



HAL
open science

Complexité de dynamiques de modèles proie-prédateur avec diffusion et applications

Baba Issa Camara

► **To cite this version:**

Baba Issa Camara. Complexité de dynamiques de modèles proie-prédateur avec diffusion et applications. Mathématiques [math]. Université du Havre, 2009. Français. NNT : . tel-00460361

HAL Id: tel-00460361

<https://theses.hal.science/tel-00460361>

Submitted on 27 Feb 2010

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.



THÈSE

en vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DU HAVRE

présentée par

Baba Issa CAMARA

Discipline : Mathématiques Appliquées

Spécialité : Systèmes Dynamiques

Complexité de dynamiques de modèles proie-prédateur avec diffusion et applications

Date de soutenance : 3 Juillet 2009

Composition du Jury

Président	: MR P. AUGER,	Directeur de recherche, IRD
Rapporteurs	: MR J.P. FRANÇOISE, MR X.LIU,	Professeur, Université Paris 6 Professor, University of Waterloo
Examineurs	: MR R. LABBAS, MR P. MAGAL,	Professeur, Université du Havre HDR, MCF, Université du Havre
Directeurs de Thèse	: MR M.A. AZIZ-ALAOUI,	Professeur, Université du Havre

Thèse préparée à l'Université du Havre
Laboratoire de Mathématiques Appliquées du Havre

REMERCIEMENTS

J'exprime ma profonde gratitude à mon directeur de thèse, le professeur Aziz-Alaoui, qui a su me guider pendant mon mémoire de DEA, puis pendant ma thèse. Je le remercie pour l'aide compétente qu'il m'a apportée, pour sa grande patience et son encouragement à finir ce travail. Son oeil critique m'a été très précieux. Pendant les nombreuses heures passées ensemble, j'ai beaucoup appris à son contact.

Je remercie le professeur Pierre Auger, qui a accepté, et j'en suis très honoré, de présider cette thèse. Je remercie également les professeurs Jean-Pierre Françoise et Xuizhi Liu d'avoir rapporté sur ma thèse. Leurs remarques et leurs suggestions m'ont été très précieuses. Je suis très heureux qu'ils aient tous les deux accepté de faire partie de mon jury. Un merci particulier au Professeur Rabah Labbas et Pierre Magal pour leurs nombreux conseils, leurs aides constantes, et qui m'ont fait un immense honneur et un très grand plaisir d'être membre de mon jury, je les en remercie chaleureusement.

Je tiens à adresser mes sincères remerciements à tous les enseignants du laboraroire. Qu'ils trouvent ici les marques de ma reconnaissance et de mon respect. J'adresse ma profonde reconnaissance au Professeur Yassine, directeur du laboratoire. Je le remercie pour sa disponibilité et son soutien. J'adresse ma profonde reconnaissance à tous ces enseignants que j'ai côtoyé depuis le primaire, qui m'ont nourri de leurs savoirs tout au long de ma formation. Je voudrais remercier les doctorants, Hassan Sidibé, Nathaly, Fatimétou, Djamil, Cheikhani, Aboubakrine, Mouhamadine, Ali Fares, Ali Kansou, Riadh, Amine et les autres pour leur aide sympathique tant sur le plan, scientifique qu'humain et pour la bonne humeur dans laquelle ce travail a été accompli. Je remercie également les doctorants du GREAH et de LOMC, pour leur aides et les nombreuses discussions sur matlab. Je remercie aussi chaleureusement Abass Sagna et Harona Diarra pour leurs aides et leurs précieux conseils qui ont forgés notre nos amitiés.

J'adresse ma profonde reconnaissance à Houda Mokrani pour la qualité de sa collaboration, ses nombreux conseils, son aide constante et pour la façon efficace et amicale de travailler. L'aboutissement de cette thèse a aussi été encouragé par de nombreuses discussions avec des collègues de disciplines variées. Je ne citerai pas de noms ici, pour ne pas en oublier certains.

Je remercie ma famille restreinte, Diodio, Mady, Seydou Assane, Abib, Babacar, Aïssatou et ma famille large, pour leur présence permanente, leur amour . . .

*Je dédie ce travail à mon père, Yaya.
Je le dédie aussi à Aimé Césaire,
le poète à l'esprit critique,
à l'esprit de discernement et à l'esprit créatif.*

Résumé

Cette thèse s'inscrit dans le cadre de la modélisation des interactions entre hôtes et auxiliaires de lutte biologique. L'objectif principal est de faire l'analyse mathématique et la simulation numérique des modèles spatiotemporels construits. Il s'agit de déterminer la typologie et la catégorisation des structures spatiales émergentes en fonction des paramètres de contrôle. Nous considérons dans la première partie de la thèse, une chaîne alimentaire de deux espèces, c'est à dire une population de proies et une population de prédateurs modélisées par un système de réaction-diffusion. Nous étudions l'analyse qualitative des solutions, les bifurcations globales et locales, et déterminons les conditions de variation spatiales et temporelles des motifs. Nous démontrons l'existence de "Travelling waves" par les outils d'analyse fonctionnelle en généralisant la méthode développée par S. Ahmad. Une étude mathématique similaire est menée dans le cadre d'une chaîne alimentaire de trois espèces constituée d'une proie, d'un prédateur et d'un super-prédateur. Le dernier chapitre de cette thèse est consacré à la construction et l'étude d'un modèle mathématique de type réaction-diffusion de la thérapie génétique du cancer. Le modèle prend en considération à la fois la dynamique de la population des cellules cancéreuses, des virus réplicatifs et de la réponse immunitaire qui reconnaît les antigènes viraux dans les cellules cancéreuses. Nous établissons les conditions de stabilité de l'état d'équilibre endémique et celui correspondant à l'élimination de la tumeur. Si la tumeur ne peut pas être complètement guérie, nous déterminons les conditions d'une thérapie optimale et estimons par simulation le temps de survie du patient.

Mots clés : Proie-prédateur, modèle de compétition, modélisation du cancer, thérapie génique, analyse qualitative, bifurcations locales, travelling waves, instabilité de Hopf, Instabilité de Turing, simulation numérique.

Abstract

This thesis is part of the modeling of interactions between hosts and biological pest control. The main objective is to present a rigorous mathematical analysis and numerical simulation of these spatiotemporal models. We describe the classification and categorization of the emergence spatial structures based on control parameters. In the first part of the thesis, we consider a two species food chain, i.e. a prey and predator populations modeled by a system of reaction-diffusion. We study the qualitative analysis of solutions, global and local bifurcations, and determine the spatiotemporal patterns formation. We demonstrate the existence of "Traveling Waves" by the tools of functional analysis by generalizing the method developed by S. Ahmad. A similar mathematical study is conducted within a three food chain species consisting of prey, a predator and a super-predator. In the last chapter, we formulate and analyse a mathematical model of cancer gene therapy. The model takes into account both the population dynamics of cancer cells, virus replication and immune response that recognizes viral antigens in cancer cells. We establish sufficient conditions under which the endemic and trivial equilibria are asymptotically stable. If the tumor cannot be completely removed, we determine the conditions for optimal therapy and or estimate the simulation time of patient survival.

Key words : Prey-predator, model competition, modeling cancer therapy gene, qualitative analysis, local bifurcations, traveling waves, Hopf instability, Turing instability, numerical simulation.

Table des matières

Introduction générale	iii
1 Préliminaires	1
1.1 Le principe de comparaison	1
1.2 Existence locale	4
1.3 Sous-solutions et Sur-solutions du problème elliptique associé	7
1.4 Généralité sur les ondes progressives	11
1.4.1 Quelques exemples d'ondes progressives	12
1.5 Solutions exactes de fronts avec une réaction polynomiale	15
1.5.1 Méthode de factorisation	15
2 Étude du modèle proie-prédateur avec diffusion	19
2.1 Introduction	20
2.2 Existence globale et bornage des solutions	21
2.2.1 Existence et bornage des solutions	22
2.2.2 Existence d'états d'équilibre	24
2.3 Stabilité des états équilibres	27
2.3.1 Stabilité locale des états d'équilibres	27
2.3.2 Stabilité globale de l'équilibre homogène non trivial	32
2.4 Existence de travelling wave solutions	34
2.4.1 Préliminaires	34
2.4.2 Construction de la solution travelling wave	36
2.5 Dynamiques complexes et la formation de patterns spatio-temporels	40
2.5.1 Étude de bifurcations locales en dimension spatiale égale à un	40
2.5.2 Les instabilités de Turing et de Hopf	42
2.5.3 Chaos spatio-temporel	48
3 Analyse qualitative de la dynamique d'une chaîne alimentaire de trois espèces	55
3.1 Introduction	55
3.2 Existence globale des solutions	56
3.3 Analyse des solutions stationnaires	59

3.3.1	Existence de solutions stationnaires	59
3.3.2	Non existence de solutions stationnaires	61
3.3.3	Stabilité locale des solutions stationnaires homogènes	64
3.3.4	Stabilité globale de l'équilibre endémique homogène	69
3.4	Formation des motifs	71
3.4.1	Étude théorique de l'"instabilité de diffusion"	71
3.4.2	Applications	76
4	Approche combinée utilisant les adénovirus réplicatifs pour la thérapie génique du cancer	83
4.1	Introduction	83
4.2	Modélisation du problème	85
4.3	Étude mathématique du modèle	87
4.4	Simulation numérique	90
A		91
A.1	Espaces de Sobolev	91
A.1.1	Définition et propriétés	91
A.1.2	Inégalités de Sobolev	91
A.2	Les espaces de Hölder	92
A.3	Le critère de Routh-Hurwitz	93
B		95
B.1	Méthode Spectrale : Exemple simple	95
B.2	La méthode Pseudo-Spectrale	97
B.2.1	L'équation de Schrödinger avec potentiel	98
B.3	Transformées rapides et équations non-linéaires	99
B.3.1	La Transformée de Fourier Rapide	99
B.4	Les méthodes (pseudo)-spectrales et le calcul des dérivées d'une fonction	100

Introduction générale

Les systèmes complexes sont constitués par un ensemble d'entités élémentaires en interaction locale suivant chacun un processus simple connu, dont le "feedback" amplifie les petites perturbations initiales et conduit à une émergence de structures globales éloignées de la perturbation initiale. De tels systèmes transforment des simples dynamiques locales en un ensemble de variations globales complexes. La modélisation mathématique tente d'expliquer le comportement des systèmes. Elle permet l'identification, la caractérisation, et la comparaison de la structure dynamique de nombreux types de systèmes naturels et artificiels, et elle est largement appliquée en biologie et en écologie. Certains modèles simples ignorent la variation des individus, ne prennent pas en compte l'environnement et négligent les interactions entre les espèces et les dynamiques transitoires, pour ne capturer que les généralités des systèmes. Ces modèles en questions offrent beaucoup de souplesse mais ne sont souvent pas suffisants pour prédire une évolution temporelle ou une formation de structures spatiales réalistes. Dès lors, le défi majeur dans la modélisation est le choix des niveaux de détails et l'identification des paramètres clefs, au sens où ces paramètres sont des variables qui en modifiant les états internes du système, peuvent le conduire d'un niveau d'organisation à un autre. Une pléthore de détails peut aussi donner lieu à un modèle compliqué avec lequel on ne peut tirer aucune information. Une autre question fondamentale dans la modélisation est de savoir la relation entre les structures et les motifs obtenus à partir du modèle et le processus d'évolution du système modélisé.

Les modèles mathématiques sont définis sous forme de systèmes d'équations. Nous nous intéressons particulièrement dans cette thèse, aux systèmes de réaction-diffusion. Ces systèmes d'équations sont des cas particuliers des systèmes d'équations aux dérivées partielles paraboliques. Ces systèmes d'équations de réaction-diffusion décrivent la manière dont la concentration ou la densité distribuée dans l'espace varie sous l'influence de deux processus : les interactions locales des espèces, et la diffusion qui provoque la propagation des espèces dans l'espace. Ces systèmes d'équations peuvent décrire les processus dynamiques en chimie, en biologie, en géologie, en physique ou en écologie.

Les interactions locales dans les systèmes d'équations de réaction-diffusion, peuvent être de plusieurs types selon que les problèmes modélisés soient d'origines biologiques, physiques ou écologiques. Rappelons brièvement quelques types d'interactions d'espèces en biologie ou en écologie. La symbiose est une association intime et durable entre deux organismes ou d'espèces différentes, parfois plus. Les organismes sont qualifiés de symbiotes. Le plus gros peut être nommé hôte. On peut citer comme exemple de symbiose le lichen. Le lichen

est une union entre une algue unicellulaire et un champignon : l'algue tire de la relation, un apport important en eau et en sels minéraux ainsi qu'un gîte. Le champignon tire le glucose nécessaire à sa croissance que produit l'algue par la photosynthèse. Le mutualisme est une interaction entre deux ou plusieurs espèces, de laquelle le symbiote et l'hôte tirent tous les deux profit. Contrairement à la symbiose, cette association est facultative car les deux partenaires peuvent vivre l'un sans l'autre ; il y a adaptations chez les deux espèces associées, car la modification de l'une peut influencer sur la survie et la reproduction de l'autre. Beaucoup d'interactions entre populations impliquent la consommation de ressources. Les interactions compétitives impliquent plusieurs populations de consommateurs qui rivalisent pour une ou plusieurs ressources. Généralement, l'interaction entre les individus en compétition est indirecte et passe par la diminution de la ressource commune. Il arrive également, bien que ce soit moins fréquent, que la ressource soit défendue par l'un des compétiteurs et dans ce cas, les compétiteurs peuvent alors entrer en conflit direct pour la ressource convoitée, à travers de comportements antagonistes.

La compétition est l'utilisation ou la défense d'une ressource par un individu, qui réduit la disponibilité de cette ressource pour les autres individus. La compétition est l'une des voies principales par laquelle les activités des individus affectent le bien-être des autres. La compétition qui a lieu pour les ressources entre les individus d'une même espèce est appelée compétition intraspécifique. Au sein d'une population, la compétition réduit les niveaux de ressources de manière "densité-dépendante", et affecte de cette manière la fécondité et la survie. En général, plus une population est peuplée, plus forte sera la compétition entre les individus qui la composent. La compétition intraspécifique sous-tend donc la régulation des populations.

Lorsque ce sont des individus de différentes espèces qui entrent en compétition pour les ressources, l'interaction est appelée compétition interspécifique. La compétition entre individus d'espèces différentes provoque un effet négatif mutuel sur les deux espèces. Chaque espèce contribue dans ces conditions à sa propre régulation, ainsi qu'à celle de l'espèce compétitrice. Dans ces conditions de compétition interspécifique intense, une des populations peut être éliminée du système. Du fait de cette possibilité, la compétition contribue à déterminer la structure des communautés écologiques. La compétition par interférence a lieu lorsqu'un individu interfère activement avec les autres individus pour l'accès à la ressource. La prédation diffère de la compétition en ce qu'elle est toujours nuisible au niveau de l'individu impliqué et par le fait que la ressource impliquée dans l'interaction est l'un des participants à la relation. Suite à cela, les effets de l'interaction proie-prédateur sur les populations peuvent être représentés de manière assez claire par des modèles mathématiques basés sur les pertes et les gains d'individus.

Nicholson et Bailey ont critiqué le modèle de Lotka-Volterra parce que la relation linéaire entre les taux d'attaque et l'effectif du prédateur semblait irréaliste. L'entomologiste canadien **C. S. Holling (1959)** a soulevé une critique équivalente à propos de la relation linéaire entre le nombre de proies consommées par prédateur et l'effectif des proies. Dans le modèle de Lotka-Volterra, le taux auquel les proies sont éliminées de leur population est décrit par le terme pHP : pour un effectif donné de prédateurs (P), le taux d'exploitation augmente en proportion directe (p) du nombre de proie (H). Beaucoup de facteurs

biologiques sont susceptibles de modifier la forme de cette relation et peut-être d'altérer la dynamique des populations de proies et de prédateurs.

La relation entre l'effectif des proies et le taux de consommation de la nourriture pour un individu prédateur a été appelé **réponse fonctionnelle** par **Holling (1959)**. La réponse de type I est la relation linéaire du modèle de Lotka-Volterra, dans laquelle le nombre de proies capturées augmente linéairement avec l'accroissement de ces dernières. La réponse linéaire de type I prédit qu'il n'y a pas de limite supérieure au taux de consommation du prédateur, une prédiction qui est trop simple pour refléter la nature. Les prédateurs peuvent cependant répondre de manière linéaire sur certaines gammes de valeur des effectifs de la proie (voir par exemple, [53]). Pour certains organismes filtrants, cette relation linéaire peut se révéler assez représentative de la relation entre le taux de consommation et l'effectif des proies. Deux facteurs indiquent que la réponse fonctionnelle doit atteindre un palteau. Tout d'abord, les prédateurs peuvent arriver à satiété, au point que leur taux d'alimentation est limité par la vitesse à laquelle ils peuvent digérer et assimiler la nourriture plutôt que par la vitesse à laquelle ils peuvent attraper leurs proies. Deuxièmement, lorsqu'un prédateur capture plus de proies, le temps qu'il passe à manipuler et à manger ses proies limite son temps de recherche. Ces deux facteurs atteignent finalement un équilibre, et le taux de capture diminue. La réponse fonctionnelle de type II décrit une situation au cours de laquelle le nombre de proies consommées par le prédateur augmente d'abord rapidement lorsque l'effectif de la proie augmente, mais diminue ensuite pour des augmentations ultérieures du nombre de proies. La dynamique de la réponse de type II a été étudiée par Holling (1959), qui a considéré que le temps passé par le prédateur à chercher ses proies et à les manipuler affectait le taux de consommation.

Les courbes représentant les réponses fonctionnelles de type II et de type III montrent toutes les deux que la consommation augmente plus doucement lorsque l'effectif des proies s'accroît. La courbe de type III se comporte cependant différemment de la courbe de type II à faible effectif de la population de proies. Lorsque l'effectif des proies est très faible, les prédateurs qui suivent une réponse fonctionnelle de type III en consomment très peu. La consommation la plus élevée de tels prédateurs se manifeste lorsque l'effectif des proies est intermédiaire. Il y a une série de conséquence à une telle réponse fonctionnelle. Une des plus importante est que lorsque leurs effectifs sont faibles, les proies subissent un relâchement de la pression de prédation.

On rencontre la réponse fonctionnelle de type I en prédation passive comme chez les araignées. En effet, le nombre de mouches capturées dans le filet est proportionnelle à la densité des mouches. Le taux de mortalité de la proie dû à la prédation est constant (voir figure 1). La réponse fonctionnelle de type II est la plus typique. Le temps que met le prédateur pour chercher sa proie est constant. Le plateau représente la saturation du prédateur. La mortalité de la proie diminue avec la densité des proies (voir figure 2). En fait, le prédateur cause un minimum de mortalité quand la densité de proies est faible. On peut citer comme exemple la relation entre les petites mammifères et les pupes de spongieuses. La puce est le stade intermédiaire entre l'état de larve et celui de spongieuse. Toutefois, en haute densité de ces défoliateurs (pupes), les petits mammifères tuent une proportion négligeable des pupes.

La réponse fonctionnelle de Type III survient lorsque le des prédateur qui augmentent son activité de recherche avec l'augmentation de la densité des proies (voir figure 3). Par exemple, beaucoup de prédateurs répondent et accroissent leurs activités avec les kairomones, médiateurs chimiques entre différentes espèces émis par la proie. D'un autre côté, la pression sélective exercée par les prédateurs sur leurs proies doit conduire à une limitation de l'émission de ce type de message. Ainsi la mortalité de la proie augmente avec sa densité puis elle diminue. Cette liste de réponses fonctionnelles de **type Holling** ci-dessus n'est pas exhaustive. Nous nous en tiendrons qu'à ces trois types dans cette thèse.

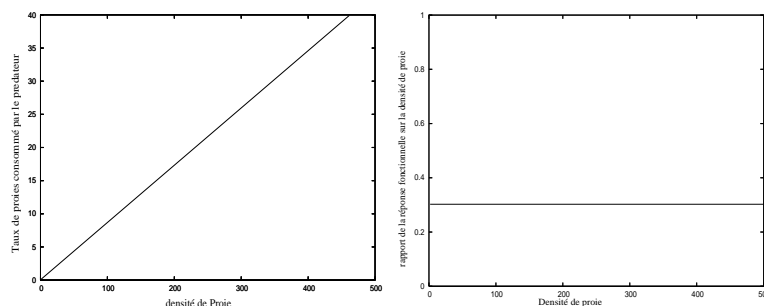


FIG. 1 – La courbe (A) représente l'évolution de la réponse fonctionnelle en fonction de la densité de la proie, La courbe (B) représente celle du taux de mortalité.

En 1948, **Leslie** a introduit un modèle proie-prédateur dont la capacité de soutien que l'environnement offre aux prédateurs est proportionnelle au nombre de proies. **Leslie** avance le fait que le taux de croissance des prédateurs ainsi que celui des proies, admet une limite supérieure. Cette limite supérieure peut être approchée sous certaines conditions favorables :

- pour le prédateur lorsque le nombre de proies est élevé,
- pour la proie, lorsque le nombre des prédateurs (et peut-être le nombre de proies également) est faible.

Cette assertion n'est pas reconnue dans le cas des systèmes de type Lotka- Volterra. Dans le cas où le temps est continu, les considérations évoquées plus haut se traduisent par le modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) - auv \\ \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{kv}{u}\right) v \end{cases} \quad (0.0.1)$$

Ce système est connu sous le nom du second modèle de **Leslie-Gower**.

Ces dernières décennies, les systèmes de réaction-diffusion avec des interactions locales proie-prédateur, ont beaucoup été étudié. Ces systèmes d'équations aux dérivées partielles peuvent donner différentes structures spatiales telles que les spirales, labyrinthes, des bandes ou des empreintes digitales. Les auteurs de [1, 64, 81] ont alors essayé de répondre à la question suivante : de tels systèmes permettent-ils de comprendre et de prédire

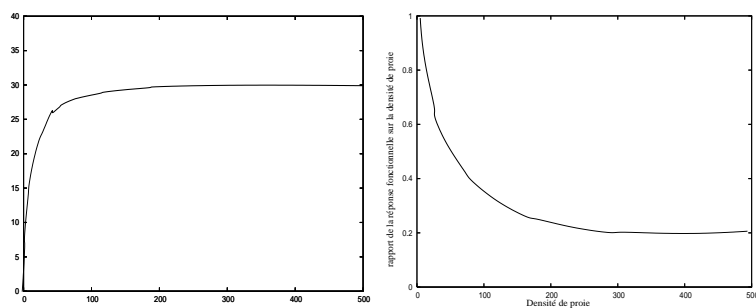


FIG. 2 – La courbe (A) représente l'évolution de la réponse fonctionnelle en fonction de la densité de la proie, La courbe (B) celle du taux de mortalité.

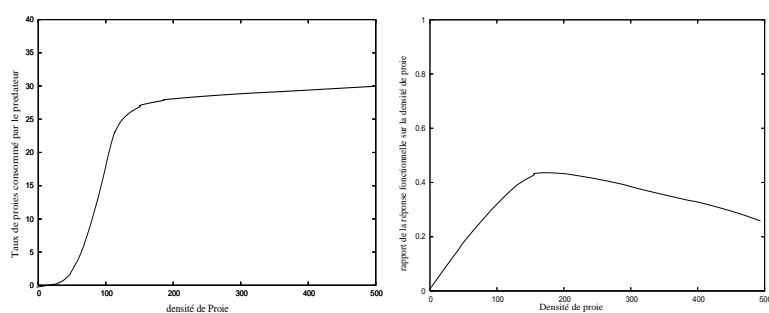


FIG. 3 – La courbe (A) représente l'évolution de la réponse fonctionnelle en fonction de la densité de la proie, La courbe (B) celle du taux de mortalité.



FIG. 4 – La prolifération d'algues dans la mer Noire (Credit : NASA Goddard Space Flight Center), pour plus de détails voir [81]



FIG. 5 – Motifs spatiaux de *Paspalum vaginatum*, sous forme de labyrinthe, observé dans le nord du Nuev (200mm pluviométrie moyenne annuelle).

la formation des motifs naturels des figures 4, 5.

Le cancer est un ensemble d'irrégularités qui se manifestent dans les gènes et aboutissant à une prolifération non contrôlée des cellules. La plupart des tissus du corps conduisent à des cancers qui peuvent être de plusieurs types. Cependant chaque cancer a sa propre caractéristique. Les cellules cancéreuses échappent au contrôle usuel de croissance des cellules saines et prolifèrent de façon excessive à partir d'une organisation structurale en coordination fonctionnelle faible voire nulle avec le tissu environnant : c'est la néoplasie. Au départ les tumeurs solides n'ont pas leur propre réseau de vaisseaux sanguins pour acheminer la nourriture et l'oxygène dont elles ont besoin. La meilleure stratégie de traitement du cancer, en ce moment, est la chirurgie ou la radiation. Dès que la tumeur est au stade début des métastases, on combine la chimiothérapie aux stratégies de traitement précédentes. Cependant, ces thérapies n'éradiquent pas toujours le cancer de façon complète. Il devient alors une nécessité de développer de nouvelles thérapies plus efficaces contre la tumeur maligne. La thérapie génique du cancer a suscité de nombreux espoirs. Les progrès de la connaissance de la biologie des virus ont permis d'envisager des vecteurs se répliquant préférentiellement dans les tumeurs capables d'amplifier considérablement l'expression d'un gène thérapeutique [35]. Certains parmi ces virus ont subi dans leur génome, une mutation ou une délétion qui affectent leur répllication dans les cellules saines et non pas dans les cellules cancéreuses. La perte de ces protéines, par mutation ou délétion, peut être compensée à l'intérieur des cellules cancéreuses par le processus même de formation de la tumeur. Il a été démontré que les virus oncolytiques ont une grande activité anti-tumorale, ce sont des virus spécifiques qui peuvent infecter et tuer les cellules cancéreuses sans un endommagement ou une lyse des cellules normales [43, 46, 51, 75, 61, 63]. Au même moment, l'introduction de ces virus conduit à un nouveau degré de complexité. Bien que des progrès soient accomplis à la fois sur le plan de la théorie et en étude clinique [25, 36, 85, 96, 97, 95, 94, 101], des questions demeurent quant à l'interaction des ces virus avec le système immunitaire, leur répllication et leur diffusion ou encore l'efficacité de ces infections.

Dans cette thèse, nous considérons des modèles de type proie-prédateur avec diffusion utilisé comme stratégie de contrôle de la dynamique de populations. Notre objectif est de déterminer la typologie et la caractérisation des structures spatiales émergentes en fonction des paramètres de contrôle. Nous étudions un modèle qui résulte d'une combinaison du modèle de **Leslie** et **Gower** avec une réponse fonctionnelle de **Holling type II**. Dans le système (0.0.1), la formulation donnée par **Leslie** et discutée par **Leslie** et **Gower** en 1960 et par **Pielou** en 1969 est

$$\frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{kv}{u} \right) v.$$

Dans cette équation, la croissance du prédateur est logistique avec C la constante conventionnelle, qui mesure le niveau d'équilibre dû aux ressources de l'environnement, est proportionnelle aux ressources disponibles, c.à.d, à l'abondance des proies, $C = \alpha u$. Le facteur α représente la conversion des proies en prédateurs. La quantité $\frac{v}{\alpha u}$ de cette équation est

appelée le terme de **Leslie-Gower**. Il mesure la perte dans la population des prédateurs due à une pénurie (rapporté à la quantité $\frac{v}{u}$) de sa nourriture préférée. En cas de pénurie grave et sévère, y peut s'orienter vers d'autres ressources (changer d'alimentation). Ceci affectera sa croissance qui sera très limitée par le fait que sa nourriture préférée ou de base la proie u , n'est pas disponible en abondance. Cette situation peut être prise en compte en ajoutant une constante positive au dénominateur, ainsi cette équation devient,

$$\frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{v}{\alpha u + d} \right) v.$$

Les caractéristiques principales de ce modèle résident premièrement dans la modification du modèle de Leslie en remplaçant la réponse fonctionnelle de l'équation de la proie par celle de **Holling type II** et en modifiant le terme de **Leslie-Gower** de façon à permettre au prédateur de survivre en absence de la proie qui constitue sa nourriture préférée.

Cette thèse se divise en quatre chapitres. Dans le premier chapitre, nous présentons quelques outils classiques nécessaires à l'étude du problème. En fait, nous rappelons le théorème d'existence locale de solutions et la notion de sous-solutions et sur-solutions, notions qui seront utilisées dans l'étude des solutions stationnaires. Nous introduisons aussi les solutions "ondes progressives" en donnant les théorèmes d'existence de telles solutions dans le cas d'une équation scalaire et dans le cas d'un système de réaction-diffusion dont les interactions locales entre les espèces sont modélisées par des polynômes.

Dans le second chapitre, nous considérons une chaîne alimentaire de deux espèces, c'est à dire une population de proies et une population de prédateurs dont la dynamique locale est de type **Leslie-Gower** modifié et la dynamique spatiale est représentée par des termes de diffusion. Nous étudions l'analyse qualitative des solutions, les bifurcations locales et globales. Nous déterminons aussi les conditions sous lesquelles les motifs spatiaux obtenus sont stationnaires dans le temps ou varient de façon spatio-temporelle.

Le chapitre 3 est consacré à l'étude d'une chaîne alimentaire de trois espèces : une proie, un prédateur et un super-prédateur. Comme dans le chapitre 2, la dynamique locale est de type **Leslie-Gower** modifié et la dynamique spatiale est représentée les termes de diffusion. Nous faisons l'analyse qualitative et l'étude de la formation de structures spatiales ou spatio-temporelles. Dans ce chapitre, les simulations sont faites avec des conditions initiales aléatoires.

Notre objectif dans le chapitre 4 est de construire un modèle mathématique spatio-temporel qui capture l'essentiel des éléments en interaction. Ce modèle est une version modifiée du modèle de Wordaz, qui prend en compte deux choses : la première est que la tumeur ne peut croître indéfiniment et la deuxième est que les cellules cancéreuses peuvent diffuser. Avec ce modèle spatio-temporel, nous déterminons les conditions de stabilité optimale dans le cas où le cancer ne peut être totalement guéri. Nous déterminons aussi par simulation numérique en 3D, les motifs qui se forment dans le cas où l'évolution de la maladie devient incontrôlable.

Chapitre 1

Préliminaires

1.1 Le principe de comparaison

Le principe de comparaison, appelé aussi méthode des sous-solutions et sur-solutions, est une méthode très utile et largement utilisée dans la recherche des solutions de problèmes de réaction-diffusion. Cette méthode permet d'étudier l'existence, l'unicité, la stabilité, l'explosion en temps fini et le comportement asymptotique des solutions. On l'utilise en général sur une classe spécifique de systèmes de réaction-diffusion quasimonotone. Ce principe utilise en grande partie les résultats du principe du maximum fort, qui dit que si u et v sont deux solutions telles que $u \leq v$ sur le bord du domaine $\partial\Omega$, alors $u \leq v$ dans Ω . Considérons l'équation parabolique suivante :

$$\begin{cases} Pu &= f(x, t, u), & (x, t) \in \mathcal{D}, t > 0, \\ u(x, 0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R}^i, i = 1, 2, 3. \end{cases} \quad (1.1.1)$$

où $\mathcal{D} = \Omega \times (0, T)$ est un domaine borné de $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}_+$, avec $\partial\Omega$ assez régulier. L'opérateur P est défini comme suit :

$$\begin{aligned} Pu &= \frac{\partial u}{\partial t} - Au \\ &= \frac{\partial u}{\partial t} - \sum_{i,j=1}^n \frac{\partial}{\partial x_j} \left(a_{ij}(x, t) \frac{\partial u}{\partial x_i} \right). \end{aligned} \quad (1.1.2)$$

La matrice $(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ est symétrique telles que chaque coefficient a_{ij} soit borné dans \mathcal{D} . De plus, on suppose que l'opérateur P est uniformément borné dans \mathcal{D} , au sens où il existe une constante μ telle que

$$\sum_{i,j=1}^n a_{ij}(x, t) \xi_i \xi_j \geq \mu |\xi|^2, \quad \forall \xi \in \mathbb{R}^n, (x, t) \in \mathcal{D},$$

et que f est une fonction de classe \mathcal{C}^1 en u et Hölder continue en (x, t) .

Soient u et v deux fonctions de classe \mathcal{C}^2 en x et de classe \mathcal{C}^1 en t sur $[0, T]$. Sous les

hypothèses suivantes

$$\begin{cases} Pu - f(x, t, u) \leq Pv - f(x, t, v), & (x, t) \in \mathcal{D}, \\ u(x, 0) \geq v(x, 0), & x \in \Omega, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} + \beta u \geq \frac{\partial v}{\partial \nu} + \beta v, & (x, t) \in \partial\Omega \times [0, T], \end{cases} \quad (1.1.3)$$

où $\beta(x, t) \geq 0$ sur $\partial\Omega \times [0, T]$ et ν est la direction normale sortante, on a le théorème de comparaison suivant :

Théorème 1.1.1 *Si la condition (1.1.3) est satisfaite alors $u(x, t) \geq v(x, t)$, $\forall (x, t) \in \overline{\mathcal{D}}$. De plus si $u(x, 0) > v(x, 0)$, $\forall x \in \Omega_1$ ouvert contenu dans Ω , alors $u(x, t) > v(x, t)$ dans $\overline{\Omega_1} \times [0, T]$.*

Démonstration. Posons $W(x, t) = u(x, t) - v(x, t)$. D'après les deux dernières inégalités de (1.1.3), on a

$$\begin{aligned} W(x, 0) &\geq 0, \quad \forall x \in \Omega, \\ \frac{\partial W}{\partial \nu} + \beta W &\geq 0 \text{ sur } \partial\Omega \times [0, T]. \end{aligned}$$

De la première inégalité de (1.1.3), on obtient

$$PW - f_u(x, t, \xi) \leq 0, \quad \forall (x, t) \in \mathcal{D},$$

où $\xi = tu + (1 - \theta)v$, $0 < \theta < 1$. Supposons que $W < 0$ en un point de $\overline{\mathcal{D}}$. Il existe une constante assez grande k de telle sorte que $-f_u - k < 0$ dans $\overline{\mathcal{D}}$ pour lequel $e^{-kt} W < 0$. Soit $h(x, t) \equiv e^{-kt} W(x, t)$, alors

$$\frac{\partial W}{\partial t} = k e^{kt} h + e^{kt} \frac{\partial h}{\partial t} \text{ et } AW = e^{kt} Ah.$$

D'autre part, on a

$$PW - f_u(x, t, \xi) = e^{kt}(Ph - kh - f_u h) \leq 0.$$

Ainsi, on obtient

$$\begin{cases} Ph + (-k - f_u(x, t, \xi)) \leq 0 & \text{dans } \mathcal{D}, \\ h(x, 0) \geq 0 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial h}{\partial \nu} + \beta h \geq 0 & \text{sur } \partial\Omega \times [0, T]. \end{cases} \quad (1.1.4)$$

Comme $h < 0$ en un certain point de $\overline{\mathcal{D}}$, alors $m \equiv \min_{\overline{\mathcal{D}}} h(x, t) < 0$.

Notons qu'il existe $(\bar{x}, \bar{t}) \in \overline{\mathcal{D}}$ tel que $h(\bar{x}, \bar{t}) = m$. Nous allons considérer trois cas :

- i) Si $(\bar{x}, \bar{t}) \in \text{int}(\mathcal{D})$ ou $\bar{t} = T$ en \bar{x} , alors le lemme 9.11 de [73] permet de conclure que $h(\bar{x}, \bar{t}) = m < 0$.

ii) Le deuxième cas consiste à considérer la fonction $h(x, T)$ comme une fonction en x . Cette fonction admet un minimum en \bar{x} , donc $\frac{\partial h}{\partial x_i}(\bar{x}, T) = 0$. Comme la matrice Hessienne $\frac{\partial^2 h}{\partial x_i \partial x_j}(\bar{x}, T)$ est définie positive et que A est fortement parabolique, alors $Ah(\bar{x}, T) > 0$. D'autre part, comme pour tout $t < T$, $h(\bar{x}, t) \geq h(\bar{x}, T)$, alors $\frac{\partial h}{\partial t}(\bar{x}, T) \leq 0$. On ainsi obtient la contradiction suivante,

$$Ph(\bar{x}, T) - (k + f_u)h(\bar{x}, T) > 0.$$

iii) Enfin, dans le cas où $(\bar{x}, \bar{t}) = p \in \partial\Omega \times]0, T[$, on a d'après le théorème 9.12 de [73], $\frac{\partial h(p)}{\partial \nu} < 0$. Si $\nu = (\nu_1, \dots, \nu_{n-1}, 0)$ est une direction perpendiculaire à l'axe t , alors

$$\frac{\partial h(p)}{\partial \nu} = e^{-kt} \frac{\partial W(p)}{\partial \nu}.$$

Comme $\beta h(p) \leq 0$, on obtient la contradiction suivante

$$0 \leq e^{-kt} \left(\frac{\partial W(p)}{\partial \nu} + \beta W(p) \right) = \frac{\partial h(p)}{\partial \nu} + \beta h(p) < 0,$$

Donc $W \geq 0$ dans $\bar{\mathcal{D}}$ et par suite $u \geq v$ dans $\bar{\mathcal{D}}$.

La preuve de la seconde assertion du théorème est similaire. \square

De la même façon, on peut considérer l'équation uniformément elliptique suivante :

$$Au = f(x, u), \quad x \in \Omega, \quad (1.1.5)$$

où Ω et A sont définis au début de ce paragraphe. Les coefficients a_{ij} et a_i sont des fonctions de x et f est fonction de classe \mathcal{C}^1 en x et en u .

Supposons que $f(x, u) = \alpha(x)u + g(x, u)$ où $\frac{\partial g}{\partial u}(x, 0) = 0$, $\forall x \in \Omega$ et $\alpha(x) \geq 0$ dans Ω .

On a alors le théorème suivant :

Théorème 1.1.2 *Si u et v deux solutions de (1.1.5) vérifiant*

$$\frac{\partial u}{\partial \nu} + \beta u \geq \frac{\partial v}{\partial \nu} + \beta v \quad \text{sur } \partial\Omega,$$

où $\beta = \beta(x)$, alors $u \geq v$ dans $\bar{\Omega}$ si $g(x, u) \leq g(x, v)$ pour tout $x \in \Omega$.

Démonstration. Posons $W = u - v$, alors

$$Au - \alpha u = g(x, u) \leq g(x, v) = Av - \alpha v \quad \text{dans } \Omega,$$

$$\text{et } \frac{\partial W}{\partial \nu} + \beta W \geq 0 \quad \text{sur } \partial\Omega.$$

Donc $AW - \alpha W \leq 0$ dans Ω . D'après les théorèmes 8.1 et 8.6 de [83] et du fait que $\alpha \geq 0$ dans Ω , on déduit que $W \geq 0$ dans Ω . \square

1.2 Existence locale

Les systèmes d'équations de réaction-diffusion ont reçu beaucoup d'attention, motivés par leurs utilisation fréquente dans les modèles chimiques et les phénomènes biologiques, et par la richesse des motifs spatio-temporels des solutions. D'une façon simplifiée, ils s'écrivent en général sous la forme

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D\Delta u + f(u), \quad t > 0, \\ u(x, 0) &= u_0(x), \quad x \in \mathbb{R}^i, \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned} \quad (1.2.6)$$

où $u = (u_1, \dots, u_n)$, $D = \text{diag}(d_1, \dots, d_n)$ avec $d_j \geq 0$, $\forall j = 1, 2, \dots, n$. Soient B un espace de Banach muni de la norme $\|\cdot\|_B$.

Définition 1.2.1 On dit que B est admissible si les conditions suivantes sont vérifiées :

- i) B est l'ensemble de fonctions continues et bornées sur \mathbb{R} . De plus si $w \in B$, alors $\|w\|_B \geq \|w\|_\infty$.
- ii) B est invariant par translation, c'est à dire pour toute application de translation $\tau : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ et pour tout $w \in B$, on a $w \circ \tau \in B$ et $\|w \circ \tau\|_B = \|w\|_B$.
- iii) Si $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ telle que $f(0) = 0$ est de classe C^∞ , alors $f(w) \in B$ pour tout $w \in B$ et pour tout $M > 0$, il existe une constante $k(M)$ telle que

$$\|f(w) - f(w')\|_B \leq \|w - w'\|_B, \quad (1.2.7)$$

pour tous $w, w' \in B$ avec $\|w\|_\infty, \|w'\|_\infty \leq M$.

- iv) On note par $\tau_h : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ la translation par rapport à h , alors on a pour tout $w \in B$,

$$\|w \circ \tau_h\|_B \rightarrow 0, \quad \text{quand } h \rightarrow 0.$$

- v) Soit

$$\mathcal{S} = \{f \in C^\infty(\mathbb{R}^n) : \lim_{|x| \rightarrow \infty} |x^\alpha D^\beta f(x)| = 0\}$$

pour tout multi-indice α et β , et considérons une fonction $g \in \mathcal{S}$ telles que $g \geq 0$ et $\int_{\mathbb{R}^n} g = 1$. Posons $g_\varepsilon(x) = \varepsilon^{-1}g(\varepsilon^{-1}x)$, alors on a pour tout $w \in B$, $\|g_\varepsilon * w - w\|_B \rightarrow 0$, quand $\varepsilon \rightarrow 0$.

