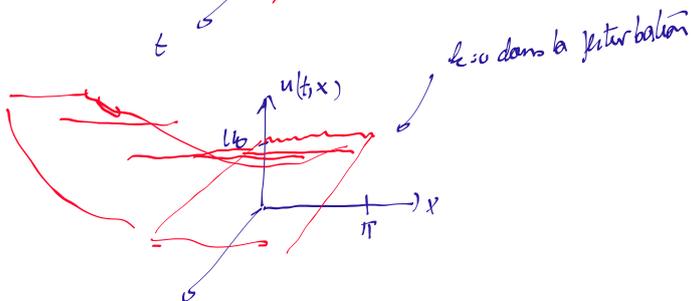
$$u_p(t, x) = f(x)$$

se décompose avec Fourier en  $\cos(\dots)$ : que des fréquences  $> 0$



si  $k = 0$ :  $u_0$  est instable

$$u_0(x) = 1$$



e

si  $u_0 = 1$

$$f'(u_0) = 1 - 2 = -1$$

$$f'(u_0) + d^2 \lambda^2 = -1 - 2k^2 < 0 \quad \text{ALORS : TJS LAS .}$$

Pour avoir l'émergence d'une forme NON PLATE Ewing a montré qu'il fallait au moins un système de 2 équations de réaction-diffusion

2. système de 2 équations de réaction-diffusion.

2. système de 2 équations de réaction-diffusion.

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} u = f(u, v) + d_u \Delta u & \text{+ C.I.} \\ \frac{\partial}{\partial t} v = g(u, v) + d_v \Delta v & \text{+ C.B.} \end{cases}$$

notation: on écrit quelques fois  
 $\frac{\partial}{\partial t} u = u_t$      $\Delta u = u_{xx}$

écriture vectorielle

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix} + \underbrace{\begin{pmatrix} d_u & 0 \\ 0 & d_v \end{pmatrix}}_{D} \Delta \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$
$$D = \begin{pmatrix} d_u & 0 \\ 0 & d_v \end{pmatrix}$$

13 décembre 2022

un équilibre homogène de ce système  $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$  vérifie  $\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$  et  $\Delta \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$

donc  $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$  vérifie  $f(u_0, v_0) = 0$  et  $g(u_0, v_0) = 0$

Pour étudier la stabilité linéaire de cet équilibre, on le perturbe

Pour étudier la stabilité linéaire de cet équilibre, on le perturbe.

On pose  $\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix}$  où  $\begin{pmatrix} u_p(t,x) \\ v_p(t,x) \end{pmatrix}$  est une "petite perturbation"

Le système s'écrit alors:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u_0 + u_p, v_0 + v_p) \\ g(u_0 + u_p, v_0 + v_p) \end{pmatrix} + D \Delta \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

$$\Leftrightarrow \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot \end{pmatrix} + D \Delta \begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix}$$

Etape suivante: on linéarise

Rappel:  $\begin{pmatrix} f(u_0 + u_p, v_0 + v_p) \\ g(u_0 + u_p, v_0 + v_p) \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} f(u_0, v_0) \\ g(u_0, v_0) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f_u \\ f_v \\ g_u \\ g_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix}$

$$\underline{\underline{=}} \quad J_{\begin{pmatrix} f \\ g \end{pmatrix}}(u_0, v_0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial u} f(u_0, v_0) & \frac{\partial}{\partial v} f(u_0, v_0) \\ \frac{\partial}{\partial u} g(u_0, v_0) & \frac{\partial}{\partial v} g(u_0, v_0) \end{pmatrix}$$

Pour résoudre le système linéarisé on utilise à nouveau les fonctions propres

de la diffusion. On choisit  $\omega_n$  une fonction propre associée au problème et on pose

$$\begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x)$$

Dans ce cas là : (L) s'écrit :

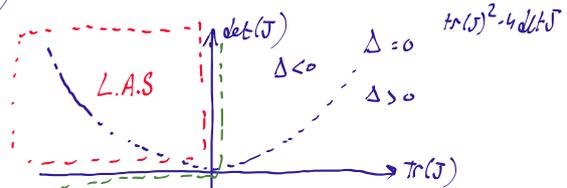
$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x) = \underbrace{J}_{\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}}(u_0, v_0) \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x) + D \Delta \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x)$$

