



HAL
open science

Équations aux dérivées partielles de type Keller-Segel en dynamique des populations et de type Fokker-Planck en neurosciences

Pierre Roux

► **To cite this version:**

Pierre Roux. Équations aux dérivées partielles de type Keller-Segel en dynamique des populations et de type Fokker-Planck en neurosciences. Equations aux dérivées partielles [math.AP]. Université Paris-Saclay, 2019. Français. NNT : 2019SACLS505 . tel-02443290

HAL Id: tel-02443290

<https://theses.hal.science/tel-02443290>

Submitted on 17 Jan 2020

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 DE DOCTORAT

de

L'UNIVERSITÉ PARIS-SACLAY

École doctorale de mathématiques Hadamard (EDMH, ED 574)

Établissement d'inscription : Université Paris-Sud

Laboratoire d'accueil : Laboratoire de mathématiques d'Orsay (LMO, UMR 8628 CNRS)

Spécialité de doctorat : Mathématiques appliquées

Pierre Roux

Équations aux dérivées partielles de type Keller-Segel en dynamique des populations et de type Fokker-Planck en neurosciences

Date de soutenance : 6 décembre 2019

Lieu de soutenance : Institut de mathématique d'Orsay

Après avis des rapporteurs :

VINCENT CALVEZ (Directeur de recherches, Université Claude Bernard Lyon 1)

PHILIPPE LAURENÇOT (Directeur de recherches, Université de Toulouse)

Jury de soutenance :

VINCENT CALVEZ	(Directeur de recherches, Université Claude Bernard, ICJ)	Rapporteur
DANIELLE HILHORST	(Directrice de recherches, Université Paris-Sud, LMO)	Directrice de thèse
PHILIPPE LAURENÇOT	(Directeur de recherches, Université de Toulouse, IMT)	Rapporteur
BERTRAND MAURY	(Professeur, Université Paris-Sud, LMO)	Président du jury
BENOÎT PERTHAME	(Professeur, Université Pierre et Marie Curie, LJLL)	Examineur
DELPHINE SALORT	(Professeur, Université Pierre et Marie Curie, LCQB)	Directrice de thèse
ZHOU XU	(Chargé de recherches, Université Pierre et Marie Curie, LCQB)	Invité

Pierre Roux

pierre.roux@math.u-psud.fr
www.math.u-psud.fr/ proux/



Thèse préparée au

Laboratoire de mathématiques d'Orsay (LMO, UMR 8628 CNRS)

Équipe AN-EDP : Analyse numérique et Équations aux dérivées partielles,

Institut de mathématique d'Orsay,
Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex

À la mémoire de mon arrière-grand-père Pierre Vincent (1918 – 2017) qui, orphelin et déraciné à quinze ans, a construit une vie et une famille à la force de ses bras ; il aura raté de peu ma soutenance de thèse.

« — Halte. Défense d'entrer. Danger de mort... Restons à la surface... A propos de surface, est-il exact que vous ayez dit ou écrit ceci : Ce qu'il y a de plus profond dans l'homme, c'est la peau ?

— C'est vrai.

— Qu'entendiez-vous par là ?

— C'est simplicissime... Un jour, agacé que j'étais par ces mots de profond et de profondeur...

— Que nous venons d'employer à notre aise... Écoutez : je constate que vous manifestez une sensibilité exagérée à l'endroit des mots. Vous vous cabrez à chaque instant. Ce sont des expédients, que diable!... La vie n'a pas le temps d'attendre la rigueur. »

Paul Valéry, *"L'idée fixe" ou Deux Hommes à la Mer*, Éditions Martinets, édition originale, 1932, page 50.



IL est de notoriété publique que les remerciements d'une thèse constituent souvent la partie la plus remarquable, celle que l'on compulse discrètement pendant la soutenance lorsque les technicités de l'exposé lassent jusqu'aux plus hardis, celle dans laquelle on peut parfois déceler l'histoire la plus importante de ces années de sacerdoce : l'aventure humaine. Cette attention me paraît méritée. À une époque où l'individu autonome et dynamique qui ne doit rien à personne, qui construit sa vie et sa carrière à la force de ses bras et de sa détermination – le "*self-made man*" – est célébré comme modèle et parangon de la civilisation moderne, mettre l'accent sur le sentiment de gratitude est une nécessité. En la matière, je préfère en mettre trop que pas assez, et dire à tous ces gens qui ont traversé le paysage de mes années doctorales (ou pré-doctorales) à quel point leur présence a compté, à quel point leur soutien m'a été utile, et tout ce que ce manuscrit leur doit. J'ai fait des efforts pour n'oublier personne, mais l'état de dissociation dans lequel je suis depuis quelques mois me fait faire bien des erreurs, et si cela arrive, il est toujours temps de me faire parvenir des lettres de menace ou des tueurs à gage ;).

Je tiens pour commencer à remercier chaleureusement mes directrices de thèse sans qui rien n'aurait été possible. Merci à Danielle Hilhorst pour sa disponibilité constante, pour le temps qu'elle a dépensé sans compter, pour avoir partagé sa longue expérience de la recherche et ouvert pour moi de nombreuses opportunités de voyages, de rencontres et de travail ; et aussi pour m'avoir laissé prendre le temps de me perdre à loisir dans l'insurmontable bibliographie des équations de type Keller-Segel. Merci à Delphine Salort pour m'avoir fait découvrir avec clarté, virtuosité, simplicité et bienveillance le monde passionnant des équations aux dérivées partielles en neurosciences, mais aussi pour m'avoir fait découvrir "La chute" de Camus, pour nos précieuses discussions sur la littérature, l'histoire et la société, et pour la subtilité et l'humanité touchante avec laquelle elle a su me raisonner et me remotiver toutes les fois où je désespérais, angoissais et ruminais à l'endroit de mon travail et de ma condition doctorale les pensées les plus noires.

Je remercie aussi de tout mon cœur mes rapporteurs Vincent Calvez et Philippe Laurençot. Ils ont tous les deux effectué sur ce manuscrit de thèse un travail de relecture d'une qualité exceptionnelle et m'ont communiqué leur avis avec gentillesse et considération. Merci Philippe pour nos discussions passionnantes sur les équations de type Keller-Segel sur l'île Jeju en Corée du Sud et pour la précision chirurgicale avec laquelle tu as décortiqué mes démonstrations. Merci Vincent pour ta passion pour les sciences que je ressens et dont je profite à chacune de nos

interactions, et merci infiniment pour ces magnifiques photos des croquis de Ramon y Cajal sur les neurones !

Je suis également reconnaissant envers les personnes qui ont accepté de faire partie de mon jury de thèse. Bertrand Maury qui a d'abord été pour moi un excellent professeur durant mon Master recherche. Il avait déjà fait preuve de beaucoup d'attention dans l'évaluation de mon mémoire de Master et avait été d'une grande aide dans mon orientation vers une thèse en équations aux dérivées partielles. Ensuite Benoît Perthame qui a toujours su distiller avec bonhomie ses extraordinaires intuitions sur les mathématiques et la biologie. Enfin Zhou Xu qui a également été un précieux collaborateur et que je remercie pour la patience et l'enthousiasme avec lesquels il m'a transmis son savoir sur l'adaptation aux dommages de l'ADN ; sans lui cette thèse n'aurait pas autant mérité la qualification de *mathématiques appliquées*.