On définit par $\mathcal{C}([0, T], B)$ l'espace de Banach des fonctions continues sur $[0, T]$ à valeurs dans B muni de la norme

$$\|w\| = \sup_{0 \leq t \leq T} \|w(t)\|_B.$$

La fonction $u \in \mathcal{C}([0, T], B)$ satisfait le système (1.2.6), si est seulement si,

$$\begin{aligned} u(x, t) &= \int_{\mathbb{R}} G(x - y, t) u_0(y) dy + \int_0^t \int_{\mathbb{R}} G(x - y, t - s) f(u(y, s)) dy ds \\ &= G(t) * u_0 + \int_0^t G(t - s) * f(u(s)) ds, \end{aligned} \quad (1.2.8)$$

où

$$\begin{aligned} G(t) &= \text{diag}(g_1(t), \dots, g_n(t)), \\ g_i(t) &= (4\pi d_i t)^{-\frac{1}{2}} \exp\left[\frac{-x^2}{4d_i t}\right], \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (1.2.9)$$

Théorème 1.2.2 *Supposons que $f(0) = 0$ et $u_0 \in B$. Il existe $t_0 > 0$ où t_0 dépend uniquement de f et de $\|u_0\|_\infty$, telle que l'expression (1.2.8) admet une solution unique dans $\mathcal{C}([0, t_0], B)$. De plus, on a $\|u\| \leq 2\|u_0\|_B$.*

Démonstration. Pour $t_0 > 0$, on note par

$$\Gamma = \{u \in \mathcal{C}([0, t_0], B); \|u(t) - G(t) * u_0\| \leq \|u_0\|_B, \|u(t) - G(t) * u_0\|_\infty \leq \|u_0\|_\infty, 0 \leq t \leq t_0\}.$$

Alors $\Gamma \neq \emptyset$ car $0 \in \Gamma$, et Γ est un ensemble fermé. Soit $u \in \Gamma$. Comme $\|G(t) * u_0\|_B \leq \|u_0\|$, alors $\|u(t)\|_B \leq 2\|u_0\|_B$.

De plus, comme B est admissible alors, il existe une constante $k(M)$ qui dépend uniquement de $\|u_0\|_\infty$ telles que si $u, v \in \Gamma$ et $0 \leq t \leq t_0$, on a

$$\|f(u(t)) - f(v(t))\|_B \leq k\|u(t) - v(t)\|_B \leq k\|u - v\|, \quad (1.2.10)$$

par suite,

$$\|f(u) - f(v)\| \leq k\|u - v\|. \quad (1.2.11)$$

Prenons $t_0 = \frac{1}{2k}$, t_0 dépend uniquement de f et de $\|u_0\|_\infty$. Soit Φ l'application définie sur $\mathcal{C}([0, t_0], B)$ par

$$\Phi u(t) = G(t) * u_0 + \int_0^t G(t-s) * f(u(s)) ds.$$

Soit $u \in \Gamma$. Comme $g_i(t)$, $t \geq 0$, est une mesure positive dont la masse totale est égale à 1, alors on a pour tout $0 \leq t \leq t_0$,

$$\|\Phi u(t) - G(t) * u_0\|_B \leq \left\| \int_0^t G(t-s) * f(u(s)) ds \right\|_B.$$

En posant $v = 0$ dans l'inéquation (1.2.10), on a,

$$\|f(u(t))\|_B \leq \|u(t)\|_B \leq 2k\|u_0\|_B, \quad 0 \leq t \leq t_0.$$

Par suite,

$$\begin{aligned} \|\Phi u(t) - G(t) * u_0\|_B &\leq 2k \int_0^t \|u_0\|_B dt \\ &\leq 2kt_0 \|u_0\|_B = \|u_0\|_B. \end{aligned}$$

De même on a

$$\|\Phi u(t) - G(t) * u_0\|_\infty \leq \|u_0\|_\infty.$$

Ainsi, Φ est une application de Γ dans Γ .

D'autre part, on a pour $u, v \in \Gamma$,

$$\begin{aligned} \|\Phi u(t) - \Phi v(t)\|_B &\leq \int_0^t \|G(t-s) * [f(u(s)) - f(v(s))]\|_B ds \\ &\leq \int_0^t \|f(u(s)) - f(v(s))\|_B ds \\ &\leq \int_0^t \|u(s) - v(s)\|_B ds \\ &\leq kt_0 \|u - v\| = \frac{1}{2} \|u - v\|. \end{aligned}$$

D'où Φ est lipschitzienne sur Γ . En appliquant la théorie du point fixe sur un espace de Banach, on en déduit que Φ admet un unique point fixe dans Γ qui est solution de (1.2.8).

□

On va montrer dans la suite qu'il n'y a pas de solutions en dehors de Γ .

Lemme 1.2.3 Soient $u, v \in \mathcal{C}([0, T], B)$ deux solutions de (1.2.6) sur $0 \leq t \leq T$, vérifiant $\|u\|_\infty, \|v\|_\infty \leq M$. Alors il existe une constante $k = k(M)$ telle que

$$\|u(t) - v(t)\|_B \leq e^{kt} \|u(0) - v(0)\|_B. \quad (1.2.12)$$

Démonstration. Pour $t \in [0, T]$, on a

$$u(t) - v(t) = G(t) * [u(0) - v(0)] + \int_0^t \|G(t-s) * [f(u(s)) - f(v(s))]\|_B ds.$$

Comme B est admissible, il existe $k = k(M)$ telle que

$$\|f(u(s)) - f(v(s))\|_B \leq k \|u(s) - v(s)\|_B.$$

Alors,

$$\|u(t) - v(t)\|_B \leq \|u(0) - v(0)\|_B + k \int_0^t \|u(s) - v(s)\|_B ds.$$

En appliquant le lemme de Gronwall, on obtient le résultat voulu. Ce qui achève la preuve du théorème. □

Remarque 1.2.4 Si f est linéaire sous la forme $f = Au$ où A est une matrice d'ordre n , alors la solution u du système (1.2.6) existe pour tout $t > 0$. Elle est à priori bornée, s'il existe une constante $c > 0$ qui dépend uniquement de $\|u_0\|_\infty$ telle que

$$\|u(., t)\|_\infty \leq c, \quad t \in [0, T].$$

Théorème 1.2.5 Soit B un espace de Banach admissible et soit $u_0 \in B$. Si u est une solution à priori bornée par rapport à la norme L^∞ sur $0 \leq t \leq T \leq \infty$, alors la solution du système (1.2.6) existe pour tout $0 \leq t \leq T$. De plus, $u(., t) \in B$, $0 \leq t \leq T$.

1.3 Sous-solutions et Sur-solutions du problème elliptique associé

Les solutions elliptiques représentent les solutions d'équilibre qui ne dépendent pas du temps. Elles sont souvent décrites comme des états asymptotiques atteints par des solutions de problèmes paraboliques dépendant du temps. Ces solutions de problèmes elliptiques obéissent au principe du maximum, voir [83]. Dans ce paragraphe, nous allons décrire la méthode itérative de sous-solutions et sur-solutions qui nous permettra dans la suite d'étudier l'existence et la stabilité des solutions issues de problèmes elliptiques. Nous considérons alors le problème elliptique suivant :

$$\begin{cases} -Au = f(x, u), & x \in \Omega \\ Bu = h(x), & x \in \partial\Omega. \end{cases} \quad (1.3.13)$$

où A est défini dans (1.1.2) et $Bu \equiv \frac{\partial u}{\partial \nu} + \beta_0 u$. On suppose que $\partial\Omega$ est assez régulier et que f est au moins Hölder continue en (x, u) . Le choix de la condition initiale détermine la convergence de la méthode. C'est en fait, ce choix qui nous amène à définir les notions de sur-solutions et de sous-solutions.

Définition 1.3.1 *On dit qu'une fonction $\check{u} \in C^\alpha(\overline{\Omega}) \cap C^2(\Omega)$ est une sur-solution de (1.3.13) si elle vérifie le système suivante :*

$$\begin{cases} -A\check{u} \geq f(x, \check{u}) \\ B\check{u} \geq h(x) \end{cases} \quad x \in \partial\Omega. \quad (1.3.14)$$

De la même façon, $\hat{u} \in C^\alpha(\overline{\Omega}) \cap C^2(\Omega)$ est une sous-solution si elle satisfait les inégalités inverses de (1.3.14).

Il est clair que d'après cette définition toute solution de (1.3.13) est à la fois une sous-solution et une sur-solution. Une paire de sur-solution et sous-solution est dite ordonnée si $\check{u} \geq \hat{u}$ dans $\overline{\Omega}$. Pour toute paire ordonnée de sur-solution et sous-solution, notons $\langle \hat{u}, \check{u} \rangle$ le secteur défini par l'ensemble des fonctions $u \in C(\overline{\Omega})$ telles que $\hat{u} \leq u \leq \check{u}$ dans $\overline{\Omega}$. Supposons que f satisfait la condition suivante

$$f(x, u_1) - f(x, u_2) \geq \underline{c}(x)(u_1 - u_2) \quad \text{dès que } \hat{u} \leq u_2 \leq u_1 \leq \check{u}, \quad (1.3.15)$$

où $\underline{c}(x)$ est une fonction bornée positive ou nulle définie dans Ω . Alors en ajoutant $u \underline{c}$ dans les deux termes de l'équation (1.3.13) et en posant

$$F(x, u) = u \underline{c}(x) + f(x, u), \quad (1.3.16)$$

le problème (1.3.13) s'écrit

$$\begin{cases} -Au + u \underline{c}(x) = F(x, u) & x \in \Omega \\ Bu = h(x) & x \in \partial\Omega. \end{cases} \quad (1.3.17)$$

D'après la condition (1.3.15), $F(x, u)$ est une fonction monotone non décroissante en $u \in \langle \hat{u}, \check{u} \rangle$. Si on suppose dans la suite que $\underline{c}(x) \in \mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$, alors $F(x, u)$ est Hölder continue dans $\bar{\Omega} \times \langle \hat{u}, \check{u} \rangle$. Soient $u^0 \in \mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$ une fonction donnée et $(u^k)_k$ la suite définie par

$$\begin{aligned} -Au^k + u^k \underline{c}(x) &= F(x, u^{k-1}) \quad x \in \Omega \\ Bu^k &= h(x) \quad x \in \partial\Omega. \end{aligned} \tag{1.3.18}$$

Soient $(\bar{u}^k)_k$ et $(\underline{u}^k)_k$ les suites de fonctions de premier terme respectif la sur-solution $u^0 = \check{u}$ et la sous-solution $u^0 = \hat{u}$. $(\bar{u}^k)_k$ est souvent appelé suite de sur-solution et $(\underline{u}^k)_k$ est une suite de sous-solution.

Le lemme suivant montre que ces deux suites sont bien définies.

Lemme 1.3.2 *On suppose que f satisfait la condition (1.3.15) et soit $\underline{c} \geq 0$ tel que $\underline{c} \neq 0$ quand $\beta \equiv 0$. Alors les sur-suites et les sous-suites $(\bar{u}^k)_k$ et $(\underline{u}^k)_k$ sont bien définies.*

Démonstration. Supposons que $(u^k)_k$ est la suite de sous-solution ou de sur-solution, d'après le théorème 1.3 de [73], cette suite est bien définie si

$$q^k(x) \equiv F(x, u^k(x)) = \underline{c}(x)u^k(x) + f(x, u^k(x))$$

appartient à $\mathcal{C}^\mu(\bar{\Omega})$ pour $\mu \in (0, 1)$.

Grâce à l'hypothèse $\underline{c} \in \mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$, il suffit de montrer que $f(x, u^k(x)) \in \mathcal{C}^\mu(\bar{\Omega})$ pour $\mu \leq \alpha$. Soient $x, \xi \in \bar{\Omega}$. La continuité hölderienne de f et u^0 nous assure que

$$|f(x, u^0(x)) - f(\xi, u^0(\xi))| \leq H_0|x - \xi|^\alpha + |u^0(x) - u^0(\xi)|^\alpha,$$

où H_0 est une constante hölderienne de f . Comme $u^0 \in \mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$, alors il existe une constante H_1 telle que

$$|f(x, u^0(x)) - f(\xi, u^0(\xi))| \leq H_1|x - \xi|^\alpha + |x - \xi|^\mu,$$

où $\mu = \alpha^2$. Ce qui implique que $f(x, u^0(x)) \in \mathcal{C}^\mu(\bar{\Omega})$ et $f(\xi, u^0(\xi)) \in \mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$. En effet, si $u^0 \in \mathcal{C}^1(\bar{\Omega})$ alors pour une constante K_0 , on a

$$|u^0(x) - u^0(\xi)| \leq K_0|x - \xi|$$

Dans tous les cas, le théorème 1.3 de [73] assure l'existence de l'unique solution u^1 de (1.3.18) et que $u^1 \in \mathcal{C}^{2+\mu}(\bar{\Omega})$. En remplaçant u^0 par u^1 et avec le même argument, on montre que u^2 existe et $u^2 \in \mathcal{C}^{2+\mu}(\bar{\Omega})$ pour la même valeur de μ . Si on répète le même argument pour chaque suite, on en déduit le lemme. \square

On exige dans le lemme 1.3.2 que $\underline{c} \neq 0$ quand $\beta \equiv 0$, cette condition est pour assurer l'existence pour chaque k , d'une solution unique du problème linéaire (1.3.18). La condition (1.3.15) du lemme 1.3.2 est vraie pour tout $c \geq \underline{c}$. En fait, il est toujours possible de trouver une fonction non triviale \underline{c} dans (1.3.18).

Le lemme suivant donne surtout la propriété de monotonie pour les sous-suites et les sur-suites

Lemme 1.3.3 *Supposons que les hypothèses du lemme 1.3.2 soient satisfaites, alors les suites de sous-solutions et sur-solutions vérifient la propriété de monotonie :*

$$\check{u} \leq \underline{u}^k \leq \underline{u}^{k+1} \leq \bar{u}^{k+1} \leq \bar{u}^k \leq \bar{u} \text{ dans } \bar{\Omega}, \quad \forall k. \quad (1.3.19)$$

De plus pour chaque k , \bar{u}^k et \underline{u}^k sont des sur-solutions et sous-solutions ordonnées.

Démonstration. Posons $w = \bar{u}^0 - \bar{u}^1 = \check{u} - \bar{u}^1$. A partir des équations (1.3.14) et (1.3.18), on tire

$$\begin{aligned} -Lw + \underline{c}w &= (-L\check{u} + \underline{c}\check{u}) - F(x, u^0) = -L\check{u} - f(x, \check{u}) \geq 0 \\ Bw &= B\check{u} - h(x) \geq 0. \end{aligned}$$

Grâce au lemme 1.4 de [73], on a $w \geq 0$ dans $\bar{\Omega}$ et par suite $\bar{u}^1 \leq \bar{u}^0$. En utilisant le même argument, on obtient la propriété de la sous-solution, $\underline{u}^1 \geq \underline{u}^0$.

Posons $w^1 = \bar{u}^1 - \underline{u}^1$. De l'équation (1.3.18) et la propriété de monotonie de F , on obtient

$$-Aw^1 + \underline{c}w^1 = F(x, \bar{u}^0) - F(x, \underline{u}^0) \geq 0.$$

Comme $Bw^1 = h - h = 0$, le lemme 1.4 de [73], assure que $w^1 \geq 0$.

Ainsi on a $\underline{u}^0 \leq \underline{u}^1 \leq \bar{u}^1 \leq \bar{u}^0$ dans $\bar{\Omega}$. Supposons par induction que

$$\underline{u}^{k-1} \leq \underline{u}^k \leq \bar{u}^k \leq \bar{u}^{k-1} \text{ dans } \bar{\Omega},$$

alors en utilisant la condition (1.3.15) de semi-Lipschitzienne de f et à partir de l'équation (1.3.18), la fonction $w^k = \bar{u}^k - \bar{u}^{k+1}$ satisfait la relation

$$\begin{aligned} -Aw^k + \underline{c}w^k &= F(x, \bar{u}^{k-1}) - F(x, \underline{u}^k) \geq 0, \\ Bw^k &= 0. \end{aligned}$$

Alors d'après [73, lemme 1.4], on a $w^k \geq 0$, ce qui implique que $\bar{u}^{k+1} \leq \bar{u}^k$. Le même argument nous donne que $\underline{u}^{k+1} \geq \underline{u}^k$ et $\underline{u}^{k+1} \leq \bar{u}^{k+1}$. La propriété de monotonie (1.3.3) se déduit à partir du principe d'induction.

Pour montrer que \bar{u}^k et \underline{u}^k sont des sous-solutions et sur-solutions ordonnées, on observe à partir du processus d'itération (1.3.18) que

$$-A\bar{u}^k = -\underline{c}\bar{u}^k + [\underline{c}\bar{u}^{k-1} + f(x, \bar{u}^{k-1})] + f(x, \bar{u}^k). \quad (1.3.20)$$

Ainsi d'après l'inégalité (1.3.19), on a $\bar{u}^{k-1} \geq \bar{u}^k$, et d'après la condition semi-lipschitzienne (1.3.15), on a

$$-A\bar{u}^k \geq f(x, \bar{u}^k).$$

De plus, \bar{u}^k est une sur-solution, d'après l'hypothèse $B\bar{u}^k = h(x)$.

En utilisant le même argument, on en déduit que \underline{u}^k est une sous solution. Ceci prouve que \bar{u}^k et \underline{u}^k sont des sous solutions et sur-solutions ordonnées. \square

Le résultat du lemme 1.3.3 implique que

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \bar{u}^k(x) = \bar{u}(x) \quad \text{et} \quad \lim_{k \rightarrow \infty} \underline{u}^k(x) = \underline{u}(x) \quad (1.3.21)$$

existent et satisfassent la relation $\hat{u} \leq \underline{u} \leq \bar{u} \leq \check{u}$ dans $\bar{\Omega}$.

Le théorème suivant montre que ces limites sont des solutions du problème (1.3.13).

Théorème 1.3.4 *Soient \check{u} et \hat{u} des sur-solutions et sous solutions ordonnées du problème (1.3.13) et f est semi-lipschitzienne au sens de (1.3.15). Alors, la suite $(\bar{u}^k)_k$ est monotone et converge vers $\bar{u} \in \mathcal{C}^{2+\alpha}(\bar{\Omega})$ et $(\underline{u}^k)_k$ est une suite monotone et converge vers $\underline{u} \in \mathcal{C}^{2+\alpha}(\bar{\Omega})$. De plus, $\hat{u} \leq \underline{u} \leq \bar{u} \leq \check{u}$ dans $\bar{\Omega}$, et s'il existe une autre solution u^* dans $\langle \hat{u}, \check{u} \rangle$ alors $\underline{u} \leq u^* \leq \bar{u}$.*

Démonstration. La suite $(u^k)_k$ est soit une suite de sous solution ou une suite de sur-solution et u sa limite correspondante. D'après la convergence de la suite $(u^k)_k$ et la propriété de continuité de $F(x, u)$, la suite de fonctions $(F(x, u^k))$ converge vers $F(x, u)$ quand $k \rightarrow \infty$. Ce qui implique que la suite $(F(x, u^k))$ est uniformément bornée dans $L^p(\Omega)$ pour tout $p \geq 1$. En appliquant le lemme 1.1 de [73] dans le processus d'itération (1.3.18), on obtient

$$\|u^k\|_{W^{2,p}(\Omega)} \leq K \|F(u^{k-1})\|_{L^p(\Omega)} + \|h\|_{\frac{m-1}{p}},$$

où $m = 2$ quand $\alpha_0 = 0$ et $m = 1$ quand $\alpha_0 > 0$. Le fait que la suite $(F(u^{k-1}))$ est bornée dans $L^p(\Omega)$, nous assure que la suite (u^k) est uniformément bornée dans $W^{2,p}(\Omega)$.

Choisissons $p > n$ de sorte que $\alpha \equiv 1 - \frac{1}{p} > 0$, alors d'après le résultat d'inclusion dans le lemme 1.2 (avec $m = 2$), la suite (u^k) est uniformément bornée dans $\mathcal{C}^{1+\alpha}(\bar{\Omega})$. Cet argument et le fait que F est Hölder continue impliquent que $(F(x, u^k))$ est uniformément bornée dans $\mathcal{C}^\alpha(\bar{\Omega})$. D'après l'estimation de Schauder (voir l'équation (1.16) dans [73] pour $q = F(x, u^{k-1}(x))$), la suite (u^k) est uniformément bornée dans $\mathcal{C}^{2+\alpha}(\bar{\Omega})$.

Alors d'après le théorème d'Azela-Ascoli, il existe une sous suite qui converge dans $\mathcal{C}^2(\bar{\Omega})$ vers v . De plus $v \in \mathcal{C}^{2+\alpha}(\bar{\Omega})$. Comme (u^k) converge vers u point par point, alors $u = v$.

De plus, la suite (u^k) converge vers u dans $\mathcal{C}^2(\bar{\Omega})$, ce qui implique que

$$Au^k \rightarrow Au, \quad Cu^k \rightarrow Cu \quad \text{et} \quad Bu^k \rightarrow Bu \quad \text{quand} \quad k \rightarrow \infty.$$

D'autre part, comme $F(u^k) \rightarrow F(u)$, $k \rightarrow \infty$, on en déduit que u est solution de (1.3.17) et par suite une solution du problème (1.3.13). Si u^* est une autre solution du problème (1.3.13) dans $\langle \hat{u}, \check{u} \rangle$, alors en considérant les couples (\check{u}, u^*) et (u^*, \hat{u}) de sur-solutions et de sous solutions ordonnées, on en déduit alors que $\check{u} \geq \bar{u} \geq u^*$ et $u^* \geq \underline{u} \geq \hat{u}$, ce qui implique $\underline{u} \leq u^* \leq \bar{u}$. \square

D'après la relation $\underline{u} \leq u^* \leq \bar{u}$, les fonctions \bar{u} et \underline{u} sont appelées respectivement, solutions maximales et minimales. Pour les conditions au bord de Neumann, il est souvent

nécessaire de considérer le problème au bord sous la forme

$$\begin{aligned} -Au + cu &= f(x, u) \text{ dans } \Omega, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} &= h(x) \text{ sur } \partial\Omega, \end{aligned} \quad (1.3.22)$$

où $c \in C^\alpha(\bar{\Omega})$ et $c \geq 0$. Comme dans le système (1.3.14), la sur-solution \check{u} doit satisfaire

$$\begin{aligned} -A\check{u} + c\check{u} &\geq f(x, \check{u}) \text{ dans } \Omega, \\ \frac{\partial \check{u}}{\partial \nu} &\geq h(x) \text{ sur } \partial\Omega, \end{aligned} \quad (1.3.23)$$

et la sous-solution \hat{u} doit satisfaire l'inégalité inverse du problème (1.3.23).

En utilisant le processus itérative suivant,

$$-Au^k + (c + \underline{c})u^k = f(x, u^k) \text{ dans } \Omega, \quad (1.3.24)$$

$$\frac{\partial u^k}{\partial \nu} = h(x) \text{ sur } \partial\Omega, \quad (1.3.25)$$

et les mêmes arguments que ceux de la démonstration du théorème 1.3.4, on obtient le théorème suivant, qui donne plus de propriétés aux solutions quand on s'intéresse aux solutions positives sous la condition de Neumann.

Théorème 1.3.5 *Soient \check{u} et \hat{u} des sur-solutions et sous solutions ordonnées du problème (1.3.22), c une fonction positive définie dans Ω et f est semi-lipschitzienne au sens de (1.3.15). Alors, le problème (1.3.22) admet une solution maximal \bar{u} et une solution minimal \underline{u} telles que $\hat{u} \leq \underline{u} \leq \bar{u} \leq \check{u}$ dans $\bar{\Omega}$. Ces solutions sont les limites des suites de solutions données dans le problème (1.3.24) avec pour premier terme respectif $u^0 = \check{u}$ et $u^0 = \hat{u}$.*

1.4 Généralité sur les ondes progressives

En 1937, Kolmogorov *et al* [52], ont émis l'idée que les ondes progressives peuvent être décrite non seulement par les équations hyperboliques mais aussi par des équations paraboliques non linéaires. Dans les années soixante-dix, sous l'influence d'un grand nombre des problèmes les plus divers de physique, chimie et biologie, un développement intensif de ce thème a commencé. Le nombre considérable de problèmes sciences mentionnés ci-dessus, conduisent à des solutions de type onde progressive et sont modélisé par un système d'équations paraboliques de la forme,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\Delta u + F(u), \quad (1.4.26)$$

où $u = (u_1, \dots, u_m)$ est une fonction à valeur vectorielle qui représente la dynamique des espèces en temps et en l'espace, D est une matrice symétrique définie positive représentant les coefficients de diffusion, Δ est l'opérateur de Laplace, et $F(u)$ une fonction vectorielle à valeur vectorielle décrivant l'interaction locale entre les espèces. Les solutions du système (1.4.26) sont définies dans un domaine Ω de l'espace \mathbb{R}^n dont la frontière ne coïncide pas avec celle de R^n et leurs conditions aux limites sont spécifiées suivant le problème. Nous allons d'abord donner des exemples d'ondes progressives. Ensuite, suivant la forme de la fonction $F(u)$ nous présentons des méthodes classiques pour prouver le théorème d'existence.

1.4.1 Quelques exemples d'ondes progressives

Les ondes progressives décrites par des systèmes paraboliques peuvent être divisées en plusieurs classes. L'exemple le plus classique est celui des ondes dites stationnaires qui sont les solutions du système (1.4.26) $u(x, t) = w(x_1 - ct, x')$, où $w(x)$ est une fonction de n variables, $x = (x_1, \dots, x_n)$, $x' = (x_2, \dots, x_n)$, et c est une constante qui représente la vitesse d'onde. Nous supposons ici que Ω est un cylindre, et que le système de coordonnées est choisi de manière que l'axe x_1 est dirigé dans l'axe du cylindre.

Au cours des dernières années un vaste ensemble d'un certain nombre de modèles mathématiques ont été étudiés dans laquelle non seulement des ondes stationnaires peuvent être observées, mais aussi des périodiques. En particulier, nous pouvons observer des ondes périodiques, définies comme des solutions $u(x, t)$ du système (1.4.26) de la forme,

$$u(x, t) = w(x_1 - ct, x', t)$$

où $w(x, t)$ est une fonction périodique du temps t . Supposons que $n = 1$ et que les conditions aux bords sont de type Neumann, c'est à dire, $\frac{\partial u}{\partial \nu} = 0$ où ν est la surface normale. Nous ne considérons que les ondes dites stationnaires,

$$u(x, t) = w(x_1 - ct)$$

La fonction w de la variable $\xi = x_1 - ct$ est une solution de l'équation différentielle ordinaire suivant,

$$Dw'' + cw' + F(w) = 0, \quad (1.4.27)$$

De toute évidence, l'équation (1.4.27) peut être réduite au système de premier ordre suivant,

$$\begin{cases} w' & = p \\ Dp' & = -cp - F(w), \end{cases} \quad (1.4.28)$$

Ainsi, la classification des ondes planes peut être réduite à l'étude des trajectoires du système (1.4.28). Les solutions de (1.4.26) sous forme d'ondes progressives sont aussi appelées fronts. Les solutions du système (1.4.27) sont des solutions stationnaires du système

(1.4.26). Elles s'écrivent en fonction de la vitesse du front $c \in \mathbb{R}$ à déterminer. Si $w(\xi)$ est solution du système (1.4.27) pour un certain c , alors $w(\xi + \xi_0)$ est également solution de (1.4.27) pour la même vitesse c , pour tout $\xi_0 \in \mathbb{R}$. Ceci résulte de l'invariance par translation de l'équation (1.4.26).

Dans le cas où $n = 1$ et $m = 1$, les fronts sont en translation uniforme, reliant deux états d'équilibres w_- et w_+ , c'est dire,

$$\lim_{\xi \rightarrow \pm\infty} (w(\xi)) = w_{\pm}, \quad w_- \neq w_+$$

On rencontre de telles ondes progressives dans les réactions chimiques de polymérisation, les fronts de combustions, les flammes froides, etc. Un exemple de ces fronts est illustré à la figure 1.1. Si $w(\xi) \in C^2(\mathbb{R})$ est une solution de l'équation différentielle (1.4.27) telle que sa

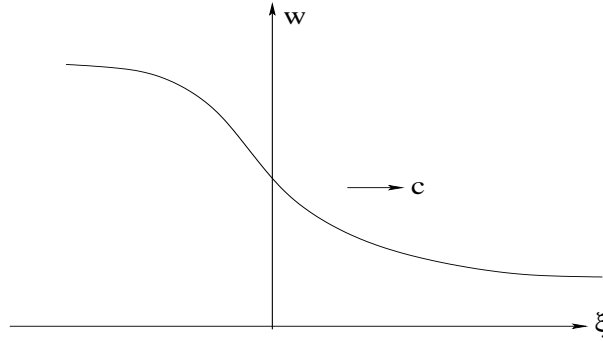


FIG. 1.1 – Exemple de front monotone

dérivée première soit bornée alors, en utilisant le lemme de Barbalat [59], on montre que

$$\lim_{\xi \rightarrow \pm\infty} (w'(\xi)) = 0, \quad \lim_{\xi \rightarrow \pm\infty} (w''(\xi)) = 0$$

Ainsi nous avons, $F(w_-) = F(w_+) = 0$. Par conséquent w_- et w_+ sont des états d'équilibre du système,

$$\frac{du}{dt} = F(u). \quad (1.4.29)$$

Dans l'étude des fronts connectant w_- et w_+ (les front du système (1.4.26)), il est important d'avoir des informations sur la stabilité de w_- et w_+ par rapport au système (1.4.29). Il y a en fait trois cas possible,

- i) w_- et w_+ sont des états d'équilibre stable stables du système (1.4.29). On parle alors de bistabilité.
- ii) L'un des états d'équilibre w_- ou w_+ est stable, l'autre est instable. On parle alors de monostabilité.
- iii) Les deux états d'équilibre w_- et w_+ sont instables.

Comme nous allons le voir, les réponses aux questions concernant l'existence d'ondes progressives, leur unicité et un certain nombre d'autres questions, dépendent de la fonction $F(u)$. Différents types de fonction $F(u)$ sont représentés dans les figures 1.2, 1.3, 1.4 et 1.5 dans le cas où l'équation (1.4.26) est scalaire. Les figures 1.2 et 1.3 correspondent aux fonctions $F(u)$ de types *i*) alors que les figures 1.4 et 1.5 représentent respectivement, des fonctions de type *ii*) et *iii*).

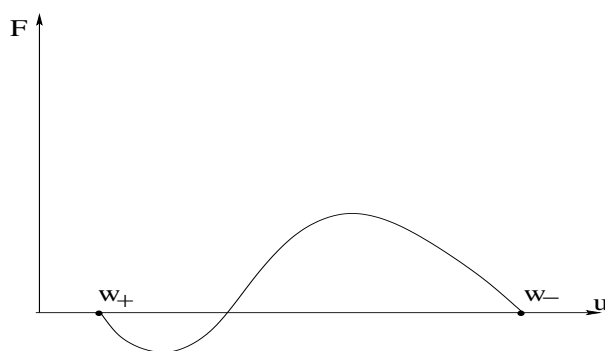


FIG. 1.2 – Type de fonction de réaction conduisant à une non-linéarité bistable

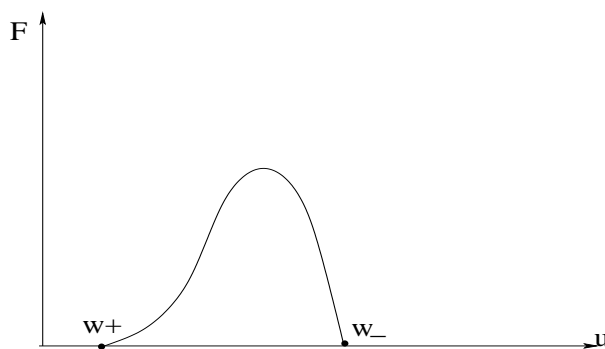


FIG. 1.3 – Type de fonction de réaction conduisant à une non-linéarité bistable

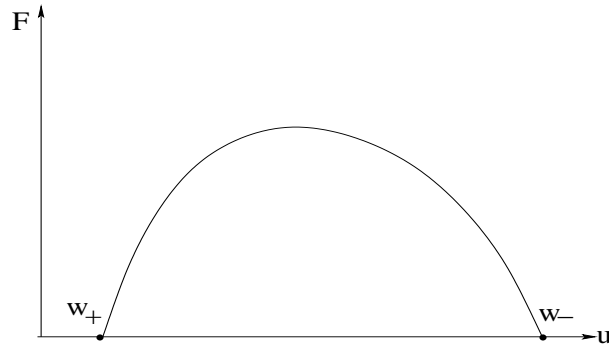


FIG. 1.4 – Type de fonction de réaction conduisant à une non-linéarité mono-stable

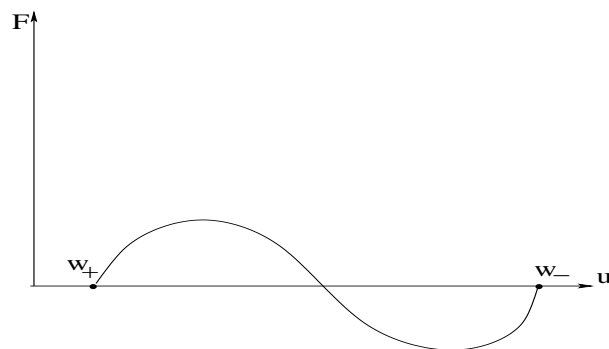


FIG. 1.5 – Type de fonction de réaction conduisant à une non-linéarité instable

1.5 Solutions exactes de fronts avec une réaction polynomiale

1.5.1 Méthode de factorisation

La méthode de factorisation est une technique bien connue utilisée pour trouver des solutions d'ODE. Cela remonte aux travaux de Schrödinger dans les quelles il a résolu certains exemples de l'équation portant son nom [79], et elle a été ensuite développée par Infeld et Hull [45] pour trouver des solutions analytiques de certaines classes d'équations différentielles de second ordre. Dans un contexte plus général, la factorisation a déjà été introduite dans [78, 16] pour des équations différentielles ordinaires de la forme

$$u'' + g(u)u' + f(u) = 0. \quad (1.5.30)$$

Dans la suite, on présente une technique de factorisation pour un système d'équations différentielles [31, 32],

$$\begin{cases} u'' + g_1(u, v)u' + f_1(u, v) = 0 \\ v'' + g_2(u, v)v' + f_2(u, v) = 0, \end{cases} \quad (1.5.31)$$

où u' est la dérivation $Du = \frac{du}{dz}$. Les fonctions g_i et f_i , $i = 1, 2$, sont des fonctions polynomiales en u et v . Ce système peut s'écrire

$$\begin{cases} \left[D^2 + g_1(u, v) D + \frac{f_1(u, v)}{u} \right] u = 0 \\ \left[D^2 + g_2(u, v) D + \frac{f_2(u, v)}{v} \right] v = 0. \end{cases} \quad (1.5.32)$$

Pour factoriser le système (1.5.32), les fonctions f_1 et f_2 doivent se mettre sous la forme suivante,

$$f_1(u, v) = uh_1(u, v) \quad \text{et} \quad f_2(u, v) = vh_2(u, v). \quad (1.5.33)$$

On obtient ainsi,

$$\begin{cases} \left[D - \Psi_{12}(u, v) \right] \left[D - \Psi_{11}(u, v) \right] u = 0 \\ \left[D - \Psi_{21}(u, v) \right] \left[D - \Psi_{22}(u, v) \right] v = 0, \end{cases} \quad (1.5.34)$$

ce qui conduit au système d'équations suivant,

$$\begin{cases} u'' - \left(\Psi_{12} + \Psi_{11} + \frac{\partial \Psi_{11}}{\partial u} u \right) u' + \Psi_{12} \Psi_{11} u = 0 \\ v'' - \left(\Psi_{21} + \Psi_{22} + \frac{\partial \Psi_{22}}{\partial v} v \right) v' + \Psi_{21} \Psi_{22} v = 0. \end{cases} \quad (1.5.35)$$

En comparant les systèmes (1.5.31) et (1.5.35), on obtient

$$g_1(u, v) = - \left(\Psi_{12} + \Psi_{11} + \frac{\partial \Psi_{11}}{\partial u} u \right), \quad g_2(u, v) = - \left(\Psi_{21} + \Psi_{22} + \frac{\partial \Psi_{22}}{\partial v} v \right), \quad (1.5.36)$$

$$f_1(u, v) = \Psi_{12} \Psi_{11} u, \quad f_2(u, v) = \Psi_{21} \Psi_{22} v. \quad (1.5.37)$$

Le système (1.5.31) se transforme alors en quatre systèmes d'équations différentielles de premier ordre :

$$\begin{cases} u' - \Psi_{11}(u, v) = 0, & v' + \Psi_{22}(u, v)v = 0, \\ u' - \Psi_{12}(u, v) = 0, & v' + \Psi_{22}(u, v)v = 0, \\ u' - \Psi_{12}(u, v) = 0, & v' + \Psi_{21}(u, v)v = 0, \\ u' - \Psi_{11}(u, v) = 0, & v' + \Psi_{21}(u, v)v = 0, \end{cases} \quad (1.5.38)$$

et pour un certain choix de fonctions Ψ_{11} et Ψ_{22} , on peut obtenir des solutions particulières pour le système (1.5.31).

Dans la suite, on présente quelques exemples d'application de la méthode de factorisation.

Modèle de réaction-diffusion

On considère le modèle suivant de réaction-diffusion,

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f_1(u, v), & f_1(u, v) = u(1-u)(1-v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + f_2(u, v), & f_2(u, v) = v(1-v)(1-u). \end{cases} \quad (1.5.39)$$

En utilisant la transformation $z = x - ct$ où c est la vitesse de propagation, le système (1.5.39) s'écrit,

$$\begin{cases} u'' + g_1(u, v)u' + f_1(u, v) = 0 \\ v'' + g_2(u, v)v' + f_2(u, v) = 0, \end{cases} \quad (1.5.40)$$

avec

$$\begin{cases} g_1(u, v) = c, & f_1(u, v) = u(1-u)(1-v), \\ g_2(u, v) = c, & f_2(u, v) = v(1-v)(1-u). \end{cases} \quad (1.5.41)$$

La factorisation du système (1.5.39) conduit à

$$\begin{cases} [D - \Psi_{12}(u, v)][D - \Psi_{11}(u, v)]u = 0 \\ [D - \Psi_{21}(u, v)][D - \Psi_{22}(u, v)]v = 0, \end{cases} \quad (1.5.42)$$

En posant dans le système (1.5.42),

$$\begin{cases} \Psi_{12}(u, v) = \frac{1}{k_1}(1-v), & \Psi_{11}(u, v) = k_1(1-u), \\ \Psi_{21}(u, v) = \frac{1}{k_2}(1-u), & \Psi_{22}(u, v) = k_2(1-v), \end{cases} \quad (1.5.43)$$

où k_1 et k_2 sont des constantes bien déterminées, on obtient les équations différentielles de premier ordre suivantes,

$$u' + k_1u(1-u) = 0, \quad v' + k_2v(1-v) = 0. \quad (1.5.44)$$

Pour déterminer k_1 et k_2 , on utilise les conditions dans (1.5.38), et on trouve

$$k_1 = k_2 = \frac{1}{2}(-c \pm \sqrt{c^2 + 4}).$$

Les solutions s'écrivent alors

$$\begin{aligned} u(z) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh\left(\frac{k_1(z - z_0)}{2}\right) \right), \quad \text{ou} \quad u(z) = \frac{1}{2} \left(1 - \coth\left(\frac{k_1(z - z_0)}{2}\right) \right), \\ v(z) &= \frac{1}{2} \left(1 - \tanh\left(\frac{k_2(z - z_0)}{2}\right) \right), \quad \text{ou} \quad v(z) = \frac{1}{2} \left(1 - \coth\left(\frac{k_2(z - z_0)}{2}\right) \right). \end{aligned}$$

Modèle de proie-prédateur

On considère le modèle de proie-prédateur suivant,

$$\begin{cases} \tau \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} + (1 - \tau \frac{\partial f}{\partial u}) \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f_1(u, v), & f_1(u, v) = u(a_1 - b_1 v), \\ \tau \frac{\partial^2 v}{\partial t^2} + (1 - \tau \frac{\partial f}{\partial v}) \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + f_2(u, v), & f_2(u, v) = v(a_2 - b_2 u), \end{cases} \quad (1.5.45)$$

En utilisant la transformation $z = x - ct$, le système (1.5.45) s'écrit,

$$\begin{cases} u'' + g_1(u, v)u' + f_1(u, v) = 0 \\ v'' + g_2(u, v)v' + f_2(u, v) = 0, \end{cases} \quad (1.5.46)$$

avec

$$\begin{cases} g_1(u, v) = c\beta \left((1 + \tau a_1) + b_1 v \right), & f_1(u, v) = \beta u(a_1 - b_1 v), \\ g_2(u, v) = c\beta \left((1 + \tau a_2) + b_2 u \right), & f_2(u, v) = \beta v(a_2 - b_2 u). \end{cases} \quad (1.5.47)$$

La factorisation du système (1.5.46) conduit à

$$\begin{cases} \left[D - \Psi_{12}(u, v) \right] \left[D - \Psi_{11}(u, v) \right] u = 0 \\ \left[D - \Psi_{21}(u, v) \right] \left[D - \Psi_{22}(u, v) \right] v = 0, \end{cases} \quad (1.5.48)$$

En posant dans le système (1.5.48),

$$\begin{cases} \Psi_{12}(u, v) = \frac{1}{k_1} \sqrt{\beta} (a_1 - b_1 v), & \Psi_{11}(u, v) = \sqrt{\beta} k_1, \\ \Psi_{21}(u, v) = \frac{1}{k_2} \sqrt{\beta} (a_2 - b_2 u), & \Psi_{22}(u, v) = \sqrt{\beta} k_2, \end{cases} \quad (1.5.49)$$

où

$$\begin{aligned} k_1 &= \frac{1}{2} \left(-c\sqrt{\beta}(1 + \tau a_1) \pm \sqrt{c^2 \beta (1 + \tau a_1)^2 - 4a_1} \right), \\ k_2 &= \frac{1}{2} \left(-c\sqrt{\beta}(1 + \tau a_2) \pm \sqrt{c^2 \beta (1 + \tau a_2)^2 - 4a_2} \right). \end{aligned}$$

on obtient les équations différentielles de premier ordre suivantes,

$$u' - \sqrt{\beta} k_1 u = 0, \quad v' - \sqrt{\beta} k_2 v = 0. \quad (1.5.50)$$

Chapitre 2

Étude du modèle proie-prédateur avec diffusion

La biologie et l'écologie sont de fait, des sciences descriptives. La description est un premier pas vers la compréhension d'un système. Cependant, une telle première étape doit être accompagnée par le développement d'un cadre théorique en vue de parvenir à une réelle idée et de pouvoir faire une prédiction chaque fois que cela est possible. Les écologistes ou biologistes sont de plus en plus confrontés aux défis de prévoir les conséquences des changements des systèmes qu'ils observent. Par exemple, nous devons mieux comprendre comment la biodiversité marine diminue à mesure qu'une espèce de poisson est pêchée au delà, ou comment traiter une tumeur à un stade avancé de façon à minimiser les effets secondaires des médicaments. C'est à cette fin que la théorie vient se greffer à ces champs expérimentaux.