On obtient alors

$$\cancel{\omega_n(x)} \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix}' = \underbrace{J}_{\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}}(u_0, v_0) \cancel{\omega_n(x)} + D \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \cancel{\lambda_n \omega_n(x)}$$

Ce qui donne

$$(E) \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix}' = (J + \lambda_n D) \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \quad (\text{car : } X' = AX)$$



INSTABLE

L'équation (E) possède une solution qui s'écrit

$$\begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_0 \\ \beta_0 \end{pmatrix} e^{(J+\lambda_n D)t}$$

la stabilité de  $\begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix}$  dépendra donc du signe de la partie réelle des valeurs propres de  $J+\lambda_n D$

On procède alors en 2 étapes:

$$D = \begin{pmatrix} c & 0 \\ 0 & c \end{pmatrix}$$

① il faut que sans diffusion (càd  $du = dv = 0$ ) l'équilibre  $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$  soit LAS c.à.d.  $\text{tr}(J) < 0$  et  $\det(J) > 0$

② On cherche des fréquences  $n$  t.q.  $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$  soit déstabilisé par ces fréquences c.à.d. que n cherche n t.q.

ⓐ  $\text{tr}(J + \lambda_n D) > 0$

ou ⓑ  $\text{tr}(J + \lambda_n D) < 0$  (et)  $\det(J + \lambda_n D) < 0$

$$u_n(x) = \cos\left(\frac{\lambda_n x}{L}\right)$$

Question: existe-t-il des critères pour obtenir des structures de Turing?

oui. Il existe une condition nécessaire pour avoir des structures de Turing.  
C'est ce qu'on appelle la :

RÈGLE DES SIGNES DE TURING:

Il faut que la matrice Jacobienne aient les coefficients diagonaux de signes

opposés :  $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$ ,  $\begin{pmatrix} - & + \\ - & + \end{pmatrix}$ ,  $\begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}$  ou  $\begin{pmatrix} - & - \\ + & + \end{pmatrix}$

Paire : en paire.

Intéprétation  $J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f(u_0, v_0)}{\partial u} & \frac{\partial f(u_0, v_0)}{\partial v} \\ \frac{\partial g(u_0, v_0)}{\partial u} & \frac{\partial g(u_0, v_0)}{\partial v} \end{pmatrix}$

CAS :  $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$   $\frac{\partial^2 f(u_0, v_0)}{\partial u^2} > 0$  et  $\frac{\partial^2 g(u_0, v_0)}{\partial v^2} < 0$

$\frac{\partial^2 H(u)}{\partial t^2} = J \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + D(X/Y)$



$-\frac{\partial^2 f}{\partial u^2} \quad \frac{\partial^2 f}{\partial v^2}$

$$\frac{\partial \mathcal{H}(u, v)}{\partial t} = J(u, v) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = J \cdot \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u \cdot \frac{\partial f}{\partial u} + v \cdot \frac{\partial f}{\partial v}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = u \cdot \frac{\partial g}{\partial u} + v \cdot \frac{\partial g}{\partial v}$$



$$J \cdot \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u \frac{\partial f}{\partial u} + v \frac{\partial f}{\partial v} \\ u \frac{\partial g}{\partial u} + v \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix}$$

ce sont des systèmes activateurs - inhibiteurs

$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}$   $u$ : activateur,  $v$ : inhibiteur

$\begin{pmatrix} - & + \\ - & + \end{pmatrix}$  et  $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$   $u$ : inhibiteur,  $v$ : activateur