Mes travaux n'auraient jamais porté aussi loin sans le concours de mes collaboratrices et collaborateurs. Outre Zhou Xu, je tiens à remercier Rafal Celinski, Grzegorz Karch who had no damn reason to grant me his trust, Didier Smets, Kota Ikeda who turned one of my talks into a fruitful collaboration, Hatem Zaag qui rejoindra la suite des travaux bientôt, Masayasu Mimura who keeps surprising me with unexpected insights into life sciences with his old fox flair. Je tiens à exprimer deux remerciements tout particuliers. D'abord à l'égard d'Hiroshi Matano qui a toujours fait preuve d'une grande patience et m'a donné de précieux conseils tout au long de ma thèse. J'ai toujours pris un immense plaisir dans nos discussions sur les sciences ou l'histoire et c'est un honneur de continuer à travailler ensemble. A continuación, deseo expresar mi mas sincero agradecimiento a Ricarda Schneider y María José Cáceres por haber albergado nuestra colaboración en la espléndida ciudad de Granada. Os agradezco por tanta amabilidad. Fue todo un placer y un honor trabajar de forma constructiva con vosotras, y, por la tarde, tratar de temas políticos a pesar de mi español deficiente.

Ma thèse de doctorat doit énormément à l'enseignement de nombreux professeurs qui m'ont transmis, outre le savoir – mathématique ou non –, une idée de la compréhension et de la connaissance, et parfois plus simplement une idée de moi-même et de l'homme que je pouvais être. Ces gens qui pensaient probablement ne faire que leur travail ont eu sur ma vie et ma psychée un impact considérable.

Dans l'ordre plus ou moins chronologique, je voudrais commencer par mon institutrice de CE1 à l'école La République à Saint-Rémy-de-Provence, Mme Martel, qui a été la première enseignante à croire en moi, puis mon professeur de mathématiques de seconde au lycée Alphonse Daudet à Tarascon, Jean-Philippe Antonetti-Ruggiero qui a été le premier à déceler chez moi un potentiel pour cette matière. Je me souviens encore de ses apartés sur la théorie des nombres et la géométrie non-euclidienne devant un public d'adolescents ingrats et incrédules. J'ai bénéficié ensuite de l'enseignement de mes professeurs de math en première et terminale S, monsieur Frontini et madame Fabry, qui ont su m'orienter vers une classe prépa MPSI au lycée Alphonse Daudet à Nîmes et me préparer adéquatement. Merci infiniment à Béatrice Han-Kia-Ki, ma professeure de philosophie en terminale, pour m'avoir fait hésiter jusqu'au dernier moment entre prépa scientifique et prépa littéraire, avoir souvent pris de mes nouvelles, lus mes textes à préention littéraire avec attention, et m'avoir offert un exemplaire de son roman si singulier : "(L') ou généalogie d'un agent double".

En première année de prépa, j'ai eu la chance de faire partie de la dernière promotion de Bernard Montétagaud. Il a su m'apprendre non seulement les bases fondamentales de la logique, de l'analyse et de l'algèbre, mais aussi la rigueur, la précision, la concision et tant d'autres qualités qui m'ont servi de socle inamovible pour bâtir un édifice mathématique solide et personnel. Loin de se limiter à son rôle d'enseignant en mathématiques, Bernard s'est aussi occupé de mes angoisses, de mon syndrome de l'imposteur, de mon orientation, puis, après avoir rendu

définitivement son tablier, a bien voulu relire les bêtises que j'écrivais et, surtout, me faire l'honneur de son amitié et le partage des passionnantes réflexions qu'il a tirées de son parcours à travers les décennies et les continents. Quoique je sois ensuite en math spé, son remplaçant en sup, Pierre Abrugiat, m'a manifesté une attention gratuite et touchante et m'a également beaucoup appris et transmis ; je le remercie chaleureusement pour toutes nos discussions pendant et après mes années taupinales. J'ai de même une grande reconnaissance pour mes professeurs de physiques de sup et de spé, M. Gaillard et Nicolas Chireux : le premier m'a initié aux merveilles de la thermodynamique, notamment aux idées d'énergie, d'enthalpie, d'énergie libre et d'entropie qui sont capitales dans ce manuscrit de thèse, le second m'a éduqué à la pugnacité et à la résilience, a canalisé ma personnalité instable et dispersée pour me faire tendre vers une focalisation sans laquelle les efforts sont vains et m'a appris que lorsque qu'on sort d'une épreuve véritablement importante pour sa vie, si on y voit encore clair, c'est qu'on n'a pas fait assez. Merci à Mme Girard, ma prof de Français de sup et à M. Thimotheï, mon prof de français de spé, qui ont cru en mes aspirations littéraires, m'ont nourri et encouragé à perfectionner ma plume. Je tiens à mentionner également la gentillesse, la sensibilité mais aussi l'intransigeance et la patience de Daniel Gras, qui m'a récupéré incapable de former une phrase en anglais dans sa classe de sup et m'a recraché prêt à lire des articles de math en anglais en fin de prépa¹.

En magistère de mathématique, à l'université Paris-Sud d'Orsay, j'ai eu un premier aperçu de ce qu'étaient véritablement les mathématiques et rencontré des chercheurs passionnés d'un niveau exceptionnel. Ils ont su cultiver en moi tantôt un bourbakisme acharné, tantôt une voltige allègre dans les concepts. Je dois énormément à leur investissement dans leurs enseignements. Ils sont trop nombreux pour être cités exhaustivement, mais je tiens à citer quelques uns de ceux qui m'ont le plus marqué. L'exposition impeccable de la théorie de la mesure par Jean-Michel Bismuth, les démonstrations d'indécidabilité et l'affabilité proverbiale de Laurent Rosaz ; l'énergie inépuisable de Dominique Hulin qui jamais ne transige sur ce que signifie comprendre une idée et écoute interminablement les doléances des L3, et son cours aussi impeccable qu'il est ambitieux ; la gentillesse, la simplicité et la profonde humanité de Laurent Moonens et Pierre-Guy Plamondon qui ont toujours su transmettre leurs passions respectives pour l'analyse et l'algèbre à travers un contact chaleureux sincère et horizontal avec leurs étudiants, à l'opposé du cliché du prof de fac qui déblatère froidement son cours à un amphî bondé ; l'ambition délicieusement déraisonnable d'Antoine Chamber-Loir qui a su nous apprendre, avec la même humanité que les deux précédents, plus de topologie algébrique que je n'en aurais jamais besoin et a formé mon esprit à des intuitions que je ne pouvais pas concevoir seul ; Frédéric Haglung qui a encadré mon TER de M1 et nous a retenu captifs Léo et moi des heures durant pour nous faire rentrer dans la tête les revêtements de graphes ; David Harari et son encadrement paternel de la préparation à l'agrégation ; Bertrand Maury déjà cité plus haut dans mon jury, dont la passion pour les équations aux dérivées partielles en sciences du vivant est organique et communicative ; Christophe Giraud qui a dépensé son temps et son énergie sans compter pour la réussite de tous les étudiants du Master Mathématiques pour les sciences du vivant, qui a réussi l'exploit de me faire aimer des statistiques et qui ne m'a jamais mis à la porte de son bureau chaque fois que je venais l'importuner avec mes angoisses et mes problèmes, qui enfin m'a fait confiance quand j'ai voulu donner le soutien en analyse dans son Master une fois en thèse ; Sylvie Méléard qui m'a laissé continuer ce cours et m'a donné toute latitude pour le faire ; Johan Alexis Glaunès qui a encadré mon TER de M2 sur les "Espaces de formes" sans que je n'aurais jamais survécu au cours éponyme d'Alain Trounev ; enfin Frédéric Paulin qui, véritable Hercule, a superposé sans jamais faillir toutes les casquettes : directeur du magistère, professeur de théorie spectrale et analyse