Ce chapitre décrit une étude théorique d'un modèle proie-prédateur. Cette étude peut être appliquée à la prédiction de la dynamique d'espèces d'un écosystème. Il s'agit de déterminer comment il s'auto-organise pour produire des structures spatiales complexes. L'auto-organisation de ces structures ou "*patterns*" spatio-temporels est un des fascinants résultats qui a été découvert ces dernières années. Ce sont par exemple les structures de Turing, les *Spiral waves*, le chaos spatio-temporel ou encore les "*finger prints*", voir [100].

2.1 Introduction

En ne tenant pas en compte la dimension spatiale, le modèle que nous considérons est de type proie-prédateur. Les interactions locales sont définies de façon à ce que la population de proie suit une croissance logistique tandis que la réponse fonctionnelle du prédateur à la proie est de la forme Holling type II. Le modèle qui découle de ces interactions locales est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dH}{dT} = \left(a_1 - b_1 H - \frac{c_1 P}{H + k_1} \right) H \\ \frac{dP}{dT} = \left(a_2 - \frac{c_2 P}{H + k_2} \right) P \end{cases} \quad (2.1.1)$$

avec, $H(0) \geq 0$, $P(0) \geq 0$.

H et P représentent respectivement la densité de proies et de prédateurs à l'instant T . le terme a_1 (respect. a_2) est le taux de croissance de la proie H (respect. du prédateur P), b_1 mesure la mortalité due à la compétition entre les individus de l'espèce H , c_1 (respect. c_2) est la valeur maximale que le taux de réduction par individu H (respect. P) peut atteindre et k_1 (respect. k_2) mesure la protection dont la proie X (respect. du prédateur P) bénéficie grâce à l'environnement.

L'origine et les applications de ce modèle sont expliquées en détail dans [10, 27, 71, 72, 26]. Le problème (2.1.1) a été étudié dans [10, 27, 26]. Les versions avec retard et terme impulsif ont été étudiées respectivement dans [71, 72, 84].

Dans cette thèse, nous prenons en compte la dimension spatiale en supposant que la population de proie et celle des prédateurs peuvent mouvoir dans un espace dont nous définirons les limites. Nous représentons alors le modèle par un système d'équations de réaction-diffusion qui exprime la conservation des densités de proies et de prédateurs. C'est un type de modèle spatio-temporel couramment utilisé en écologie ou en biologie. Le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial H}{\partial T} = D_1 \Delta H + \left(a_1 - b_1 H - \frac{c_1 P}{H + k_1} \right) H \\ \frac{\partial P}{\partial T} = D_2 \Delta P + \left(a_2 - \frac{c_2 P}{H + k_2} \right) P \end{cases} \quad (2.1.2)$$

$H = H(T, X)$ et $P = P(T, X)$ représentent respectivement la densités de proies et des prédateurs à l'instant T et à la position X , Δ étant l'opérateur Laplacien. D_1 and D_2 sont respectivement les coefficients de diffusion des proies et des prédateurs. Les termes r_1 , a_1 , b_1 , k_1 , r_2 , a_2 , et k_2 sont des paramètres du modèle (2.1.2). Ils jouent le même rôle décrit dans le modèle (2.1.1) et ils sont supposés positifs.

Dans la suite, on s'intéressera à l'aspect qualitatif des solutions, sous-entendues positives, du problème (2.1.2).

Ce chapitre s'organise comme suit : Nous allons établir dans la section 2.3, l'existence globale des solutions, l'existence des états d'équilibres et le bornage des solutions. La section 2.4 est consacrée à l'étude de la stabilité des états équilibres. On étudiera au niveau de la section 2.5, l'existence de "travelling wave solutions". La dernière section est destinée à l'étude de dynamiques complexes et à la formation de patterns spatio-temporels.

2.2 Existence globale et bornage des solutions

Afin d'étudier le problème (2.1.2), nous réduisons le nombre de paramètres en introduisant ce changement de variables :

$$t = a_1 T, \quad x = X\left(\frac{a_1}{D_1}\right)^{\frac{1}{2}}, \quad y = Y\left(\frac{a_1}{D_1}\right)^{\frac{1}{2}}, \quad u(t) = \frac{b_1}{a_1} H(T), \quad v(t) = \frac{c_2 b_1}{a_1 a_2} P(T)$$

$$a = \frac{a_2 c_1}{a_1 c_2}, \quad b = \frac{a_2}{a_1}, \quad e_1 = \frac{b_1 k_1}{a_1}, \quad e_2 = \frac{b_1 k_2}{r_1}, \quad \delta = \frac{D_2}{D_1}.$$

Le problème (2.1.1) s'écrit alors,

$$\begin{cases} \frac{dE_1}{dt} = E_1 \left(1 - E_1 - \frac{aE_2}{E_1 + e_1}\right) = f(E_1, E_2) \\ \frac{dE_2}{dt} = bE_2 \left(1 - \frac{E_2}{E_1 + e_2}\right) = g(E_1, E_2) \end{cases} \quad (2.2.3)$$

et à la place du système (2.1.2), on a le système spatio-temporel suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = \Delta u + u \left(1 - u - \frac{av}{u + e_1}\right) = \Delta u + f(u, v) \quad x \in \Omega, \quad t > 0 \\ \frac{\partial v(t, x)}{\partial t} = \delta \Delta v + bv \left(1 - \frac{v}{u + e_2}\right) = \delta \Delta v + g(u, v) \quad x \in \Omega, \quad t > 0 \end{cases} \quad (2.2.4)$$

où Ω est le domaine spatial dans lequel se trouvent les populations de proies et de prédateurs. On suppose que Ω est borné et que les conditions au bord de Ω sont de type Neumann :

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial \nu} &= \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, \\ u(0, x) &= u_0(x), \quad x \in \Omega, \\ v(0, x) &= v_0(x), \quad x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n, \quad n = 1, 2. \end{aligned}$$

Les données initiales u_0, v_0 sont des fonctions positives.

Dans ce paragraphe, nous allons étudier l'existence des solutions en utilisant la notion de région invariante.

2.2.1 Existence et bornage des solutions

La notion de région invariante fournit un fondement théorique et un cadre pour l'étude du comportement asymptotique des solutions.

Définition 2.2.1 *Un ensemble $EI \subset \mathbb{R}^2$ est une région positivement invariante pour les solutions du problème 2.2.4, si toute solution $u(x, t), v(x, t)$ dont la condition initiale est dans EI , satisfait*

$$(u(t, x), v(t, x)) \in EI, \quad \forall x \in \Omega, \quad \forall t > 0.$$

Grâce à la théorie standard d'existence de solutions [3, 4, 5, 83], on établit aisément l'existence locale et l'unicité de la solution $(u(t, \cdot), v(t, \cdot))$ du système (2.2.4) sous la condition $0 \leq t < T_{max}$, où T_{max} dépend de $u_0(x)$ et $v_0(x)$. Nous allons maintenant établir l'existence globale des solutions pour tout temps fini T fixé, tels que $\|u(t, \cdot)\|_{L^\infty}$ et $\|v(t, \cdot)\|_{L^\infty}$ sont bornées, pour tout $t \in [0, T)$.

Théorème 2.2.2 *Pour toutes fonctions positives $u_0(x)$ et $v_0(x)$ telle que $u_0(x) \leq 1$, le système (2.2.4) admet une solution régulière. De plus, cette solution est globale.*

Démonstration. Comme $(0, 0)$ est une sous-solution du problème (2.2.4), on a $u(t, x) \geq 0$, et $v(t, x) \geq 0$, dès que $u_0(x) \geq 0$ et $v_0(x) \geq 0$.

Donc les solutions sont positives et $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ est une région invariante. Dans la suite, notre but est de montrer que ces solutions n'explosent pas en temps fini. Considérons d'abord la première équation du problème (2.2.4), on a

$$\begin{cases} \frac{\partial u(t, x)}{\partial t} & \leq \Delta u + u(1 - u) \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} & = 0, \quad t > 0, \\ u(x, 0) = u_0(x) & \leq u_{01} \equiv \max_{\Omega} u_0(x). \end{cases} \quad (2.2.5)$$

Par le principe de comparaison, on a $u(x, t) \leq u_1(t) \leq 1$.
 $u_1(t) = \frac{u_{01}}{u_{01} + (1 - u_{01})e^{-t}}$ est la solution du problème suivant :

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} & = u_1(1 - u_1) \\ u_1(0) & = u_{01} \leq 1. \end{cases} \quad (2.2.6)$$

En appliquant le principe de comparaison à la deuxième équation du problème (2.2.4),

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \delta \Delta v + bv \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right),$$

on obtient l'inégalité suivante :

$$\frac{\partial v}{\partial t} \leq \frac{dE_2}{dt},$$

où E_2 est la solution de la seconde équation du système (2.2.3), dont la condition initiale est donnée par $E_2(0) = \max_{\Omega} v_0(x)$.

Ainsi, on obtient à partir de [10, 27] que

$$\frac{\partial v}{\partial t} \leq \frac{dE_2}{dt} + \frac{dE_1}{dt}.$$

En posant $\sigma = E_2 + E_1$, on déduit que

$$\frac{\partial v}{\partial t} \leq \frac{d\sigma}{dt} \leq \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b} - \sigma.$$

En utilisant le lemme de Gronwall [38], on en déduit que $v \leq \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b}$. Ainsi, les solutions u et v sont bornées. \square

Théorème 2.2.3

- i) Pour toutes fonctions positives $u_0(x)$ et $v_0(x)$ données, le système (2.2.4) admet une solution globale et régulière.*
- ii) Le domaine $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ est positivement invariant.*
- iii) Toute solution du problème (2.2.4) dont la condition initiale est dans $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$, converge vers l'ensemble défini par*

$$A \equiv [0, 1] \times \left[0, \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b}\right].$$

Démonstration. En utilisant le même raisonnement que dans le théorème 2.2.2, on a pour toute condition initiale $(u_0(x), v_0(x))$ du système (2.2.4),

$$0 \leq u \leq E_1, \text{ avec } E_1(0) = \max_{\Omega} u_0(x)$$

$$0 \leq v \leq E_2, \text{ avec } E_2(0) = \max_{\Omega} v_0(x).$$

Donc on peut dire d'une part que le domaine $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ est positivement invariant et les solutions du système (2.2.4) sont finies même si $u_0(x) > 1$.

D'autre part d'après [10, 27] on a,

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{E}_1(t) &\leq 1, \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{E}_1(t) + \bar{E}_2(t) &\leq \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b}. \end{aligned}$$

Ce qui complète la preuve. \square

2.2.2 Existence d'états d'équilibre

Dans cette partie nous étudions l'existence ou non d'états d'équilibre positifs du système (2.2.4). On dit que $(u(x), v(x))$ est un état d'équilibre positif du système (2.2.4), s'il satisfait l'équation suivante :

$$\begin{cases} \Delta u + u \left(1 - u - \frac{av}{u + e_1} \right) = 0, & x \in \Omega \\ \delta \Delta v + bv \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right) = 0, & x \in \Omega \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 \end{cases} \quad (2.2.7)$$

Théorème 2.2.4 *Considérons les conditions suivantes*

$$a < 1, \quad e_1 - a + 1 - M > 0, \quad (2.2.8)$$

où M est une sur-solution de la seconde équation du système (2.2.7). Si les conditions (2.2.8) sont satisfaites alors le système (2.2.7) admet au moins une solution positive $(u(x), v(x))$.

Démonstration. Par commodité, nous écrivons le système (2.2.7) de la façon suivante :

$$\begin{cases} -\Delta u & = & u \left(1 - u - \frac{av}{u + e_1} \right) = f(u, v) \\ -\delta \Delta v & = & bv \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right) = g(u, v) \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} & = & \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0. \end{cases} \quad (2.2.9)$$

Si $u \geq 0$ et $v \geq 0$ alors, de simples calculs permettent d'obtenir,

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial v} &= \frac{-au}{u + e_1} \leq 0 \\ \frac{\partial g}{\partial v} &= \frac{bv^2}{(u + e_2)^2} \geq 0. \end{aligned}$$

Cela signifie que la fonction f est quasi-monotone décroissante, et la fonction g est quasi-monotone croissante. Le système (2.2.7) est alors appelé système quasi-monotone mixte. Nous allons maintenant construire une paire de sur-solution et de sous-solution du système (2.2.7) que nous notons respectivement $U(x) = (\bar{u}(x), \bar{v}(x))$ et $V(x) = (\underline{u}(x), \underline{v}(x))$.

Par définition (voir [73]), $U(x)$ est une sur-solution et $V(x)$ une sous-solution du système (2.2.7), si on a

$$\begin{aligned} \frac{\bar{u}}{\partial \nu} &\geq 0 \geq \frac{\partial \bar{u}}{\partial \nu} && \text{sur } \partial \Omega, \\ \frac{\bar{v}}{\partial \nu} &\geq 0 \geq \frac{\partial \bar{v}}{\partial \nu} && \text{sur } \partial \Omega, \end{aligned}$$

et

$$-\Delta \bar{u} - \bar{u} \left(1 - \bar{u} - \frac{a\bar{v}}{\bar{u} + e_1} \right) \geq 0 \geq -\Delta \underline{u} - \underline{u} \left(1 - \underline{u} - \frac{a\bar{v}}{\underline{u} + e_2} \right), \quad (2.2.10)$$

$$-\Delta \bar{v} - b\bar{v} \left(1 - \frac{\bar{v}}{\bar{u} + e_2} \right) \geq 0 \geq -\Delta \underline{v} - b\underline{v} \left(1 - \frac{\underline{v}}{\underline{u} + e_2} \right). \quad (2.2.11)$$

Posons $\bar{u}(x) = 1$. Alors pour tout $\bar{v}(x) \geq 0$, la première inégalité de (2.2.10) est satisfaite. Fixons M telle que $M \geq \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b}$ et posons $\bar{v}(x) = M$. Alors la première inégalité de (2.2.11) est satisfaite. Remarquons qu'avec $\bar{v}(x) = M$, la seconde inégalité de (2.2.10) devient alors

$$-\Delta \underline{u} - \underline{u} \left(1 - \underline{u} - \frac{aM}{\underline{u} + e_2} \right) \leq 0.$$

Soit $\underline{u}(x) > 0$ une solution strictement positive du problème suivant :

$$\begin{cases} -\Delta \underline{u} - \underline{u} \left(1 - \underline{u} - \frac{aM}{\underline{u} + e_2} \right) = 0 \\ \frac{\partial \underline{u}}{\partial \nu} = 0. \end{cases} \quad (2.2.12)$$

Nous allons montrer que si les conditions $a < 1$ et $e_1 - a + 1 - M > 0$ sont satisfaites, alors l'équation (2.2.12) admet une solution positive.

Si on a $a < 1$ et $e_1 - a + 1 - M > 0$, alors on peut vérifier aisément que $(1; 1 - a)$ est une paire de sur-solution et sous-solution de l'équation (2.2.12). Ainsi cette équation admet une solution positive $\underline{u}(x)$ qui vérifie $1 - a \leq \underline{u}(x) \leq 1$. On a évidemment,

$$\bar{u}(x) \geq \underline{u}(x).$$

Soient $\bar{u}(x)$, $\underline{u}(x)$ et $\bar{v}(x)$ donnés. Si $e_2 - a + 1 - M > 0$, alors on peut choisir $\underline{v}(x)$ constant positif et assez petit de telle sorte que l'inégalité suivante soit satisfaite :

$$-\Delta \underline{v} - b\underline{v} \left(1 - \frac{\underline{v}}{\underline{u} + e_2} \right) \leq 0$$

Notons que cette inégalité est satisfaite dès que $0 < \underline{v} < 1 - a - e_2$. Ainsi nous avons construit une paire de sur-solution et sous-solutions $(\bar{u}(x), \bar{v}(x))$ et $(\underline{u}(x), \underline{v}(x))$ du système (2.2.7). Donc le système (2.2.7) admet au moins une solution $(u(x), v(x))$ qui satisfait

$$\begin{aligned} \underline{u}(x) &\leq u(x) \leq \bar{u}(x) \\ \underline{v}(x) &\leq v(x) \leq \bar{v}(x). \end{aligned}$$

□

Nous allons donner maintenant les conditions sous les quelles le système (2.2.4) n'admet pas d'état d'équilibre.

Théorème 2.2.5 *Supposons que $\delta \leq 1$. Si $b \geq 1$, $ae_2 \geq e_1$ et $a \geq 1$ alors le système (2.2.7) n'admet aucune solution positive.*

Afin de démontrer ce théorème, on a besoin d'énoncer le lemme suivant, (pour plus de détail voir [28]),

Lemme 2.2.6 *Considérons le problème de valeurs propres suivant :*

$$\begin{cases} d\Delta\varphi + q(x)\varphi = \lambda\varphi, & \text{dans } \Omega, \\ \frac{\partial\varphi}{\partial\nu} = 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (2.2.13)$$

où $d > 0$, $q(x) \in C^{2+\varepsilon}(\bar{\Omega})$ avec $\varepsilon > 0$.

Soit $\lambda_0 = \lambda(q, d)$ l'unique valeur propre principale. Alors $\lambda(q, d)$ est une fonction continue non croissante en d , et strictement décroissante si $q(x)$ n'est pas constante. De plus on a :

- i) $\lambda(q, d) \uparrow Q = \max_{\bar{\Omega}} q(x)$, quand $d \rightarrow 0$,
- ii) $\lambda(q, d) \downarrow w = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} q(x) dx$, quand $d \rightarrow +\infty$,
- iii) $q_1(x) \geq q_2(x)$ pour $x \in \Omega$, alors $\lambda(q_1, d) \geq \lambda(q_2, d)$.
Cette inégalité devient stricte si $q_1(x) \neq q_2(x)$.

Démonstration du théorème 2.2.5. Supposons que le système (2.2.7) admet une solution positive $(u(x), v(x))$ avec $u(x) > 0$ et $v(x) > 0$. Posons

$$\begin{cases} F_1(x) = 1 - u - \frac{v}{u + e_1}, & x \in \Omega, \\ F_2(x) = b \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right), & x \in \Omega. \end{cases} \quad (2.2.14)$$

Alors $u(x)$ et $v(x)$ sont les fonctions principales des problèmes de valeurs propres suivants :

$$\begin{cases} \Delta\varphi + F_1(x)\varphi = \lambda\varphi & \text{dans } \Omega, \\ \frac{\partial\varphi}{\partial\nu} = 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (2.2.15)$$

et

$$\begin{cases} \delta\Delta\varphi + F_2(x)\varphi = \lambda\varphi & \text{dans } \Omega, \\ \frac{\partial\varphi}{\partial\nu} = 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (2.2.16)$$

$\lambda = 0$ est la valeur propre associée à ces deux problèmes.

Sous les conditions du théorème 2.2.5, on a par un calcul direct :

$$\begin{aligned} F_2(x) - F_1(x) &= b - 1 + u + v \frac{(a-1)u + ae_2 - e_1}{(u + e_1)(u + e_2)} \\ &\geq 0. \end{aligned}$$

D'autre part, on a d'après le lemme 2.2.6,

$$\lambda(F_2, \delta) \leq \lambda(F_1, \delta) < \lambda(F_1, 1),$$

ceci contredit le fait que $\lambda(F_2, \delta) = \lambda(F_1, 1) = 0$. Donc le système (2.2.4) n'admet pas d'état d'équilibre.

2.3 Stabilité des états équilibres

Dans ce paragraphe nous étudions la stabilité des états d'équilibres du système (2.2.4), c'est à dire la stabilité des solutions du système (2.2.7). D'après le paragraphe précédent et en utilisant [10, 26, 27], on établit aisément que les solutions du système (2.2.7) sont :

$$S_0 = (0, 0), S_1 = (1, 0), S_2 = (0, e_2),$$

$S_3 = (u^*, v^*)$, où (u^*, v^*) est la solution positive du système

$$\begin{cases} 1 - u^* - \frac{v^*}{u^* + e_1} = 0 \\ 1 - \frac{v^*}{u^* + e_2} = 0 \end{cases} \quad (2.3.17)$$

$S_4 = (u(x), v(x))$, où $u(x)$ et $v(x)$ sont des fonctions positives définies sur Ω . Leurs existences ont été démontrées dans le paragraphe précédent.

2.3.1 Stabilité locale des états d'équilibres

Ce paragraphe est destiné à l'étude de la stabilité locale des solutions $\{S_i\}$, $i = 1, 2, 3, 4$ du système (2.2.7) données en début de paragraphe. La question de la stabilité locale au voisinage de S_i se résoud en considérant le problème de valeur propre de l'opérateur linéarisé correspondant, (voir [49] pour plus de détail). Soit $(u(x, t), v(x, t))$ une solution du système (2.2.4), on peut l'écrire sous la forme suivante :

$$(u(x, t), v(x, t)) = S_i + W(x, t) = S_i + (w_1(x, t), w_2(x, t)).$$

En utilisant cette dernière expression dans le système (2.2.4), on obtient

$$\frac{\partial W}{\partial t} = D\Delta W + L(S_i)W, \quad (2.3.18)$$

où

$$D = \text{diag}(1, \delta),$$

$$L(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2u - \frac{ae_1v}{(u+e_1)^2} & -\frac{au}{u+e_1} \\ \frac{bv^2}{(u+e_2)^2} & b - \frac{2bv}{u+e_2} \end{pmatrix}. \quad (2.3.19)$$

Proposition 2.3.1 *L'équilibre uniforme $S_0 = (0, 0)$ est instable.*

Démonstration. D'après l'équation (2.3.18), le système linéarisé du problème (2.2.4) au voisinage de S_0 s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\partial w_1}{\partial t} = \Delta w_1 + w_1 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_2}{\partial t} = \delta \Delta w_2 + bw_2 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.20)$$

Afin de déterminer la stabilité de l'équilibre S_0 , il suffit de connaître le signe des valeurs propres du problème suivant :

$$\begin{cases} \Delta w_1 + w_1 = \eta w_1 & x \in \Omega, \\ \delta \Delta w_2 + bw_2 = \eta w_2 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.21)$$

Nous allons montrer que la plus grande valeur propre du problème (2.3.21) est positive. La première étape consiste à montrer que toutes les valeurs propres sont réelles : soit η une valeur propre du problème (2.3.21) dont la fonction propre associée est (w_1, w_2) . Si $w_1 \not\equiv 0$, alors η est une valeur propre du problème dont l'opérateur associé est $\Delta + 1$ et dont la condition au bord est de type Neumann homogène. Donc, η doit être réel.

Par un raisonnement similaire, on montre que si $w_2 \not\equiv 0$ alors η est aussi un nombre réel. Par conséquent toutes les valeurs propres du problème (2.3.21) sont réelles.

Soit η_1 la plus grande valeur propre du problème (2.3.21). Le problème suivant

$$\begin{cases} \Delta w_1 + w_1 = \lambda w_1 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{cases} \quad (2.3.22)$$

admet une valeur propre principale λ_1 positive dont la fonction propre associée $\tilde{w}_1 > 0$. On veut montrer que λ_1 est aussi une valeur propre du problème (2.3.21).

En fait, si $w_2 \equiv 0$ alors $(w_1, w_2) = (\tilde{w}_1, 0)$ est une solution du système (2.3.21) avec $\eta = \lambda_1$. Donc λ_1 est une valeur propre strictement positive du système (2.3.21). Par conséquent η_1 est strictement positif puisque $\eta_1 \geq \lambda_1 > 0$. On conclut donc que le point d'équilibre S_0 est instable. \square

Proposition 2.3.2 *L'équilibre homogène $S_1 = (1, 0)$ est instable.*

Démonstration. D'après l'équation (2.3.18), le système linéarisé du problème (2.2.4) au voisinage de S_1 s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\partial w_1}{\partial t} = \Delta w_1 - w_1 - \frac{a}{1+e_1} w_2 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_2}{\partial t} = \delta \Delta w_2 + b w_2 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.23)$$

Afin de déterminer la stabilité de l'équilibre S_1 , il suffit de trouver le signe des valeurs propres du problème suivant :

$$\begin{cases} \Delta w_1 - w_1 - \frac{a}{1+e_1} w_2 = \eta w_1 & x \in \Omega, \\ \delta \Delta w_2 + b w_2 = \eta w_2 & x \in \Omega, \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.24)$$

Nous allons montrer que la plus grande valeur propre du problème (2.3.24) est positive. Par le même raisonnement que dans la proposition 2.3.1, on démontre aisément que toutes les valeurs propres du problème (2.3.24) sont réelles.

Soit η_1 la plus grande valeur propre du problème (2.3.24). Puisque $b > 0$, La valeur propre principale λ_1 du problème

$$\begin{cases} \delta \Delta w_2 + b w_2 = \lambda w_2 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0 \end{cases} \quad (2.3.25)$$

est positive et sa fonction propre associée $\tilde{w}_2 > 0$. λ_1 est aussi une valeur propre du problème (2.3.24) : si on prend \tilde{w}_1 comme solution du problème linéaire suivant

$$\begin{cases} \Delta w_1 - (1 + \lambda_1) w_1 = \frac{a}{1+e_1} \tilde{w}_2 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{cases} \quad (2.3.26)$$

alors $(w_1, w_2) = (\tilde{w}_1, \tilde{w}_2)$ est une solution du problème (2.3.24) avec pour valeur propre $\eta = \lambda_1$. Donc λ_1 est une valeur propre positive du problème (2.3.24). Par conséquent η_1 est strictement positif puisque $\eta_1 \geq \lambda_1 > 0$. Donc S_1 est instable. \square

Proposition 2.3.3 *Si $e_1 > a e_2$ alors $S_2 = (0, e_2)$ est un équilibre homogène instable. Si $e_1 < a e_2$ alors $S_2 = (0, e_2)$ est un équilibre homogène stable.*

Démonstration. D'après l'équation (2.3.18), le système linéarisé du problème (2.2.4) au voisinage de S_2 est

$$\begin{cases} \frac{\partial w_1}{\partial t} &= \Delta w_1 + \left(1 - \frac{ae_2}{e_1}\right)w_1 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_2}{\partial t} &= \delta \Delta w_2 + bw_1 - bw_2 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} &= \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.27)$$

Pour déterminer la stabilité de l'équilibre S_2 , il suffit le signe des valeurs propres du problème suivant :

$$\begin{cases} \Delta w_1 + \left(1 - \frac{ae_2}{e_1}\right)w_1 &= \eta w_1 & x \in \Omega \\ \delta \Delta w_2 + bw_1 - bw_2 &= \eta w_2 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} &= \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0. \end{cases} \quad (2.3.28)$$

En effet nous devons démontrer que la plus grande valeur propre du problème (2.3.28) est positive si $e_1 > ae_2$. Comme à la proposition 2.3.1, on démontre aisément que toutes les valeurs propres du problème (2.3.28) sont réelles. Soit η_1 la plus grande valeur propre du problème (2.3.28). Puisque $e_1 > ae_2$, La valeur propre principale λ_1 du problème

$$\begin{cases} \Delta w_1 + \left(1 - \frac{ae_2}{e_1}\right)w_1 &= \lambda w_1 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_1}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} &= 0 \end{cases} \quad (2.3.29)$$

est positive et sa fonction propre associée $\tilde{w}_1 > 0$. Démontrons que λ_1 est aussi une valeur propre du problème (2.3.28). En fait, si nous choisissons $\tilde{w}_2 > 0$ comme solution du problème linéaire suivant

$$\begin{cases} \delta \Delta w_2 - (b + \lambda_1)w_2 &= -b\tilde{w}_1 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} &= 0 \end{cases} \quad (2.3.30)$$

alors $(w_1, w_2) = (\tilde{w}_1, \tilde{w}_2)$ est une solution du problème (2.3.28) avec $\eta = \lambda_1$. Donc λ_1 est une valeur propre strictement positive du problème (2.3.28). Par conséquent η_1 est strictement positive puisque $\eta_1 \geq \lambda_1$. Donc S_2 est instable.

Nous allons montrer maintenant que si $e_1 < ae_2$ alors S_2 est stable.

Soit $(\tilde{w}_1, \tilde{w}_2)$ la fonction principale du problème (2.3.28) dont la plus grande valeur propre correspondante est η_1 . Si $\tilde{w}_1 \neq 0$, alors η_1 est aussi une valeur propre du problème (2.3.29). Si $e_1 < ae_2$ alors $\eta_1 < 0$ car sous cette condition la plus grande valeur propre du problème (2.3.29) est $\lambda_1 = 1 - \frac{ae_2}{e_1} < 0$.

Si $\tilde{w}_1 \equiv 0$, alors nous avons $\tilde{w}_2 \neq 0$. Par conséquent η_1 est une valeur propre du problème suivant

$$\begin{cases} \delta\Delta w_2 - bw_2 = \lambda w_2 & x \in \Omega \\ \frac{\partial w_2}{\partial \nu} \Big|_{\partial\Omega} = 0 \end{cases} \quad (2.3.31)$$

Evidemment la plus grande valeur propre du problème (2.3.31) est $-b < 0$. Par conséquent nous avons aussi $\eta_1 < 0$. Ainsi $S_2 = (0, e_2)$ est stable si $\lambda_1 = 1 - \frac{ae_2}{e_1} < 0$. \square

Proposition 2.3.4 *On suppose que*

$$\begin{aligned} a \geq \frac{1}{2} \quad \text{et} \quad 0 < e_1 < \bar{e}_1 \\ \text{avec} \quad \bar{e}_1 = -(a+1) + \sqrt{\epsilon}, \quad \epsilon = (a+1)^2 + 2a(1+2a) - 1. \end{aligned} \quad (2.3.32)$$

Si la condition (2.3.32) est satisfaite alors (u^, v^*) est stable.*

Démonstration. Soit ϕ_j la $j^{\text{ième}}$ fonction propre définie sur Ω , du problème dont l'opérateur associé est $-\Delta$ et dont la condition au bord est de type Neumann homogène. En d'autre terme le problème considéré est,

$$\begin{cases} -\Delta\phi_j = \lambda_j\phi_j, & \text{dans } \Omega \\ \frac{\partial\phi_j}{\partial\nu} = 0, & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (2.3.33)$$

où les λ_j sont des scalaires vérifiant $0 = \lambda_0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \dots$.

D'après l'équation (2.3.18), le système linéarisé du problème (2.2.4) au voisinage de (u^*, v^*) est

$$\frac{\partial W}{\partial t} = D\Delta W + \Sigma W, \quad (2.3.34)$$

avec $D = \text{diag}(d_1, d_2)$, et

$$\Sigma = \begin{pmatrix} A & B \\ Q & R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - \frac{e_1(1-u^*)}{u^* + e_1} & -\frac{au^*}{u^* + e_1} \\ b & -b \end{pmatrix}. \quad (2.3.35)$$

L'expression développée de la solution W de (2.3.34) est la suivante

$$W = \sum_{j=0}^{\infty} z_j(t)\phi_j(x), \quad (2.3.36)$$

où chaque $z_j(t) \in \mathbb{R}^2$. En substituant l'expression (2.3.36) dans l'équation (2.3.34) puis en égalisant les coefficients de chaque ϕ_j , nous obtenons

$$\frac{dz_j}{dt} = C_j z_j, \quad \text{où} \quad C_j = L\Sigma - \lambda_j D.$$

Ainsi l'équilibre homogène (u^*, v^*) est stable si et seulement si chaque $z_j(t)$ décroît vers zéro. Ce qui revient à dire que toutes les valeurs propres de chaque C_j sont de partie réelle négative. Les valeurs propres $\eta_{1,2}$ de C_j sont déterminées en résolvant l'équation suivante

$$\eta^2 - \rho\left(A + R - \lambda_j(d_1 + d_2)\right) + \lambda_j^2 d_1 d_2 - \lambda_j(d_1 R + d_2 A) + AR - BQ = 0.$$

Par conséquent, la partie réelle de chaque valeur propre de C_j est négative si on a

$$A + R - \lambda_j(d_1 + d_2) < 0, \quad \text{et} \quad \lambda_j^2 d_1 d_2 - \lambda_j(d_1 R + d_2 A) + AR - BQ > 0. \quad (2.3.37)$$

Remarquons que $R = -b < 0$, $\lambda_j \geq 0$ et $B < 0$. Par conséquent la condition (2.3.37) est satisfaite si

$$A \leq 0, \quad \text{et} \quad Q > 0.$$

Donc pour que $A \leq 0$, il suffit que

$$\begin{aligned} 2u^* - 1 - e_1 &\geq 0 \\ 1 - a - e_1 + \sqrt{\Delta} - 1 + e_1 &\geq 0. \end{aligned}$$

Ce qui implique, $\Delta \geq a$, et par suite

$$\begin{aligned} (a + e_1 - 1)^2 - 4(ae_2 - e_1) - a^2 &\geq a \\ e_1^2 + (2a + 2)e_1 - 2a(1 + 2e_2) + 1 &\geq 0. \end{aligned}$$

Or ces deux inégalités sont vérifiées d'après les hypothèses de la proposition 2.3.4, donc $A \leq 0$. D'autre part, on a $Q > 0$. Par conséquent (u^*, v^*) est stable. \square

2.3.2 Stabilité globale de l'équilibre homogène non trivial

Dans cette partie nous étudions la stabilité globale du l'équilibre homogène non triviale du système (2.2.4), c'est à dire de (u^*, v^*) .

Théorème 2.3.5 *Supposons que l'hypothèse suivante soit satisfaite,*

$$1 \leq e_1 \leq e_2 \quad (2.3.38)$$

alors l'équilibre (u^, v^*) du problème (2.2.4) est globalement asymptotiquement stable.*

Démonstration. La preuve du théorème est basée sur la construction d'une fonction de Lyapunov. Pour cela considérons les fonctions l et L définies par

$$l(u, v) = \int_{u^*}^u \frac{(\eta - u^*)(\eta + e_1)}{a\eta(\eta + e_2)} d\eta + \frac{u^* + e_2}{bv^*} \int_{v^*}^v \frac{\eta - v^*}{\eta} d\eta$$

et

$$\begin{aligned} L(u, v) &= \int_{\Omega} l(u, v) dx \\ &= \int_{\Omega} \left(\int_{u^*}^u \frac{(\eta - u^*)(\eta + e_1)}{a\eta(\eta + e_2)} d\eta + \frac{u^* + e_2}{bv^*} \int_{v^*}^v \frac{\eta - v^*}{\eta} d\eta \right) dx. \end{aligned}$$

Ω est le domaine défini dans 2.2.4. Notons que l est une fonction de Lyapunov du système (2.2.3), voir [27] pour plus de détails.

Notre objectif est de montrer que L est une fonction Lyapunov, avec une dérivée orbitale négative. Pour toute solution (u, v) de (2.2.4) dont la condition initiale $(u_0(x), v_0(x))$ est dans le quadrant positif alors $L(u, v)$ est positive. De plus $L(u, v) = 0$ si et seulement si $(u, v) = (u^*, v^*)$.

Il ne nous reste qu'à prouver l'inégalité suivante $\frac{dL}{dt} < 0$.

En effet,

$$\begin{aligned}
\frac{dL}{dt} &= \int_{\Omega} \left(\frac{(u - u^*)(u + e_1)}{au(u + e_2)} \right) \left(\Delta u + u(1 - u) - \frac{auv}{u + e_1} \right) dx \\
&\quad + \int_{\Omega} \frac{u^* + e_2}{bv^*} \frac{v - v^*}{v} \left(\delta \Delta v + b \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right) v \right) dx \\
&= \int_{\Omega} \left(\frac{(u - u^*)(u + e_1)}{au(u + e_2)} \right) \left(u(1 - u) - \frac{auv}{u + e_1} \right) dx \\
&\quad + \int_{\Omega} \frac{u^* + e_2}{bv^*} \frac{v - v^*}{v} bv \left(1 - \frac{v}{u + e_2} \right) dx \\
&\quad + \int_{\Omega} \left(\Delta u \frac{(u - u^*)(u + e_1)}{au(u + e_2)} + \delta \Delta v \frac{u^* + e_2}{bv^*} \frac{v - v^*}{v} \right) dx \tag{2.3.39}
\end{aligned}$$

Notons par T_1 les deux premiers termes de droite de l'égalité (2.3.39) et par T_2 le dernier terme de droite.

Après un calcul simple suivi d'une réduction, T_1 devient

$$T_1 = - \int_{\Omega} \left((u + u^* + e_1 - 1) \frac{(u - u^*)^2}{a(u + e_2)} + \frac{(v - v^*)^2}{u + e_2} \right) dx \tag{2.3.40}$$

Pour calculer T_2 on utilise la formule de Green et le fait que le flux soit nul au bord de Ω . On obtient alors,

$$\begin{aligned}
T_2 &= - \int_{\Omega} \left(|\nabla u|^2 \frac{d}{du} \left(\frac{(u - u^*)(u + e_1)}{au(u + e_2)} \right) + \delta \frac{u^* + e_2}{bv^*} |\nabla v|^2 \frac{d}{dv} \left(\frac{v - v^*}{v} \right) \right) dx \\
&= - \int_{\Omega} \left(|\nabla u|^2 \left(\frac{e_2 - e_1 + 1 + u^*}{a(u + e_2)^2} + \frac{u^* e_1 (2u + e_2)}{a(u^2 + e_2 u)^2} \right) + \delta \frac{u^* + e_2}{bv^*} |\nabla v|^2 \frac{v^*}{v^2} \right) dx \tag{2.3.41}
\end{aligned}$$

D'après les expressions finales de T_1 et T_2 , on a $\frac{dL}{dt}(u, v) < 0$. Par conséquent d'après le théorème de La Salle's [48], (u^*, v^*) est globalement asymptotiquement stable. \square

2.4 Existence de travelling wave solutions

Les "travelling waves" ou ondes voyageuses sont des bifurcations globales que l'on peut observer dans la nature ou de façon expérimentale, ou même encore dans certains modèles de problèmes d'évolution. Ce sont en fait des solutions du problème considéré qui connectent deux états d'équilibre. L'existence de ces solutions a été conjecturée par Fisher dans [34] et Kolmogorov dans [52] a donné la preuve de leur existence. Dans sa thèse en 1980, pour construire ces travelling waves, Dunbar dans [29] a développé une méthode assez générale et applicable sur les modèles proie-prédateur avec diffusion. En 2007, les auteurs de [2] ont donné une méthode applicable sur des modèles qui ne sont pas de type proie-prédateur. Cette méthode n'utilise que les outils de l'analyse fonctionnelle. En fait dans ce paragraphe nous allons développer les mêmes arguments que les auteurs de l'article [2] pour construire une telle solution qui va connecter deux équilibres homogènes. Donc la méthode que l'on va utiliser est uniquement basée sur la théorie de l'analyse fonctionnelle et elle peut être appliquée à des modèles proie-prédateur en général.

2.4.1 Préliminaires

Comme on l'a vu plus haut, le système (2.2.4) admet quatre états d'équilibre homogènes qui sont $S_0 = (0, 0)$, $S_1 = (1, 0)$, $S_2 = (0, e_2)$, $S_3 = (u^*, v^*)$ (voir [10, 27] pour plus de détails). L'objectif dans ce paragraphe est de donner la preuve d'existence d'une solution de type onde voyageuse qui connecte les équilibres homogènes $S_1 = (1, 0)$ et $S_3 = (u^*, v^*)$. Cela consiste à démontrer que le système (2.2.4) admet une solution de la forme suivante :

$$\begin{aligned} (h(x - ct), p(x - ct)) &= (u(x, t), v(x, t)) \\ (h(-\infty), p(-\infty)) &= S_3, \quad (h(+\infty), p(+\infty)) = S_1, \end{aligned} \quad (2.4.42)$$

où c est "the wave spread". Posons $(u(x, t), v(x, t)) = (h(x - ct), p(x - ct))$ et introduisons cette nouvelle expression de $(u(x, t), v(x, t))$ dans l'équation (2.2.4). Nous obtenons alors,

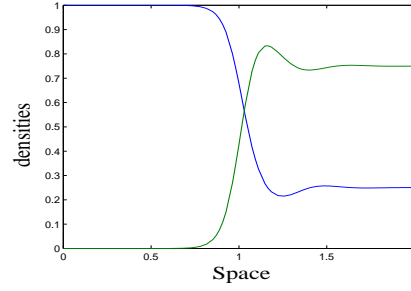
$$\begin{aligned} \ddot{h} + c\dot{h} + hM(h, p) &= 0 \\ \delta\ddot{p} + c\dot{p} + pN(h, p) &= 0 \end{aligned} \quad (2.4.43)$$

où $M(u, v)$ et $N(u, v)$ sont définis de la manière suivante

$$f(u, v) = uM(u, v) \quad g(u, v) = vN(u, v)$$

C'est à dire,

$$\begin{cases} M(u, v) &= \left(1 - u - \frac{av}{u + e_1}\right) \\ N(u, v) &= b \left(1 - \frac{v}{u + e_2}\right) \end{cases} \quad (2.4.44)$$



Exemple de solution onde voyageuse du système (2.2.4). Les valeurs des paramètres sont : $e_1 = 0.3$, $e_2 = 0.1$, $a = 1.1$, $b = 0.2$, $c = 4.7$, $\delta = 2.5$. La densité de proie est en bleu, celle de prédateur en vert green.