JAMES MURRAY.  
MATHEMATICAL  
BIOLOGY vol. II

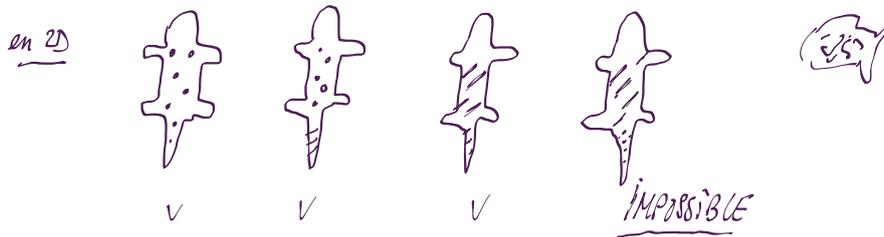
Remarque: Turing a montré que pour un système activateur - inhibiteur

où  $u$  est l'activateur

si  $\frac{d_v}{d_u}$  est "assez grand" et si le domaine  $\Omega$  est "assez large"

alors l'équilibre  $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$  devient instable par rapport à une fréquence (au moins)

alors l'équilibre  $(u_0, v_0)$  devient instable par rapport à une fréquence (au moins)  
 et une structure semble émerger de "rien"  
 condition initiale qui semble plate



Exercice : ① On considère le système

$$(S) \begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = 2u - v + d_u \Delta u \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v + \frac{1}{2}u + d_v \Delta v \end{cases} \quad \begin{array}{l} \text{(version linéaire de la compétition)} \\ \text{compétition} \end{array}$$

(S) est-il du type activateur-inhibiteur ?

$$J = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ \frac{1}{2} & 1 \end{pmatrix} \quad \text{de la forme } \begin{array}{c} + \quad - \\ - \quad + \end{array} \rightarrow \text{NE VÉRIFIE PAS LA} \\ \text{RÈGLE DES SIGNES DE TURING}$$

(2) On considère le système

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{u^2}{v} - u + d_u \Delta u \\ \frac{\partial v}{\partial t} = u^2 - 2v + d_v \Delta v \end{cases}$$

MEINHARDT

a. Étudier les équilibres homogènes  
l'existence

b. Ce système vérifie-t-il la règle de signes de Turing pour chaque équilibre?

c. Étudier la stabilité de chaque équilibre dans le cas sans diffusion

d. On suppose que  $\Omega = [0, \pi]$ , C.B. NEUMANN HOMOGENÈE et  $d_u = \frac{1}{10}$

(i) Existe-il des fréquences qui destabilisent le équilibre si

•  $d_v = \frac{1}{10}$

•  $d_v = \frac{2}{10}$

•  $d_v = \frac{12}{10}$

si oui, les dessiner

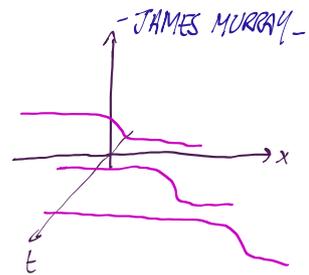
(ii) Même question si  $\Omega = [0, 2\pi]$  et  $\Omega = [0, \frac{\pi}{4}]$ .

PARTIE 2: ondes de propagation

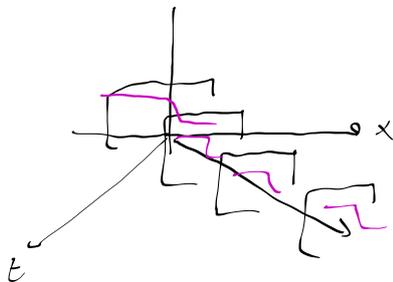
I. Cas d'une seule équation de réaction-diffusion

On considère l'équation

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t,x) = f(u(t,x)) + d \Delta u(t,x) \quad (E)$$



Définition: Une onde de propagation (ou onde progressive en anglais: TRAVELLING WAVE) pour l'équation (E) est une solution particulière de la forme  $u(t,x) = U(x-ct)$  où U est la forme de l'onde et c est sa vitesse



On pose  $z = x - ct$  alors  $U(x-ct) = U(z)$  : forme qui se déplace à la vitesse  $c$  sans se déformer

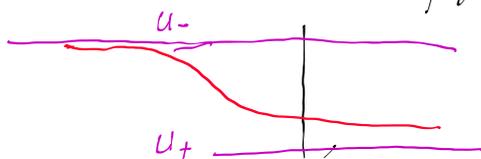
Dans ce cours, on étudie seulement les FRONTS de propagation

Definition: On suppose

$$(H_1): x \in \mathbb{R}$$

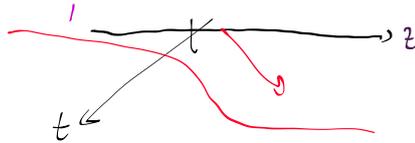
$(H_2)$ :  $f$  possède au moins 2 équilibres, et on note les extrêmes  $U_-$  et  $U_+$  (on conviendra que  $U_+ < U_-$ )