¹Je me souviens encore de la fois où il a cité avec beaucoup d'ironie "*The Tempest*" de Shakespeare sur ma copie pour me gourmander parce que j'avais utilisé de façon inapproprié des mots que je maîtrisais mal. C'est devenu l'un de mes livres préférés.

harmonique, directeur de l'école doctorale, qui a écouté mes soutenances, m'a appris à ne pas prendre les enfants du bon dieu pour des canards sauvages, m'a accueilli et assisté au conseil de l'école doctorale et comme organisateur du séminaire des doctorants. Les mêmes louanges vont de droit au directeur adjoint de l'école doctorale, Stéphane Nonnenmacher, un scientifique exceptionnel, qui m'a soutenu psychologiquement pendant les phases les plus noires de ma thèse et m'a montré avec une clarté incisive et un franc parler admirable que les chercheurs et les problèmes dans la recherche sont humains et qu'il faut les considérer avec pragmatisme et humanité. À l'occasion de mes enseignements, j'ai eu la chance de collaborer avec des personnes adorables. Merci à Sabine Marduel, Thierry Guilbaud, Maximilien Lagron, Laurent Pointal et Carole Cheyrouse pour m'avoir si gentiment accueilli à l'IUT d'Orsay et facilité la vie tant de fois. Merci à Jean-Baptiste Lagaert pour sa franchise et sa disponibilité, à Hugo Leclerc pour ses conseils sur la posture au travail, à Matthieu Léautaud dont la sympathie donne toujours le sourire. Merci enfin à Astrid Decoene qui a fait preuve de beaucoup de gentillesse et de motivation dans l'organisation du cours de M2 MathSV, a toujours été là pour répondre à mes questions d'analyse fonctionnelle sans jamais se moquer, a écouté mes bêtises, et que j'ai retrouvée avec plaisir au comité parité du laboratoire.

Merci à tous les chercheurs et chercheuses que j'ai rencontrés en conférences et qui m'ont appris tant de choses sur les équations aux dérivées partielles, sur le monde de la recherche ou sur la vie. Merci en particulier à ceux qui ont pris le temps d'écouter mes idées ou de m'apaiser quand je doutais de ma légitimité. Outre mon jury et mes collaborateurs, je tiens à citer Mickael Winkler, José Antonio Carrillo de la Plata, Kim Yong Jung, Laurent Desvillettes, Romain Veltz, Étienne Tanré, Grégory Faye, Julien Chevallier, Thomas Giletti.

Merci à toutes les gestionnaires qui par leur efficacité et leur organisation rendent la vie du laboratoire possible – et plus agréable – notamment Natalie Carrière qui donne énormément de temps et d'énergie pour l'organisation des maths en folie, Christine Bailleul qui sait toujours rassurer les agrégatifs les plus anxieux, Estelle Savignan qui s'est longtemps occupé avec une attention méticuleuse de l'équipe AN-EDP, Ophélie Molle qui l'a remplacée, Marie-Christine Myoupo qui me pardonne toujours mes retards et mes ordres de mission mal remplis, et bien d'autres encore sans qui l'administration serait insurmontable au phobique des papiers que je suis. Un merci tout particulier aux gens qui s'occupent de l'informatique et du réseau – leur présence et leur expertise est indispensable au laboratoire –, notamment Olivier Chaudet et Mathilde Rousseau dont l'empathie et la bienveillance ont souvent été pour moi un réconfort et qui se soucient visiblement de bien plus de choses que du bon fonctionnement des ordinateurs. Tous ces gens ont leur part de mérite dans les accomplissements de l'Institut de Mathématique d'Orsay.

La vie doctorale serait fade et triste sans mes camarades d'infortunes, tous ces coreligionnaires passés et présents à l'Institut de Mathématique d'Orsay qui ont souffert à mes côtés dans les bureaux, les couloirs et les salles de séminaire. Sans viser à l'exhaustivité, je veux en citer certains. Je tiens à remercier Gabriel et Luc pour avoir organisé le séminaire des doctorants avec moi et m'avoir respectivement montré un peu de géométrie asymptotique et de chaînes de Markov cachées, pour avoir tous les deux été là pour discuter chaque fois que j'avais besoin de me changer les idées. Pierre, Romain et Hugo ont repris le séminaire l'année suivante ; je remercie le premier pour ses conseils musicaux, nos discussions passionnantes sur Zola et son époustouflante interprétation du vendeur lors d'une lecture improvisée de ma pièce de théâtre ; je remercie le second pour toutes les discussions sur les lettres, pour m'avoir conforté dans l'idée de lire un jour "La recherche" et pour la vision combative de la vie qu'il a passivement contribué à raviver dans mon inconscient à des moments creux de ma motivation ; je remercie le troisième pour ses conseils avisés en EDP, ses conseils non moins avisés sur ce qu'il faut fuir à tout pris en EDP et éviter de présenter aux élèves, pour ses partages de *build orders* absurdes sur SC2 et pour m'attendre