La figure 2.4.1 est un exemple de solution onde voyageuse du système (2.2.4). Notons par Σ le domaine invariant défini dans le paragraphe 2,

$$\Sigma = [0, 1] \times \left[0, \frac{5}{4} + \frac{(1+b)^2(1+e_2)}{4b} \right]$$

Les courbes $M(u, v) = 0$ et $N(u, v) = 0$ divisent le domaine Σ en quatre parties, (voir figure 2.1). L'existence de la solution "travelling waves" dépend du choix d'une de ces quatre parties de Σ comme du domaine dans lequel va appartenir $(h(0), p(0))$. Cela s'explique simplement par le changement de signe de $M(u, v) = 0$ et $N(u, v) = 0$ selon qu'on soit dans une de ces parties. Nous allons ainsi montrer que les solutions vont satisfaire l'inégalité suivante

$$u^* < h < 1, \quad 0 < p < v^*, \quad \dot{h} > 0, \quad \dot{p} < 0 \quad (2.4.45)$$

La seule hypothèse que l'on fera est la suivante,

$$c^2 > 4rs, \quad \text{où } r = \max(1, \delta), \quad s = \max_{\Sigma}(f(u, v), g(u, v)). \quad (2.4.46)$$

Soit D le domaine défini par,

$$D = \{(u, v) \in \Sigma, M(u, v) < 0, N(u, v) > 0, v < v^*\}$$

Théorème 2.4.1 *Si la condition (2.4.46) est satisfaite, alors le système d'équations différentielles (2.4.43) admet une solution $(h(t), p(t))$ définie sur \mathbb{R} . De plus, cette solution vérifie les conditions (2.4.45).*

Avant de démontrer le théorème 2.4.1, rappelons le lemme de Barbalat que nous utiliserons dans la suite (voir [59] pour plus de détail sur ce lemme).

Lemme 2.4.2 *Soit $f :]0, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}$ une fonction intégrable et uniformément continue. Alors nous avons $\lim_{t \rightarrow +\infty} f(t) = 0$.*

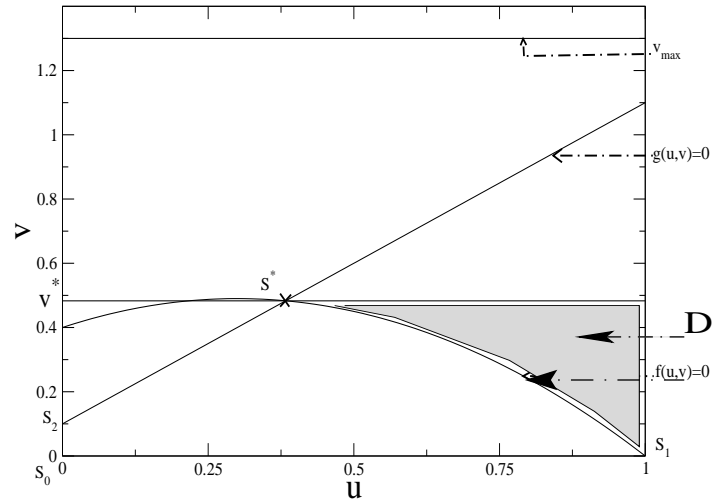


FIG. 2.1 – Représentation des isoclines et des équilibres du système (2.2.3) pour illustrer le domaine D .

2.4.2 Construction de la solution travelling wave

La construction de la solution se fait en deux phases. La première consiste à démontrer que pour toute solution de l'équation (2.4.43) dont la condition initiale est dans D , tend vers S_1 en $+\infty$. Ce qui permet de construire une partie de la solution sur $[0, +\infty[$. La deuxième phase consiste à construire l'autre partie de la solution sur $] -\infty, 0[$ en prenant une suite de conditions initiales dans D qui tend vers S_3 .

Considérons d'abord l'équation différentielle suivante :

$$r\ddot{y} + c\dot{h} + sy = 0 \quad (2.4.47)$$

où r, c, s sont des nombres réels positifs qui satisfont la condition (2.4.46). Le polynôme caractéristique de l'équation différentielle ordinaire (2.4.47) admet alors deux racines réelles négatives distinctes, λ_1 et λ_2 . Nous supposons que $0 > \lambda_1 > \lambda_2$. Ainsi, si $z(t)$ est une solution de l'équation (2.4.47) telle que $\dot{z}(t_0) = 0$, alors $z(t) > 0$ pour tout $t > t_0$. Cela signifie que l'équation (2.4.47) est disfocale (voir [2] pour plus de détails).

Lemme 2.4.3 Soit $(h(t), p(t))$ une solution du système d'équations différentielles (2.4.43) satisfaisant les conditions initiales $(h(0), p(0)) = (c_{01}, c_{02}) \in D$ et $(\dot{h}(0), \dot{p}(0)) = (0, 0)$.

Si la condition (2.4.46) est satisfaite, alors la solution $(h(t), p(t))$ vérifie les inégalités (2.4.45) pour tout $t > 0$. De plus, on a

$$i) \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} h(t) = 1,$$

$$ii) \lim_{x \rightarrow +\infty} p(t) = 0,$$

iii) $\dot{h}(t)$ et $\dot{p}(t)$ sont uniformément bornés.

Démonstration. D'après le théorème 2.2.3, on a $h(t) \geq 0$ et $p(t) \geq 0$ pour tout $t > t_0$. Nous allons montrer que $\dot{h}(t) > 0$ et $\dot{p}(t) < 0$ pour $t > 0$. Notons qu'à $t = 0$,

$$\begin{cases} \ddot{h} = -hM(h, p) > 0 \\ \ddot{p} = -\frac{pN(h, p)}{\delta} < 0 \end{cases} \quad (2.4.48)$$

Donc au voisinage de $t = 0$, $\ddot{h}(t) > 0$ et $\ddot{p}(t) < 0$. Par suite, au voisinage de $t = 0$, on a $\dot{h}(t) > 0$ et $\dot{p}(t) < 0$. Supposons qu'il existe un nombre $\bar{t} > 0$ telles que

$$\dot{h}(\bar{t}) = 0 \text{ et } \dot{h}(t) > 0, \forall t \in]0, \bar{t}[. \quad (2.4.49)$$

Supposons que \bar{t} est le premier point qui vérifie (2.4.49). Soit $z(t) = \lambda_2 e^{\lambda_1 t} - \lambda_1 e^{\lambda_2 t}$ la solution de l'équation

$$\ddot{z} + c\dot{z} + sz = 0, \quad (2.4.50)$$

dont les conditions initiales $z(0) = \lambda_2 - \lambda_1$ et $\dot{z}(0) = 0$, où λ_1 et λ_2 sont les racines du polynôme caractéristique de l'équation différentielle ordinaire (2.4.50), s et c sont choisis sous les conditions de l'inégalité (2.4.46).

Posons $\gamma(t) = e^{ct}$. En multipliant la première équation du système (2.4.43) par $z\gamma$ et l'équation (2.4.50) par $h\gamma$, puis en soustrayant (2.4.43) de (2.4.50), on obtient

$$\frac{d(\gamma(h\dot{z} - \dot{h}z))}{dt} + (s - M(h, p))\gamma hz = 0. \quad (2.4.51)$$

D'autre part, en intégrant l'équation (2.4.51) de 0 à \bar{t} , on trouve

$$\gamma(\bar{t})h(\bar{t})\dot{z}(\bar{t}) + \int_0^{\bar{t}} (s - M(h, p))\gamma hz dt = 0. \quad (2.4.52)$$

Or on a,

$$\dot{z}(\bar{t}) > 0, \quad h(\bar{t}) > 0, \quad \gamma(\bar{t}) > 0, \quad \text{et } (s - M(h, p)) > 0. \quad (2.4.53)$$

Donc il est impossible d'avoir (2.4.52) dans ces conditions. Cette contradiction permet de conclure que $\dot{h}(t) > 0$ pour tout $t > 0$. Avec un raisonnement similaire, on démontre que $\dot{p}(t) < 0$. D'après le théorème 2.2.3 et d'après ce qui précède, on a

$$\begin{cases} \dot{h}(t) > 0, & u^* \leq h(0) \leq 1, & h(t) \leq 1, & t > 0 \\ \dot{p}(t) < 0, & 0 \leq p(0) \leq v^*, & 0 \leq p(t) \leq v^*, & t > 0 \end{cases} \quad (2.4.54)$$

Il s'en suit que $(h(t), p(t))$ vérifie les conditions (2.4.45) pour tout $t > 0$. En utilisant l'équation (2.4.43) et l'expression de $(hM(h, p), pN(h, p))$, on obtient

$$\begin{cases} \ddot{h} + c\dot{h} \leq \frac{ahp}{h + e_1} \\ \delta\ddot{p} + c\dot{p} \leq \frac{bp^2}{h + e_2} \end{cases} \quad (2.4.55)$$

Comme $h(t)$ et $p(t)$ sont uniformément bornées, alors

$$\begin{cases} \ddot{h} + c\dot{h} \leq k_1 \\ \delta\ddot{p} + c\dot{p} \leq k_2 \end{cases} \quad (2.4.56)$$

où k_1 et k_2 sont des constantes positives. Ainsi grâce aux inéquations (2.4.56) et au lemme de Gronwall [38], on peut conclure que $\dot{h}(t)$ et $\dot{p}(t)$ sont uniformément bornées et grâce à l'équation (2.4.43), on en déduit que $(\dot{h}(t), \dot{p}(t))$ l'est aussi. En appliquant le lemme de Barbalat 2.4.2, on conclut que $(\dot{h}(t), \dot{p}(t))$ et $(\ddot{h}(t), \ddot{p}(t))$ tendent vers zéro quand $t \rightarrow +\infty$. D'autre part, la fonction $h(t)$ est croissante et majorée et la fonction $p(t)$ est décroissante et minorée. Donc,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (h(t), p(t)) = (l_1, l_2)$$

En faisant tendre t vers $+\infty$ dans l'équation (2.4.43), on a

$$f(l_1, l_2) = g(l_1, l_2) = 0$$

et par suite $(l_1, l_2) = (1, 0)$. On conclut alors,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} h(t) = 1, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} p(t) = 0.$$

Maintenant, nous allons établir la deuxième phase de la construction : pour tout entier naturel n , notons par $(h^n(t), p^n(t))$ la solution de l'équation (2.4.43) satisfaisant la condition initiale suivante

$$(h^n(0), p^n(0)) = c^n = (c_1^n, c_2^n) \in D \quad \text{et} \quad (\dot{h}^n(0), \dot{p}^n(0)) = (0, 0),$$

où $\lim_{n \rightarrow +\infty} c^n = (u^*, v^*)$. Or d'après ce qui précède, on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (h^n)(t) &> 0, \quad \frac{d}{dt} (p^n)(t) < 0, \quad t > 0 \\ (h^n(t), p^n(t)) &\in D, \quad t > 0 \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} h^n(t) &= 1, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} p^n(t) = 0, \end{aligned}$$

et par conséquent, il existe une sous suite de nombres $(\tau_i^n)_{n \in \mathbb{N}}$, $\tau_i^n > 0$, $i = 1, 2$, telle que $(h^n(\tau_i^n), p^n(\tau_i^n)) = (\frac{u^*}{2}, \frac{v^*}{2})$. \square

Lemme 2.4.4

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \tau_i^n = +\infty, \quad \forall i.$$

La démonstration de ce lemme se trouve dans l'article [2].

Démonstration du théorème 2.4.1

Soit la suite $(z_1^n(t), z_2^n(t))$ définie pour tout $n \in \mathbb{N}$ par

$$(z_1^n(t), z_2^n(t)) = (h^n(t + \tau_1^n), p^n(t + \tau_2^n)) \quad \text{sur} \quad [-\tau_1^n, +\infty[\times [-\tau_2^n, +\infty[\quad (2.4.57)$$

D'après le lemme 2.4.3, la suite de fonctions $\left(\frac{dh^n}{dt}(t), \frac{dp^n}{dt}(t)\right)$ est uniformément bornée pour $t > 0$, alors on en déduit que $\left(\frac{d}{dt}(z_1^n)(0), \frac{d}{dt}(z_2^n)(0)\right)$ l'est aussi. Considérons une sous suite $(z_1^{n_k}(t), z_2^{n_k}(t))$ telle que

$$\left(\frac{d}{dt}(z_1^{n_k})(0), \frac{d}{dt}(z_2^{n_k})(0)\right) = \left(\frac{dh^{n_k}}{dt}(\tau_1^{n_k}), \frac{dp^{n_k}}{dt}(\tau_2^{n_k})\right) \longrightarrow (\alpha_1, \alpha_2) = \alpha.$$

Notons que d'après le lemme 2.4.3, $\alpha_1 \geq 0$ et $\alpha_2 \leq 0$.

Soit $w = (w_1, w_2)$ la solution l'équation suivante

$$\begin{cases} \ddot{w}_1 + c\dot{w}_1 + w_1 M(w_1, w_2) = 0 \\ \delta \ddot{w}_2 + c\dot{w}_2 + w_2 N(w_1, w_2) = 0, \end{cases} \quad (2.4.58)$$

dont les conditions initiales $w(0) = \left(\frac{u^*}{2}, \frac{v^*}{2}\right)$ et $\dot{w}(0) = \alpha$.

Alors, $(z^{n_k}(t))$ converge uniformément vers $w(t)$ sur tout intervalle borné de \mathbb{R}^2 . Par conséquent, on a

$$w(t) \in D, \quad \dot{w}_1(t) \geq 0, \quad \dot{w}_2(t) \leq 0, \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

On en déduit que

$$\dot{w}_1(t) > 0, \quad \dot{w}_2(t) < 0, \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

Si on a $\dot{w}_1(t_0) = 0$ pour un certain t_0 , alors

$$0 = \ddot{w}_1(t_0) = -M(w(t_0)) w_1(t_0),$$

Nous aurons donc, $w(t_0) = (u^*, v^*)$. Par conséquent, w_1 atteint son maximum à t_0 .

Si $\dot{w}_2(t_0) = 0$, alors par un argument similaire w_2 atteint son maximum à t_0 .

Par conséquent, $\dot{w}_i(t_0) = 0, \forall i = 1, 2$. C'est à dire, $w(t_0) = (u^*, v^*)$ et $\dot{w}(t_0) = 0$. Grâce à l'unicité des solutions, on a $w = (u^*, v^*)$, $f(u^*, v^*) = 0$. Ceci contredit le fait que

$w(0) = \left(\frac{u^*}{2}, \frac{v^*}{2}\right)$. Rappelons que nous avons déjà

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} w(t) = (1, 0), \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \dot{w}(t) = (0, 0).$$

Démontrons maintenant que $\lim_{t \rightarrow +\infty} w(t) = (u^*, v^*)$:

Nous savons que $\lim_{t \rightarrow +\infty} w(t) = k$ pour $\frac{a}{2} \leq k \leq a$, alors d'après le lemme de Barbalat 2.4.2, on a

$$\dot{w}(t) \rightarrow (0, 0), \quad (w \ddot{w})(t) \rightarrow (0, 0) \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

Donc, $k_1 M(k) = 0$ et $k_2 N(k) = 0$. D'où $k = (u^*, v^*)$.

Ceci complète la preuve du théorème 2.4.1.

Remarque 2.4.5 La méthode développée par l'auteur de [29] pour déterminer les solutions *travelling wave* est basée sur la détermination des variétés stables et instables des équilibres homogènes. La solution *travelling wave* est en effet l'intersection de deux variétés stable et instable. Avec cette méthode la solution trouvée peut présenter plusieurs oscillations en quittant un équilibre pour aller vers un autre. La difficulté que l'on peut rencontrer avec cette méthode est la détermination des variétés et la construction d'une fonction de Lyapunov. Cela arrive souvent quand les fonctions utilisées pour modéliser les interactions de la dynamique des populations deviennent un peu complexes. Par contre la méthode que nous venons d'exposer n'utilise que les outils de l'analyse et nous n'avons pas besoin de la fonction de Lyapunov. Cependant elle ne garantit pas l'unicité de la solution et elle impose que la solution ne présente pas d'oscillation entre les deux équilibres.

2.5 Dynamiques complexes et la formation de patterns spatio-temporels

Afin de mieux appréhender les aspects des solutions, nous allons dans ce paragraphe, résoudre numériquement le problème (2.2.4) en utilisant la méthode des différences finies. Dans le premier sous paragraphe, on suppose que la dimension spatiale est égale à un, c'est à dire que Ω est un segment de droite dans les sous paragraphes 2 et 3.

2.5.1 Étude de bifurcations locales en dimension spatiale égale à un

Dans ce sous paragraphe, on suppose que les deux populations diffusent en ligne droite et on considère que Ω est un segment de droite, $\Omega \subset \mathbb{R}$. Les conditions au bord sont de type de type Neumann : le flux est nul au bord. Nous allons étudier à la fois l'évolution des densités de chaque espèce et celle de la quantité totale de chaque population dans le temps. Nous considérons la condition initiale suivante :

$$\begin{aligned} u(0, x) &= u_0 \text{ pour } L_{1u} < x < L_{2u}, \quad u(0, x) = 0 \text{ sur le reste du domaine} \\ v(0, x) &= v_0 \text{ pour } L_{1v} < x < L_{2v}, \quad v(0, x) = 0 \text{ sur le reste du domaine.} \end{aligned} \quad (2.5.59)$$

On suppose qu'au début de l'observation, les espèces se regroupent sur une partie du domaine avec une forte concentration alors qu'elle est nulle sur le reste du domaine. Afin de réduire au minimum les effets numériques non désirés causés par l'impact de la condition initiale sur le bord, nous choisissons L assez grand et nous supposons que

$$0 < L_{1u} \leq L_{1v} < L_{2v} \leq L_{2u} < L$$

Remarque 2.5.1 Les paramètres sont fixés de telle sorte qu'on ne peut pas avoir une extinction des espèces au bout d'un temps fini. En fait ce phénomène est plus connu sous

le nom d'*effect d'Allee*, qui se traduit par une extinction des espèces quand la densité initiale des espèces est faible et/ou l'espace dans lequel elles sont confinées est petit. Dans le modèle uniquement temporel, on ne peut pas observer d'*effect d'Allee* au niveau de l'équation (2.2.3), car la dimension spatiale n'intervient pas dans l'équation et l'équilibre $(0, 0)$ est instable.

Pour les besoins de la simulation, les paramètres sont fixés comme suit,

$$L = 100, L_{1u} = 40, L_{1v} = 48, L_{2v} = 56, L_{2u} = 60, u_0 = 1.0, v_0 = 0.1 \quad (2.5.60)$$

$$e_1 = 0.08, e_2 = 0.01, a = 3.0, \delta = 1. \quad (2.5.61)$$

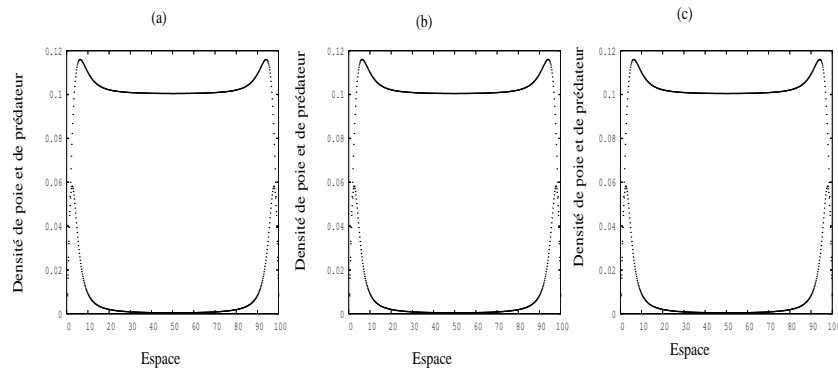


FIG. 2.2 – *Distribution spatiale des populations du système (2.2.4). $b = 0.256$, les autres paramètres et les conditions initiales sont donnés dans (2.5.60) et (2.5.61)*

La figure 2.2 est un exemple de distributions spatiales des espèces observées aux instants (a) $t = 250$, (b) $t = 750$ et (c) $t = 1200$ pour $b = 0.256$. Ainsi avec la condition initiale dans (2.5.60) et les paramètres fixés dans (2.5.61), on observe deux pics aux deux extrémités du domaine. Entre les deux pics, les densités sont constantes. En observant l'évolution des densités au cours du temps, on a l'impression qu'elles n'évoluent plus après un certain temps. Dans le cas présent, les courbes des densités ne donnent pas assez d'informations sur la dynamique des espèces. C'est pourquoi nous allons étudier l'évolution des quantités totales des populations.

Afin de mieux examiner les propriétés de la dynamique des populations, nous considérons le système suivant estimant la quantité totale de chaque espèce,

$$U(t) = \int_0^L u(t, x) dx \text{ et } V(t) = \int_0^L v(t, x) dx \quad (2.5.62)$$

L'objectif est d'étudier les propriétés des oscillations de la dynamique des populations quand le paramètre de contrôle varie. Le choix de ce paramètre est important car les changements qualitatifs de la dynamique des populations sont moins influencés avec certains

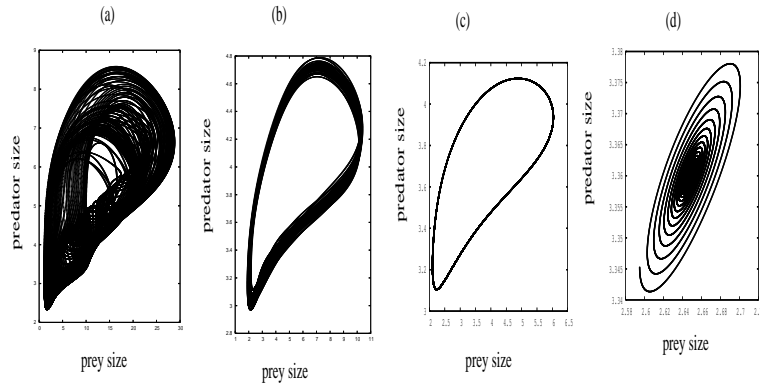


FIG. 2.3 – Cascade de bifurcations conduisant à des oscillations chaotiques sur le plan de phase (U, V) quand b varie : (a) $b = 0.197$, (b) $b = 0.203$, (c) $b = 0.23$, (d) $b = 0.26$. Les autres paramètres et la condition initiale sont donnés dans (2.5.60) et (2.5.61)

paramètres qu'avec d'autres. Dans ce problème, nous choisissons b comme paramètre de contrôle car il définit le rapport des taux de natalité de la proie et du prédateur. Ainsi nous faisons varier b entre 0.195 et 0.26. Les autres paramètres et la condition initiale sont donnés dans (2.5.61) et (2.5.60) respectivement. Pour chaque valeur de b , on résout le système (2.2.4) avec la condition initiale (2.5.60) et les valeurs de paramètre dans (2.5.61). Nous laissons un temps transitoire assez grand de façon à ce que les quantités U et V entrent dans le domaine d'attraction. On commence par prendre $b = 0.26$ puis on décroît les valeurs de b . Pour $b = 0.26$, la solution du système (2.5.62) est un foyer, voir figure 2.3 (d). Nous obtenons le même plan de phase (un foyer) tant que la valeur de b est strictement supérieure à 0.255. On observe la première bifurcation quand $b = 0.255$. Pour des valeurs de b appartenant à l'intervalle $]0.208, 0.255[$, le système (2.5.62) exhibe attracteur périodique, les solutions sont périodiques sur le plan de phase (U, V) voir figure 2.3 (c). Une seconde bifurcation pour $b = 0.208$ produit un attracteur quasi-périodique. Ainsi pour b entre 0.208 et 0.199, les solutions de (2.5.62) sont quasi-périodiques. Enfin pour b entre 0.199 et 0.195, les solutions de (2.5.62) deviennent chaotiques, voir figure 2.3 (a). Ces résultats se résument dans le diagramme de bifurcation de la figure 2.4.

2.5.2 Les instabilités de Turing et de Hopf

Les systèmes de réaction-diffusion conduisent à deux types de bifurcations classiques brisant la symétrie et qui conduisent à la formation de motifs spatio-temporels. La bifurcation de Hopf brise la symétrie temporelle du système et conduit à des oscillations uniformes en espace et périodiques en temps. La bifurcation de Turing (stationnaire) brise la symétrie spatiale et conduit à la formation de motifs stationnaires en temps et oscillatoires en espace, voir [23, 69, 70, 98, 100] pour plus de détails. Cette instabilité produit des motifs stationnaires spontanés.

L'instabilité de Turing dépend uniquement de l'interaction locale et de la diffusion des

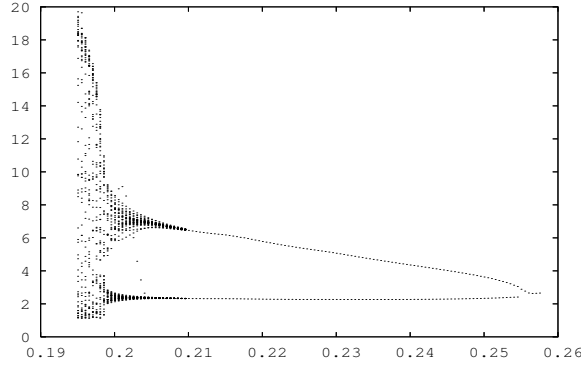


FIG. 2.4 – Diagramme de bifurcations en fonction du paramètre b .

populations. Elle ne dépend pas du tout de la géométrie du système. De plus, il n’y a pas d’instabilité de Turing en absence de diffusion. Elle peut se produire seulement si la proie diffuse plus lentement que la population prédateur. Donc le principal facteur induisant l’instabilité de Turing est la diffusion. C’est pourquoi cette instabilité est souvent appelée *diffusion – driven instability*. Un trait remarquable par rapport à d’autres instabilités est que les caractéristiques du motif résultant ne sont pas déterminées par des contraintes extérieures.

Rappelons quelques résultats qui nous permettent de choisir les paramètres appropriés. D’après [18, 19], l’existence et la stabilité de l’équilibre positif (u^*, v^*) du système (2.2.3) sont données par la relation suivante :

Lemme 2.5.2 *Si $a e_2 < e_1$, alors le système (2.2.3) admet un unique équilibre positif (u^*, v^*) . Notons par,*

$$\alpha_{1,2} = \frac{1 - (b - e_1) \pm \sqrt{\rho}}{4} \quad \text{où } \rho = (1 - (b + e_1))^2 - 8b e_1$$

Le point d’équilibre (u^, v^*) est asymptotiquement stable pour le système (2.2.3) si $b + e_1 > 1$ ou $0 < u^* < \alpha_1$ ou $\alpha_2 < u^*$ et instable si $\alpha_1 < u^* < \alpha_2$.*

Pour effectuer l’analyse de stabilité locale, nous linéarisons le système (2.2.4) au voisinage de l’équilibre (u^*, v^*) , puis nous développons l’expression dans l’espace de Fourier,

$$u(x, t) = u^* e^{\lambda t} e^{i \vec{k} \cdot \vec{x}}, v(x, t) = v^* e^{\lambda t} e^{i \vec{k} \cdot \vec{x}}.$$

\vec{k} est un vecteur d’onde. Nous obtenons alors l’équation caractéristique $|A_k - \lambda I| = 0$ où

$$A_k = A - k^2 D, \quad D = \text{diag}(1, \delta),$$

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - \frac{e_1(1 - u^*)}{u^* + e_1} & -\frac{a u^*}{u^* + e_1} \\ b & -b \end{pmatrix} \quad (2.5.63)$$

Nous pouvons maintenant résoudre l'équation (2.5.63) qui permet d'obtenir le polynôme caractéristique du problème (2.2.4),

$$\lambda^2 - \text{tr}(A_k)\lambda + \det(A_k) = 0 \quad (2.5.64)$$

$$\text{tr}(A_k) = f_u + g_v - k^2(1 + \delta) = \text{tr}(A) - k^2(1 + \delta), \quad (2.5.65)$$

$$\det(A_k) = f_u g_v - f_v g_u - k^2(\delta f_u + g_v) + \delta k^4 = \det(A) - k^2(\delta f_u + g_v) + \delta k^4. \quad (2.5.66)$$

Les racines de l'équation (2.5.64) sont de la forme

$$\lambda_{1,2}(k) = \frac{1}{2}(\text{tr}(A_k) \pm \sqrt{(\text{tr}(A_k))^2 - 4\det(A_k)}). \quad (2.5.67)$$

Théorème 2.5.3 *Si $b + e_1 > 1$ ou $0 < u^* < \alpha_1$ ou $\alpha_2 < u^*$; α_1, α_2 sont définis dans le lemme 2.5.2. Alors (u^*, v^*) est un équilibre asymptotiquement stable pour le système (2.2.3). Sous ces conditions, (u^*, v^*) devient un équilibre homogène instable pour le système (2.2.4) si on a*

$$\delta > 2bf_u + 4\det(A) + 2\sqrt{bf_u \det(A) + (\det(A))^2}. \quad (2.5.68)$$

Démonstration. D'après le lemme 2.5.2, la trace de A ($\text{tr}(A)$) est négative. Ainsi, $\text{tr}(A_k)$ est négative par la définition donnée dans (2.5.65). Par conséquent, (u^*, v^*) devient un équilibre homogène instable pour le système (2.2.4) s'il existe un k_0 tel que $\det(A_{k_0}) < 0$. Considérons le déterminant de A_k ($\det(A_k)$) comme un polynôme de k^2 . Son discriminant s'écrit

$$\Theta = (\delta f_u + g_v)^2 - 4\det(A). \quad (2.5.69)$$

Après simplification nous remarquons que Θ est positif si la condition (2.5.68) est satisfaite. Sous cette condition, il existe au moins un k^* positif entre k_0 et k_1 telle que l'inégalité suivante soit satisfaite : $\det(A_{k^*}) < 0$. De plus k_0 et k_1 satisfont $\det(A_{k_{1,2}}) = 0$. \square

Une analyse linéaire montre que les conditions nécessaires pour donner les motifs de Turing sont

$$\text{tr}(A) = f_u + g_v < 0, \quad (2.5.70)$$

$$\det(A) = f_u g_v - f_v g_u > 0, \quad (2.5.71)$$

$$\delta f_u + g_v > 0, \quad (2.5.72)$$

$$(\delta f_u + g_v)^2 > 4\delta(f_u g_v - f_v g_u). \quad (2.5.73)$$

En effet, les conditions (2.5.70) et (2.5.71) assurent que l'équilibre (u^*, v^*) est stable pour le système (2.2.3). L'équilibre (u^*, v^*) devient instable pour le système (2.2.4) si $\text{Re}(\lambda_{1,2}(k))$ passe d'une valeur négative à une valeur positive.

De l'équation (2.5.64), une condition nécessaire pour avoir $\text{Re}(\lambda_{1,2}(k)) > 0$ est que $\text{tr}(A_k) > 0$. Par conséquent à partir d'un simple calcul, on a les inégalités (2.5.72) et (2.5.73).

Remarque 2.5.4 Comme nous considérons ici un modèle proie-prédateur, f_u doit être positive, voir [44] pour plus de détails. Par un calcul simple nous avons $f_u > 0$ si

$a > \frac{4e_1}{2 - 2e_1 + 4e_2}$. Rappelons aussi que nous avons d'après (2.5.70) et (2.5.71), $f_u + g_v < 0$ et $\delta f_u + g_v > 0$.

Ainsi, pour un modèle proie-prédateur, une condition nécessaire pour observer l'instabilité de Turing est que le prédateur doit diffuser plus rapidement que la proie, c'est à dire $\delta > 1$.

De façon mathématique, comme $\delta > 1$ alors on a à la bifurcation de Turing,

$$\text{Im}(\lambda(k)) = 0 \text{ et } \text{Re}(\lambda(k)) = 0 \text{ à } k = k_T \neq 0,$$

où k_T est la longueur d'onde critique. La valeur critique du paramètre de bifurcation b est égale à

$$b_T = \frac{-B \pm \sqrt{B^2 - 4RC}}{2 * R}, \tag{2.5.74}$$

où,

$$R = \frac{-1}{(1 + \delta)^2}, \quad C = -\frac{(\delta f_u)^2}{(1 + \delta)^2},$$

$$B = \frac{((f_u(1 + \delta^2)))}{(1 + \delta)^2} + \frac{u^*(2u^* + a + e_1 - 1)}{u^* + e_1}.$$

Au seuil b_T de la bifurcation de Turing, la symétrie spatiale du système est brisée et les motifs sont stationnaires en temps et oscillatoires en espace (voir [44]), avec une longueur d'onde donnée par

$$\lambda_T = \frac{2\pi}{k_T} = 2\pi \sqrt{\frac{\delta(u^* + e_1)}{u^*(2u^* + a + e_1 - 1)}}. \tag{2.5.75}$$

À la bifurcation de Hopf, nous avons

$$\text{Im}(\lambda(k)) \neq 0 \text{ et } \text{Re}(\lambda(k)) = 0 \text{ à } k = 0.$$

D'après l'équation des valeurs propres (2.5.67), la valeur critique du paramètre b conduisant à la bifurcation de Hopf est égale à

$$b_H = 1 - 2u^* - \frac{e_1(1 - u^*)}{u^* + e_1}. \tag{2.5.76}$$

Au seuil de la bifurcation de Hopf, la symétrie temporelle du système est brisée et conduit à des oscillations uniformes en espace et périodiques en temps et avec la fréquence

$$w_H = \text{Im}(\lambda(k)) = \sqrt{\det(A)} = \sqrt{\frac{bu^*}{u^* + e_1}(2u^* + a + e_1 - 1)}. \tag{2.5.77}$$

A est définie dans l'équation (2.5.66) et la longueur d'onde correspondante est égale à

$$\lambda_H = \frac{2\pi}{w_H} = 2\pi \sqrt{\frac{u^* + e_1}{bu^*(2u^* + a + e_1 - 1)}}. \quad (2.5.78)$$

Les valeurs de ces paramètres sont utiles et seront utilisées pour les simulations numériques.

Résultats numériques :

L'analyse de stabilité du système (2.2.4) conduit à ces courbes de bifurcations où les paramètres sont fixés comme suit

$$a = 1.1, e_1 = 0.3, e_2 = 0.2 \text{ et } \delta \in]100, 130[.$$

La figure 2.5 (b) représente la valeur critique de b permet d'observer l'instabilité de Hopf quand δ varie. Les courbes (a) et (c) de la figure 2.5 sont les valeurs minimales et maximales de b (c-à-d b_T) permettant d'avoir l'instabilité de Turing. La courbe 2.5 (b) donne la valeur critique de b (c-à-d b_H) conduisant à la bifurcation de Hopf.

Les courbes de bifurcation de Turing et de Hopf séparent l'espace des paramètres en domaines distincts, voir la figure 2.5 :

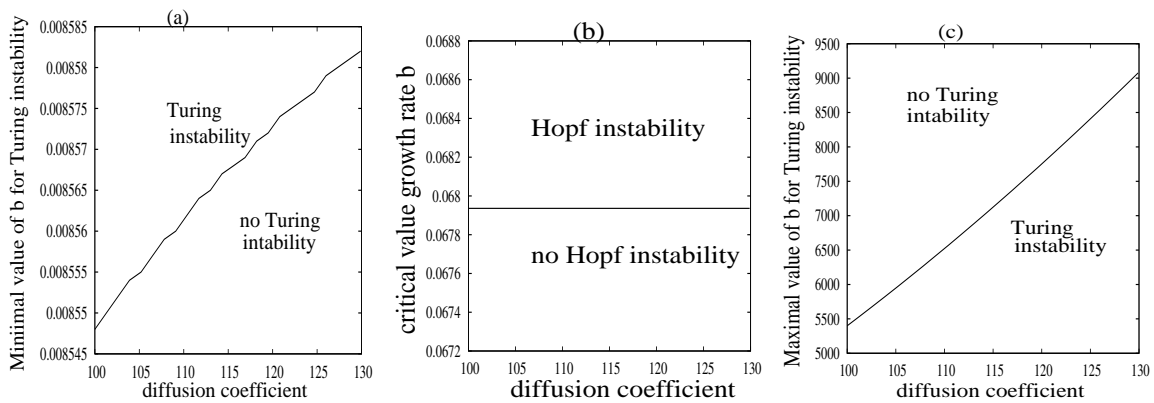


FIG. 2.5 – la courbe de valeur critique b conduisant à la bifurcation de Hopf ou de Turing dans le système (2.2.4). Le coefficient de diffusion varie entre 100 et 130. Les autres paramètres sont fixés comme suit : $e_1 = 0.3$, $e_2 = 0.2$, $a = 1.1$.

$$a = 1.1, e_1 = 0.3, e_2 = 0.2, b = 0.06. \quad (2.5.79)$$

La figure 2.6 est un exemple d'instabilité de Turing. Les paramètres sont fixés comme dans (2.5.79) et $\delta = 120.1$. La figure (2.7) est un exemple d'instabilité de Turing et de Hopf. On observe au dessus de la valeur critique de la courbe 2.5 (b) que les motifs présentent une certaine symétrie spatiale. Avec un autre espace de paramètre, on observe seulement l'instabilité de Hopf. La figure 2.8 en est l'exemple. Les paramètres sont fixés comme suit,

$$e_1 = 0.3, e_2 = 0.1, b = 0.1781, a = 1.1, \delta = 120.1$$

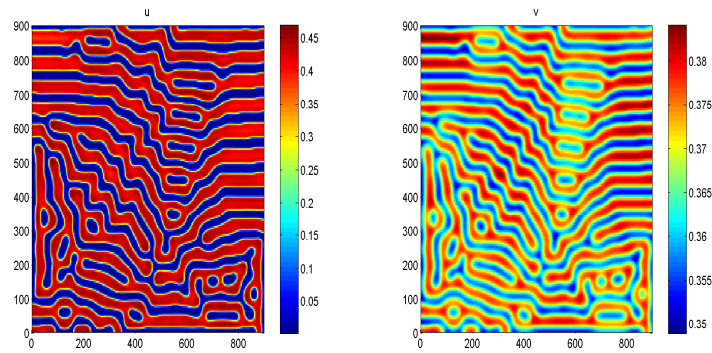


FIG. 2.6 – Labyrinthe est stable pour le système (2.2.4) dans le domaine de paramètre où on a que l'instabilité de Turing. Les autres paramètres sont donnés dans (2.5.79) et $\delta = 120.1$.

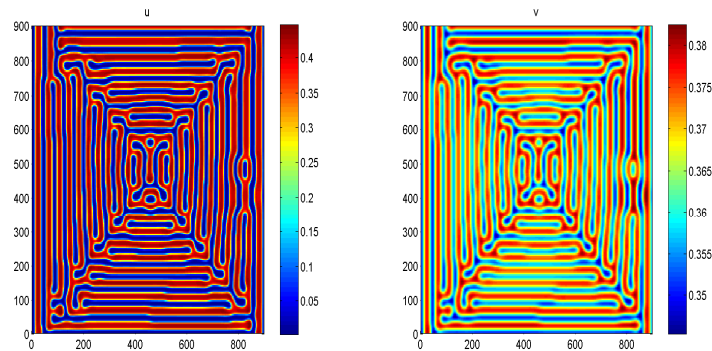


FIG. 2.7 – Labyrinthe est stable pour le système (2.2.4) dans le domaine de paramètre où on a que l'instabilité de Turing et de Hopf. Les autres paramètres sont donnés dans (2.5.79) et $\delta = 120.1$.

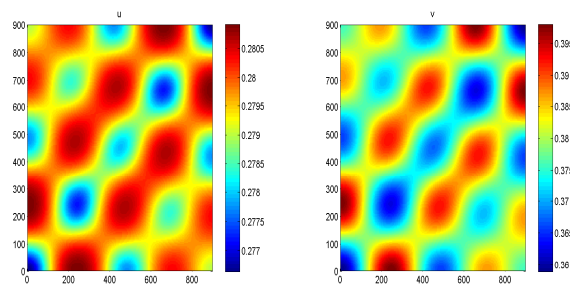


FIG. 2.8 – Instabilité de Hopf sous les paramètres suivant, $e_1 = 0.3$, $e_2 = 0.1$, $b = 0.1781$, $a = 1.1$, $\delta = 120.1$ donne des black – eye

2.5.3 Chaos spatio-temporel

Les systèmes biologiques sont en général hors d'état d'équilibre. Les systèmes s'auto-organisent en brisant la symétrie des instabilités. Ainsi des structures telles que les *spiral waves*, les *black eyes* ou encore d'autres motifs spatiaux sont observés dans un large éventail de systèmes chimiques et biologiques, voir [62, 64, 70, 98, 100] pour plus de détails. Ces motifs sont les fluctuations de la distribution spatiale et sont une découverte majeure de ces deux dernières décennies. Cependant un défi sera de comprendre et de prédire leur formation sachant qu'ils sont étroitement liés aux interactions non linéaires et complexes du système étudié. On observe une distribution spatiale de type *onde spirale* pour le système (2.2.4), voir figure 2.9. Le chaos spatio-temporel est un autre type de motif dans lequel les densités changent de façon aperiodique en espace et en temps, comme dans la turbulence. Ces structures et ces phénomènes spatio-temporels sont émergents et résultent de causes très simples, dans le sens où ce sont des motifs macroscopiques obtenus à partir d'un simple couplage d'interaction et la règle de diffusion locale. En d'autres termes, ils ne sont pas programmés dans les équations, voir [11, 47, 69, 70].