Alors un front de propagation de  $(E)$  avec les hypothèses  $(H_1)$  et  $(H_2)$  est une onde progressive  $U(x-ct)$  telle que



$$\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = U_-$$

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = U_+$$

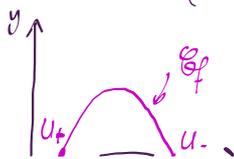


Remarque: un front de propagation décrit la façon dont un équilibre envahit l'autre.

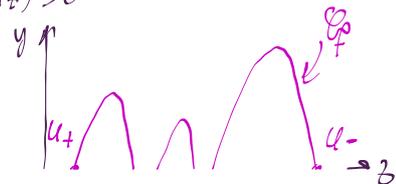
Les résultats concernant l'existence de fronts dépendent de  $f$ .

Definition: 1. L'équation (E) avec les hypothèses (H<sub>1</sub>) et (H<sub>2</sub>) est dite MONOSTABLE si le plus petit équilibre est instable ( $u_+$  instable) et le plus grand ( $u_-$ ) est L.A.S

Autrement dit  $f'(u_-) < 0$  et  $f'(u_+) > 0$

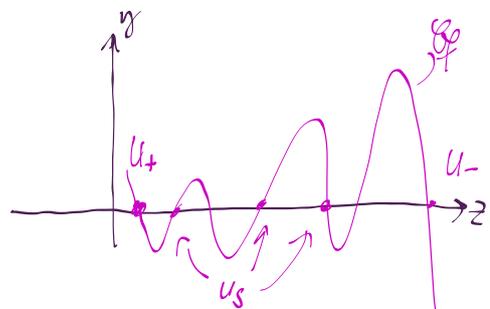
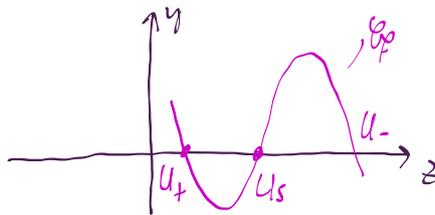


ou





2. L'équation (E) avec les hypothèses (H<sub>1</sub>) et (H<sub>2</sub>) est dite **BISTABLE** si les 2 équilibres  $u_+$  et  $u_-$  sont CAS c-à-d  $f'(u_-) < 0$  et  $f'(u_+) < 0$   
 Il y a alors forcément au moins un équilibre  $u_s$  entre les 2 qui est instable c-à-d  $f'(u_s) > 0$



Question: comment trouver la ou les solutions particulières  $U(z)$ ?

$$(E) \quad \frac{\partial y(t,x)}{\partial t} = f(u(t,x)) + d \Delta u(t,x) \quad \begin{array}{l} z: x-ct \\ \frac{\partial z}{\partial x} = 1 \\ \frac{\partial z}{\partial t} = -c \end{array}$$

$$U(z(t,x)) \quad \frac{d}{dz} \downarrow \quad \frac{dz}{dt} \downarrow$$

$$\frac{d}{dz} U(z) = \frac{\partial u(t,x)}{\partial t} = \frac{dU(z)}{dz} \cdot \frac{\partial z}{\partial t} = \boxed{-c \cdot U'(z)}$$

$$\frac{\partial u(t,x)}{\partial x} = \frac{dU(z)}{dz} \cdot \frac{\partial z}{\partial x} = U'(z)$$

$$\Delta u(t,x) = \frac{\partial^2 u(t,x)}{\partial x^2} = \frac{d}{dz} U'(z) \cdot \frac{\partial z}{\partial x} = \boxed{U''(z)}$$

Par conséquent résoudre (E) pour  $U(z)$  revient à résoudre

$$-cU'(z) = f(U(z)) + dU''(z)$$

$$(E) \quad dU''(z) + cU'(z) = -f(U(z)) \quad \text{résolution d'une EDO d'ordre 2 !!}$$