sans perdre patience à la sortie du TD le mercredi matin. Merci à Jeanne qui nous avait appris à organiser le séminaire lors de la passation ; elle a toujours été là pour tous les doctorants, a donné un souffle de vie au laboratoire et en particulier m'a toujours ouvert sa porte quand j'avais besoin de parler ou de me promener avec quelqu'un en réfléchissant au sens de la vie. Merci à mes cobureaux sans qui l'espace de travail aurait fini par devenir glaçant : Mor dont la bonne humeur intarissable a été une forme de point fixe dans ma vie chaotique, Antony qui n'était pas souvent là mais toujours d'excellent conseil et de bonne compagnie, et surtout François avec qui j'ai découvert les bières trappistes, la philosophie Nietzscheenne, les faits et méfaits d'André Malraux, le bar des pirates, et redécouvert les oeuvres de Camus, de Kafka et les chansons de Brel. Merci à mes nouveaux cobureaux, Thimothée et Alexandre, pour avoir toléré mon bordel, respecté mes siestes et pour leurs excellents goûts en jeux vidéos rétros ! Merci à Thomas pour toutes les discussions passionnantes et la vidéo de fabrication du couteau en résine UV. J'ai eu la chance de retrouver au conseil de l'école doctorale d'anciens camarades de promotion devenus doctorants : merci Margaux pour les discussions sur l'art, les lettres et pour ta belle et communicative détermination ; merci Antoine H pour ta rigueur, ton exubérance et ta disponibilité ; merci à tous les deux pour votre énorme investissement dans la représentation des doctorants. J'ai eu le plaisir de parler au séminaire "Explique moi" et je remercie chaleureusement ses organisateurs Elio et Cyril ; je remercie le second pour nos discussions sur la géométrie, la pédagogie et les catacombes. Merci Antoine F pour m'avoir accueilli à l'Yvriade, fait découvrir Dino Buzzati, m'avoir soutenu et alimenté dans mes réflexions sur la recherche et le sens de l'engagement, et avoir émis des avis honnêtes et pertinents sur mes écrits. Je remercie aussi Guillaume M pour son investissement dans l'organisation du club de littérature et pour les discussions sur Dostoïevski. Merci à Martin pour ne jamais m'avoir laissé m'en sortir avec mes arnaques statistiques ou philosophiques et pour avoir transformé des discussions déjà intéressantes en véritables champs de batailles ! Merci Perrine L pour ton soutien, ta bienveillance et ta générosité depuis que tu es passée d'élève à collègue. Merci Nhi de m'avoir fait entrer au comité parité, remotivé à court, révélé la nature des perruches, pour m'avoir lu avec plus d'attention et d'investissement que je n'osais l'espérer, et surtout pour m'avoir accordé ta confiance et avoir honoré la mienne. Merci à Yueyuan pour m'avoir évité de me perdre à Fréjus, merci Bowen pour m'avoir fait confiance. Merci Meryem pour toujours te soucier sincèrement de comment je vais. Merci Perla pour la façon chaleureuse avec laquelle tu as été présente pendant toute ma thèse. J'en remercie tant d'autres avec qui j'ai passé d'excellents moments à discuter ou me détendre : Benjamin, Guillaume L, Camille L, Clémentine, Fabien, Solène T, Valérie,... Je remercie aussi les doctorants croisés en vadrouille : Alberto pour la cohabitation fraternelle à Toulouse et les soirées interminables qui nous épuisaient avant les conférences ; Angélique qui ne nous aidait pas à nous coucher plus tôt, dont j'ai tout de suite adoré l'humour, qui partage mon gagatisme à l'égard des chats et dont la confiance m'a touché ; Ekaterina qui a une façon si simple et touchante de voir la vie et de régler les questions géopolitiques ; Mario qui a égayé ma toute première conférence, m'a motivé à m'intéresser à l'épistémologie pendant ma thèse et a écouté à mes côtés, ravis, les récits de guerre de Jacques Demongeot ; Franca qui m'a très gentiment transmis son manuscrit de thèse, ce qui a été d'une grande aide dans la rédaction de certaines parties de mon manuscrit, et dont le parcours de chercheuse et d'être humain est pour moi un modèle de passion, d'humanisme et de virtuosité ; Léo G qui a rejoint mon labo en post-doc, pour lequel j'éprouve également beaucoup de respect et d'admiration ; Alexandre qui a été d'une franchise et d'une chaleur touchante, m'a donné un bel exemple de courage et de volonté et m'a fait parler au Havre.

Je remercie les gens qui ont eux aussi essayé de trucider leur thèse en se lançant dans cette aventure déraisonnable qu'était la "Tournée de π ", des premières réunions au triomphe au Théâtre des variétés : Juliette, Antoine H, Joël, Martin, Maxence, Luc, tous ceux de Marseille et en particulier Anna et Elena, Augustin et Quentin qui étaient là pour nous soutenir le jour J,...

J'en viens aux autres amis, mathématiciens ou non, tous ceux qui servaient de soupape lorsque le travail m'envahissait trop la tête, tout ceux qui me pardonnaient si gentiment d'être trop absorbé par le boulot pour les voir. Merci à toi Samuel pour les discussions toujours surprenantes, les retrouvailles improvisées devant l'arrêt du N122 à trois heures du matin, les blagues sur les douches, la description de la cousinade, l'inventivité inépuisable et ton humour inamovible et subtil. Merci Benoît T pour toutes nos discussions sur les jeux vidéos, les gens, les mères possessives et tant d'autres choses. Merci Benoît R pour m'avoir expliqué un peu de bridge et avoir toujours répondu présent dans les situation urgentes. Merci à Benoît D pour les discussions si profitables sur les mathématiques et le féminisme, pour toujours prendre de mes nouvelles spontanément et avoir joué l'entremetteur amical! Merci Justine pour ton empathie, pour les souvenirs à Berlin et les retrouvailles aléatoires dans le bus 7. Merci Augustin pour les accès de saxo, pour me remettre le dos en place sans ménagement, pour les questions plus ou moins déplacées, la perte de contact de mes pieds avec le sol et surtout pour toujours sentir quand je suis tendu ou triste. Merci Diane pour ton affection, les discussions enflammées sur les mangas, les bières à l'improviste et pour avoir fait autant d'effort pour lire les tirades des vieilles. Merci Céline pour ton dynamisme, ton moral inébranlable et ton optimisme qui me réchauffe toujours le cœur, pour la façon virulente dont tu m'empêches de me complaire dans mes problèmes, ta belle vision de l'amitié et le soutien que tu es toujours prête à offrir. Merci Heythem d'être toujours l'homme providentiel, du fin fond du Hellfest aux hauteurs de mon appartement à déménager, pour être sensible et prévenant, et soutenir les autres sans jamais rien attendre en retour. Merci à Sophie, Lucie et Thibault pour le grain de folie, les concerts de musique classique, et pour avoir été là pendant cette année de licence où je passais près de la dépression. Merci à Mathilde pour les discussions sur l'écologie et pour ton enthousiasme réconfortant. Merci Perrine R même si on se croise peu pour la profonde humanité que chaque fois j'éprouve en te parlant. Merci à tant d'autres camarades de promotions de ces années à Orsay que je n'ai pas encore cités : Aurélien, Enrica, Bastien, Gabriel L, Eugène, Laurent, Ridwan, Briec,... et aussi les gens de l'iGEM competition : Leïla qui a sauvé le projet, Terry, Maher, Romain S,... Merci Laurie de ta gentillesse et de ta pertinence, pour nos discussions et ton soutien cet été. Merci à Lisa B de m'avoir si bien accueilli dans sa maison aux cigales quand j'étais au fond. Merci Mélissande pour les cocktail, l'aide toujours bienvenue et les discussions tardive rue Oberkampf. Merci Solène F pour m'avoir appris à aimer le vin rouge, pour ta sagesse et ta pertinence, pour ton affection sincère et pour le courage inspirant avec lequel tu affrontes la vie. Merci Micka pour ton authenticité et ton cœur énorme, pour les discussions sur le matériel militaire, pour le Hellfest et tous les dérapages si rocambolesques. Merci beaucoup Shelley pour ton enthousiasme et ton empathie, surtout pour être allé me chercher derrière mon introversion! Merci Laurine pour tous nos bons moments, pour les discussions plus ou moins politiques, pour ton humour et ton rire, ta façon d'être à la fois touchante et incisive. Merci Nico pour la manière subtile et délicate dont tu exprime ta bienveillance, pour toute les fois où sans t'en rendre compte tu m'as aidé, fait relativiser ou remonté le moral. Merci Katya pour ton authenticité, pour m'avoir si souvent à sorti par la force de mes soucis et poussé à vivre le moment présent, pour m'avoir raconté la dureté de la vraie Russie et m'avoir toujours accordé ta confiance. Merci Philippe pour m'avoir accueilli tant de fois dans ta superbe demeure où j'ai tant de vifs souvenirs. Merci Charlène pour la profonde humanité qui se dégage de tes photos et de tes câlins. Merci Nhylia pour m'avoir ridiculisé quand il fallait remettre le banc de pierre en place et pour m'avoir appris tant de choses sur les techniques modernes de minage. Merci Patrick pour ton émerveillement sincère chaque fois que je te racontais des maths, pour ton affection gratuite et tes magnifiques photos de gens et d'insectes. Merci Oscar pour les discussions sur le féminisme, l'identité, la psychologie et l'orientation sexuelle, qui ont eu un impact sur moi. Merci Morgane pour les discussions sur Borjes