Dans ce sous-paragraphe, nous étudions le problème (2.2.4) dans le domaine $\Omega = [0, 900] \times [0, 900]$ de \mathbb{R}^2 , le flux est nul sur le bord de Ω . Nous nous intéressons aux structures émergentes pour le système (2.2.4). Remarquons que si (u^*, v^*) est un équilibre instable pour le système (2.2.3) alors il l'est aussi pour le système (2.2.4) dès que les deux espèces ont le même coefficient de diffusion. Ainsi les paramètres sont fixés de telle sorte que (u^*, v^*) est instable pour (2.2.3). On suppose aussi que les deux espèces diffusent de la même façon, c'est à dire $\delta = 1$. La condition initiale est une légère perturbation au voisinage de

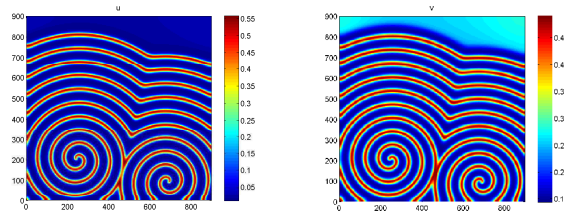


FIG. 2.9 – La distribution spatiale de proie et de prédateur à $t = 1200$ correspond à un motif de type onde spatiale. La condition initiale est donnée dans (2.5.81). Les paramètres sont $b = 0.042$, $e_2 = 0.2$, les autres sont donnés dans (2.5.82).

l'équilibre (u^*, v^*) ayant une faible disparité de la répartition spatiale. Elle s'écrit comme suit,

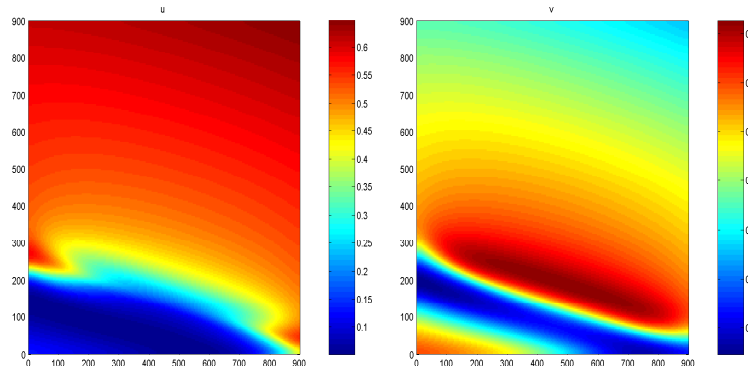
$$u(0, x, y) = u^* - 2 \cdot 10^{-7}(x - 0.1y - 231)(x - 0.1y - 632) \quad (2.5.80)$$

$$v(0, x, y) = v^* - 3 \cdot 10^{-5}(x - 450) - 1.2 \cdot 10^{-4}(y - 150) \quad (2.5.81)$$

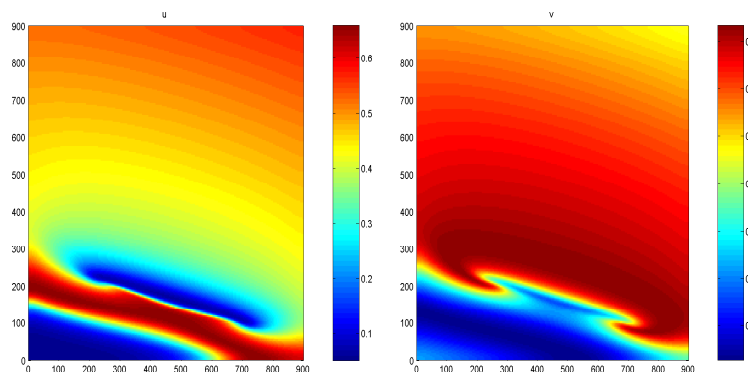
Les valeurs des paramètres sont les suivantes :

$$e_1 = 0.3, e_2 = 0.1, b = 0.02, a = 1.1, \delta = 1. \quad (2.5.82)$$

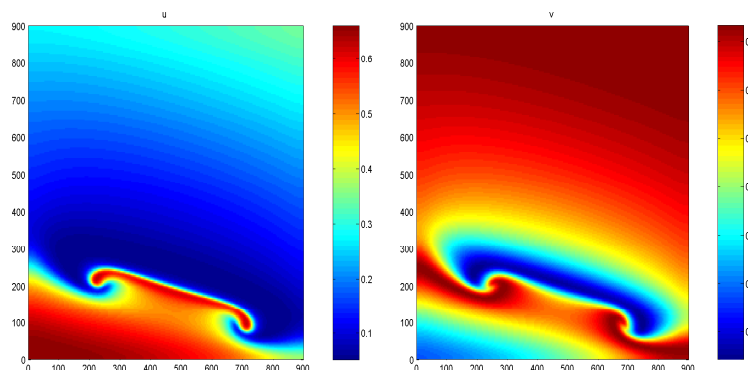
Nous observons l'évolution suivante de la distribution spatiale des espèces. Les figures de gauche représentent la distribution spatiale de la population de proie et celles de droite concernent la population des prédateurs. La couleur bleu correspond à une faible densité de population et la rouge à une forte densité.



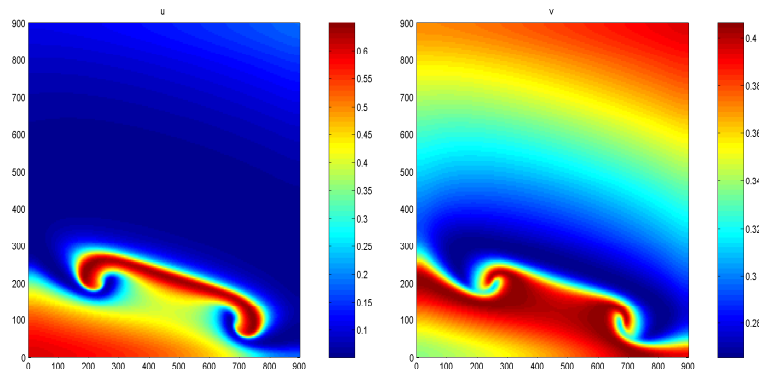
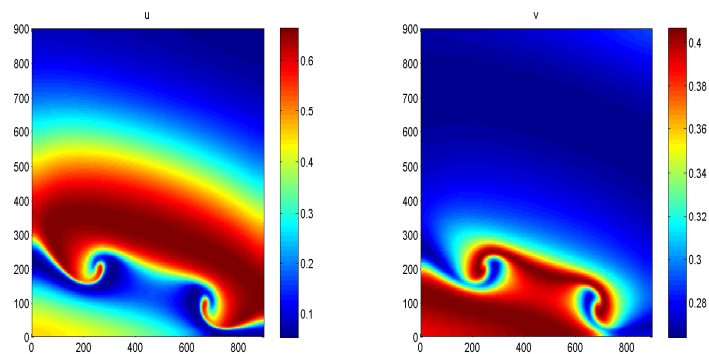
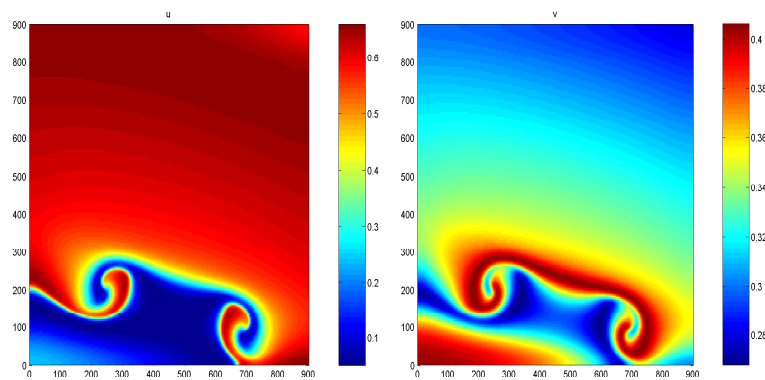
Distribution spatiale des espèces à $t = 100$

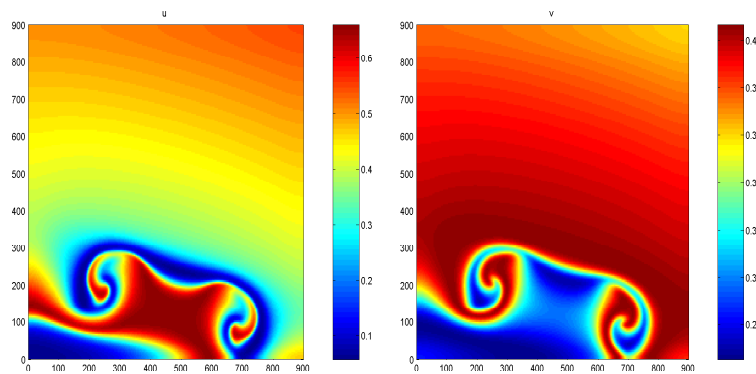


Distribution spatiale des espèces à $t = 200$

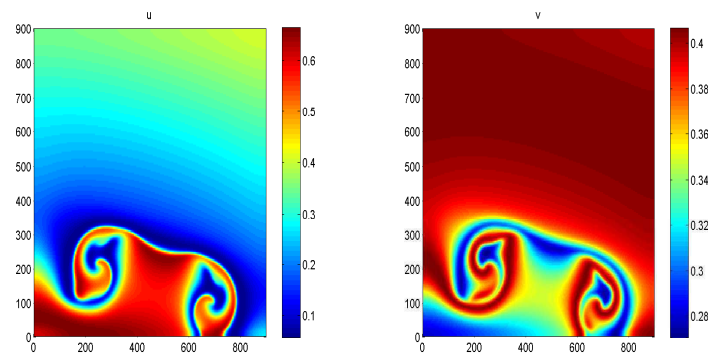


Distribution spatiale des espèces à $t = 400$

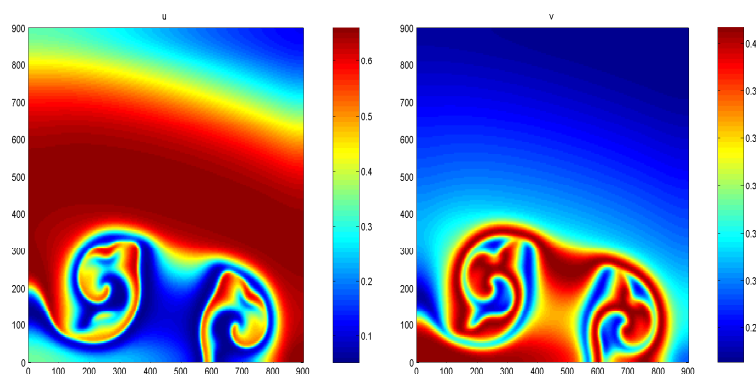
 $t = 500$  $t = 610$  $t = 800$



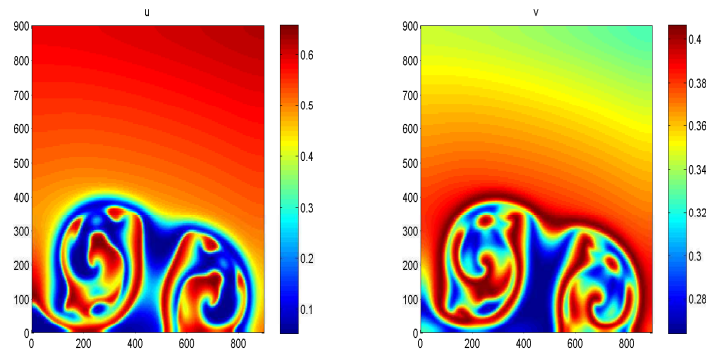
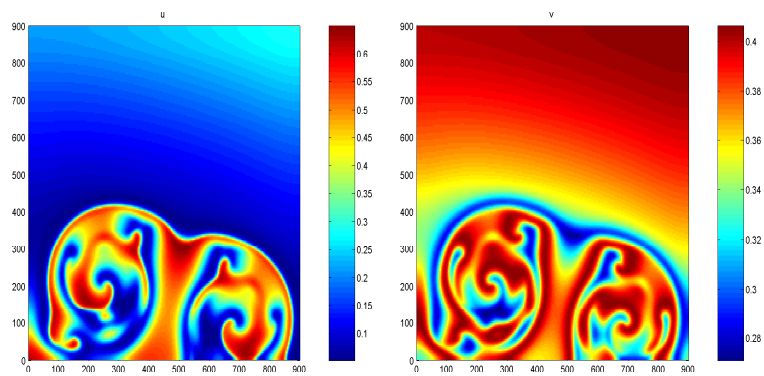
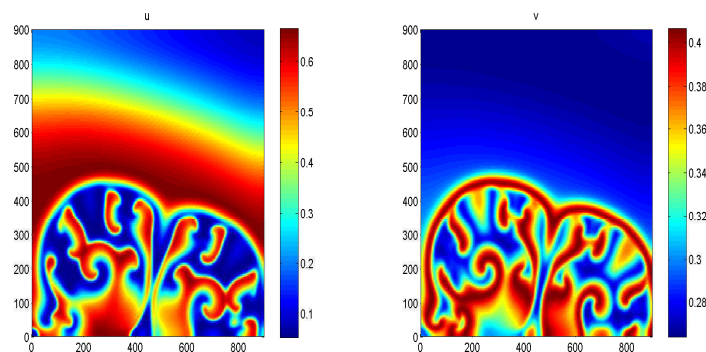
$t = 1000$

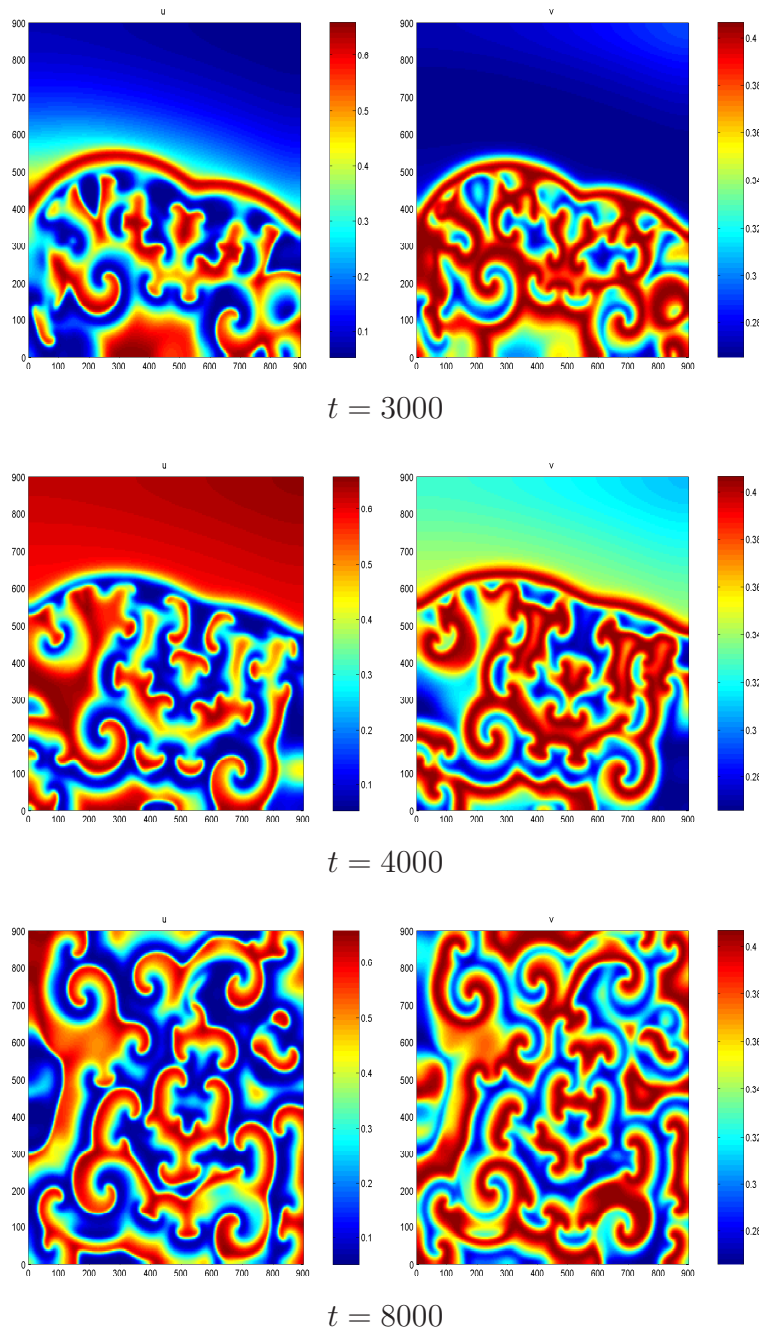


$t = 1200$



$t = 1500$

 $t = 1800$  $t = 2000$  $t = 2400$



Nous observons dans un premier temps deux ondes en forme de spirale qui se forment. Puis ces spirales s'éclatent conduisant à une distribution spatiale apériodique sur une partie du domaine. Ensuite cette apériodicité se propage sur tout le domaine et demeure dans le temps. On obtient alors du chaos spatio-temporel car l'écart moyen entre l'équilibre (u^*, v^*) et la solution de (2.2.4) vérifiant (2.5.81) et (2.5.82), temps vers l'infini.

Chapitre 3

Analyse qualitative de la dynamique d'une chaîne alimentaire de trois espèces

3.1 Introduction

Une des méthodes généralement utilisée en biologie ou en écologie dans le processus de conservation et du contrôle de la dynamique des espèces, est l'introduction d'une population supplémentaire appelée "super-prédateur". Cependant l'impacte de cette introduction doit, au préalable, faire l'objet d'une étude afin de réduire au minimum les effets indésirables. La modélisation mathématique apporte une solution raisonnable à cette étape. Alors, nous considérons un modèle de réaction-diffusion avec trois espèces. Le terme de diffusion décrit la capacité à mouvoir dans un domaine Ω de \mathbb{R}^n , $n = 1, 2, 3$, que nous supposons fermé. Le flux au bord de ce domaine est supposé nul. La première population notée U_1 est l'unique source de nourriture de la deuxième U_2 . De même le prédateur U_2 (espèce intermédiaire) est l'unique proie du super-prédateur U_3 . Les interactions locales entre les espèces U_1 et U_2 sont modélisées par un schéma de type Lotka-Volterra, alors que celles entre U_2 et U_3 sont de type Holling type II. En absence de diffusion le modèle s'écrit de la façon suivante :

$$\begin{cases} \frac{dU_1}{dT} = \left(a_0 - b_0 U_1 - \frac{v_0 U_2}{U_1 + d_0} \right) U_1, T > 0, \\ \frac{dU_2}{dT} = \left(-a_1 + \frac{v_1 U_1}{U_1 + d_0} - \frac{v_2 U_3}{U_2 + d_2} \right) U_2, T > 0, \\ \frac{dU_3}{dT} = \left(c_3 - \frac{v_3 U_3}{U_2 + d_3} \right) U_3, T > 0, \\ U_1(0) = U_{01} \geq 0, \quad U_2(0) = U_{02} \geq 0, \quad U_3(0) = U_{03} \geq 0 \end{cases} \quad (3.1.1)$$

U_1, U_2, U_3 représentent les quantités de chaque espèce au temps T . $a_0, b_0, v_0, d_0, a_1, v_1, v_2, d_2, c_3, v_3$ et d_3 sont les paramètres du modèle supposés strictement positifs.

Ces paramètres sont définis de la manière suivante :

a_0 est le taux de croissance de la proie U_1 , b_0 mesure la mortalité due à la compétition entre les individus de l'espèce U_1 , v_0 est la mesure maximale que le taux de réduction

par individu U_1 peut atteindre, d_0 mesure la protection dont la proie U_1 et le prédateur intermédiaire U_2 bénéficient grâce à l'environnement, a_1 représente le taux de mortalité de U_2 en l'absence de U_1 , v_1 est la valeur maximale que le taux de réduction par l'individu U_1 peut atteindre, v_2 est la valeur maximale que le taux de réduction par l'individu U_2 peut atteindre, v_3 est la valeur maximale que le taux de réduction par l'individu U_3 peut atteindre, d_2 est la valeur de U_2 pour laquelle le taux d'élimination par individu U_2 devient $\frac{v_2}{2}$, c_3 décrit le taux de croissance de U_3 , en supposant qu'il y ait le même nombre de mâles et de femelles, et d_3 représente la perte résiduelle, causée par une forte rareté de la proie U_2 des individus de l'espèce U_3 . En prenant en compte la diffusion des populations dans le domaine le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial U_1}{\partial T} = \left(a_0 - b_0 U_1 - \frac{v_0 U_2}{U_1 + d_0} \right) U_1 + \delta_1 \Delta U_1, \\ \frac{\partial U_2}{\partial T} = \left(-a_1 + \frac{v_1 U_1}{U_1 + d_0} - \frac{v_2 U_3}{U_2 + d_2} \right) U_2 + \delta_2 \Delta U_2, \\ \frac{\partial U_3}{\partial T} = \left(c_3 - \frac{v_3 U_3}{U_2 + d_3} \right) U_3 + \delta_3 \Delta U_3. \end{cases} \quad (3.1.2)$$

Nous étudions l'existence et la permanence des solutions. Nous établissons la condition d'existence et de non-existence d'équilibres et en dernier paragraphe nous étudions l'émergence de motifs spatiaux et spatio-temporels.

3.2 Existence globale des solutions

La méthode décrite au premier paragraphe du premier chapitre permet d'établir l'existence locale et l'unicité des solutions du problème (3.1.2), $(W_1(., t), W_2(., t), W_3(., t))$ pour $0 \leq t < T_{max}$, où T_{max} est déterminé par les conditions initiales $W_{01}(x)$, $W_{02}(x)$ et $W_{03}(x)$. Cette méthode est aussi développée dans [3, 4, 5].

Pour établir l'existence globale de la solution, il suffit de montrer pour $0 \leq t < T$, $T < \infty$ que $\|W_1(., t)\|_{L^\infty}$, $\|W_2(., t)\|_{L^\infty}$ et $\|W_3(., t)\|_{L^\infty}$ sont bornées.

Théorème 3.2.1 *Pour toutes fonctions positives régulières $W_{01}(x) \leq 1$, $W_{02}(x)$ et $W_{03}(x)$, le problème (3.1.2) admet une solution globale pour $t > 0$.*

Démonstration. Premièrement, on a $W_1(x, t) \geq 0$, $W_2(x, t) \geq 0$ et $W_3(x, t) \geq 0$, car 0 est sous-solution de chaque équation du système (3.1.2).

D'autre part W_1 satisfait le problème suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial W_1}{\partial t} \leq W_1(1 - W_1) + \varepsilon_1 \Delta W_1 \text{ dans } \Omega \times [0, +\infty[, \\ \frac{\partial W_1}{\partial \nu} = 0, \text{ sur } \partial\Omega \times [0, +\infty[, \\ W_1(x, 0) = W_{01}(x) \leq W_{01} \equiv \max_{\Omega} W_{01}(x), x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (3.2.3)$$

D'après le principe de comparaison, on a $W_1(x, t) \leq W(t) \leq 1$, où

$$W(t) = \frac{W_{01} e^t}{1 - W_{01} + e^t}$$

est solution du problème

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dW}{dt} = W(1 - W) \\ W(0) = W_{01} \leq 1. \end{array} \right. \quad (3.2.4)$$

D'autre part, W_2 satisfait

$$\frac{\partial W_2}{\partial t} = \frac{cW_1W_2}{W_1 + a} - bW_2 - \frac{W_2W_3}{W_2 + d} + \varepsilon_2 \Delta W_2,$$

Alors d'après le principe de comparaison, on a

$$\frac{1}{c} \frac{\partial W_2}{\partial t} \leq \frac{1}{c} \frac{dE_2}{dt}$$

où E_2 est solution du système (3.1.1) avec condition initiale $E_2(0) = \max_{\Omega} W_{02}(x)$.

De [10, 27], on a

$$\frac{1}{c} \frac{\partial W_2}{\partial t} \leq \frac{1}{c} \frac{dE_2}{dt} + \frac{dE_1}{dt}.$$

Notons par $\sigma = \frac{1}{c}E_2 + E_1$,

$$\begin{aligned} \frac{1}{c} \frac{\partial W_2}{\partial t} &\leq \frac{d\sigma}{dt} \\ &\leq \frac{1}{4} + b - b\sigma \end{aligned}$$

Par conséquent,

$$W_2(x, t) \leq c + \frac{c}{4b}, \quad 0 \leq t < T.$$

De la troisième équation du système (3.1.2), on trouve

$$\alpha \frac{\partial W_3}{\partial t} = \alpha p W_3 - \frac{\alpha q W_3^2}{W_2 + r} + \alpha \varepsilon_3 \Delta W_3,$$

avec $\alpha = \frac{4b}{(b+p)^2(4bc+c+4br)}$. On déduit grâce au principe de comparaison, que

$$\alpha \frac{\partial W_3}{\partial t} \leq \alpha \frac{dE_3}{dt},$$

où E_3 est solution du système (3.1.1) avec condition initiale $E_3(0) = \max_{\Omega} W_3(x)$.

Par suite,

$$\begin{aligned} \alpha \frac{\partial W_3}{\partial t} &\leq \alpha \frac{dE_3}{dt} + \frac{1}{c} \frac{dE_2}{dt} + \frac{dE_1}{dt} \\ &\leq E_1(1-E_1) - \frac{b}{c} E_2 - \frac{1}{c} \frac{E_2 E_3}{E_2+d} + \alpha \left(p - \frac{qE_3}{E_2+r} \right) E_3 \\ &\leq \frac{1}{4} + b - \alpha b W_3 + \alpha b E_3 + \alpha \left(p - \frac{qE_3}{E_2+r} \right) E_3. \end{aligned}$$

Alors,

$$\alpha \frac{\partial W_3}{\partial t} + \alpha b W_3 \leq \frac{1}{4} + b + M, \quad M = \frac{1}{4q}.$$

Par conséquent,

$$W_3(x, t) \leq \frac{1}{\alpha} + \frac{1}{4\alpha b} + \frac{M}{\alpha b}, \quad 0 \leq t < T.$$

□

Ainsi, on peut énoncer le théorème suivant,

Théorème 3.2.2 *L'ensemble défini par*

$$A \equiv [0, 1] \times \left[0, c + \frac{c}{4b} \right] \times \left[0, \frac{1}{\alpha} + \frac{1}{4\alpha b} + \frac{M}{\alpha b} \right],$$

où $\alpha = \frac{4b}{(b+p)^2(4bc+c+4br)}$, est positivement invariant pour les solutions globales du système (3.1.2).

Démonstration. Comme on a vu précédemment, on a

$$W_1 \leq E_1, \quad W_2 \leq E_2, \quad W_3 \leq E_3,$$

et d'après [10, 27], on en déduit que

$$\begin{aligned} \overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} E_1(t) &\leq 1, \\ \overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} \left(E_1(t) + \frac{1}{c} E_2(t) \right) &\leq 1 + \frac{1}{4b}, \\ \overline{\lim}_{t \rightarrow +\infty} \left(E_1(t) + \frac{1}{c} E_2(t) + \alpha E_3 \right) &\leq 1 + \frac{1}{4b} + \frac{M}{\alpha b}. \end{aligned}$$

D'où le résultat.

□

3.3 Analyse des solutions stationnaires

Dans ce paragraphe, nous déterminons les conditions d'existence de solutions stationnaires.

3.3.1 Existence de solutions stationnaires

Les équilibres positifs sont les solutions $(W_1(x), W_2(x), W_3(x))$ du problème (3.1.2) tels que $W_1(x) \geq 0$, $W_2(x) \geq 0$ et $W_3(x) \geq 0$. De point de vue biologique, si $W_1(x) = 0$ ou $W_2(x) = 0$, l'introduction des super-prédateurs n'est pas nécessaire.

Par conséquent, on s'intéresse dans cette partie, à la possibilité de l'existence de solutions $(W_1(x), W_2(x), W_3(x))$ avec $W_3(x) > 0$ sous l'hypothèse qu'ils existent deux constantes positives $m_1 < 1$ et m_2 tels que $W_1(x) \geq m_1 > 0$ et $W_2(x) \geq m_2 > 0$.

Nous allons établir l'existence ou non de telles solutions suivant le domaine de paramètres considéré. Rappelons que les équilibres du système (3.1.2) satisfont

$$\begin{cases} -\varepsilon_1 \Delta W_1 = & F(W_1, W_2, W_3), \\ -\varepsilon_2 \Delta W_2 = & G(W_1, W_2, W_3), \\ -\varepsilon_3 \Delta W_3 = & H(W_1, W_2, W_3), \\ \frac{\partial W_1}{\partial \nu} = & \frac{\partial W_2}{\partial \nu} = \frac{\partial W_3}{\partial \nu} = 0 \text{ sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (3.3.5)$$

où

$$\begin{cases} F(W_1, W_2, W_3) = & W_1(1 - W_1) - \frac{W_1 W_2}{W_1 + a}, \\ G(W_1, W_2, W_3) = & \frac{c W_1 W_2}{W_1 + a} - b W_2 - \frac{W_2 W_3}{W_2 + d}, \\ H(W_1, W_2, W_3) = & p W_3 - \frac{q W_3^2}{W_2 + r}. \end{cases} \quad (3.3.6)$$

Théorème 3.3.1 *Sous les hypothèses suivantes,*

$$(H_1) \quad c + \frac{c}{4b} \leq \frac{m_1 + a}{m_1} \left[\frac{m_2}{1 + a} + m_1(1 - m_1) \right], \quad (3.3.7)$$

$$(H_2) \quad b \geq \frac{c}{1 + a},$$

$$\frac{1}{\alpha} + \frac{c}{4b\alpha} + \frac{M}{\alpha} \leq \frac{cm_1}{m_1 + a} - b - \frac{\overline{W}_3}{m_2 + d}, \quad (3.3.8)$$

$$(H_3) \quad \frac{p}{q}(m_2 + r) \leq \frac{1}{\alpha} + \frac{c}{4b\alpha} + \frac{M}{\alpha} \quad \text{avec } \alpha = \frac{4b}{(b + p)^2(4bc + c + 4br)}, \quad (3.3.9)$$

le problème (3.3.5) admet au moins une solution positive.

Démonstration. On va construire une paire de sous-solution et sur-solution du problème (3.3.5)

$$(\overline{W}_1(x), \overline{W}_2(x), \overline{W}_3(x)) > (\underline{W}_1(x), \underline{W}_2(x), \underline{W}_3(x))$$

qui vérifient

$$\left\{ \begin{array}{l} -\varepsilon_1 \Delta \overline{W}_1 - \overline{W}_1(1 - \overline{W}_1) - \frac{\overline{W}_1 \overline{W}_2}{\overline{W}_1 + a} \geq 0 \\ \geq -\varepsilon_1 \Delta \underline{W}_1 - \underline{W}_1(1 - \underline{W}_1) - \frac{\underline{W}_1 \underline{W}_2}{\underline{W}_1 + a}, \\ -\varepsilon_2 \Delta \overline{W}_2 - \frac{c \overline{W}_1 \overline{W}_2}{\overline{W}_1 + a} + b \overline{W}_2 + \frac{\overline{W}_2 \overline{W}_3}{\overline{W}_2 + d} \geq 0 \\ \geq -\varepsilon_2 \Delta \underline{W}_1 - \frac{c \underline{W}_1 \underline{W}_2}{\underline{W}_1 + a} + b \underline{W}_2 + \frac{\underline{W}_2 \underline{W}_3}{\underline{W}_2 + d}, \\ -\varepsilon_3 \Delta \overline{W}_3 - p \overline{W}_3 - \frac{q \overline{W}_3^2}{\overline{W}_2 + r} \geq 0 \\ \geq -\varepsilon_3 \Delta \underline{W}_1 - p \underline{W}_3 - \frac{q \underline{W}_3^2}{\underline{W}_2 + r}, \\ \frac{\partial \overline{W}_1}{\partial \nu} \geq 0 \geq \frac{\partial \underline{W}_1}{\partial \nu}, \frac{\partial \overline{W}_2}{\partial \nu} \geq 0 \geq \frac{\partial \underline{W}_2}{\partial \nu}, \\ \frac{\partial \overline{W}_3}{\partial \nu} \geq 0 \geq \frac{\partial \underline{W}_3}{\partial \nu} \text{ sur } \partial \Omega. \end{array} \right. \quad (3.3.10)$$

Nous fixons $\overline{W}_1 = 1 > \underline{W}_1 = m_1$ et $\underline{W}_2 = m_2$. Grâce à la proposition (3.2.2) et à l'hypothèse (H_1) , on a

$$\overline{W}_2 \leq c + \frac{c}{4b},$$

et

$$c + \frac{c}{4b} \leq \frac{m_1 + a}{m_1} \left[\frac{m_2}{1 + a} + m_1(1 - m_1) \right].$$

Ce qui implique que

$$\overline{W}_2 \leq \frac{m_1 + a}{m_1} \left[\frac{m_2}{1 + a} + m_1(1 - m_1) \right],$$

ainsi, le terme de droite de la première inégalité de (3.3.10) est satisfait.

Fixons $\overline{W}_1 = 1$, pour satisfaire le terme de gauche de la deuxième inégalité du système (3.3.10), on a besoin que \underline{W}_3 vérifie l'équation suivante :

$$\frac{c}{1 + a} - b - \frac{\underline{W}_3}{\overline{W}_2 + d} \leq 0.$$

Fixons $\underline{W}_1 = m_1$ et $\underline{W}_2 = m_2$. Grâce à la proposition (3.2.2) et à l'hypothèse (H_2) , on a

$$0 \leq \overline{W}_3 \leq \frac{1}{\alpha} + \frac{c}{4b\alpha} + \frac{M}{\alpha}$$

et

$$\frac{1}{\alpha} + \frac{c}{4b\alpha} + \frac{M}{\alpha} \leq \frac{cm_1}{m_1 + a} - b - \frac{\overline{W}_3}{m_2 + d}.$$

Par conséquent,

$$\frac{cm_1}{m_1 + a} - b - \frac{\overline{W}_3}{m_2 + d} \geq 0.$$

Ainsi, le terme de droite de la deuxième inégalité du système (3.3.10) est satisfait.

Fixons $\underline{W}_1 = m_1$ et $\underline{W}_2 = m_2$. Pour satisfaire le terme droit de la troisième inégalité du système (3.3.10), on a besoin que $\underline{W}_3 \leq \frac{p}{q}(m_2 + r)$. Or d'après la proposition (3.2.2) et l'hypothèse (H_3) , cette dernière condition est satisfaite. \square

3.3.2 Non existence de solutions stationnaires

Nous allons montrer que sous certains paramètres, le problème (3.1.2) n'admet aucun équilibre positif. Ceci implique que les populations de proie, de prédateurs et de super-prédateurs ne peuvent exister que sous ces conditions. Nous avons besoin au préalable d'énoncer le lemme suivant de [28] que nous utiliserons dans la suite.

Lemme 3.3.2 *Considérons le problème suivant,*

$$\begin{cases} d\Delta\varphi + q(x)\varphi = \lambda\varphi & \text{dans } \Omega, \\ \frac{\partial\varphi}{\partial\nu} = 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{cases} \quad (3.3.11)$$

où $d > 0$, $q(x) \in C^{2+\varepsilon}(\overline{\Omega})$ pour $\varepsilon > 0$. Soit $\lambda_0 = \lambda(q, d)$ l'unique valeur propre principale de l'opérateur $-\Delta$. Alors $\lambda(q, d)$ est une fonction continue non croissante en d , et strictement décroissante si $q(x)$ n'est pas constante. De plus on a

i) $\lambda(q, d) \uparrow Q = \max_{\overline{\Omega}} q(x)$, quand $d \rightarrow 0$,

ii) $\lambda(q, d) \downarrow w = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} q(x) dx$ quand $d \rightarrow \infty$,

iii) $q_1(x) \geq q_2(x)$ pour $x \in \Omega$, alors $\lambda(q_1, d) \geq \lambda(q_2, d)$.

Cette inégalité devient stricte si $q_1(x) \neq q_2(x)$.

Théorème 3.3.3 *Le système (3.3.5) n'admet pas de solution positive si l'une des trois conditions suivantes est vérifiée :*

i) $\varepsilon_1 < \varepsilon_2$ et $a \geq b \left(2c + \frac{c}{4b} \right)$,

$$ii) \varepsilon_1 > \varepsilon_3, \quad p > 4, \quad b < \frac{1}{(1+p)^2}, \quad c < \frac{4br}{(b+p)^2(4b+1)(q+4bq+b)},$$

$$iii) \varepsilon_2 > \varepsilon_3, \quad a \geq \frac{c}{b}, \quad p > 3, \quad b < \frac{1}{(1+p)^2}, \quad c < \frac{4br}{(b+p)^2(4b+1)(q+4bq+b)}.$$

Démonstration. Supposons que la condition *i*) du théorème 3.3.3 est satisfaite et que le système (3.3.5) admet une solution positive $(W_1(x), W_2(x), W_3(x))$ avec $W_1(x) > 0$, $W_2(x) > 0$ et $W_3(x) > 0$, ceci se traduit par :

$$\left\{ \begin{array}{l} \varepsilon_1 \Delta W_1 + W_1(1 - W_1) - \frac{W_1 W_2}{W_1 + a} = 0, \\ \varepsilon_2 \Delta W_2 + \frac{c W_1 W_2}{W_1 + a} - b W_2 - \frac{W_2 W_3}{W_2 + d} = 0, \\ \varepsilon_3 \Delta W_3 + p W_3 - \frac{q W_3^2}{W_2 + r} = 0, \\ \frac{\partial W_1}{\partial \nu} = \frac{\partial W_2}{\partial \nu} = \frac{\partial W_3}{\partial \nu} = 0 \text{ sur } \partial \Omega, \end{array} \right. \quad (3.3.12)$$

Notons par,

$$\left\{ \begin{array}{l} F_1(x) = 1 - W_1(x) - \frac{W_2(x)}{W_1(x) + a}, \quad x \in \Omega \\ F_2(x) = \frac{c W_1(x)}{W_1(x) + a} - b - \frac{W_3(x)}{W_2(x) + d}, \quad x \in \Omega \\ F_3(x) = p - \frac{q W_3(x)}{W_2(x) + r}, \quad x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (3.3.13)$$

Comme $W_1(x)$ et $W_2(x)$ sont positives, on peut prendre respectivement $F_1(x)$ et $F_2(x)$ comme fonctions propres des problèmes suivants,

$$\left\{ \begin{array}{l} \varepsilon_1 \Delta \varphi + F_1(x) \varphi = \lambda \varphi, \quad x \in \Omega, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{array} \right. \quad (3.3.14)$$

et

$$\left\{ \begin{array}{l} \varepsilon_2 \Delta \varphi + F_2(x) \varphi = \lambda \varphi, \quad x \in \Omega, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{array} \right. \quad (3.3.15)$$

associées à la valeur propre principale $\lambda_0 = 0$.