Résoudre une EDO d'ordre 2

$$dU''(z) + cU'(z) = -f(U(z)) \quad d_{70}$$

$$) + cU'(z) = f(U(z)) \quad d \neq 0$$

On pose  $V(z) = U'(z)$

alors  $V'(z) = U''(z) = -\frac{c}{d}V(z) - \frac{1}{d}f'(U(z))$

on a alors 
$$\begin{cases} U'(z) = V(z) \\ V'(z) = -\frac{c}{d}V(z) - \frac{1}{d}f'(U(z)) \end{cases}$$

$$\begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} f_1(u, v) \\ f_2(u, v) \end{pmatrix} \Rightarrow \text{Ici on cherche } f_1(u, v) = V(z)!!$$

10 janvier 2023.

Exemple: l'équation de FISHER-KOLMOGOROV

$$(E) \quad \frac{\partial}{\partial t} u = \underbrace{u(1-u)}_{f(u)} + \Delta u.$$

$\left. \begin{array}{l} u: \text{ est une espèce (population) } \\ \text{ on cherche les solutions } u \geq 0 \\ (t, x) \in D \end{array} \right\}$

Cherchons au moins un front de propagation.

On pose  $z = x - ct$ ,  $c$  constante, on cherche  $c > 0$ .

d'après ce qui précède, on pose  $u(t, x) = U(z)$ ,

l'équation (E) s'écrit  $U''(z) + cU'(z) = -f(U(z))$

l'équation (E) s'écrit  $U''(z) + cU'(z) = -f(U(z))$

$$\Leftrightarrow \boxed{U''(z) + cU'(z) + U(z)(1-U(z)) = 0} \quad , z \in \mathbb{I} \subset \mathbb{R}$$

Pour passer à l'ordre 1 on pose  $\begin{cases} V(z) = U'(z) \\ V'(z) = U''(z) = -cU'(z) - U(z)(1-U(z)) \end{cases}$

$$\Leftrightarrow (S) \begin{cases} U' = V = f_1(U, V) \\ V' = -cV - U(1-U) = f_2(U, V) \end{cases}$$

Équilibres de (S):

Les équilibres  $(U^*, V^*)$  de (S) sont nécessairement stationnaires ( indép. de  $z$  )

donc ici, ils vérifient  $U^{*'} = 0$  et  $V^{*'} = 0$

car  $f_1(U^*, V^*) = 0 \quad \Leftrightarrow V^* = 0$

et  $f_2(U^*, V^*) = 0 \quad \Leftrightarrow -cV^* - U^*(1-U^*) = 0$

comme  $V^* = 0 \quad \Rightarrow U^*(1-U^*) = 0$

$$\text{comme } \underline{v^* = 0} \Rightarrow u^*(1-u^*) = 0$$

$$\Leftrightarrow u^* = 0 \text{ ou } u^* = 1$$

On a donc 2 équilibres possibles:  $(0, 0)$  ou  $(1, 0)$

Étude des équilibres:

•  $(0, 0)$ :

on pose 
$$\bar{J}(u, v) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial u}(u, v) & \frac{\partial f_1}{\partial v}(u, v) \\ \frac{\partial f_2}{\partial u}(u, v) & \frac{\partial f_2}{\partial v}(u, v) \end{pmatrix}$$

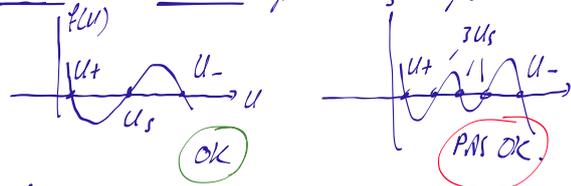
$\bar{J}_c$  ) ... à faire (voir notes cours en classe)

On a la proposition suivante:

Proposition: On considère l'éq. de réaction diffusion  $\frac{\partial u}{\partial t} = f(u, t, x) + d \Delta u(t, x)$   
 avec les hypothèses  $(H_1)$  et  $(H_2)$  satisfaites  
 $x \in \mathbb{R} \rightarrow$  au moins 2 équilibres

alors:

① si l'équation est bistable avec 1 seul équilibre  $u_s$  compris entre  $u_+$  et  $u_-$