et Pablo Neruda. Merci Carine pour ton empathie, ta compréhension, tes yeux pétillants et ta volonté de fer. Merci Eric H pour ta bonhomie, pour ton contact sincère et fraternel. Merci Stella pour les excellents moments en ta compagnie et pour continuer à prendre de mes nouvelles. Merci Séverine pour avoir su voir et approcher avec une infinie bienveillance l'autiste en moi, et être toujours si adorable quand on se croise. Merci Saphy pour m'avoir pardonné de répondre quatre ans plus tard à ton message et pour les bons moments. Merci Romain pour les discussions à deux heures du matin et pour avoir essayé, sans succès, de me faire croire à l'actuariat et aux douches froides. Merci Céline et Jean-Louis pour votre gentillesse et votre prévenance, pour tous les bons moments avec vous. Merci Ka pour m'avoir montré qu'on pouvait utiliser les Treillis algébriques pour quelque chose d'utile, pour ta confiance et tes encouragements permanents. Merci Natalie et Didier pour votre confiance absolue et votre gentillesse, pour la façon chaleureuse dont vous m'avez accueilli et pour les discussions touchantes. Merci Franck pour tes blagues, tes bêtises, ta bonne humeur, ta gentillesse et ta sincérité, pour toutes les soirées si mémorables. Merci Johanna pour avoir su voir à travers mon introversion et m'avoir si efficacement réconforté, motivé et encouragé, pour m'avoir donné l'impression d'être compris, parfois sans avoir besoin de dire un mot. Merci Kathleen d'avoir été à une place si importante dans ma vie pendant presque trois ans, pour m'avoir accepté comme j'étais, et aimé. Merci Candice de me traîner comme un boulet depuis le lycée, de me rappeler que mon chat est l'incarnation de Satan (voir figure 1), de me faire de la propagande pour Bob l'éponge, de me soutenir et me pardonner de disparaître parfois des mois entiers sous le travail et les ennuis locaux. Merci Aymeric pour ton tempérament si allemand et tes conseils pour survivre à l'apocalypse. Merci Cindy pour ta bienveillance, ton empathie, ton rire, ton sourire si chaleureux et désolé d'avoir omis de te contacter ces dernières années... Merci Sandy pour ton affection touchante, pour les échanges sur la psychologie et les neurosciences, et pour le soutien si salvateur en festival. Merci Alban pour ton respect et ta considération discrète, tes partages d'informations, ta parcimonie et ta sensibilité. Merci Marc pour ton exubérance, ta tolérance, ton empathie, ta présence respectueuse et réconfortante chaque fois que tu en avais l'occasion, et merci de t'occuper d'Eric quand je ne peux pas être là pour lui. Merci Jess pour les bons moments, du camping au nouvel an. Merci Anthos pour m'avoir permis de visiter les cathacombes et m'avoir toujours laissé squatter ta colloc quand Laura avait pitié de moi. Merci Nina pour les discussions sur Heidegger, pour mettre autant de soin à faire les points sur les "i" des banderoles, pour ton intelligence et ton humanisme hors du commun, pour ton engagement à défendre et aider les autres. Merci Johan pour ton affection et ta sensibilité, pour me pardonner chaque fois qu'on se revoie le temps passé depuis la dernière, pour les souvenirs taupinaux aussi. Merci Mehdi pour les mêmes raisons, pour ta fraternité bourrue, et aussi pour me pousser toujours plus loin dans les questionnements sur l'économie, la politique, le sens de la vie ; enfin pour les merveilleuses histoires que tu m'as ramenées du fin fond de l'Asie. Merci Anne-Laure pour la sensibilité, l'intelligence, la bonté et l'humanité avec lesquelles tu as sincèrement essayé de me comprendre et franchement réussi à me soutenir, merci pour ton affection, pour tes textes, pour ta confiance et pour la franchise avec laquelle tu m'as parfois montré ce que je refusais de regarder. Ce dernier mois, je me suis retrouvé – aléa de ma vie toujours plus absurde et chaotique – sans appartement, et je dois mon salut aux amis qui m'ont hébergé sans hésiter une seule seconde, et par la même occasion m'ont soutenu et distrait de mes pensées noires, de mes émotions en dents de scie et du sentiment de ma monstruosité. Merci à Léo Z qui m'avait déjà accueilli bien des fois chez lui en prépa, qui m'a appris à apprécier la musique classique, qui s'évertue encore et encore à pelleter pour combler le fossé abyssal de mon inculture, qui m'a supporté deux ans comme colocataire, m'a montré son affection à sa manière et souvent m'a accordé ses confidences et sa confiance. Merci à Laura qui avait déjà été lumineuse en prépa, qui l'a été plus encore dernièrement, qui se bat au mépris de sa propre santé pour les autres, tous les autres, jusqu'au plus démunis, fait au passage comme si de

rien n'était une thèse en physique nucléaire, et toujours me manifeste avec simplicité et confiance son affection sans jamais me laisser me morfondre sur mon sort. Merci Eléonore de me témoigner avec simplicité et naturel affection et intérêt depuis que tu t'es retrouvée à moitié par hasard à côté de moi sur un banc de fac à me dessiner des cellules et des mitochondries ; merci pour ton humour, pour toutes les discussions sur tous les sujets possibles et imaginables, pour m'aider à déconstruire ma masculinité toxique, pour me laisser garder ton adorable chat quand le mien fait défaut, et pour toujours proposer un thé réconfortant quand j'en ai besoin. Merci Raphaël pour la passion avec laquelle tu parles de tout, pour la façon dont tu désagrèges les angoisses et les problèmes, pour tes curiosités topologiques, tes histoires de formes dans l'espace et les hyperspaces, ton interprétation virtuose de mon "Client", tes rêves enregistrés et tes tisanes qui me réchauffent le cœur ; merci pour ta bonté, ta compréhension et ton sourire. Merci Juliette G de m'avoir autant soutenu et réconforté alors que tu ne me devais rien, pour la propagande sur Kundera, pour avoir été réceptive à quelques unes de mes musiques favorites et m'avoir montré ta grosse bête dans son pré, pour ton humour de merde et ton affection aussi sincère que gratuite.