Nous allons montrer que $F_1(x) \geq F_2(x)$,

$$\begin{aligned} F_1(x) - F_2(x) &= 1 - W_1 - \frac{W_2}{W_1 + a} - \frac{cW_1}{W_1 + a} + b + \frac{W_3}{W_2 + d} \\ &\geq 1 - W_1 - \frac{c + \frac{c}{4b}}{a} - \frac{c}{a} + b + \frac{W_3}{W_2 + d} \geq 0, \end{aligned}$$

car $0 < W_1 \leq 1$ et $-\frac{c + \frac{c}{4b}}{a} - \frac{c}{a} + b \geq 0$, si la condition suivante $a \geq b \left(2c + \frac{c}{4b}\right)$ est satisfaite. Ceci implique que $F_1(x) \geq F_2(x)$, et grâce au lemme 3.3.2, on a

$$\lambda(F_2, \varepsilon_2) \leq \lambda(F_1, \varepsilon_2) < \lambda(F_1, \varepsilon_1).$$

Ce qui contredit le fait que

$$\lambda(F_1, \varepsilon_1) = \lambda(F_2, \varepsilon_2) = 0.$$

Ainsi, le système (3.3.5) n'admet pas de solution positive sous la condition *i*) du théorème 3.3.3. \square

Supposons que sous la condition *ii*) du théorème 3.3.3, que le système (3.3.5) admet une solution positive $(W_1(x), W_2(x), W_3(x))$ avec $W_1(x) > 0$, $W_2(x) > 0$, et $W_3(x) > 0$. On peut prendre respectivement $W_1(x)$ et $W_2(x)$, comme fonctions propres des problèmes suivants,

$$\begin{cases} \varepsilon_1 \Delta \varphi + F_1(x) \varphi = \lambda \varphi, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{cases} \quad (3.3.16)$$

et

$$\begin{cases} \varepsilon_3 \Delta \varphi + F_3(x) \varphi = \lambda \varphi, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial \nu} \Big|_{\partial \Omega} = 0, \end{cases} \quad (3.3.17)$$

On obtient alors,

$$\begin{aligned} F_3(x) - F_1(x) &= p - \frac{qW_3}{W_2 + r} - 1 + W_1 + \frac{W_2}{W_1 + a} \\ &\geq p - \frac{qW_3}{r} - 1 \end{aligned}$$

Rappelons aussi que nous avons,

$$W_3 \leq ((b+p)^2(4bc + c + 4br)) \left(\frac{1}{4b} + 1 + \frac{1}{q} \right),$$

alors, on a

$$\begin{aligned} \frac{qW_3}{r} &\leq \frac{q((b+p)^2(4bc+c+4br))}{r} \left(\frac{1}{4b} + 1 + \frac{1}{q} \right) \\ &\leq \frac{qc}{r} (4b+1) \left(\frac{1}{4b} + 1 + \frac{1}{q} \right) + b(b+p)^2 + bq(b+p)^2 \left(\frac{1}{4b} + 1 \right) \\ &\leq 3 \end{aligned}$$

Par conséquent $F_3(x) \geq F_1(x)$, et grâce au lemme 3.3.2, on obtient

$$\lambda(F_1, \varepsilon_1) < \lambda(F_3, \varepsilon_3),$$

ce qui contredit le fait que

$$\lambda(F_1, \varepsilon_1) = \lambda(F_3, \varepsilon_3) = 0.$$

Ainsi sous la condition *ii*) du théorème 3.3.3, le système (3.3.5) n'admet pas de solution positive. De la même façon, on démontre que sous la condition *iii*) du théorème 3.3.3, le système (3.3.5) n'admet pas de solution positive. En effet, il suffit de voir que

$$\begin{aligned} F_3(x) - F_2(x) &\geq b - \frac{c}{a} + p - \frac{qW_3}{r} \\ &\geq b - \frac{c}{a} + p - \frac{q((b+p)^2(4bc+c+4br))}{r} \left(\frac{1}{4b} + 1 + \frac{1}{q} \right) \\ &\geq 0. \end{aligned}$$

3.3.3 Stabilité locale des solutions stationnaires homogènes

On s'intéresse dans cette partie dans la stabilité de la solution positive $W_s(x) = (W_{1s}(x), W_{2s}(x), W_{3s}(x))$ du système (3.3.5) dont l'existence a été montrée dans le paragraphe précédant. La stabilité de W_s a été traitée en considérant le problème spectral de l'opérateur linéarisé en W_s (voir [49]). Considérons une solution $W(x, t)$ du système (3.1.2) sous la forme suivante,

$$\begin{aligned} W(x, t) &= (W_1(x, t), W_2(x, t), W_3(x, t)) \\ &= W_s(x) + Z(x, t) = W_s + (Z_1(x, t), Z_2(x, t), Z_3(x, t)) \end{aligned} \quad (3.3.18)$$

Substituons $W(x, t)$ du (3.3.18) dans le système (3.1.2) et identifions tous les termes qui sont linéarisés en Z :

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = D\Delta Z + L(W_s)Z, \quad (3.3.19)$$

où

$$D = \text{diag}(\varepsilon_1, \varepsilon_2, \varepsilon_3),$$

$$L(W_s) = \begin{pmatrix} F_{W_1} & F_{W_2} & F_{W_3} \\ G_{W_1} & G_{W_2} & G_{W_3} \\ H_{W_1} & H_{W_2} & H_{W_3} \end{pmatrix}, \quad (3.3.20)$$

avec

$$\begin{aligned} F_{W_1} &= 1 - 2W_1 - \frac{aW_2}{(W_1 + a)^2}, \quad F_{W_2} = -\frac{W_1}{W_1 + a}, \quad F_{W_3} = 0, \\ G_{W_1} &= \frac{acW_2}{(W_1 + a)^2}, \quad G_{W_2} = \frac{cW_1}{W_1 + a} - b - \frac{dW_3}{(W_2 + d)^2}, \quad G_{W_3} = -\frac{W_2}{W_2 + d}, \\ H_{W_1} &= 0, \quad H_{W_2} = \frac{qW_3^2}{(W_2 + d)^2}, \quad H_{W_3} = p - \frac{2qW_3}{W_2 + d}. \end{aligned}$$

Théorème 3.3.4 Une condition nécessaire pour que W_s soit localement stable est que au point W_s , on a

$$F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3} < 0,$$

$$F_{W_1}G_{W_2} + F_{W_1}H_{W_3} + G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_1} - F_{W_3}H_{W_1} - G_{W_3}H_{W_2} > 0,$$

$$F_{W_1}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_1}H_{W_3} + F_{W_3}G_{W_2}H_{W_1} - F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} - F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2} > 0.$$

Démonstration. Notons par ϕ_j la j -ième fonction propre de $-\Delta$ dans Ω ,

$$\begin{cases} -\Delta\phi_j &= \lambda_j\phi_j \text{ dans } \Omega \\ \frac{\partial\phi_j}{\partial\nu}\Big|_{\partial\Omega} &= 0, \end{cases} \quad (3.3.21)$$

avec λ_j satisfaisant $0 < \lambda_0 < \dots < \lambda_j < \dots$

On écrit la solution Z de l'équation (3.3.19) sous la forme

$$Z = \sum_{j=0}^{\infty} z_j(t)\phi_j(x, y), \quad (3.3.22)$$

tel que chaque $z_j(t) \in \mathbb{R}^n$. Substituons l'équation (3.3.22) dans l'équation (3.3.19) et identifions les coefficients de chaque ϕ_j , on aura donc,

$$\frac{dz_j}{dt} = C_j z_j,$$

où C_j est la matrice définie par,

$$C_j = L(W_s) - \lambda_j D.$$

Par suite, la solution W_s est stable si et seulement si chaque $z_j(t)$ décroît vers zéro.

Ceci est équivalent à dire que chaque C_j admet trois valeurs propres avec parties réelles négatives ρ_k , $k = 1, 2, 3$, telle que

$$\rho^3 + a\rho^2 + b\rho + c = 0,$$

avec

$$\begin{aligned}
 a &= \lambda_j(\varepsilon_1 + \varepsilon_2 + \varepsilon_3) - (F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3}), \\
 b &= \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2 + \varepsilon_1\varepsilon_3 + \varepsilon_2\varepsilon_3) - \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2} + \varepsilon_1H_{W_3} + \varepsilon_2F_{W_1} + \varepsilon_2H_{W_3} + \varepsilon_3F_{W_1} + \varepsilon_3G_{W_2}) \\
 &\quad + F_{W_1}G_{W_2} + F_{W_1}H_{W_3} + G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_1} - F_{W_3}H_{W_1} + G_{W_3}H_{W_2}, \\
 c &= \lambda_j^3\varepsilon_1\varepsilon_2\varepsilon_3 - \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2H_{W_3} + \varepsilon_1\varepsilon_3G_{W_2} + \varepsilon_2\varepsilon_3F_{W_1}) \\
 &\quad + \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2}H_{W_3} + \varepsilon_2F_{W_1}H_{W_3} + \varepsilon_3F_{W_1}G_{W_2} - \varepsilon_1G_{W_3}H_{W_2} - \varepsilon_2F_{W_3}H_{W_1} - \varepsilon_3F_{W_2}G_{W_1}) \\
 &\quad + F_{W_1}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_1}H_{W_3} + F_{W_3}G_{W_2}H_{W_1} \\
 &\quad - F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} - F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2}. \tag{3.3.23}
 \end{aligned}$$

Pour que les trois valeurs propres admettent une partie réelle négative, il faut que

$$F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3} - \lambda_j(\varepsilon_1 + \varepsilon_2 + \varepsilon_3) < 0 \tag{3.3.24}$$

$$\begin{aligned}
 &F_{W_1}G_{W_2} + F_{W_1}H_{W_3} + G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_1} - F_{W_3}H_{W_1} + G_{W_3}H_{W_2} - \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2} \\
 &+ \varepsilon_1H_{W_3} + \varepsilon_2F_{W_1} + \varepsilon_2H_{W_3} + \varepsilon_3F_{W_1} + \varepsilon_3G_{W_2}) + \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2 + \varepsilon_1\varepsilon_3 + \varepsilon_2\varepsilon_3) > 0 \tag{3.3.25}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &F_{W_1}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_1}H_{W_3} + F_{W_3}G_{W_2}H_{W_1} - F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} \\
 &- F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} - F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2} + \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2}H_{W_3} + \varepsilon_2F_{W_1}H_{W_3} + \varepsilon_3F_{W_1}G_{W_2} \\
 &- \varepsilon_1G_{W_3}H_{W_2} - \varepsilon_2F_{W_3}H_{W_1} - \varepsilon_3F_{W_2}G_{W_1}) \\
 &- \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2H_{W_3} + \varepsilon_1\varepsilon_3G_{W_2} + \varepsilon_2\varepsilon_3F_{W_1}) + \lambda_j^3\varepsilon_1\varepsilon_2\varepsilon_3 > 0. \tag{3.3.26}
 \end{aligned}$$

En particulier, pour $j = 0$, on obtient les conditions réduites suivantes :

$$F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3} < 0, \tag{3.3.27}$$

$$F_{W_1}G_{W_2} + F_{W_1}H_{W_3} + G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_1} - F_{W_3}H_{W_1} + G_{W_3}H_{W_2} > 0, \tag{3.3.28}$$

$$\begin{aligned}
 &F_{W_1}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_1}H_{W_3} + F_{W_3}G_{W_2}H_{W_1} - F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} \\
 &- F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} - F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2} > 0. \tag{3.3.29}
 \end{aligned}$$

□

Rappelons les hypothèses qui nous permettent d'établir l'existence de solutions stationnaires :

$$F_{W_2} \leq 0, F_{W_3} \leq 0, G_{W_1} \geq 0, G_{W_3} \leq 0, H_{W_1} \geq 0, H_{W_2} \geq 0.$$

En utilisant le critère de Routh-Hurwitz (voir [33, 42]), on peut obtenir des conditions suffisantes pour la stabilité des solutions stationnaires positives mais ceci n'est pas évident dans le cas général. Notons par (W_1^*, W_2^*, W_3^*) la solution stationnaire homogène positive est constante. Alors on peut énoncer le théorème suivant,

Théorème 3.3.5 *Supposons que les hypothèses (H1) - (H3) du théorème 3.3.1 sont vérifiées et que*

$$p < 2, b > \frac{c}{a} \text{ et } a \in \left] 7 - 4\sqrt{3}, 7 + 4\sqrt{3} \right[.$$

Alors l'équilibre positif constant $W_s = (W_1^, W_2^*, W_3^*)$ du système (3.3.5) est localement stable.*

Démonstration. En utilisant la démonstration du théorème 3.3.4, il suffit de montrer que les solutions de l'équation $\rho^3 + a\rho^2 + b\rho + c = 0$ admettent une partie réelle négative où a, b, c sont donnés dans (3.3.23). D'après le critère de Routh-Hurwitz, il faut montrer que

$$a > 0, \quad ab - c > 0, \quad abc - c^2 > 0.$$

Nous allons démontrer que $a > 0, \quad ab > c > 0$: De (3.3.23), il nous suffit d'obtenir les inégalités suivantes pour tout $j \geq 0$,

$$\lambda_j(\varepsilon_1 + \varepsilon_2 + \varepsilon_3) - (F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3}) > 0, \quad (3.3.30)$$

$$\begin{aligned} & \lambda_j^3(2\varepsilon_1\varepsilon_2\varepsilon_3 + \varepsilon_1^2\varepsilon_2 + \varepsilon_1^2\varepsilon_3 + \varepsilon_1\varepsilon_2^2 + \varepsilon_1\varepsilon_3^2 + \varepsilon_3\varepsilon_2^2 + \varepsilon_2\varepsilon_3^2) \\ & - \lambda_j^2(\varepsilon_1^2G_{W_2} + \varepsilon_1^2H_{W_3} + \varepsilon_2^2F_{W_1} + \varepsilon_2^2H_{W_3} + \varepsilon_3^2F_{W_1} + \varepsilon_3^2G_{W_2} + 2\varepsilon_1\varepsilon_2F_{W_1}) \\ & - \lambda_j^2(2\varepsilon_1\varepsilon_2H_{W_3} + 2\varepsilon_1\varepsilon_3F_{W_1} + 2\varepsilon_1\varepsilon_3G_{W_2} + 2\varepsilon_1\varepsilon_2G_{W_2}) \\ & - \lambda_j^2(2\varepsilon_1\varepsilon_3H_{W_3} + 2\varepsilon_2\varepsilon_3F_{W_1} + 2\varepsilon_2\varepsilon_3G_{W_2} + 2\varepsilon_2\varepsilon_3H_{W_3}) \\ & + \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2}^2 + \varepsilon_1H_{W_3}^2 + \varepsilon_2F_{W_1}^2 + \varepsilon_2H_{W_3}^2 + \varepsilon_3F_{W_1}^2 \\ & + \varepsilon_3G_{W_2}^2 + 2\varepsilon_1F_{W_1}G_{W_2} + 2\varepsilon_1F_{W_1}H_{W_3} + 2\varepsilon_1G_{W_2}H_{W_3} - \varepsilon_1F_{W_2}G_{W_1} - \varepsilon_1F_{W_3}H_{W_1} \\ & + 2\varepsilon_2F_{W_1}G_{W_2} + 2\varepsilon_2F_{W_1}H_{W_3} + 2\varepsilon_2G_{W_2}H_{W_3} - \varepsilon_2F_{W_2}G_{W_1} - \varepsilon_3G_{W_3}H_{W_2} \\ & + 2\varepsilon_3F_{W_2}uG_{W_2}v + 2\varepsilon_3F_{W_1}H_{W_3}w + 2\varepsilon_3G_{W_2}H_{W_3} - \varepsilon_3F_{W_3}H_{W_1} - \varepsilon_3G_{W_3}H_{W_2}) \\ & - F_{W_1}^2G_{W_2} - F_{W_1}^2H_{W_3} - 2F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} + F_{W_1}F_{W_2}G_{W_1} + F_{W_1}F_{W_3}H_{W_1} - F_{W_1}G_{W_2}^2 \\ & - G_{W_2}^2H_{W_3} + F_{W_2}G_{W_1}G_{W_2} + G_{W_2}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} + F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2} - F_{W_1}H_{W_3}^2 \\ & - G_{W_2}H_{W_3}^2 + F_{W_3}H_{W_1}H_{W_3} + G_{W_3}H_{W_2}H_{W_3} > 0 \end{aligned} \quad (3.3.31)$$

et

$$\begin{aligned} & \lambda_j^3\varepsilon_1\varepsilon_2\varepsilon_3 - \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2H_{W_3} + \varepsilon_1\varepsilon_3G_{W_2} + \varepsilon_2\varepsilon_3F_{W_1}) \\ & + \lambda_j(\varepsilon_1G_{W_2}H_{W_3} + \varepsilon_2F_{W_1}H_{W_3} + \varepsilon_3F_{W_1}G_{W_2} - \varepsilon_1G_{W_3}H_{W_2} - \varepsilon_3F_{W_2}G_{W_1} - \varepsilon_2F_{W_3}H_{W_1}) \\ & + F_{W_1}G_{W_3}H_{W_2} + F_{W_2}G_{W_1}H_{W_3} + F_{W_3}G_{W_2}H_{W_1} \\ & - F_{W_1}G_{W_2}H_{W_3} - F_{W_2}G_{W_3}H_{W_1} - F_{W_3}G_{W_1}H_{W_2} > 0. \end{aligned} \quad (3.3.32)$$

Comme les $\lambda_j \geq 0$, on a seulement besoin que les inégalités suivantes soient satisfaites :

$$F_{W_1} + G_{W_2} + H_{W_3} < 0, \quad (3.3.33)$$

$$\begin{aligned}
& \lambda_j^2(\varepsilon_1^2 G_{W_2} + \varepsilon_1^2 H_{W_3} + \varepsilon_2^2 F_{W_1} + \varepsilon_2^2 H_{W_3} + \varepsilon_3^2 F_{W_1} + \varepsilon_3^2 G_{W_2} + 2\varepsilon_1\varepsilon_2 F_{W_1} + 2\varepsilon_1\varepsilon_2 H_{W_3} \\
& + 2\varepsilon_1\varepsilon_3 F_{W_1} + 2\varepsilon_1\varepsilon_3 G_{W_2} + 2\varepsilon_1\varepsilon_2 G_{W_2} + 2\varepsilon_1\varepsilon_3 H_{W_3} + 2\varepsilon_2\varepsilon_3 F_{W_1} \\
& + 2\varepsilon_2\varepsilon_3 G_{W_2} + 2\varepsilon_2\varepsilon_3 H_{W_3}) - \lambda_j(\varepsilon_1 G_{W_2}^2 + \varepsilon_1 H_{W_3}^2 + \varepsilon_2 F_{W_1}^2 + \varepsilon_2 H_{W_3}^2 \\
& + \varepsilon_3 F_{W_1}^2 + \varepsilon_3 G_{W_2}^2 + 2\varepsilon_1 F_{W_1} G_{W_2} + 2\varepsilon_1 F_{W_1} H_{W_3} + 2\varepsilon_1 G_{W_2} H_{W_3} \\
& - \varepsilon_1 F_{W_2} G_{W_1} - \varepsilon_1 F_{W_3} H_{W_1} + 2\varepsilon_2 F_{W_1} G_{W_2} + 2\varepsilon_2 F_{W_1} H_{W_3} + 2\varepsilon_2 G_{W_2} H_{W_3} \\
& - \varepsilon_2 F_{W_2} G_{W_1} - \varepsilon_3 G_{W_3} H_{W_2} + 2\varepsilon_3 F_{W_2} u G_{W_2} v + 2\varepsilon_3 F_{W_1} H_{W_3} w \\
& + 2\varepsilon_3 G_{W_2} H_{W_3} - \varepsilon_3 F_{W_3} H_{W_1} - \varepsilon_3 G_{W_3} H_{W_2}) + F_{W_1}^2 G_{W_2} - F_{W_1}^2 H_{W_3} \\
& - 2F_{W_1} G_{W_2} H_{W_3} + F_{W_1} F_{W_2} G_{W_1} + F_{W_1} F_{W_3} H_{W_1} - F_{W_1} G_{W_2}^2 - G_{W_2}^2 H_{W_3} + F_{W_2} G_{W_1} G_{W_2} \\
& + G_{W_2} G_{W_3} H_{W_2} + F_{W_2} G_{W_3} H_{W_1} + F_{W_3} G_{W_1} H_{W_2} - F_{W_1} H_{W_3}^2 \\
& - G_{W_2} H_{W_3}^2 + F_{W_3} H_{W_1} H_{W_3} + G_{W_3} H_{W_2} H_{W_3} < 0,
\end{aligned} \tag{3.3.34}$$

et

$$\begin{aligned}
& \lambda_j^2(\varepsilon_1\varepsilon_2 H_{W_3} + \varepsilon_1\varepsilon_3 G_{W_2} + \varepsilon_2\varepsilon_3 F_{W_1}) \\
& - \lambda_j(\varepsilon_1 G_{W_2} H_{W_3} + \varepsilon_2 F_{W_1} H_{W_3} + \varepsilon_3 F_{W_1} G_{W_2} - \varepsilon_1 G_{W_3} H_{W_2} \\
& - \varepsilon_3 F_{W_2} G_{W_1} - \varepsilon_2 F_{W_3} H_{W_1}) - F_{W_1} G_{W_3} H_{W_2} - F_{W_2} G_{W_1} H_{W_3} - F_{W_3} G_{W_2} H_{W_1} \\
& + F_{W_1} G_{W_2} H_{W_3} + F_{W_2} G_{W_3} H_{W_1} + F_{W_3} G_{W_1} H_{W_2} < 0.
\end{aligned} \tag{3.3.35}$$

Notons que l'équilibre stationnaire (W_1^*, W_2^*, W_3^*) est tels que

$$\begin{aligned}
W_1^* &= \frac{a(bq + p)}{qc - bq - p}, \\
W_2^* &= (1 - W_1^*)(W_1^* + a), \\
W_3^* &= \frac{p(W_2^* + r)}{q}.
\end{aligned}$$

Grâce aux hypothèses du théorème 3.3.5, nous avons

$$H_{W_3} = p - 2 < 0,$$

$$\begin{aligned}
G_{W_2} &= \frac{cW_1^*}{W_1^* + a} - b - \frac{d}{W_2^* + d} \\
&= \frac{(c - b)W_1^* - ab}{W_1^* + a} - \frac{d}{W_2^* + d} < 0,
\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
F_{W_1} &= 1 - 2W_1^* - \frac{a(1 - W_1^*)}{W_1^* + a} \\
&= \frac{-2(W_1^*)^2 + (a + 1)W_1^* - 2a}{W_1^* + a} < 0.
\end{aligned}$$

La deuxième et la troisième inégalité (3.3.34) et (3.3.35) sont satisfaites car on a

$$F_{W_1} < 0, F_{W_2} < 0, F_{W_3} = 0, G_{W_1} \geq 1, G_{W_2} < 0, G_{W_3} < 0, H_{W_1} = 0, H_{W_2} > 0, H_{W_3} < 0.$$

Ce qui achève la démonstration du théorème. \square

3.3.4 Stabilité globale de l'équilibre endémique homogène

Dans ce paragraphe nous allons établir la stabilité de l'équilibre endémique homogène (W_1^*, W_2^*, W_3^*) sous certaines conditions.

Théorème 3.3.6 *Supposons que les hypothèses (H1)-(H3) dans le théorème 3.3.1 sont satisfaites et que*

$$b < c, \quad 1 - a < W_1^* < \frac{ab}{c - b}, \quad W_2^* < d(c - b). \quad (3.3.36)$$

Alors, la solution homogène stationnaire (W_1^, W_2^*, W_3^*) du système (3.3.5) est globalement asymptotiquement stable.*

Démonstration. Notons par

$$\begin{aligned} \phi(W_1, W_2, W_3) &= \int_{W_1^*}^{W_1} \frac{\eta - W_1^*}{\eta} d\eta + \int_{W_2^*}^{W_2} \frac{(\eta - W_2^*)(\eta + d)}{\eta} d\eta + \int_{W_3^*}^{W_3} \frac{\eta - W_3^*}{\eta} d\eta, \\ \Phi(W_1, W_2, W_3) &= \int_{\Omega} \phi(W_1, W_2, W_3) dx. \end{aligned} \quad (3.3.37)$$

Pour montrer que Φ est une fonction de Lyapunov, il suffit de montrer que $\frac{d\Phi}{dt} < 0$:

$$\begin{aligned} \frac{d\Phi}{dt} &= \int_{\Omega} \frac{d\phi(W_1, W_2, W_3)}{dt} dx \\ &= I_1 + I_2. \end{aligned} \quad (3.3.38)$$

On a

$$\begin{aligned}
 I_1 &= \int_{\Omega} \left[\frac{W_1 - W_1^*}{W_1} \left(W_1(1 - W_1) - \frac{W_1 W_2}{W_1 + a} \right) \right. \\
 &\quad + \frac{(W_2 - W_2^*)(W_2 + d)}{W_2} \left(\frac{cW_1 W_2}{W_1 + a} - bW_2 - \frac{W_2 W_3}{W_2 + d} \right) \\
 &\quad \left. + \frac{W_3 - W_3^*}{W_3} \left(pW_3 - \frac{qW_3^2}{W_2 + r} \right) \right] dx \\
 &= \int_{\Omega} \left[\frac{W_1 - W_1^*}{W_1 + a} \left((1 - W_1)(W_1 + a) - W_2 + W_2^* - (1 - W_1^*)(W_1^* + a) \right) \right. \\
 &\quad + \frac{(W_2 - W_2^*)(W_2 + d)}{W_2} \left(cW_1(W_2 + d) - b(W_1 + a)(W_2 + d) - W_3(W_1 + a) \right. \\
 &\quad \left. - cW_1^*(W_2^* + d) - b(W_1^* + a)(W_2^* + d) - W_3^*(W_1^* + a) \right) \\
 &\quad \left. + (W_2 - W_2^*) \left(\frac{qW_3^*}{W_2^* + r} - \frac{qW_3}{W_2 + r} \right) \right] dx \\
 &= - \int_{\Omega} (W_1 - W_1^*, W_2 - W_2^*, W_3 - W_3^*) B (W_1 - W_1^*, W_2 - W_2^*, W_3 - W_3^*)^T dx,
 \end{aligned} \tag{3.3.39}$$

où

$$B = \begin{pmatrix} \frac{W_1 + W_1^* + a - 1}{W_1 + a} & \frac{W_3^* - (c - b)(W_2^* + d)}{W_1 + a} & 0 \\ \frac{1}{W_1 + a} & \frac{ab - (c - b)W_1^*}{W_1 + a} & -\frac{p}{W_2 + r} \\ 0 & 1 & \frac{q}{W_2 + r} \end{pmatrix}. \tag{3.3.40}$$

Grâce aux hypothèses (3.3.36), la matrice B est positive, et par conséquent $I_1 < 0$.
D'autre part, on a

$$\begin{aligned}
 I_2 &= \int_{\Omega} \left[\varepsilon_1 \frac{W_1 - W_1^*}{W_1} \Delta W_1 + \varepsilon_2 \frac{(W_2 - W_2^*)(W_2 + d)}{W_2} \Delta W_2 + \varepsilon_3 \frac{W_3 - W_3^*}{W_3} \Delta W_3 \right] dx \\
 &= -\varepsilon_1 \int_{\Omega} |\nabla W_1|^2 \frac{W_1^*}{W_1} dx - \varepsilon_2 \int_{\Omega} |\nabla W_2|^2 \frac{W_2 + dW_2^*}{W_2} dx \\
 &\quad - \varepsilon_3 \int_{\Omega} |\nabla W_3|^2 \frac{W_3^*}{W_3} dx < 0.
 \end{aligned} \tag{3.3.41}$$

Ce qui achève la démonstration du théorème 3.3.6. □

3.4 Formation des motifs

Les hétérogénéités spatiales ou spatio-temporelles sont une des caractéristiques de nombreux systèmes écologiques et épidémiologiques et ont de profonds effets sur la dynamique d'invasion, la croissance et la persistance des populations (voir [56]). Ces hétérogénéités sont des facteurs déterminant de l'auto-organisation du système étudié. L'identification des facteurs et paramètres permettant de passer de l'état homogène stable à l'émergence de motifs spatiaux ou spatio-temporel est une question d'une grande importance dans l'étude des processus biologiques ou dans la compréhension de l'évolution des écosystèmes. Dans ce paragraphe nous allons donner pour ce modèle de trois espèces, les conditions permettant la formation de structures non-homogènes puis nous allons illustrer par la simulation numérique ces prédictions mathématiques.

3.4.1 Étude théorique de l'"instabilité de diffusion"

On considère le système de trois espèces décrit par l'équation de réaction-diffusion suivante,

$$\begin{aligned}\frac{\partial U}{\partial t} &= F(U, V, W) + D_U \Delta U, \\ \frac{\partial V}{\partial t} &= G(U, V, W) + D_V \Delta V, \\ \frac{\partial W}{\partial t} &= H(U, V, W) + D_W \Delta W,\end{aligned}\tag{3.4.42}$$

où F , G et H représentent la dynamique intra et inter-spécifique de chaque espèce. D_U , D_V et D_W sont les coefficients de diffusion et Δ est le laplacien sur \mathbb{R}^n , $n = 1, 2, 3$.

On s'intéresse à l'étude de la formation des motifs induits par la diffusion. Pour cela on suppose que (U^*, V^*, W^*) est un équilibre stable du système (3.4.42). Donc on a

$$F(U^*, V^*, W^*) = G(U^*, V^*, W^*) = H(U^*, V^*, W^*) = \frac{1}{2}.$$

Pour linéariser le système (3.4.42), on pose

$$\begin{aligned}U(x, t) &= U^* + u(x, t), \\ V(x, t) &= V^* + v(x, t), \\ W(x, t) &= W^* + w(x, t),\end{aligned}\tag{3.4.43}$$

tels que $|u(x, t)| \ll U^*$, $|v(x, t)| \ll V^*$ et $|w(x, t)| \ll W^*$. Grâce à l'analyse de Fourier, on peut écrire

$$u(x, t) = u_0 e^{\sigma t + ikx}, \quad v(x, t) = v_0 e^{\sigma t + ikx}, \quad w(x, t) = w_0 e^{\sigma t + ikx},\tag{3.4.44}$$

où u_0, v_0 et w_0 sont des constantes, la fonction e^{ikx} est périodique et bornée, et k est le vecteur d'onde qui indique la longueur d'onde d'émergence du motif spatial [92, 69].

Dans le cas où le paramètre σ est réel, les motifs spatiales sont stables dans le temps et dans le cas où σ est complexe, les motifs spatiales varient dans le temps.

Dans les deux cas, le signe de la partie réelle de σ détermine la croissance des motifs : si $Re(\sigma) > 0$, le système linéarisé (3.4.44) croît car $|e^{\sigma t}| > 1$ et il y a formation des motifs. Par contre si $Re(\sigma) < 0$, la perturbation linéaire décroît dans le temps car $|e^{\sigma t}| < 1$, et la solution du système perturbé tend vers l'équilibre homogène initial (U^*, V^*, W^*) . Pour plus de détails, voir [92, 69].

En substituons (3.4.44) dans (3.4.42) et en éliminant tous les termes non linéaires (parce qu'ils sont négligeables), on obtient le système algébrique suivant,

$$\begin{pmatrix} \sigma - F_U + D_U k^2 & -F_V & -F_W \\ -G_U & \sigma - G_V + D_V k^2 & -G_W \\ -H_U & -H_V & \sigma - H_W + D_W k^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \\ w_0 \end{pmatrix} = 0, \quad (3.4.45)$$

où $F_U = \frac{\partial F}{\partial U}(U^*, V^*, W^*)$, $F_V = \frac{\partial F}{\partial V}(U^*, V^*, W^*)$, etc.

Le système (3.4.45) admet une solution pour tout $(u_0, v_0, w_0) > 0$. On a alors,

$$\begin{vmatrix} \sigma - F_U + D_U k^2 & -F_V & -F_W \\ -G_U & \sigma - G_V + D_V k^2 & -G_W \\ -H_U & -H_V & \sigma - H_W + D_W k^2 \end{vmatrix} = 0, \quad (3.4.46)$$

et le polynôme caractéristique associé s'écrit :

$$\sigma^3 + a_1(k^2)\sigma^2 + a_2(k^2)\sigma + a_3(k^2) = 0, \quad (3.4.47)$$

où

$$a_1(k^2) = -F_U - G_V - H_W + (D_U + D_V + D_W)k^2, \quad (3.4.48)$$

$$\begin{aligned} a_2(k^2) &= F_U H_W + F_U G_V + G_V H_W - H_V G_W - F_V G_U - F_W H_U \\ &\quad - k^2 (D_W G_V + D_V H_W + D_U H_W + D_U G_V + D_V F_U + D_W F_U) \\ &\quad + k^4 (D_V D_W + D_U D_V + D_U D_W), \end{aligned} \quad (3.4.49)$$

$$\begin{aligned} a_3(k^2) &= -F_U G_V H_W + F_U H_V G_W + F_V G_U H_W - F_V H_U G_W - F_W G_U H_V \\ &\quad + H_U G_V F_W + k^2 (-D_W F_V G_U - D_V H_U F_W - D_W H_U G_W + D_U G_V H_W \\ &\quad + D_V H_W F_U + D_W G_V F_U) - k^4 (D_U D_V H_W + D_U D_W G_V + D_V D_W F_U) \\ &\quad + k^6 D_U D_V D_W. \end{aligned} \quad (3.4.50)$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz [69], pour que $Re(\sigma) < 0$, il faut que

$$a_1(k^2) > 0, \quad (3.4.51)$$

$$a_2(k^2) > 0, \quad (3.4.52)$$

$$a_1(k^2)a_2(k^2) - a_3(k^2) > 0. \quad (3.4.53)$$

Ces conditions déterminent la stabilité du point d'équilibre. L'instabilité de diffusion requière que l'équation homogène stable devient instable à cause de l'interaction et de la diffusion des espèces. Par conséquent, d'après ce qui précède, on s'intéresse à établir les conditions sur le système sans diffusion et avec diffusion :

$$Re(\sigma(k^2 = 0)) < 0, Re(\sigma(k^2 > 0)) > 0, \text{ pour un certain } k^2 > 0. \quad (3.4.54)$$

Dans le système de réaction diffusion modélisant deux espèces, l'instabilité de diffusion, appelée aussi "instabilité de Turing", se manifeste à partir d'un nombre fini de vecteurs d'onde en produisant des motifs spatiales stables dépendant essentiellement de la condition initiale. Ceci a été traité dans le premier chapitre. En ajoutant une troisième espèce, Hothmer et Scriven (1969) ont remarqué la formation de motifs plus complexes. Pour un système de trois équations, on utilise l'inégalité (3.4.54) pour déterminer sous quelles conditions, elles peuvent changer de signe. Des motifs spatiales peuvent émerger si une des inégalité (3.4.54) devient négatives.

On se restreint dans la suite, au cas où k^2 est un réel. Notons que si k^2 est complexe, on peut observer des structures spatiales complexes. On montrera que le changement de signe de $a_3(k^2)$ produit des motifs spatiales fixes dans le temps, alors que le changement de signe de $(a_1 a_2 - a_3)(k^2)$ produit des motifs spatio-temporels.

On va étudier les changements de signe des conditions (3.4.51), (3.4.52) et (3.4.53) :

On a $a_1(0) > 0$ si au moins F_U , G_V ou H_W est négatif. Biologiquement, ceci se traduit par le fait qu'une des espèces admet une dynamique stable quand les deux autres ont une densité constante. Ainsi, $a_1(k^2) = \alpha + \beta k^2$, avec

$$\begin{aligned} \alpha &= -F_U - G_V - H_W, \\ \beta &= D_U + D_V + D_W. \end{aligned}$$

Par suite, $a_1(k^2) > 0$ si $\alpha > 0$, et par conséquent, il ne se produit pas d'instabilité de diffusion. Les conditions (3.4.52), et (3.4.53) sont des fonctions cubiques de k^2 de la forme

$$f(k^2) = b(k^2)^3 + c(k^2)^2 + dk^2 + h,$$

avec $b \geq 0$ et $h > 0$.

Si f admet un minimum, on trouve par simple calcul que, $\frac{df}{d(k^2)} = 0$ et $\frac{d^2 f}{d^2(k^2)} > 0$.

Ce minimum est atteint pour la valeur suivante de k^2 ,

$$k_{inf}^2 = \frac{-c + (c^2 - 3bd)^{\frac{1}{2}}}{3b}. \quad (3.4.55)$$

k_{inf}^2 est un réel positif si

$$d < 0 \text{ ou } c < 0 \text{ et } c^2 > 3bd, \quad (3.4.56)$$

et $f(k_{inf}^2) < 0$ si

$$2c^3 - 9bcd - 2(c^2 - 3bdk^{\frac{3}{2}}) + 27bh^2 < 0. \quad (3.4.57)$$

La combinaison de (3.4.56) et (3.4.57) fournit les conditions nécessaires pour avoir l'instabilité dite de diffusion. Les valeurs des coefficients b, c, d et h de $f(k^2)$ sont données dans le tableau 3.4.1. En substituant ces coefficients dans (3.4.57), on obtient une expression dans laquelle, on ne peut pas tirer un grand profit. C'est pourquoi, on se concentre sur les conditions $c < 0, d < 0$ de (3.4.57). Elles seront nécessaires pour la formation de motifs.

En utilisant les conditions d'équilibre stable homogène sur le système sans diffusion ($a_1(0) > 0, a_3(0) > 0, (a_1(0)a_2(0) - a_3(0)) > 0$) et la condition nécessaire sur le système avec diffusion (c'est-à-dire, au moins une des conditions suivantes, $a_1(k^2) < 0, a_3(k^2) < 0, [a_1a_2 - a_3](k^2) < 0$, pour un certain $k^2 \neq 0$), on obtient une condition générale nécessaire pour avoir une instabilité pour le système de réaction-diffusion avec trois espèces. Ces conditions sont résumées dans le tableau 3.4.1 et sont en cohérence avec les résultats obtenus dans le cas de deux espèces (voir [69]). En particulier, le coefficient du diffusion d'au moins une des populations doit être différent des autres.

Sous la condition que toutes les espèces diffusent, il existe un nombre fini de vecteurs d'onde qui sont la source de cette instabilité, cela signifie que la longueur d'onde de ces motifs émergent peut être estimé et essentiellement indépendamment de la petite perturbation initiale au voisinage de l'équation homogène. Si une des espèces ne diffusent pas, alors $ba_3 = 0$ et il est possible d'obtenir une infinité de vecteurs d'onde conduisant à une instabilité. L'étude analytique précédente, nous fournit des conditions nécessaires sous lesquelles l'équilibre stable homogène devient instable par diffusion des espèces, cependant, elle ne fournit pas une description temporelle de la nature de l'instabilité. C'est pourquoi, nous devons déterminer si σ est réel (ce qui implique la formation des motifs spatiaux fixes temporellement), ou σ est complexe (ce qui implique la formation des motifs spatio-temporels).

Posons $\sigma = p + iq$ et substituons le dans l'équation (3.4.47). En séparant la partie réelle et imaginaire, on obtient les deux équations suivantes,

$$p^3 - 3pq^2 + a_1(p^2 - q^2) + a_2p + a_3 = 0 \tag{3.4.58}$$

$$-q^3 + 3p^2q + 2a_1pq + a_2q = 0. \tag{3.4.59}$$

Dans le cas où σ est réel, on a

$$q = 0 \text{ ou } q^2 = 3p^2 + 2a_1p + a_2.$$

En substituant cette expression de q^2 dans (3.4.58), on obtient

$$\Theta(p) \equiv 8p^3 + 8a_1p^2 + 2p(a_1^2 + a_2) + a_1a_2 - a_3 = 0. \tag{3.4.60}$$

L'équation (3.4.60) peut admettre une solution réelle positive de deux manières : en effet,

1. si $(a_1a_2 - a_3)(k^2) < 0$ alors $\Theta(0) < 0$. Comme $\Theta(p) \rightarrow +\infty$ quand $p \rightarrow +\infty$, il existe alors au moins une racine positive.
2. si $\Theta(p)$ admette un extremum en

$$p = \tilde{p} = \frac{-2a_1 + (a_1^2 - 3a_2)^{\frac{1}{2}}}{6} > 0,$$

telle que $\Theta(\tilde{p}) < 0$. Cette alternative nécessite que $a_1^2 + a_2 < 0$ pour que $\tilde{p} > 0$. Si $a_2(k^2) > 0$, alors il existe toujours une valeur réelle positive q correspondant à une valeur positive de p . Ainsi, il y a formation de motifs spatio-temporelles. Cependant il n'y a plus de restriction si $a_2(k^2) < 0$, car les solutions deviennent spatio-temporelles si

$$p > p_c \equiv \frac{-a_1 + (a_1^2 - 3a_2)^{\frac{1}{2}}}{3} > \tilde{p},$$

sinon, les motifs spatiaux sont stables car q est imaginaire. Ces résultats sont résumés dans le tableau 3.4.1.

height	a_3	$a_1a_2 - a_3$
b	$D_H D_P D_Q$	$(D_P + D_Q)(D_H^2 + D_P D_Q + D_H D_P + D_H D_Q)$
c	$-(D_P D_H C_Q + D_H D_Q B_P + D_P D_Q A_H)$	$-A_H(D_P + D_Q)(2D_H + D_P + D_Q)$ $-B_P(D_H + D_Q)(D_H + 2D_P + D_Q)$ $-C_Q(D_H + D_P)(D_H + D_P + 2D_Q)$
d	$D_H(B_P C_Q - C_P B_Q)$ $+D_P(A_H C_Q - C_H A_Q)$ $+D_Q(A_H B_P - A_P B_H)$	$D_H(2A_H C_Q + 2A_H B_P + 2B_P C_Q$ $+C_Q^2 + B_P^2 - A_P B_H - A_Q C_H)$ $+D_P(2B_P A_H + 2B_P C_Q + 2C_Q A_H$ $+A_H^2 + C_Q^2 - B_H A_P - B_Q C_P)$ $+D_Q(2B_P A_H + 2B_P C_Q + 2C_Q A_H$ $+A_H^2 + B_P^2 - A_Q C_H - B_Q C_P)$
h	$a_3(0)$	$a_1(0)a_2(0) - a_3(0)$

TAB. 3.1 – Les valeurs des coefficients b , c , d et h en fonction de $a_3(k^2)$ et de $(a_1a_2 - a_3)(k^2)$

height	a_3	$a_1a_2 - a_3$
$c < 0$	parmi ces trois termes A_H , B_P et C_Q , au moins deux sont de signes différents au moins un des coefficients est différent des autres	idem idem
$d < 0$	au moins un des coefficients est différent des autres	$(2D_Q + D_H + D_P)B_H A_P$ $+(2D_P + D_H + D_Q)A_Q C_H$ $+(2D_H + D_P + D_Q)B_Q C_P < 0$
	au moins un de ces termes est négatif : $B_P C_Q - C_P B_Q$ $A_H C_Q - C_H A_Q$ $A_H B_P - A_P B_H$	

TAB. 3.2 – Les conditions nécessaires et non suffisantes pour avoir une instabilité de diffusion pour un modèle de 3 espèces en utilisant la condition (3.4.55).

height a_3	$a_1 a_2 - a_3$	a_2	conditions	motifs
+	+	+	pas de conditions	pas de formation de motifs
+	-	+	pas de conditions	motifs spatio-temporels
-	+	+	pas de conditions	motifs temporellement stables
-	-	-	$p > p_c$	motifs spatio-temporels
-	-	-	$p < p_c$	motifs temporellement stables
+	-	-	$p > p_c$	motifs spatio-temporels
+	-	-	$p < p_c$	motifs temporellement stables
-	+	-	$a_1^2 + a_2 > 0$	motifs temporellement stables
-	+	-	$a_1^2 + a_2 > 0, \Omega(\bar{p}) > 0$	motifs temporellement stables
-	+	-	$a_1^2 + a_2 > 0, \Omega(\bar{p}) < 0$	motifs temporellement stables
-	+	-	$\bar{p} \leq p < p_c$	
-	+	-	$a_1^2 + a_2 > 0, \Omega(\bar{p}) < 0$ $p > p_c$	motifs spatio-temporels

TAB. 3.3 – Résumé de l'effet de la variation des coefficients sur la dispersion et la nature de la distribution spatiale.