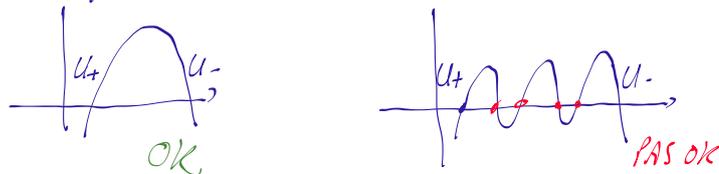


existe et

alors on a l'unicité d'un front d'onde

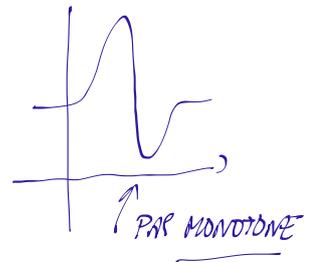
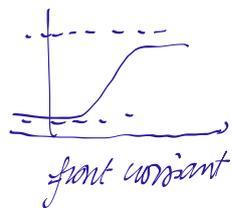
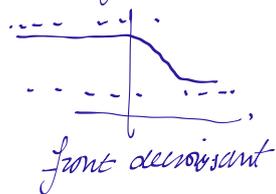
c'est l'existence d'une seule vitesse  $c$  et une seule forme  $U(z)$  qui sera monotone, solution de l'équation de réaction diffusion avec  $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = u_-$  et  $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = u_+$

② si l'équation est monostable avec aucun équilibre entre  $u_+$  et  $u_-$

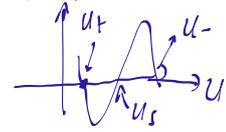


alors il existe une infinité de formes (c'est à dire une infinité de vitesses  $c \geq c_0$ , où  $c_0$  est une vitesse minimale que l'on peut en général déterminer et qui vérifient  $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = u_+$  et  $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = u_-$ )

Remarque: attention ce resultat ne concerne que les fronts monotones



Proposition: Si l'équation de réaction-diffusion est BISTABLE  $f(u)$   
avec un seul équilibre  $u_s$  entre  $u_+$  et  $u_-$



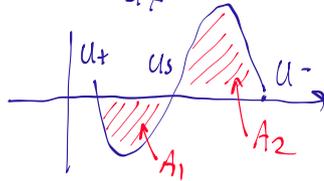
et si on considère un front monotone  $U(z)$  avec  $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = +\infty$

et  $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = -\infty$

alors . si  $\int_{u_+}^{u_-} f(u) du < 0$  alors  $c < 0$  ( $u_+$  "entraîne"  $u_-$ )

. si  $\int_{u_+}^{u_-} f(u) du > 0$  alors  $c > 0$  ( $u_-$  "entraîne"  $u_+$ )

Interprétation:



$A_2 > A_1$   $c > 0$

$A_2 < A_1$   $c < 0$

Preuve: On considère  $U'' + cU' + f(U) = 0$   $U(z)$ ,  $z \in \mathbb{R}$

on multiplie par  $U'$ :  $U'U'' + cU'{}^2 + U'f(U) = 0$

on intègre entre  $-\infty$  et  $+\infty$   
par rapport à  $z$ :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} U'(z)U''(z) dz + c \int_{-\infty}^{+\infty} U'(z)^2 dz + \int_{-\infty}^{+\infty} U'(z)f(U(z)) dz = 0$$

$$\left[ \frac{1}{2} U'(z)^2 \right]_{-\infty}^{+\infty}$$

$$\frac{1}{2} [U'(+\infty) - U'(-\infty)]$$

Et nous reste  $c \int_{-\infty}^{+\infty} U'(z)^2 dz = - \int_{-\infty}^{+\infty} U'(z) f(U(z)) dz$

$$\frac{dU}{dz} = U'$$

$$\Rightarrow dU = U' dz$$

$$c \int_{-\infty}^{+\infty} U'(z)^2 dz \geq 0 = - \int_{u_-}^{u_+} f(u) du$$

$$c \times (\geq 0) = - \int_{u_-}^{u_+} f(u) du$$

si  $c > 0 \Leftrightarrow - \int_{u_-}^{u_+} f(u) du > 0 \Leftrightarrow \int_{u_+}^{u_-} f(u) du > 0$

si  $c < 0 \Leftrightarrow - \dots < 0 \Leftrightarrow \dots < 0$