J'ai une pensée pour Amandine, qui a disparu trop tôt, trop jeune, et que j'aurais voulu inviter à assister à ma soutenance de thèse ; je promets à ta mémoire de finir un jour ce roman que tes souffrances m'ont inspiré. Merci à Jessie, mon personnage, de vivre à l'étroit dans ma tête depuis dix ans sans la faire éclater.

Dussé-je faire des jaloux, je tiens à réserver une place particulière à trois personnes que je connais depuis maintenant plus de douze ans, qui ont suivi toutes mes aventures, toutes mes transitions, tous mes états émotionnels, ont pardonné tous mes manquements, toutes mes absences, toutes mes offenses. (Par ordre de rencontre) merci à Eric que j'ai retrouvé et perdu tant de fois depuis la classe de cinquième, que j'espère ne plus jamais perdre de vue, qui a toujours cherché avec tant de ferveur et de sagacité à comprendre mes mécanismes, mes obsessions, mes névroses, mes peurs et mes démons ; merci pour toutes les subtilités que tu m'a révélées sur moi-même, pour la ferme à Endermen et le semi-marathon, pour les discussions sur la lutte des classes et les sciences sociales et surtout pour ta sensibilité et toute ton affection. Merci Quentin d'avoir pris ma défense à cette funeste séance de cinéma, de m'avoir parlé de moi avec franchise, d'avoir refait la vie avec moi des nuits entières, de m'avoir fait me tordre le cou sur mon balcon en prépa, de m'avoir fait découvrir tant de jeux vidéos et de musique, de m'avoir appris à jouer moins mal à Magic, d'avoir cru en moi, de m'avoir fait entrer en douceur dans l'existence sociale ; merci d'être là après toutes ces années, de me connaître et me soutenir et merci surtout pour toute ton affection. Merci Hélène pour avoir toujours été une amie si proche même quand des milliers de kilomètres nous séparaient, pour l'aventure Skydream, pour ma première cuite, pour avoir été une de mes premières lectrices ; merci pour tes textes et ta confiance, tes confessions et ton écoute, ta sensibilité, ta force, et aussi, et surtout, toute ton affection.

Je tiens à remercier bien sûr ma famille qui m'a soutenu pendant plus d'un quart de siècle, m'a encouragé encore et toujours à aller plus loin et à me réaliser. D'abord ma maman qui a donné de son corps le temps que je sois viable, m'a laissé sortir en avance, puis s'est occupée de moi depuis mes premiers braillements jusqu'à la fin très proches de mes interminables études, qui a été d'une patiente infinie avec mes troubles du spectre autistique et toutes les complications que cela entraînait, qui a été attentionnée et dévouée, compréhensive et présente, qui m'a fait rentrer de l'anglais et de l'espagnol dans la tête malgré moi, qui m'a aimé de tout son cœur, soutenu sans jamais faiblir et m'aime encore de tout l'amour qu'une mère peut donner à son fils. Au même titre : mon papa qui avait peur de me casser à ma naissance, qui a toujours été là, qui se cachait près du lycée avec un copain légionnaire pour vérifier qu'on ne me rackettait pas, qui m'a trimballé sur les marchés même si j'étais très mauvais vendeur, qui a toujours su me témoigner son amour à sa façon touchante et qui est si ostensiblement fier de moi même

s'il ne comprend rien à ce que je fais. Merci à ma sœur Aurore et mon frère Victor qui ont été là pendant toute mon enfance pour m'éviter de cumuler avec l'autisme les travers de l'enfant unique, qui sont pour moi un soutien et une stabilité lorsque je reviens de vadrouille, qui sont présents dans ma vie parfois sans même que je le remarque. Merci à mon oncle Rémy pour m'avoir raconté l'informatique, pour avoir toujours veillé sur la famille, pour ses vidéos et son intérêt sincère pour ma progression dans la recherche. Merci à Joaquim d'avoir apporté en naissant un souffle nouveau à toute la famille. Merci à sa maman, ma tante Juliette, qui a si souvent fait mon éducation, à porté oreille à mes histoires depuis la classification des dinosaures quand j'étais petits à mes aventures désastreuses de la dernière pluie, qui m'a fait découvrir de beaux livres et racontés tant de choses passionnantes quand je la laissais enfin en placer une, a toujours été un soutien stable et sincère. Merci à mon grand-père René qui lui aussi m'a offert judicieusement de beaux livres, m'a raconté des histoires sur l'Amérique latine avec une verbe et une ironie bien à lui, a lu sans se crever les yeux de dépit mes textes bourrés de fautes d'orthographe et m'envoie encore et toujours ces merveilleuses lettres truffées d'humour et de surprises. Merci à ma grand-mère Marily qui a si longtemps fédéré la famille, apaisé les tensions, fait fonctionner Noël et qui aura raté ma soutenance en disparaissant trop tôt. J'ai une pensée pour mon arrière-grand-mère Marie-Louise disparue quand j'étais au collège, et pour son mari, mon arrière-grand-père Pierre qui a longtemps été un rocher invincible au milieu de l'absurdité de l'existence et ce jusqu'à son dernier souffle, qui me racontait les souvenir de sa grand-mère pendant la commune en 1870, qui avait traversé un siècle et en avait tiré beaucoup de sagesse ; je lui dédie cette thèse. Merci Magali et Gabriel de faire tous ces efforts pour réunir la famille, de toujours être si accueillants et chaleureux ; et en ce moment d'héberger toutes mes affaires et de me garder une place dans un coin si besoin. Merci à Pablo pour ses histoires, ses sorties philosophiques et son affection. Merci aussi à Ariane, Maxime, Alexandre et à tous mes autres cousins proches ou éloignés. Merci à ma tante Viviane pour son exubérance, sa franchise, son humour et son écoute. Merci aux amis éternels amis de la famille également : merci Simone pour avoir consacré ton temps, ton énergie, ton expertise et un peu de ton âme à améliorer mes textes, pour ton ouverture et les histoires de jeunesse de mes grand-parents ; merci Yvan pour ton enthousiasme, ton écoute, tes compliments et ton délicieux dandysme. Je tiens à remercier ici ceux qui ont été pour moi depuis cinq ans une seconde famille, qui m'ont accueilli comme un des leurs malgré mon excentricité et fait me sentir chez moi en Normandie. Je pense en particulier à Laurence et Thierry qui ont tant fait pour moi, ont gardé le petit-fils à poils, m'ont témoigné une immense gentillesse, et qui continuent de se soucier de ce que je deviens. Je pense aussi à Camille avec qui j'ai beaucoup ri et qui a toujours été si attentionnée à mon égard, à Lisa qui grogne un peu mais a un cœur en or et à qui je dois "La" bête (voir figure 1), à Mémère qui est une personne si belle et si touchante, si dévouée au autres et qui m'a accepté comme un petit-fils, à Maryelle, Bénédicte, Marcel, Eva, Agnès, Sylvain, tous les autres oncles et tantes, à Thomas, Chloé, Léa, Marion, Hugo, tous les autres cousins et cousines... Merci à tous du fond du cœur.