3.4.2 Applications

Nous allons appliquer l'étude faite au paragraphe précédant au système de réaction-diffusion suivant,

$$\begin{cases} \frac{\partial U}{\partial t} = \left(a_0 - b_0 U - \frac{v_0 V}{U + d_0} \right) U + \delta_1 \Delta U, \\ \frac{\partial V}{\partial t} = \left(-a_1 + \frac{v_1 U}{U + d_0} - \frac{v_2 W}{V + d_2} \right) V + \delta_2 \Delta V, \\ \frac{\partial W}{\partial t} = \left(c_3 - \frac{v_3 W}{V + d_2} \right) W + \delta_3 \Delta W, \end{cases} \quad (3.4.61)$$

Le système (3.4.61) admet alors une unique solution stationnaire homogène (U^*, V^*, W^*) strictement positif qui est donnée par,

$$\begin{cases} U^* = \frac{(a_1 v_3 + v_2 c_3) d_0}{v_3 (v_1 - a_1) - v_2 c_3}, \\ V^* = \frac{(a_0 - b_0 U^*) (U^* + d_0)}{c_3 (V^* + d_2)}, \\ W^* = \frac{v_0}{v_3}, \end{cases} \quad (3.4.62)$$

La matrice Jacobienne associée $J(U^*, V^*, W^*)$ est la suivante,

$$J(U^*, V^*, W^*) = \begin{pmatrix} F_U & F_V & F_W \\ G_U & G_V & G_W \\ H_U & H_V & H_W \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_0 - 2b_0U^* - \frac{d_0(a_0 - b_0U^*)}{U^* + d_0} & \frac{-v_0U^*}{U^* + d_0} & 0 \\ \frac{v_1d_0(a_0 - b_0U^*)}{v_0d_0 + v_0U^*} & -a_1 + \frac{v_1U^*}{U^* + d_0} - \frac{v_2c_3}{v_3V^* + d_2v_3} & \frac{-v_2V^*}{V^* + d_2} \\ 0 & \frac{c_3^2}{v_3} & -c_3 \end{pmatrix}$$

Dans le paragraphe précédent nous avons établi les conditions pour la formations de motifs spatiaux ou spatio-temporels. Nous allons utiliser ici ces conditions afin de déterminer numériquement des espaces de paramètres dans lesquels on observe ces motifs.

Pour obtenir des motifs spatiaux stables, on fixe les paramètres de la façon suivante,

$$\begin{cases} v_3 = 0.6, v_2 = 0.4, v_1 = 0.8, a_1 = 0.4, c_3 = 0.2, d_0 = 0.5, a_0 = 0.7, v_0 = 0.6, \\ d_2 = 0.4, b_0 = 0.25, \delta_1 = 0.03, \delta_2 = 0.02, \delta_3 = 0.05 \end{cases} \quad (3.4.63)$$

Si on fait varier le taux de mortalité naturelle de la proie $b_0 \in (0.25, 0.6)$, $a_3(k)$ devient négatif pour certaines valeurs de k . Ainsi pour $k = 5.0$, on obtient en fonction de b_0 , les courbes d'évolution des coefficients de dispersion $a_1(k)$, $a_3(k)$ et $(a_1(k)a_2(k) - a_3(k))$ à la figure 3.1. La figure 3.2 représente les courbes d'évolution des coefficients de dispersion en fonction de k . Nous remarquons que $a_3(k)$ devient négatif pour certaines valeurs de k , cela signifie que la structure spatiale qui se formera est stable temporellement car la valeur de la dispersion σ est réelle (voir Tableau 3.4.1). Pour illustrer cela nous simulons les évolutions de la distributions spatiales des trois populations dans le domaine borné $[0, 50] \times [0, 50]$. La condition aux bords est de type Neumann, c'est à dire qu'il n'y a ni émigration ni immigration de populations. La condition initiale est une faible perturbation, aléatoire de l'équilibre homogène (U^*, V^*, W^*) . Notons que même si nous fixons la condition initiale autrement, nous obtiendrons des motifs stables en temps car la longueur d'onde est le facteur déterminant à la formation de telles structures. Ces structures spatiales stables sont illustrées à la figure 3.3.

Pour obtenir des motifs spatio-temporels, nous allons considérer une autre plage de paramètres en posant la condition suivante :

$$\begin{cases} v_3 = 0.8, v_2 = 0.4, v_1 = 0.75, a_1 = 0.3, c_3 = 0.2, d_0 = 0.7, a_0 = 0.5, b_0 = 0.122, \\ d_2 = 0.9, b_0 = 0.25, \delta_1 = 0.03, \delta_2 = 0.01, \delta_3 = 0.05 \end{cases} \quad (3.4.64)$$

Nous faisons alors varier entre 0.6 et 1.0, le taux de prédation v_0 de la population V sur l'espèce U . Pour $k = 1.1$, nous obtenons à la figure 3.4 l'évolution des coefficients de la

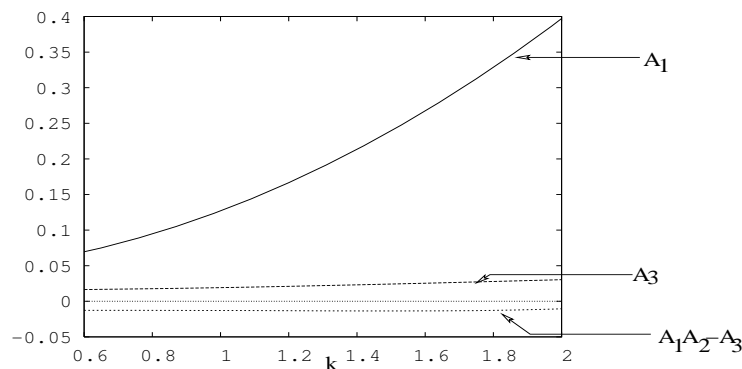


FIG. 3.1 – Courbes d'évolution des coefficients de la dispersion pour le système (3.4.61), en fonction du paramètre b_0 ; les autres paramètres sont donnés dans (3.4.63) et $k = 5.0$.

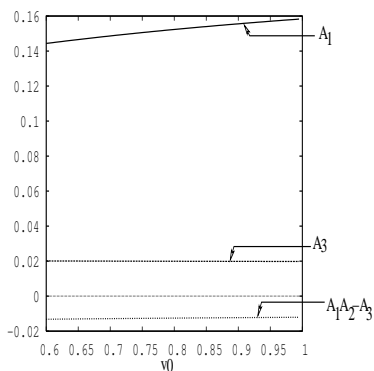


FIG. 3.2 – Courbes d'évolution des coefficients de la dispersion pour le système (3.4.61), en fonction du paramètre k ; les autres paramètres sont donnés dans (3.4.63) et $b_0 = 0.4025$.

dispersion σ en fonction de v_0 . Nous remarquons que $a_1(k)$ et $a_3(k)$ sont positifs alors que $a_1(k)a_2(k) - a_3(k)$ est négatif. Pour confirmer cette tendance, nous traçons $a_1(k)$, $a_3(k)$ et $a_1(k)a_2(k) - a_3(k)$ en fonction de k , les paramètres sont fixés dans (3.4.64) et $v_0 = 0.633$. Ainsi d'après ces courbes (figures 3.4 et 3.5), $(a_1(k)a_2(k) - a_3(k))$ est négatif. Cela signifie, d'après le tableau 3.3, que σ est complexe, ainsi la distribution spatiale qui se forme est hétérogène et varie temporellement, voir les figures 3.6, 3.9.

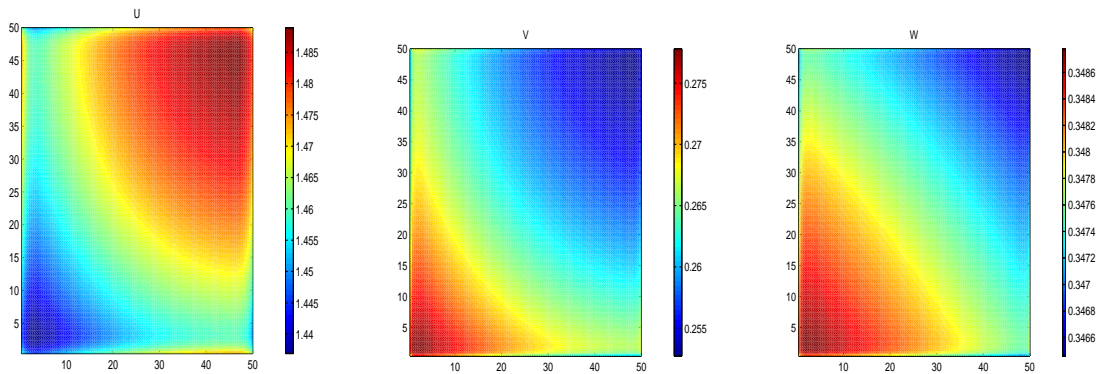


FIG. 3.3 – Formation de sturture spatiales stables pour le système (3.4.61); les paramètres sont donnés dans (3.4.63) et $b_0 = 0.4025$.

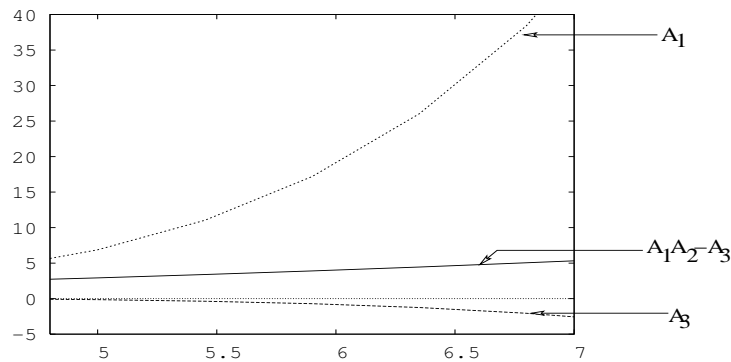


FIG. 3.4 – Courbes d'évolution des coefficients de la dispersion pour le système (3.4.61), en fonction du paramètre b_0 ; les autres paramètres sont donnés dans (3.4.63) et $k = 5.0$.

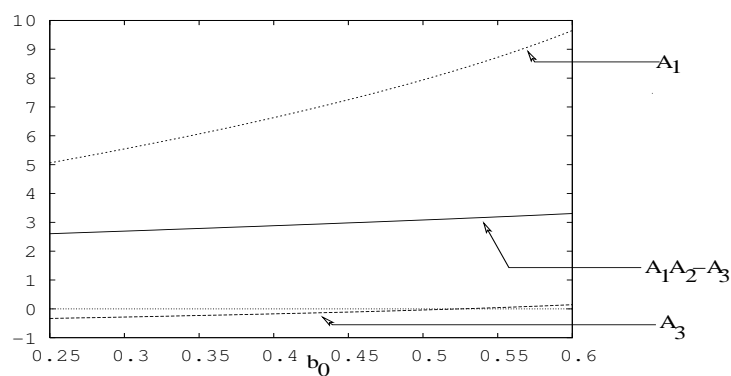


FIG. 3.5 – Courbes d'évolution des coefficients de la dispersion pour le système (3.4.61), en fonction du paramètre k ; les autres paramètres sont donnés dans (3.4.63) et $b_0 = 0.633$.

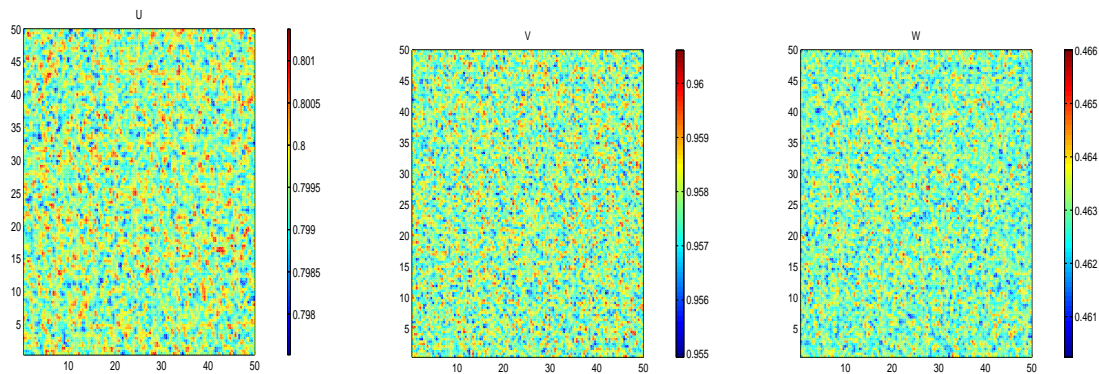


FIG. 3.6 – *Distribution initiale des populations pour le système (3.4.61); les paramètres sont donnés dans (3.4.64) et $b_0 = 0.633$.*

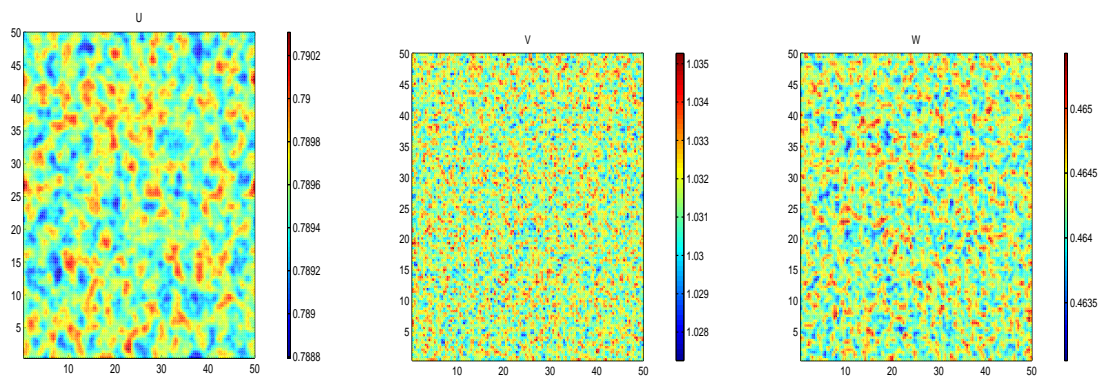


FIG. 3.7 – *Auto-organisation du système et formation de structures spatio-temporelles à $t = 100$ pour le système (3.4.61); les paramètres sont donnés dans (3.4.64) et $b_0 = 0.633$.*

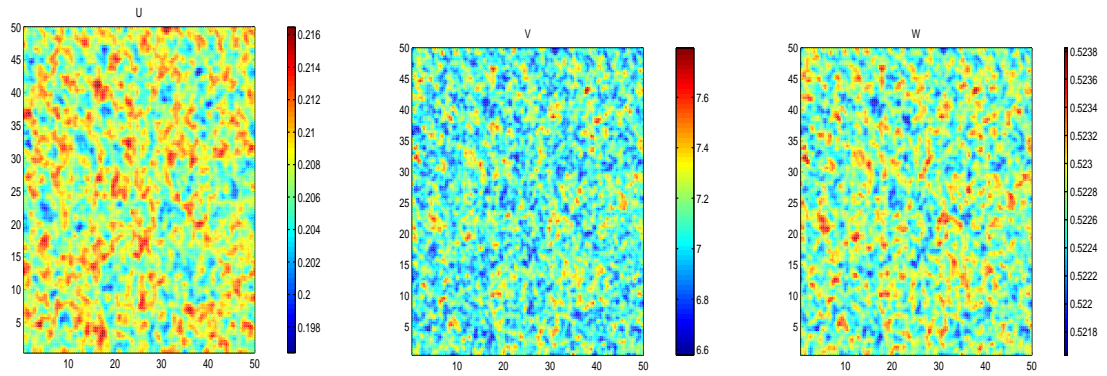


FIG. 3.8 – Auto-organisation du système et formation de structures spatio-temporelles à $t = 500$ pour le système (3.4.61); les paramètres sont donnés dans (3.4.64) et $b_0 = 0.633$.

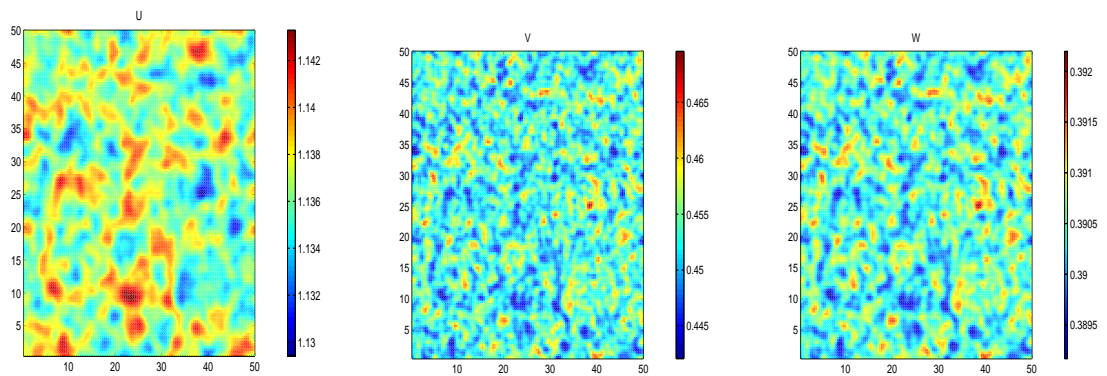


FIG. 3.9 – Auto-organisation du système et formation de structures spatio-temporelles à $t = 800$ pour le système (3.4.61); les paramètres sont donnés dans (3.4.64) et $b_0 = 0.633$.

Chapitre 4

Approche combinée utilisant les adénovirus réplicatifs pour la thérapie génique du cancer

4.1 Introduction

Près de trente années de recherches intensives et plus de 1,2 million de publications traitant du cancer ont permis l'accumulation d'une grande quantité d'informations quant à la genèse de cette maladie. Des résultats tant sur l'analyse d'altérations génomiques chez l'humain que sur l'expérimentation en culture cellulaire et chez l'animal ont clairement établi que le développement du cancer est le résultat d'une combinaison entre, d'une part, l'activation de voies favorisant la prolifération cellulaire et, d'autre part, l'inhibition de signaux restreignant le potentiel prolifératif des cellules. Hanahan et Weinberg [41] ont récemment proposé de classer ces différentes modifications en six catégories, qui semblent généralement retrouvées dans chaque type de cancer : autosuffisance en signaux de croissance, insensibilité aux signaux d'inhibition de croissance, résistance à l'apoptose, potentiel réplicatif infini, potentiel de néovascularisation et capacité d'invasion tissulaire.

Nous allons présenter un état des lieux des nouveaux outils de thérapie en cours de développement qui tirent directement leurs bases stratégiques des découvertes moléculaires de la transformation cellulaire. Les traitements traditionnels du cancer, telles la chimiothérapie et la radiothérapie, ont pour principal défaut une absence de sélectivité entre cellules saines et cellules transformées. Une thérapie qui ciblerait sélectivement les cellules cancéreuses sans affecter les tissus sains avoisinants serait évidemment un grand progrès. La mise en évidence des enchaînements moléculaires pouvant entraîner un cancer a parallèlement offert autant de nouvelles cibles potentielles pour espérer bloquer la maladie.

L'activité antitumorale est le fait de l'action simultanée du cycle viral lytique et d'un ou de plusieurs gènes thérapeutiques. La connaissance de la biologie des virus et de leurs interactions avec les protéines du cycle cellulaire ont permis de développer des virus onco-

lytiques ayant un meilleur ratio efficacité/toxicité. Ces virus sont appelés virus réplcatifs conditionnels ou sélectifs car à cause de leurs modifications génomiques et structurales, ils se répliquent préférentiellement dans les cellules tumorales. Cette propriété peut être intrinsèque au virus lui même, comme par exemple la transformation cellulaire par activation du proto-oncogène "Ras", ce qui permet la réplcation virale et entraîne la destruction des cellules infectées. Les études réalisées in vivo dans différents modèles murins de tumorigenèses, ont révélé que l'infection locale par les réovirus entraîne la régression des tumeurs. De tels virus oncolytiques pourraient donc représenter une voie thérapeutique de certains cancers, voir [93].

Ce chapitre traite d'une procédure de thérapies combinées contre le cancer en utilisant les virus oncolytiques et les inhibiteurs. Les adénovirus sont des virus icosaoédriques non enveloppés à ADN double brin. Ils sont très étudiés dans le but d'une application possible en thérapie génique ou en thérapie anticancéreuse. La réplcation des adénovirus génétiquement modifiés infectent les cellules cancéreuses, se reproduisent à l'intérieur d'eux et éventuellement, causent leur mort. Quand les cellules infectées meurent, les virus à l'intérieur d'eux sont libérés et infectent ensuite d'autres cellules tumorales.

Il est connu depuis 1976 que les adénovirus humains du sous-groupe C et les coxsackievirus du groupe B ont un récepteur en commun, voir [60]. En 1997, la nature de ce récepteur a été déterminée, il est appelé **CAR** (coxsackie-adenovirus receptor) [15]. La protéine **CAR** est une protéine transmembranaire de type 1 appartenant à la famille des immunoglobulines (Ig). Cette protéine de 46 kDa est ubiquitaire à la surface des tissus cellulaires humains et elle est constituée d'un domaine intracellulaire et d'un domaine extracellulaire séparés par un domaine transmembranaire. Le succès de la prolifération du virus dans les cellules cancéreuses est lié à la présence du récepteur **CAR**.

Nous allons introduire des terminologies de biologistes que nous utiliseront dans ce chapitre et qui ne sont pas familières à un mathématicien.

ONYX-015 est un adénovirus génétiquement modifié, conçu sélectivement pour se répliquer et se lyser dans des cellules cancéreuses tout en épargnant les cellules normales.

Les voies de signalisation : Les cellules perçoivent les changements de leur environnement par l'intermédiaire de récepteurs, le plus souvent membranaires. Ces récepteurs vont transmettre un signal extracellulaire à l'intérieur de la cellule en activant une série de modifications protéiques ou une cascade de signalisation qui va permettre à la cellule de réagir. Les voies de signalisation des inhibiteurs **MEK** (Mitogen Activated Protein Kinase), permettent l'engagement rapide d'un programme d'expression génique en réponse à un stimulus. Ces voies de signalisation ont été extrêmement bien conservées au cours de l'évolution et sont constituées de protéines kinases qui s'activent en cascade et transmettent le signal par une suite d'interaction entre protéines. Les voies de signalisation des **MEK**, comme celles de **p38** (voir [93]), jouent un rôle important dans le contrôle de la mort cellulaire. Toutefois, les inhibiteurs **MEK** temporaires peuvent provoquer l'arrêt du cycle cellulaire qui inhibe le cycle de vie de **ONYX-015** (voir [99, 101]).

Le cycle cellulaire est généralement considéré comme composé de quatre phases de croissance-

division : la phase (G1), première phase de croissance, la phase (S) durant laquelle l'ADN est répliqué, la phase (G2), qui est la seconde phase de croissance cellulaire et, la phase (M), celle de la mitose. Il existe une phase dite de quiescence qui correspond à la sortie du cycle, phase de repos (G0).

L'adénovirus **ONYX-015** a besoin de verrouiller les cellules en phase (S) pour se reproduire et pour provoquer la lyse cellulaire. Ainsi, les inhibiteurs de **MEK** peuvent limiter la réplication du virus. Pour concevoir une thérapie synergique efficace, la promotion de l'infection par le virus doit être mieux équilibrée avec l'inhibition de la production de virus.

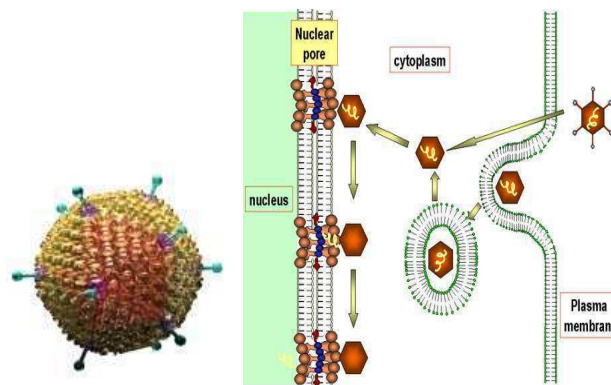


FIG. 4.1 – Comportement des Adénovirus dans une cellule cancéreuse.

4.2 Modélisation du problème

La représentation de la structure spatiale d'une tumeur solide requière l'utilisation explicite d'un modèle décrit sous forme d'équations aux dérivées partielles (EDP). On prend en considération les changements spécifiques provoqués par l'expression du gène **CAR** modulé par l'inhibiteur **MEK**. Ce modèle est une expansion classique des travaux de [95, 94, 99, 101]. Il décrit les dynamiques spatio-temporelles des populations et leurs interactions locales. La dynamique spatiale des population est représentée par terme de diffusion dans un domaine Ω de dimension 3. Les interactions locales prennent en considération à la fois la dynamique de la population des cellules cancéreuses, des virus répliatifs et de la réponse immunitaire qui reconnaît les antigènes viraux dans les cellules cancéreuses.

Le modèle mathématique que nous étudions, utilise les variables suivantes :

V_1 est la densité de cellules cancéreuses susceptible mais non infectées,

V_2 est la densité de cellules cancéreuses infectées,

V_3 est la densité de virus dans le tissu extra-cellulaire.

Pour simplifier le modèle, nous supposons que le gène **CAR** s'exprime en moyenne à la surface cellulaire avec une densité constante r . Cela signifie que r devient un paramètre du modèle et qu'il faudra déterminer sa valeur optimale pour obtenir un traitement efficace. Le modèle que nous allons étudier est un système d'EDP spatio-temporel de type réaction-diffusion. Il s'écrit ainsi,

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial V_1(t, x)}{\partial t} = \varepsilon_1 \Delta V_1 + \rho(1 - u)V_1(1 - V_1) - dV_1 - \frac{\beta r V_1 V_3}{1 + \varepsilon V_3}, \quad t > 0, \quad x \in \Omega \\ \frac{\partial V_2(t, x)}{\partial t} = \varepsilon_2 \Delta V_2 + \frac{\beta r V_1 V_3}{1 + \varepsilon V_3} - dV_2 - a(1 - u)V_2, \quad t > 0, \quad x \in \Omega \\ \frac{\partial V_3(t, x)}{\partial t} = \varepsilon_3 \Delta V_3 + k(1 - u)V_2 - bV_3, \quad t > 0, \quad x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (4.2.1)$$

Le système d'équations (4.2.1) s'explique de la façon suivante :

L'intensité de l'application de l'inhibiteur **MEK** est capturée par le paramètre u qui varie entre 0 et 1. Si $u = 0$, toute cellule en phase (G1) poursuit normalement ses quatre phases et il n'y pas de production de molécules **CAR**. Si $u = 1$, les cellules en phase (G1) arrêtent leurs cycles et la production de molécules **CAR** est en théorie maximale. La population de cellules tumorales non infectées prolifère à un taux ρ et meurent naturellement à un taux égal à d . On suppose qu'elles croissent de façon logistique et cette croissance peut être ralentie par l'inhibiteur grâce à l'expression $1 - u$. Quand les virus rencontrent les cellules tumorales susceptibles, une infection peut se produire. Cela exige que l'interaction des virus libres avec des récepteurs **CAR** à la surface d'une cellule tumorale susceptible, se produit avec un taux égal à $\beta r V_1 V_3$. Le taux d'infection est donc proportionnel à la moyenne r du nombre de récepteurs sur la surface de la cellule, à la densité V_3 de virus libres, et à la densité V_1 de cellules tumorales susceptibles. Comme la population du virus devient hyper-abondante par rapport à celle des cellules non infectées, des infections multiples des cellules déjà infectées deviennent plus probables, de sorte que le taux d'infection se sature par le terme $\frac{1}{1 + \varepsilon V_3}$. Les cellules tumorales infectées peuvent mourir par mortalité naturelle avec un taux égal à d et par mortalité provoquée par le virus dont le taux est égal à a . Ce taux de mortalité a induit par les virus est proportionnel à $1 - u$. Cela signifie que la croissance de l'activité de l'inhibiteur correspond à une diminution du nombre de cellules cancéreuses tuées par le virus. La raison en est qu'il faut une production de virus pour que le nombre de cellules tumorales tuées par les virus augmente, ce qui ne se produit pas en présence de l'inhibiteur, car le cycle des cellules s'arrêtent en phase (G1). Les cellules infectées produisent de nouveaux virus avec un taux k qui est de nouveau diminué par la présence de l'inhibiteur à cause du terme $1 - u$. La densité des virus libres diminue suivant un taux b .

4.3 Étude mathématique du modèle

Dans cette section, on étudie la stabilité des équilibres homogènes du système (4.2.1). Pour cela, on utilise la méthode développée dans l'article [90], basée sur les condition des mineurs principaux. Soit P une matrice carré d'ordre 3 dont les valeurs propre sont négatives et $D = (d_1, d_2, d_3)$ une matrice diagonale telle que $d_i \geq 0$, $i = 1, 2, 3$.

$$P = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & p_{13} \\ p_{21} & p_{22} & p_{23} \\ p_{31} & p_{32} & p_{33} \end{pmatrix} \quad (4.3.2)$$

Définition 4.3.1 P satisfait les condition des mineurs principaux si

$$p_{11} \leq 0, p_{22} \leq 0, p_{33} \leq 0, \det(P) \leq 0, \quad (4.3.3)$$

$$\det \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} \\ p_{21} & p_{22} \end{pmatrix} \geq 0, \det \begin{pmatrix} p_{11} & p_{13} \\ p_{31} & p_{33} \end{pmatrix} \geq 0, \text{ et } \det \begin{pmatrix} p_{22} & p_{23} \\ p_{32} & p_{33} \end{pmatrix} \geq 0. \quad (4.3.4)$$

On considère le système suivant,

$$\begin{cases} \partial_t v(t, x) = D\Delta v + Pv & \text{dans } \Omega \times (0, \infty), \\ \frac{\partial v}{\partial \eta} = 0 & \text{sur } \partial\Omega \times (0, \infty), \\ v(0, x) = v_0(x), & \text{dans } \Omega. \end{cases} \quad (4.3.5)$$

Théorème 4.3.2 *L'équilibre homogène $v = 0$ du système (4.3.5) est stable si et seulement si P satisfait les condition des mineurs principaux (4.3.3) et (4.3.4).*

Le système (4.2.1) admet deux états d'équilibres homogènes $S^0 = (0, 0, 0)$ et $S^* = (S_1, S_2, S_3)$ avec,

$$\begin{cases} S_1 = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{\beta r}{k} - \frac{d}{\rho(1-u)} + \sqrt{\delta} \right), \\ S_2 = \frac{b}{k(1-u)} S_3, \\ S_3 = \varepsilon^{-1} \left(\frac{\beta r k (1-u) S_1}{b(d + a(1-u))} - 1 \right), \end{cases} \quad (4.3.6)$$

où,

$$\delta = \left(\frac{\beta r}{k} + \frac{d}{\rho(1-u)} - 1 \right)^2 + \frac{4b(d + a(1-u))}{\rho \varepsilon k (1-u)}. \quad (4.3.7)$$

Théorème 4.3.3 *Supposons que $u > 1$ et $d > a(u - 1)$. Alors, pour tout coefficient de diffusion ε_i ($i=1,2,3$), l'équilibre S^0 est asymptotiquement stable.*

Démonstration. Soit J_{S^0} la matrice jacobienne associée à S^0 ,

$$J_{S^0} = \begin{pmatrix} \rho(1-u) - d & 0 & 0 \\ 0 & -d - a(1-u) & 0 \\ 0 & k(1-u) & -b \end{pmatrix} \quad (4.3.8)$$

D'après le théorème 4.3.2, il suffit de vérifier que la matrice jacobienne J_{S^0} satisfait les conditions des mineurs principaux. En effet, sous les hypothèses du théorème 4.3.3, on vérifie aisément que les éléments diagonaux de J_{S^0} sont négatifs et que J_{S^0} satisfait les conditions (4.3.3) et 4.3.4). \square

L'équilibre S^0 est asymptotiquement stable implique que la tumeur pourrait être éradiquée avec une assez forte dose d'inhibiteur **MEK**, mais il est peu probable que la dose tolérable de l'inhibiteur **MEK** pourrait arrêter de manière efficace la cellule tumorale en phase de division (G1). Remarquons que pour $u < 1$, l'équilibre S^0 est instable pour des valeurs de $\varepsilon_i \geq 0$, $i = 1, 2, 3$, car il existe au moins un mineur principal d'ordre 1 qui est strictement positif. Nous supposons dans la suite qu'on ne peut pas avoir une dose suffisante d'inhibiteur **MEK** pour l'éradication du cancer, en terme mathématique, nous supposons que $u < 1$. Puisque qu'on ne peut pas éradiquer totalement les cellules cancéreuses, la stratégie consiste à minimiser l'équilibre homogène S^* et à le stabiliser.

Notons par

$$S_1(r) \equiv \frac{1}{2} \left(1 - \frac{\beta r}{k} - \frac{d}{\rho(1-u)} + \sqrt{\delta} \right). \quad (4.3.9)$$

Alors on déduit de (4.3.7) que

$$\begin{aligned} \frac{dS_1(r)}{dr} &= \frac{1}{2} \left(-\frac{\beta}{k} + \frac{\beta}{k} \left(\frac{\beta r}{k} + \frac{d}{\rho(1-u)} - 1 \right) \frac{1}{\sqrt{\delta}} \right) \\ &= \frac{\beta}{2k} \left(-1 + \left(\frac{\beta r}{k} + \frac{d}{\rho(1-u)} - 1 \right) \frac{1}{\sqrt{\delta}} \right) < 0. \end{aligned}$$

$S_1(r)$ est une fonction décroissante vérifiant $\lim_{r \rightarrow +\infty} S_1(r) = 0$. Il existe alors un certain seuil maximal r_{\max} pour lequel $S_1(r)$ est minimal. Une manière de réduire la taille des cellules cancéreuses est de déterminer la densité maximale des molécules **CAR**. Cependant dans la réalité, la densité de la protéine **CAR** à la surface cellulaire, ne peut excéder un certain seuil maximal r_{\max} . Ainsi, une manière de réduire la densité des cellules cancéreuses non infectées, est d'obtenir une densité de la protéine **CAR** égale à r_{\max} . A partir de cette densité, on détermine la densité minimale des cellules cancéreuses non infectées à l'équilibre homogène, puis on détermine les conditions de stabilité de cet équilibre.

L'étude de la stabilité de S^* est plus complexe car elle dépend de plusieurs paramètres. En fait, nous allons déterminer les valeurs propres associées à la matrice jacobienne du

système linéarisé au voisinage de S^* . La matrice jacobienne s'écrit

$$J_{S^*} \equiv \begin{pmatrix} \rho(1-u)(1-2V_1) - d - \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} & 0 & -\frac{\beta r V_1}{(1 + \varepsilon V_3)^2} \\ \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} & -d - a(1-u) & \frac{\beta r V_1}{1 + \varepsilon V_3} \\ 0 & k(1-u) & -b \end{pmatrix} \quad (4.3.10)$$

Théorème 4.3.4 *Supposons que $d > \rho(1-u)$ et $u < 1$. Alors, pour tout coefficient de diffusion ε_i ($i = 1, 2, 3$), l'équilibre endémique S^* est asymptotiquement stable.*

Démonstration. Vérifions que la matrice jacobienne J_{S^*} satisfait la condition des mineurs principaux donné dans la définition (4.3.1). Sous les hypothèses du théorème 4.3.4 nous avons,

$$\rho(1-u)(1-2V_1) - d < 0.$$

Ainsi, tous les élément diagonaux de J_{S^*} , c'est à dire les mineurs principaux d'ordre 1, sont négatifs. De plus, on a

$$\text{trace}(J_{S^*}) = \rho(1-u)(1-2V_1) - d - \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} - d - a(1-u) - b < 0.$$

les mineurs principaux d'ordre 2 et 3 sont,

$$\begin{aligned} \det(M_{12}^2) &\equiv \det \begin{pmatrix} \rho(1-u)(1-2V_1) - d - \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} & 0 \\ \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} & -d - a(1-u) \end{pmatrix} \\ &= (d + a(1-u)) \left(\rho(1-u)(-1 + 2V_1) + d + \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} \right) \geq 0, \\ \det(M_{13}^2) &\equiv \det \begin{pmatrix} \rho(1-u)(1-2V_1) - d - \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} & -\frac{\beta r V_1}{(1 + \varepsilon V_3)^2} \\ 0 & -b \end{pmatrix} \\ &= b \left(\rho(1-u)(-1 + 2V_1) + d + \frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} \right) \geq 0, \\ \det(M_{23}^2) &\equiv \det \begin{pmatrix} -d - a(1-u) & \frac{\beta r V_1}{1 + \varepsilon V_3} \\ k(1-u) & -b \end{pmatrix} = 0, \\ &= -\frac{\beta r V_3}{1 + \varepsilon V_3} \frac{\beta r k(1-u)V_1}{(1 + \varepsilon V_3)^2} \leq 0. \end{aligned}$$

Ainsi, l'équilibre endémique est stable. \square

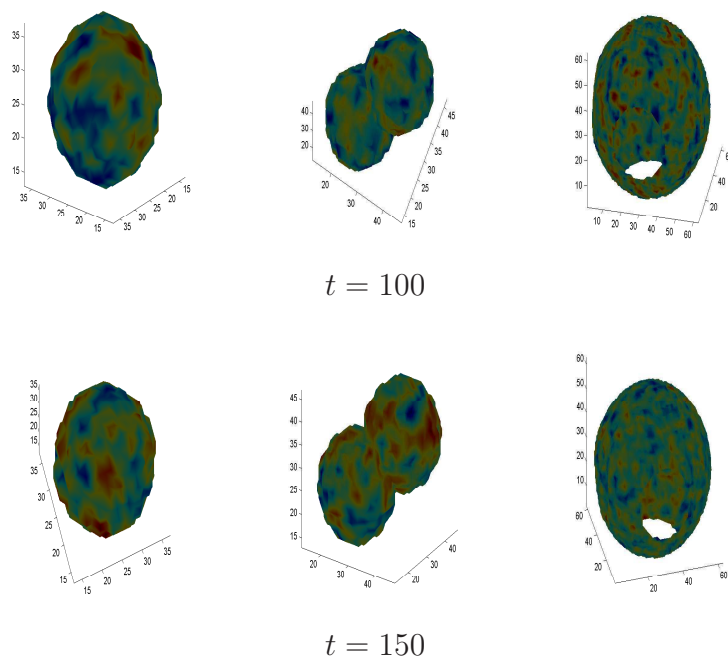
Remarque 4.3.5 Nous avons montré que si l'intensité u de l'application de l'inhibiteur **MEK** est supérieur à 1, alors le cancer est théoriquement curable par l'approche des virus génétiquement modifiés. Dans la réalité u est compris entre 0 et 1, c'est pourquoi, face une impossibilité d'éradiquer complètement le cancer, il convient de le stabiliser.

Dans le paragraphe suivant nous allons donner des exemples d'évolution de la maladie dans le cas où les conditions de stabilisation ne sont pas réunies. Sous la condition $d < \rho(1-u)$, nous allons déterminer les valeurs des coefficients de diffusion pour que S^* soit instable.

4.4 Simulation numérique

Dans ce paragraphe, nous déterminons numériquement les motifs spatio-temporels dans le cas où l'équilibre endémique S^* est instable. En fait, dans le cas où $d < \rho(1-u)$, S^* peut être instable pour certaines valeurs des coefficients de diffusion. Nous fixons les paramètres comme suit, $\rho = 5$, $d = 0.01$, $r = 0.75$, $\beta = 20$, $\varepsilon = 0.5$, $a = 5$, $k = 0.5$, $b = 5$. On suppose que les populations diffusent de la même façon, avec le même coefficient de diffusion $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon_3 = 0.001$. Les conditions aux bords sont de type Neumann, c'est à dire le flux aux bord est nul. Nous supposons qu'initialement, les populations ont une densité voisine de l'équilibre endémique dans des sphères et qu'à l'extérieur de ces sphères, leurs densité est nulle. Toutes ces sphères sont contenus dans $\Omega = [0; 100] \times [0; 100] \times [0; 100]$ domaine, dans lequel le problème est étudié.

Pour chaque figure, la première courbe représente la densité de la population V_1 , la seconde correspond à celle de V_2 et la troisième est pour la population V_3 .



Annexe A

A.1 Espaces de Sobolev

A.1.1 Définition et propriétés

Soient $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ un ouvert, $k \in \mathbb{N}$ et $1 \leq p \leq \infty$. L'espace de Sobolev $W^{k,p}(\Omega)$ est défini par

$$W^{k,p}(\Omega) = \{u \in L^p(\Omega); D^\alpha u \in L^p(\Omega) \forall |\alpha| \leq k\}.$$

On le munissant de la norme

$$\|u\|_{W^{k,p}} = \left(\sum_{|\alpha| \leq k} \|D^\alpha u\|_{L^p} \right)^{\frac{1}{p}},$$

$W^{k,p}(\Omega)$ est un espace de Banach.