Je tiens à témoigner une reconnaissance toute particulière à mon chat Kafka qui serait bien incapable de lire ces lignes. Il a été pour moi un support affectif aussi stupide que désintéressé. Je lui pardonne volontiers toutes les fois où il m'a lacéré bras et jambes, tous les poils que j'ai dû rouler sur le linge et toute les fois où j'aurais voulu qu'il me laisse dormir. Cette grosse boule de poils roux a été un merveilleux chaos dans ma vie de ces quatre dernières années et j'ai pour lui énormément d'affection.

Pour finir, merci à toi Juliette pour avoir bien voulu prendre dans ma vie une place si importante et si difficile, pour avoir eu confiance en moi et m'avoir tant apporté avec patience et gentillesse, pour m'avoir appris à manger normalement – enlevant ainsi une énorme épine de ma vie sociale qui avait résisté à tous les autres instruments –, pour m'avoir soutenu du début du magistère à la fin de la thèse, avoir fait l'iGEM à mes côtés et m'avoir entraîné dans le π -day.

Travaux de doctorat

Merci d'être encore là pour me mettre au boulot la semaine avant ma soutenance. Merci d'avoir été pendant cinq ans à la fois une merveilleuse source d'instabilité et une idée de l'absolu. Merci de m'avoir poussé à dépasser tant de limites, à franchir tant de frontières, tant de cols, à courir tant de bornes et découvrir tant de choses. Merci de ne pas m'avoir laissé mourir dans la montagne Corse quand je m'étais ramassé la gueule sur les rochers. Merci de m'avoir rempli de joie et d'amour à Prague, Moscou, Séoul, Conca et tant d'autres lieux. Merci pour toutes ces années, merci de m'avoir aimé, et merci pour cette amitié dont tu m'honores encore et qui est pour moi, aujourd'hui, si précieuse.



FIGURE 1 – Mon chat, Kafka, qui est particulièrement doux.

Table des matières

<i>Introduction</i>	21
I. <i>Mise en contexte et méthodes</i>	23
1. Equations aux dérivées partielles en biologie	24
2. Chimiotaxie des microorganismes	29
3. Communication dans un réseau de neurones	34
4. Adaptation aux dommages de l'ADN	39
II. <i>Principaux résultats de cette thèse</i>	43
1. Résultats de la première partie	43
2. Résultats de la deuxième partie	49
3. Résultats de la troisième partie	56
<i>Partie I. Equations de type Keller-Segel pour la modélisation de la Chimiotaxie</i>	60
III. <i>Modéliser la chimiotaxie : les équations de Keller et Segel</i>	61
1. La chimiotaxie et ses mécanismes	62
2. Modèle historique : le papier séminal d'Evelyn Keller et Lee Segel	71
3. Naviguer dans une vaste bibliographie I : différentes versions du système	74
4. Naviguer dans une vaste bibliographie II : l'explosion en temps fini	89
IV. <i>Etude mathématique du modèle décrivant les <i>E. Coli</i> chimiotactiques</i>	117
1. Existence et unicité de solutions forte	118
2. Évolution en temps long	125
3. L'explosion en temps fini pour le modèle parabolique-elliptique-parabolique	143
V. <i>Étude du système hyperbolique-elliptique</i>	147
1. Estimées <i>a priori</i> uniformes pour le système approché	148
2. Existence de solutions pour le problème hyperbolique-elliptique-parabolique	152
3. Explosion en temps fini	158
VI. <i>Etude heuristique de l'explosion en temps fini</i>	161
1. Etude heuristique du système de Keller-Segel standard	161
2. Application au système parabolique-elliptique-parabolique précédemment étudié	167
3. Le changement de variable d'Herrero et Velazquez	170
<i>Partie II. Equations de type Fokker-Planck pour la modélisation des réseaux de neurones</i>	176
VII. <i>Modèles aux dérivées partielles en neurosciences</i>	177
1. De la physiologie des neurones à leur synchronisation	178

2. Le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire	189
3. Réseaux excitateur et inhibiteur couplés	205
4. Adjonction d'un délai de transmission	209
VIII. <i>Raffinement des propriétés qualitatives</i>	213
1. Estimées de N dans L^q et existence globale	213
2. Explosion systématique pour b assez grand	225
3. Explosion pour deux réseaux couplés	228
4. Profil de l'explosion : une heuristique	234
IX. <i>Analyse du modèle avec délai synaptique</i>	244
1. Existence et unicité des solutions pour le modèle avec délai	244
2. Sur-solutions et existence globale	254
3. Estimées L^2 uniformes pour N	257
4. Convergence vers les états stationnaires	260
X. <i>À la recherche des solutions périodiques</i>	267
1. Un résultat de non-existence	267
2. Lien heuristique avec une équation plus simple	268
3. Étude des équations approchées	271
<i>Partie III. Modélisation de l'adaptation des cellules eucaryotes aux dommages de l'ADN</i>	285
XI. <i>Division cellulaire et points de contrôle</i>	287
1. Le cycle cellulaire chez les Eucaryotes	287
2. Adaptation aux dommages à l'ADN	292
XII. <i>Modélisation autour du phénomène d'adaptation</i>	295
1. Un modèle stochastique	295
2. Équivalent déterministe du modèle	299
<i>Conclusion</i>	305
<i>Partie IV. Annexes</i>	313
A.. <i>Outils techniques</i>	315
1. Inégalités et espaces fonctionnels	315
2. Théorèmes de compacité	319
3. Estimées pour des équations paraboliques	319
4. Estimées pour des équations elliptiques	322
B.. <i>Résultats techniques pour le modèle ITBF non-linéaire</i>	326
1. Dissipation de l'entropie	326
2. Inégalités de type Poincaré	329
3. Propriétés d'une fonction auxiliaire	330
<i>Bibliographie</i>	357

Plan de la thèse

Ce manuscrit de thèse comporte une introduction générale, trois parties relativement indépendantes, une conclusion et des annexes.