$W_0^{k,p}(\Omega)$ est la fermeture de $\mathcal{D}(\Omega)$ dans $W^{k,p}(\Omega)$ par rapport à cette norme.

Proposition A.1.1 *Si $1 \leq p \leq \infty$ et $\Omega \neq \mathbb{R}^N$, alors $W_0^{k,p}(\Omega) \subsetneq W^{k,p}(\Omega)$.*

Par contre, $W_0^{k,p}(\mathbb{R}^N) = W^{k,p}(\mathbb{R}^N)$.

Définition A.1.2 *On note par $H^1(\Omega) = W^{1,2}(\Omega)$. L'espace $H^1(\Omega)$ muni du produit scalaire*

$$(u, v)_{H^1} = (u, v)_{L^2} + \sum_{i=1}^N \left(\frac{\partial u}{\partial x_i}, \frac{\partial v}{\partial x_i} \right)_{L^2},$$

est un espace de Hilbert.

A.1.2 Inégalités de Sobolev

Théorème A.1.3 *Soient $1 \leq p < N$ et p^* tel que $\frac{1}{p^*} = \frac{1}{p} - \frac{1}{N}$. Alors l'inclusion*

$$W^{1,p}(\mathbb{R}^N) \rightarrow L^{p^*}(\mathbb{R}^N) \text{ est continue.}$$

Corollaire A.1.4 Si $1 \leq p < N$, alors l'injection $W^{1,p}(\mathbb{R}^N) \rightarrow L^q(\mathbb{R}^N)$ est continue pour $p \leq q \leq p^*$.

Si $p = N$, alors l'injection $W^{1,N}(\mathbb{R}^N) \rightarrow L^q(\mathbb{R}^N)$ est continue pour $q \in [N, +\infty[$.

On a le théorème suivant (voir Morrey [67]) :

Théorème A.1.5 Si $p > N$, alors l'injection

$$W^{1,p}(\mathbb{R}^N) \rightarrow L^\infty(\mathbb{R}^N),$$

est continue. De plus, on a pour tout $u \in W^{1,p}(\mathbb{R}^N)$,

$$|u(x) - v(y)| \leq C|x - y|^{1-\frac{N}{p}} \|\nabla u\|_{L^p}.$$

Corollaire A.1.6 (Inégalité de Poincaré)

Si Ω est un ouvert borné de \mathbb{R}^N et $1 \leq p < \infty$, alors on a l'inégalité suivante,

$$\|u\|_{L^p(\Omega)} \leq C_{\Omega,p} \|\nabla u\|_{L^p(\Omega)}, \quad \forall u \in W_0^{1,p}(\Omega).$$

A.2 Les espaces de Hölder

Définition A.2.1 Soient Ω un ouvert de \mathbb{R}^N et $\alpha \in]0, 1]$.

On désigne par $C^{0,\alpha}(\Omega)$ (noté parfois $Lip_\alpha(\Omega)$) l'espace vectoriel des fonctions continues $f : \Omega \rightarrow \mathbb{C}$, vérifiant pour une certaine constante $C > 0$, $\forall x, y \in \Omega$,

$$|f(x) - f(y)| \leq C|x - y|^\alpha.$$

L'espace $C^{0,\alpha}$ est muni de la norme

$$\|f\|_\alpha = \sup_{x \in \Omega} |f(x)| + \sup_{x \neq y} \frac{|f(x) - f(y)|}{|x - y|^\alpha}.$$

Définition A.2.2 Soient Ω un ouvert de \mathbb{R}^N , $k \in \mathbb{N}$ et $\alpha \in]0, 1]$.

Les espaces de Hölder $C^{k,\alpha}$ sont définis par récurrence sur k en posant pour $k \geq 1$:

$$f \in C^{k,\alpha} \iff f, \frac{\partial f}{\partial x_i} \in C^{k-1,\alpha}, \quad i = 1, \dots, n.$$

On munit cet espace par la norme suivante

$$\|f\|_{k,\alpha} = \sum_{|\beta| \leq k} \|\partial^\beta f\|_{L^\infty(\Omega)} + \sum_{|\beta|=k} \sup_{x \neq y} \frac{|\partial^\beta f(x) - \partial^\beta f(y)|}{|x - y|^\alpha}.$$

Proposition A.2.3

- i) Si $f \in C^{k,\alpha}$, les dérivées d'ordre au plus k se prolongent en des fonctions continues bornées sur $\overline{\Omega}$ qui vérifient des conditions de Hölder d'exposant α .
- ii) Muni de la norme $\|\cdot\|_{k,\alpha}$, $C^{k,\alpha}(\Omega)$ est un espace de Banach.
- iii) Si $k + \alpha \geq k' + \alpha'$, l'inclusion $C^{k,\alpha}(\Omega)$ dans $C^{k',\alpha'}(\Omega)$ est continue.
- iv) Si Ω est un ouvert borné et si $k + \alpha > k' + \alpha'$, alors l'inclusion $C^{k,\alpha}(\Omega)$ dans $C^{k',\alpha'}(\Omega)$ est compacte.

A.3 Le critère de Routh-Hurwitz

Le critère de Routh-Hurwitz donne une condition nécessaire et suffisante pour que les racines d'un polynôme

$$P(x) = x^n + a_1x^{n-1} + a_2x^{n-2} + \dots + a_n$$

à coefficients réels soient de parties réelles strictement négatives.

Pour cela, il faut que les mineurs principaux d_i , $i = 1, \dots, n$ de la matrice d'Hurwitz associée à $P(x)$ soient strictement positifs.

La matrice d'Hurwitz H est la matrice d'ordre n dont la i -ième colonne est de la forme

$$a_{2-i}, a_{4-i}, a_{6-i}, \dots, a_{2n-i},$$

où $a_k = 0 \iff k < 0, k > n$.

Critère de Routh-Hurwitz en dimension 3

$$P(x) = x^3 + a_1x^2 + a_2x + a_3.$$

La matrice d'Hurwitz s'écrit :

$$\begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{pmatrix}, \tag{A.3.1}$$

dont le critère de Routh-Hurwitz donne les conditions suivantes :

$$a_1a_2a_3 - a_3^2 > 0, a_2a_3 > 0, a_1a_3 > 0, a_1a_2 - a_3 > 0, a_1 > 0, a_2 > 0, a_3 > 0.$$

Proposition A.3.1 En dimension 3, si les coefficients du polynôme $P(x) = x^3 + a_1x^2 + a_2x + a_3$, vérifient la condition suivante :

$$a_1 > 0, a_3 > 0, a_1a_2 - a_3 > 0,$$

alors les racines de P sont à parties réelles négatives.

Annexe B

Dans cet annexe, on expose, les méthodes (pseudo)-spectrales, en tant qu'outil pour la résolution numérique d'équations aux dérivées partielles. Cette méthode consiste à transformer un problème à celui du calcul des valeurs propres et fonctions propres d'un opérateur, ce que l'on appelle déterminer le spectre de l'opérateur en question. Et la raison pourquoi ceci est une chose intéressante est que, si l'opérateur est linéaire, la fonction, dont on cherche à calculer les valeurs, peut être exprimée comme une combinaison linéaire des fonctions, sur lesquelles l'opérateur agit de façon "facilement" calculable.

Commençons, par un exemple concret, qui illustre comment on utilise la méthode spectrale pour calculer explicitement les valeurs d'une fonction, solution d'une équation aux dérivées partielles.

B.1 Méthode Spectrale : Exemple simple

On commence par un problème "classique" : la résolution de l'équation de Schrödinger dépendante du temps,

$$ih \frac{\partial \psi(x, t)}{\partial t} = H\psi(x, t) = -\frac{\hbar^2}{2m} \frac{\partial^2 \psi(x, t)}{\partial x^2} + V(x)\psi(x, t) = H_0\psi(x, t) + V(x)\psi(x, t). \quad (\text{B.1.1})$$

sur un intervalle fini $0 \leq x \leq L$. On se donne la condition initiale, $\psi(x, 0) = \Psi(x)$ pour $0 < x < L$ et $\psi(x, 0) = 0$ pour $x < 0$ ou $x > L$ et les conditions aux bords, $\psi(0, t) \equiv f(t)$ et $\psi(L, t) \equiv g(t)$.

On commence en choisissant les unités de façon à pouvoir poser $\hbar = 1$ et $m = 1/2$, ce qui élimine les constantes apparentes. On se limite, par la suite, au problème simplifié de la particule libre, c.à.d. on pose $V(x) = 0$ et l'on traitera, tout d'abord, le cas des conditions aux bords de type Dirichlet, $f(t) \equiv 0$ et $g(t) \equiv 0$. Les complications qui seront introduites par la levée de ces simplifications nous occuperont une fois que l'on a compris comment résoudre déjà ce problème simplifié. La méthode spectrale que l'on va employer est définie

par la recherche des fonctions propres et valeurs propres de l'opérateur

$$H_0 \equiv -\frac{d^2}{dx^2}$$

qui agit sur les fonctions définies sur l'intervalle $[0, L]$ et qui sont carré-sommables. Elles sont solutions de l'équation

$$H_0\phi(x) = \lambda\phi(x),$$

avec conditions aux bords $\phi(0) = 0$, $\phi(L) = 0$. Il est facile de les trouver : C'est la famille

$$\phi_n(x) = \sqrt{\frac{2}{L}} \sin\left(\frac{n\pi}{L}x\right),$$

avec $n = 0, 1, \dots$. Les valeurs propres, λ_n sont données par

$$\lambda_n = \frac{n^2\pi^2}{L^2}.$$

On écrit, maintenant, la solution, $\psi(x, t)$ de l'équation originale comme combinaison linéaire des fonctions $\phi_n(x)$ avec coefficients $c_n(t)$. A ce point on ne sait pas si cette série, effectivement, représente la solution numériquement on ne pourra calculer que les sommes partielles. On écrit, alors,

$$\psi_N(x, t) = \sum_{n=0}^{N-1} c_n(t)\phi_n(x).$$

C'est ici que l'on introduit l'approximation principale, à savoir que l'on ne retient qu'un nombre fini, N de termes. Si la série converge suffisamment rapidement et l'on emploie une méthode appropriée d'évaluation, on pourra calculer $\psi_N(x, t)$ de façon à ce que ses valeurs ne dépendent que faiblement (à la précision à laquelle l'on travaille) sur N . Il nous reste à déterminer les fonctions $c_n(t)$ et de proposer une méthode efficace pour l'évaluation de la somme.

Si l'on remplace cette expression dans l'équation de Schrödinger, on obtient

$$\sum_{n=0}^{N-1} \phi_n(x) \left(i \frac{dc_n(t)}{dt} - \lambda_n c_n(t) \right) = 0.$$

Sous l'hypothèse que les fonctions propres de H_0 forment une base dans l'espace de fonctions qui nous intéressent, cette égalité implique que

$$i \frac{dc_n(t)}{dt} - \lambda_n c_n(t) = 0,$$

dont la solution est

$$c_n(t) = c_n(0)e^{-i\lambda_n t}.$$

Les constantes $c_n(0)$ sont déterminées par la représentation de la condition initiale comme une combinaison linéaire des fonctions propres

$$c_n(0) = \int_0^L \phi_n(x) \Psi(x) dx.$$

Puisque la coordonnée spatiale x appartient à l'intervalle $[0, L]$, on peut introduire une partition en M points, $x_j = (L/M)j$, $j = 0, 1, \dots, M-1$. On peut, également, introduire une partition de l'intervalle temporel en K points, $t_l = (T/K)l$, $l = 0, 1, \dots, K-1$. L'intégrale, qui donne les coefficients $c_n(0)$ prend, alors, la forme

$$c_n(0) = \sqrt{\frac{2}{L}} \int_0^L \Psi(x) \sin\left(\frac{n\pi}{L}x\right) dx \approx \frac{L}{M} \sqrt{\frac{2}{L}} \sum_{j=0}^{M-1} \Psi_j \sin\left(\frac{n\pi j}{L}\right),$$

et l'on se rend compte qu'il ne s'agit de rien d'autre que d'une transformée de Fourier discrète, plus exactement d'une transformée de sinus discrète si l'on choisit $M = 2^m$, on peut employer la technique de la transformée de sinus rapide pour déterminer les $c_n(0)$ qui ne sont rien d'autre, alors, que les coefficients de Fourier du vecteur de la condition initiale, Ψ_j .

Par suite, la fonction $\psi_N(j, l)$, calculée sur les points x_j , correspond exactement à la transformée de sinus de $c_n(0)e^{-i\lambda_n t_l}$:

$$\psi_N(j, l) = \sum_{n=0}^{N-1} \left\{ \left(\frac{L}{M} \sqrt{\frac{2}{L}} \sum_{k=0}^{M-1} \Psi_k \sin\left(\frac{n\pi k}{M}\right) \right) e^{-i\lambda_n t_l} \right\} \sqrt{\frac{2}{L}} \sin\left(\frac{n\pi j}{M}\right).$$

Il faut, ici, noter que l'on doit prendre $M = N$ si l'on veut pouvoir inverser ces relations. La quantité que l'on cherche, surtout, à déterminer, est $|\psi_N(x, t)|^2$, puisque l'on sait que son intégrale est une quantité conservée par l'évolution temporelle de l'équation de Schrödinger. Par ailleurs, le calcul de cette intégrale fournit un bon moyen de contrôle de la fiabilité de la méthode de solution, puisque la grande majorité des calculs peut être réalisée par des transformées discrets rapides.

A partir de cette quantité une autre quantité intéressante est la largeur de la fonction d'onde, définie comme le deuxième moment (centré) de la distribution :

$$\langle x \rangle = \frac{\int_0^L x |\psi_N(x, t)|^2 dx}{\int_0^L |\psi_N(x, t)|^2 dx}, \quad \sigma(t)^2 \equiv \langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle.$$

B.2 La méthode Pseudo-Spectrale

L'approche présentée ci-dessus est fondée sur l'hypothèse que l'on peut résoudre le problème spectral de l'opérateur spatial avec une meilleure précision que celle, avec laquelle on voudrait résoudre l'équation du départ. Dans beaucoup de situations cette hypothèse n'est pas

vérifiée, ne serait-ce que parce que le problème spectral, déjà du point de vue analytique, n'est pas abordable. Dans ce cas, on cherche, parmi les ensembles de fonctions orthogonales, ceux, où l'opérateur spatial agit, quand même, de façon "simple", typiquement, de manière à ce que les résultats puissent être obtenus l'aide de transformées rapides. On parle, alors, de méthodes pseudo-spectrales.

B.2.1 L'équation de Schrödinger avec potentiel

On reprend, maintenant, l'équation de Schrödinger, mais, cette fois-ci, on ajoute un terme d'énergie potentiel. La méthode spectrale exige que l'on trouve les fonctions propres et valeurs propres de $H \equiv H_0 + V(x)$. Généralement ceci n'est pas possible et, même dans les cas où c'est possible, ce n'est pas, nécessairement, le cas que les expressions analytiques obtenues soient les plus appropriées pour le calcul numérique.

Ainsi l'on va utiliser une méthode pseudo-spectrale, dans le sens que l'on va développer $\psi(x, t)$ dans la base des fonctions propres de la particule libre :

$$\psi_N(x, t) = \sum_{n=0}^{N-1} c_n(t) \phi_n(x).$$

On d'une part et d'autre,

$$i \sum_{n=0}^{N-1} \frac{d}{dt} c_n(t) \phi_n(x) = H \psi_N(x, t) = \sum_{n=0}^{N-1} c_n(t) \left[\frac{n^2 \pi^2}{L^2} + V(x) \right] \phi_n(x).$$

En formant le produit scalaire avec $\phi_m(x)$, on trouve

$$\begin{aligned} i \frac{d}{dt} c_m(t) &= \sum_{n=0}^{N-1} c_n(t) \left[\delta_{n,m} \frac{n^2 \pi^2}{L^2} + \int_0^L \phi_m(x) V(x) \phi_n(x) dx \right] \\ &\equiv (\lambda_n \delta_{n,m} + v_{m,n}) c_n(t) \equiv W_{m,n} c_n(t). \end{aligned} \quad (\text{B.2.2})$$

La matrice $W_{m,n}$ n'est plus diagonale, mais elle est toujours symétrique, puisque le potentiel est un opérateur auto-adjoint, donc on peut la diagonaliser par la méthode de Jacobi, par exemple, puisque l'on a besoin aussi bien des valeurs propres que des vecteurs propres. Comme le potentiel ne dépend pas du temps, cette diagonalisation doit être faite seulement au début, pour exprimer $c_n(0)$ dans la base des vecteurs propres de v , puisque

$$c_n(t) = e^{-iWt} c_n(0) = \sum_{p=0}^{N-1} a_{n,p} e^{-i\lambda_p t} V_p,$$

et l'expression finale prend la forme

$$\psi_N(x, t) = \sum_{n=0}^{N-1} \phi_n(x) \left(\sum_{p=0}^{N-1} a_{n,p} e^{-i\lambda_p t} V_p \right).$$

B.3 Transformées rapides et équations non-linéaires

La transformée de Fourier et ses variantes est une transformation linéaire, elle transforme une équation différentielle linéaire en un système d'équations algébriques linéaires pour les coefficients dans la base de fonctions choisie. On s'attend, alors, à ce qu'elle transforme une équation différentielle non-linéaire en un système d'équations non-linéaires pour les coefficients.

Dans le cas des méthodes pseudo-spectrales, on transforme l'équation différentielle d'origine en un système d'équations différentielles ordinaires linéaires pour les coefficients, qui contiennent la dépendance temporelle, comme on vient de voir. L'avantage numérique des méthodes (pseudo)-spectrales réside dans le fait qu'elles ne remplacent pas les dérivées par des différences finies ; elles remplacent le nombre infini des termes de la série par un nombre fini. Ceci permet une réduction de l'erreur qui est significative par rapport aux méthodes de différences finies, dans lesquelles on remplace les dérivées par des différences finies.

B.3.1 La Transformée de Fourier Rapide

Commençons avec la transformée de Fourier discrète. Soit un vecteur à N -composantes complexes, f_n et la matrice

$$w_{k,n} \equiv \frac{e^{2\pi i k \cdot n / N}}{\sqrt{N}},$$

avec $k, n = 0, 1, \dots, N-1$. Il est facile de se rendre compte que

$$\sum_{n=0}^{N-1} w_{k,n}^* w_{n',n} = \delta_{k,n'},$$

c'est une matrice unitaire. Par conséquent, si l'on définit $F_k = \sum_{n=0}^{N-1} w_{k,n} f_n$, alors

$$f_n = \sum_{k=0}^{N-1} w_{n,k}^* F_k.$$

On note que ces opérations réalisent la multiplication d'un vecteur à N -composantes par une matrice pleine, de taille $N \times N$. La qualification "rapide" implique que l'on peut faire beaucoup mieux, dans le cas où la matrice n'est pas quelconque, mais est $w_{k,n}$, avec $N = 2^p$. Pour saisir l'idée, prenons un exemple concret, $N = 8 = 2^3$. Formellement on doit calculer (on écrit $w_N = e^{2\pi i / N}$)

$$F_k \times \sqrt{8} = f_0 + w_8^k f_1 + w_8^{2k} f_2 + w_8^{3k} f_3 + w_8^{4k} f_4 + w_8^{5k} f_5 + w_8^{6k} f_6 + w_8^{7k} f_7,$$

donc, huit multiplications, pour chaque valeur de k , qui prend, également, huit valeurs, pour un total de 64 multiplications. Comment peut-on faire mieux ? On note que cette expression se laisse écrire comme

$$F_k \times \sqrt{8} = f_0 + w_8^{2k} f_2 + w_8^{4k} f_4 + w_8^{6k} f_6 + w_8^k (f_1 + w_8^{2k} f_3 + w_8^{4k} f_5 + w_8^{6k} f_7),$$

et l'on note que chaque expression entre parenthèses correspond à la réalisation d'une transformée de Fourier discrète d'ordre $4 = N/2$, puisque $w_8^{2k} = w_4^k$. Ainsi l'on déduit que

$$F_k \times \sqrt{8} = f_0 + w_4^k f_2 + w_4^{2k} f_4 + w_4^{3k} f_6 + w_8^k (f_1 + w_4^k f_3 + w_4^{2k} f_5 + w_4^{3k} f_7),$$

et l'on peut continuer cette procédure de réduction encore plus loin :

$$F_k \times \sqrt{8} = (f_0 + w_2^k f_4 + w_4^k (f_2 + w_2^k f_6)) + w_8^k [(f_1 + w_2^k f_5) + w_4^k (f_3 + w_2^k f_7)].$$

Cette expression nous renseigne, premièrement, que la représentation naturelle du vecteur f_n n'est pas la suite $(f_0, f_1, f_2, f_3, f_4, f_5, f_6, f_7)$ mais celle, apparemment contre-intuitive, $(f_0, f_4, f_2, f_6, f_1, f_5, f_3, f_7)$.

Ensuite, elle indique que le calcul possède une structure hiérarchique, en arbre, qui possède $\log_2 8 = 3$ niveaux, que l'on peut exploiter de façon à calculer les huit composantes du vecteur F_k aux mêmes places de mémoire occupées par les composantes du vecteur f_n . Pour ceci on note que, au niveau le plus bas, on est appelé(e)s à calculer $f_0 + f_4, f_0 - f_4, f_2 + f_6, f_2 - f_6, f_1 + f_5, f_1 - f_5, f_3 + f_7$ et $f_3 - f_7$.

Finalement, elle nous confirme que, pour une valeur donnée de l'indice k , on doit effectuer trois multiplications, pour un total de 24 multiplications-au lieu de 64.

B.4 Les méthodes (pseudo)-spectrales et le calcul des dérivées d'une fonction

Dans la section précédente, on a exposé la technique, par laquelle on peut calculer rapidement les valeurs de la transformée de Fourier d'une fonction à une variable, si l'on connaît les valeurs de la fonction sur un ensemble de points donné.

Pour la résolution numérique d'équations différentielles, on a besoin de calculer les coefficients de Fourier des dérivées d'une fonction c.à.d., si l'on connaît $\{f_n \equiv f(x_n)\}$, $n = 0, 1, 2, \dots, N-1$, comment calculer $\{f'(x_n)\}$?.

Si l'on écrit $f(x)$ sur la base d'un ensemble de fonctions, $\phi_n(x)$ et $\psi_n(x)$,

$$f(x) = \sum_{n=0}^{N-1} [a_n \phi_n(x) + b_n \psi_n(x)]$$

de façon à ce que l'on ait le droit de représenter la dérivée par différentiation terme par terme de la série, on note que

$$f'(x) = \sum_{n=0}^{N-1} [a_n \phi'_n(x) + b_n \psi'_n(x)],$$

B.4 Les méthodes (pseudo)-spectrales et le calcul des dérivées d'une fonction

et le problème devient, dans quelle mesure on peut exprimer de manière "simple" (c.à.d. rapide et efficace), $\phi'_n(x)$ comme combinaison linéaire des $\phi_n(x)$.

Référence

H. Tal-Ezer and R. Kosloff, *An accurate and efficient scheme for propagating the time dependent Schrödinger equation*, J. Chem. Phys., 81 (1984), 3967-3971.

Bibliographie

- [1] E.R. Abraham. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature (London)*, (391) :577580, 1998.
- [2] S. Ahmad, A.C. Lazer, and A. Tineo. Traveling waves for a system of equations. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods and Applications*, 68(12) :3909–3912, June 2008.
- [3] H. Amann. Dynamics theory of quasilinear parabolic equations-I. Abstract evolution equations. *Nonlinear Anal.*, 12(9) :895–919, 1988.
- [4] H. Amann. Dynamics theory of quasilinear parabolic equations-III. Global Existence. *Math. Z.*, 202(2) :219–250, 1989.
- [5] H. Amann. Dynamics theory of quasilinear parabolic equations-II. Reaction-diffusion system. *Diff. Int. Eq.*, 3(1) :13–75, 1990.
- [6] D.G. Aronson and H.F. Weinberger. Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve pulse propagation. *Lecture Notes in Math. Vol.*, 446 :5–49, 1975.
- [7] D.G. Aronson and H.F. Weinberger. Multidimensional Nonlinear Diffusion Arising in Population Genetics. *Adv. in Math.*, 30 :33–76, 1978.
- [8] S. Artem, F.S. Berezovskaya, E.V. Koonin, and G.P. Karev. Mathematical modeling of tumor therapy with oncolytic viruses : Regimes with complete tumor elimination within the framework of deterministic models. *Biology Direct*, 1(6), 2006.
- [9] M.A. Aziz-Alaoui. Study of a Leslie-Gower-type tritrophic population model. *Chaos, Solitons and Fractals*, 14(8) :1275– 1293, 2002.
- [10] M.A. Aziz-Alaoui and M. Daher Okiye. Boundedness and global stability for a predator-prey model with modified Leslie-Gower and Holling type II shemes. *Applied Math. Letters*, 16(7) :1069–1075, 2003.
- [11] J. Bascompte and R.V. Solé. Rethinking and complexity : modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(9) :361–366, 1995.
- [12] J. Bascompte and R.V. Solé. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(5) :173–174, 1998.
- [13] R.D. Benguria and M.C. Depassier. Speed of fronts of the reaction-diffusion equation. *Phys. Rev. Letters*, 77 :1171–1173, 1996.

- [14] R.D. Benguria and M.C. Depassier. Variational characterization of the speed of propagation of fronts for the nonlinear diffusion equation. *Comm. Math. Phys.*, 175 :221–221, 1996.
- [15] J.M. Bergelson, J.A. Cunningham, G. Droguett, and al. Isolation of a common receptor for Coxsackie B viruses and adenoviruses 2 and 5. *Science*, 275(5304) :1320–1323, 1997.
- [16] L.M. Berkovich. Factorization as a method of finding exact invariant solutions of the KPP equation and the related Semenov and Zel’dovich equations. *Sov. Math. Dokl.*, 45 :162, 1992.
- [17] M.C. Bewley, K. Springer, Y.B. Zhang, and al. Structural analysis of the mechanism of adenovirus binding to its human cellular receptor, CAR. *Science*, 286 :1579–83, 1999.
- [18] B.I. Camara and M.A. Aziz-Alaoui. Complexity and self-organization in a Michaelis-Menten predator-prey type. pages 167–178. ECC-S EPNACS’07, 2007.
- [19] R.S. Cantrell and C. Cosner. Diffusive logistic equations with indefinite weights : population models in disrupted environments. volume 112, pages 293–318. Ro. Soc. Edinburgh, ROYAUME-UNI, 1989.
- [20] R.S. Cantrell and C. Cosner. Permanence in ecological systems with spatial heterogeneity. volume 123, pages 533–559. Po. Poy. Soc. Edinburgh, 123A, 1993.
- [21] R.S. Cantrell and C. Cosner. On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species. *J. Math. Biol.*, 37(2) :103–145, 1998.
- [22] R.S. Cantrell and C. Cosner. Pratical persistence in diffusive food chain models. *Natural Ressource Modeling*, 1(1) :21–33, 1998.
- [23] R.S. Cantrell and C. Cosner. Diffusion models for population dynamics incorporating individual behavior at boundaries : Applications to refuge design. *Theoretical Pop. Biology*, 55(2) :189–207, 1999.
- [24] R.S. Cantrell and C. Cosner. On the dynamics of predator-prey models with the Deddington-DeAngelis functional response. *Journal of math. Analysis and App.*, 257(1) :206–222, May 2001.
- [25] L.K. Csatary and al. MTH-68/H oncolytic viral treatment in human high-grade gliomas. *Journal Neuro-oncology*, 67(1) :83–93, 2004.
- [26] M. Daher Okiye. *Study and asymptotic analysis of some nonLinear dynamical systems : Application to predator-prey problems*. PhD thesis, Le Havre University, France, 2004.
- [27] M. Daher Okiye and M.A. Aziz-Alaoui. On the dynamics of a predator-prey model with the Holling-Tanner functional response. pages 270–278. MIRIAM Editions, Proc. ESMTB conf., 2002.
- [28] J. Dockery, V. Hutson, K. Mischaikow, and M. Pernarowski. The evolution of slow dispersal rates : a reaction diffusion model. *J. Math. Biol.*, 37(1) :61–83, 1998.

- [29] S. Dunbar. *Travelling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra interaction equations*. PhD thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis, 1981.
- [30] M. El Bakkouri, C.M. Fabry, P. Fender, and G. Schoehn. Structure des adénovirus. *Virologie*, 12(4) :275–292, 2008.
- [31] E.S. Fahmy and H.A. Abdusalam. Exact solutions for some Reaction Diffusion Systems with nonlinear reaction polynomial terms. *Applied Math. Sci.*, 3(11) :533–540, 2009.
- [32] E.S. Fahmy, H.A. Abdusalam, and M. Lahlouh. Exact Travelling wave solutions for Cattaneo’s diffusion for Prisoner’s dilemma game. *FJMS*, 27 :395–400, 2007.
- [33] M.M. Fahmy and J. O’Reilly. A note on the Routh-Hurwitz test. *IEEE Trans. Automat. Control*, 27 :483–485, 1982.
- [34] R.A. Fisher. *The wave of advance of advantageous gens*, volume 7. Ann. Eugenics, 1937.
- [35] S.O. Freytag, K.R. Rogulski, D.L. Paielli, J.D. Gilbert, and J.H. Kim. A novel three-pronged approach to kill cancer cells selectively : concomitant viral, double suicide gene, and radiotherapy. *Hum Gene Ther*, 9 :1323–1333, 1998.
- [36] A. Friedman and Y. Tao. Analysis of a model of a virus that replicates selectively in tumor cells. *J. Math. Biol*, 47 :391–423, 2003.
- [37] B.C. Goodwin. *How the Leopard Changed its Spots*. Weidenfeld and Nicholson, 1994.
- [38] T.H. Gronwall. Note on the derivative with respect to a parameter of the solutions of a system of differential equations. *Ann. of Math*, 20 :292–296, 1919.
- [39] K. Hadeler and F. Rothe. Travelling fronts in nonlinear diffusion equations. *J. Math. Biol.*, 2 :251–263, 1975.
- [40] J.K. Hale and P. Waltman. Persistence in infinite-dimensional systems. *SIAM J. Math. Ana.*, 20(2) :388–395, 1989.
- [41] D. Hanahan and R.A. Weinberg. The hallmarks of cancer. *Cell*, 100(1) :57–70, 2000.
- [42] V.L. Haritonov. The ‘r.
- [43] D. Harrison, H. Sauthoff, S. Heitner, J. Jagirdar, W.N. Rom, and J.G. Hay. Wild-type adenovirus decreases tumor xenograft growth, but despite viral persistence complete tumor responses are rarely achieved-deletion of the viral E1b-19-kD gene increases the viral oncolytic effect. *Hum. Gene. Ther.*, 12(10) :1323–1332, 2001.
- [44] P. Hess. *Periodic-parabolic boundary value problems and positivity*. Pitman research notes in mathematics series. 1991.
- [45] L. Infeld and T.E. Hull. The factorization method. *Rev. Mod. Phys.*, 23 :21–68, 1951.
- [46] H. Kasuya, S. Takeda, S. Nomoto, and A. Nakao. The potential of oncolytic virus therapy for pancreatic cancer. *Cancer Gene. Ther.*, 12(9) :725–736, 2005.
- [47] M. Kawata and Y. Toquenaga. From artificial individuals to global patterns. *Trends Ecol. Evol.*, 9(11) :417–421, 1994.

- [48] H.K. Khalil. *Nonlinear systems*. Macmillan, new york edition, 1992.
- [49] H. Kielhöfer. Stability and semilinear evolution equations in Hilbert space. *Arch. Rational Mech. Anal.*, 57 :150–165, 1974.
- [50] I. Kirby, E. Davison, A.J. Beavil, and al. Identification of contact residues and definition of the CAR-binding site of adenovirus type 5 fiber protein. *J. Virol.*, 74 :2804–13, 2000.
- [51] D.H. Kirn and F. McCormick. Replicating viruses as selective cancer therapeutics. *Mol Med Today*, 2(12) :519–527, 1996.
- [52] A.N. Kolmogorov, I.G. Petrovskii, and N.S. Piskunov. A study of the diffusion equation with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem. *Yull. Moskov. Gos. Univ.*, 17(172), 1937. In Russian.
- [53] E. Korpimäki and K. Norrdahl. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology*, (72) :814–826, 1991.
- [54] C. Letellier, L. Aguirre, J. Maquet, and M.A. Aziz-Alaoui. Should all the species of a food chain be counted to investigate the global dynamics. *Chaos, Solitons and Fractals*, 13(5), 2002.
- [55] C. Letellier and M.A. Aziz-Alaoui. Analysis of the dynamics of a realistic ecological model. *Chaos, Solitons and Fractals*, 13(1) :95–107, 2002.
- [56] S.A. Levin. Population models and community structure in heterogeneous environments. In *mathematical ecology : an introduction*. Heidelberg : Springer. *Biomathematics series*, 17 :295–320, 1986.
- [57] Z. Lin and M. Pedersen. Stability in a diffusive food-chain model with Michaelis-Menten functional responses. *Nonlinear analysis*, 57(3) :421–433, 2004.
- [58] R.T. Liu, S.S. Liaw, and P.K. Maini. Oscillatory Turing patterns in a simple reaction-diffusion system. *Journal of the Korean Physical Society*, 50(1) :234–238, 2007.
- [59] H. Logemann and P.R. Eugene. Asymptotic behaviour of nonlinear systems. *The American Mathematical Monthly*, 111(10) :864–889, 2004.
- [60] K. Lonberg-Holm, R.L. Crowell, and L. Philipson. Unrelated animal viruses share receptors. *Nature*, 81 :259–679, 1976.
- [61] R.M. Lorence, A.L. Pecora, P.P. Major, S.J. Hotte, S.A. Laurie, M.S. Roberts, W.S. Groene, and M.K. Bamat. Overview of phase I studies of intravenous administration of PV701, an oncolytic virus. *Curr Opin Mol Ther*, 5(6) :618–624, 2003.
- [62] P.K. Maini, K.J. Painter, and H.N.P. Chau. Spiral pattern formation in chemical and biological systems. *Journal of Chim. Soc.*, 93(20) :3601–3610, 1997.
- [63] F. McCormick. Cancer-specific viruses and the development of ONYX-015. *Cancer Biol. Ther.*, 2(4) :57–60, 2003.
- [64] A.B. Medvinsky, S.V. Petrovskii, I.A. Tikhonova, H. Malchow, and B.L. Li. Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *Society for Industrial and Applied Mathematics*, 44(3) :311–370, 2002.

- [65] O. Meier and U.F. Greber. Adenovirus endocytosis. *J Gene Med 6 Suppl.*, 1 :152–163, 2004.
- [66] A. Morozov, S.V. Petrovskii, and B.L. Li. Bifurcations and chaos in a predator-prey system with the Allee effect. volume 271, pages 1407–1414, 2004.
- [67] C. Morrey. *Multiple integral problems in the calculus of variations and related topics*, volume 1. Univ. of California Publ. in Math., 1943.
- [68] J.D. Murray. A pre-pattern formation mechanism for animal coat markings. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Series B, Biological Sciences*, 295(1078) :473–496, 1981.
- [69] J.D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer Verlag, 1993.
- [70] J.D. Murray. *Mathematical Biology II Spatial Models and Biomedical Applications*, volume 18 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003.
- [71] A.F. Nindjin, M.A. Aziz-Alaoui, and M. Cadivel. Analysis of a predator-prey model with modified Leslie-Gower and Holling-type II schemes with time delay. *NonLinear Analysis Real World Applications*, 7(5) :1104–1118, 2006.
- [72] A.K. Nindjin and M.A. Aziz-Alaoui. Persistence and global stability in a delayed Leslie-Gower type three species food chain. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 340(1) :340–357, 2008.
- [73] C.V. Pao. *Nonlinear parabolic and elliptic equations*. Plenum Press, New York, 1992.
- [74] C.V. Pao. Quasisolutions and global attractor of reaction-diffusion systems. *Nonlinear Analysis*, 26(12) :1889–1903, 1996.
- [75] K.A. Parato, D. Senger, P.A. Forsyth, and J.C. Bell. Recent progress in the battle between oncolytic viruses and tumours. *Nat Rev Cancer*, 5(12) :965–976, 2005.
- [76] M. Rietkerk, M.C. Boerlijst, F. Van Langevelde, R. Hillerislambers, J. Van De Koppel, L. Kumar, H.H.T. Prins, and A.M. De Roos. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *Am. Nat.*, 160 :524–530, 2002.
- [77] P.W. Roelvink, A. Lizonova, J.G. Lee, and al. et. The coxsackievirus-adenovirus receptor protein can function as a cellular attachment protein for adenovirus serotypes from subgroups A, C, D, E, and F. *J. Virol.*, 72 :7909–7915, 1998.
- [78] H.C. Rosu and O. Cornejo-Pérez. Supersymmetric pairing of kinks for polynomial nonlinearities. *Phys. Rev.*, 71 :046607.1–046607.7, 2005.
- [79] E. Schrödinger. The factorization of the hypergeometric equation. In *A method of determining quantum-mechanical eigenvalues and eigenfunctions*, volume 53. Proc. Roy. Irish. Acad., 1941.
- [80] E. Seiradake, H. Lortat-Jacob, O. Billet, and al. Structural and mutational analysis of human ad37 and canine adenovirus 2 fiber heads in complex with the D1 domain of coxsackie and adenovirus receptor. *J. Biol. Chem.*, 281 :33704–16, 2006.
- [81] H. Serizawa, T. Amemiya, and K. Itoh. Patchiness in a minimal nutrient-phytoplankton model. *J. Biosci.*, 33 :391–403, 2008.

- [82] H.L. Smith. *Monotone Dynamical Systems : An introduction to the theory of competitive and cooperative systems*, volume 41. AMS Mathematical Surveys and Monographs, 1995.
- [83] J. Smoller. *Shock waves and reaction-diffusion equations*. Springer-Verlag, New York, 1983.
- [84] X. Song and Y. Li. Dynamics behaviors of the periodic predator-prey model with modified Leslie-Gower Holling-type II schemes and impulsive effect. *Nonlinear Analysis real World Applications*, 9(1) :64–79, 2008.
- [85] T. Takayanagi and A. Ohuchi. A Mathematical analysis of the interactions between immunogenic tumor cells and cytotoxic T Lymphocytes. *Microbiol. Immunol*, 45(10) :709–715, 2001.
- [86] A. Turing. The Chemical Basis of Morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 237 :37–72, 1952.
- [87] M.J. Van Raaij, E. Chouin, H. Van der Zandt, and al. Dimeric structure of the coxsackievirus and adenovirus receptor D1 domain at 1.7 Aresolution. *Structure Fold Des.*, 8 :1147–1155, 2000.
- [88] J. Von Hardenberg, E. Meron, M. Shachak, and Y. Zarmi. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Phys. Rev. Lett.*, 87 :198101–198104., 2001.
- [89] R.W. Walters, P. Freimuth, T.O. Moninger, and et al. Adenovirus fiber disrupts CAR-mediated intercellular adhesion allowing virus escape. *J. Natl. Cancer Inst.*, 110 :789–799, 2002.
- [90] L. Wang and M.Y. Li. Diffusion-Driven Instability in Reaction-Diffusion Systems. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 254 :138–153, 2001.
- [91] X. Wang and J.M. Bergelson. Coxsackievirus and adenovirus receptor cytoplasmic and transmembrane domains are not essential for coxsackievirus and adenovirus infection. *J Virol*, 73 :2559–2562, 1999.
- [92] K. A. J. White and C. A. Gilligan. Spatial heterogeneity in three-species, plant-parasite-hyperparasite, systems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353 :543–557, 1998.
- [93] M.E. Wilcox, W. Yang, D. Senger, N.B. Rewcastle, D.G. Morris, P.M. Brasher, and al. Reovirus as an oncolytic agent against experimental human malignant gliomas. *Cell press*, 93(12) :903–912, 2001.
- [94] D. Wodarz. Viruses as antitumor weapons : defining conditions for tumor remission. *Cancer Res.*, 61(8) :3501–3507, 2001.
- [95] D. Wodarz and N.L. Komarova. *Computational biology of cancer*. World Scientific Publishing, 2005.
- [96] J.T. Wu, H.M. Byrne, D.H. Kirn, and L.M. Wein. Modeling and analysis of a virus that replicates selectively in tumor cells. *Bull. Math. Biol.*, 63 :731–768, 2001.
- [97] J.T. Wu, D.H. Kirn, and L.M. Wein. Analysis of a three-way race between tumor growth, a replication-competent virus and an immune response. *Bull. Math. Biol.*, 66 :605–625, 2004.

-
- [98] L. Yang, M. Dolnik, A.M. Zhabotinsky, and I.R. Epstein. Pattern formation arising from interactions between Turing and wave instabilities. *J. Chem. Phys.*, 117(15) :7259–7265, 2002.
- [99] T. YouShan and G. Qian. A mathematical model of combined therapies against cancer using viruses and inhibitors. *Science in China Series A : Mathematics*, 51(12) :2315–2329, 12 2008.
- [100] L. Zhang, W. Wang, and Y. Xue. Spatiotemporal complexity of a predator-prey system with constant harvest rate. *Chaos, Solitons and Fractals*, to appear 2008.
- [101] R. Zurakowski and D. Wodarz. Model-driven approaches for in vitro combination therapy using ONYX-015 replicating oncolytic adenovirus. *Journal of Theoretical Biology*, 245 :1–8, 2007.