Introduction générale :

L'introduction générale passe en revue les thématiques et les contributions de ce manuscrit de thèse. Elle contient deux sections, numérotées un et deux.

La *première section* présente de façon succincte les objets d'étude de cette thèse, leur cadre mathématique et les questions de biologie auxquelles ils sont liés. L'objectif de cette section est de donner rapidement une idée des enjeux de la thèse et d'expliquer comment ces sujets ont été abordés par la communauté scientifique. Pour chacun des trois thèmes majeurs abordés, on trouvera une introduction et une revue bibliographique beaucoup plus étendue dans la partie correspondante. Le lecteur décidé à tout lire en détail peut se passer de lire cette première section puisque son contenu sera intégralement répété de façon plus étayées dans le corps du manuscrit.

La *deuxième section* de l'introduction résume de la façon la plus claire possible les différentes contributions de cette thèse de doctorat et attribue chaque résultat mathématique à la collaboration dans laquelle il s'inscrit, afin qu'il n'y ait aucune ambiguïté sur le contexte de la production de nos résultats et l'identité des personnes avec qui nous avons œuvré à leur obtention.

Première partie :

La première partie porte sur les modèles de type Keller-Segel et leurs applications en dynamique des populations. Elle contient quatre sections, numérotées de trois à six.

La *troisième section* contient une longue introduction bibliographique sur les systèmes de type Keller-Segel, leur étude, leur contexte biologique et les questions qui les entourent. Elle ne contient aucun résultat qui soit de notre fait.

La *quatrième section* porte sur l'analyse mathématique d'une variante du modèle de Keller-Segel développée pour répondre à des questions sur la formation de motifs géométriques stables par des bactéries chimiotactiques. Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec Grzegorz Karch, Rafal Celinski, Masayasu Mimura et notre directrice de thèse Danielle Hilhorst.

La *cinquième section* porte sur l'analyse mathématique d'une version hyperbolique-elliptique-parabolique du système précédent. Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec notre directrice de thèse Danielle Hilhorst.

La *sixième section* propose une vision heuristique et des idées de démonstration pour l'étude de l'explosion en temps fini des modèles de type Keller-Segel avec prolifération. Ces idées seront utiles dans la deuxième partie de la thèse. Il s'agit de travaux en collaboration avec Hiroshi Matano et notre directrice de thèse Danielle Hilhorst.

Deuxième partie :

La deuxième partie porte sur une classe de modèles de type Fokker-Planck appelés Intègre et tire avec bruit et fuite nonlinéaire (NNLIF en anglais pour *Nonlinear/Network Noisy Leaky Integrate and Fire*) et leurs applications en neurosciences. Elle contient quatre sections, numérotées de sept à dix.

La *septième section* contient une introduction bibliographique détaillée sur les systèmes de type Intègre et tire avec bruit et fuite nonlinéaire, leur étude, leur contexte biologique et les questions qui les entourent. Elle ne contient aucun résultat qui soit de notre fait.

La *huitième section* porte sur l'analyse mathématique du modèle Intègre et tire avec bruit et fuite nonlinéaire standard et vise à améliorer certains des résultats existants à son sujet. Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec notre directrice de thèse Delphine Salort.

La *neuvième section* porte sur l'analyse mathématique du système précédent avec adjonction d'un paramètre de délai représentant le temps que mettent les décharges électriques à aller d'un neurone à l'autre. Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec María José Cáceres, Ricarda Schneider et notre directrice de thèse Delphine Salort.

La *dixième section* propose des heuristiques et des résultats partiels sur l'existence de solutions périodiques au modèle Intègre et tire avec bruit, fuite et délai synaptique nonlinéaire. Il s'agit de travaux en collaboration avec Kota Ikeda, Didier Smets et notre directrice de thèse Delphine Salort.

Troisième partie :

La troisième partie porte sur la modélisation du phénomène d'adaptation aux dommages de l'ADN. Elle contient deux sections, numérotées onze et douze.

La *onzième section* explique les concepts de biologies pertinents pour comprendre l'adaptation aux dommages de l'ADN et cite des articles de biologie sur le sujet. Elle prépare le terrain pour la section suivante. Elle ne contient aucun résultat qui soit de notre fait.

La *douzième section* présente un modèle que nous avons élaboré pour essayer de comprendre quels liens entretiennent certains aspects du phénomène d'adaptation aux dommages de l'ADN avec la pression évolutive sur les organismes. Ces travaux ont été réalisés en collaboration avec Zhou Xu et notre directrice de thèse Delphine Salort.

Conclusion :

La conclusion résume la thèse et ouvre en chemin différentes perspectives de recherche sur les sujets abordés.

Annexes :

L'*annexe A* présente des résultats classiques en analyse fonctionnelle et en analyse des équations aux dérivées partielles. Nous citons ces résultats tout au long de la thèse.

L'*annexe B* présente des résultats classiques dans le domaine des équations Intègre et tire avec bruit et fuite nonlinéaire. Nous citons ces résultats tout au long de la deuxième partie de la thèse.



Introduction




<i>Introduction</i>	21
<i>I. Mise en contexte et méthodes</i>	23
1. Equations aux dérivées partielles en biologie	24
a. Emmanuel Kant et la complexité des phénomènes biologiques	24
b. Notions générales en équations aux dérivées partielles	26
2. Chimiotaxie des microorganismes	29
a. Le modèle de Patlak-Keller-Segel	29
b. Une variante pour modéliser des bactéries chimiotactiques	32
3. Communication dans un réseau de neurones	34
a. Du pandémonium au modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire	34
b. Réseaux couplés et délai synaptique	38
4. Adaptation aux dommages de l'ADN	39
<i>II. Principaux résultats de cette thèse</i>	43
1. Résultats de la première partie	43
a. Étude des modèles complètement parabolique et parabolique-elliptique-parabolique	43
b. Étude du modèle hyperbolique-elliptique-parabolique	47
c. Où nous fourbissons nos armes heuristiques	48
2. Résultats de la deuxième partie	49
a. Étude sans délai synaptique	49
b. Étude du modèle avec un délai synaptique	53
3. Résultats de la troisième partie	56

« Novice writers are big procrastinators. They find countless reasons not to get started. Even when they finally get themselves seated at their desks, they always seem to find diversions : make the coffee, sharpen the pencil, go to the bathroom, thumb through more literature, sometimes even get up and return to the field. Remember that you are never "ready" to write ; writing is something you must make a conscious decision to do and then discipline yourself to follow through. People often tell us that we are lucky ; they say, "writing comes so easy to you". Writing comes easy neither to us nor to many others ; it is hard work. As one author put it, "writing is easy ; all you do is sit staring at the blank sheet of paper until drops of blood form on your forehead." »² »

Bogdan, R. C., & Biklen, S. K. (1982). Qualitative research for education : An introduction to theory and methods [24]

I. Mise en contexte et méthodes

ROIS parties distinctes et relativement indépendantes composent ce manuscrit de thèse. Aussi avons-nous choisi, par soucis de clarté et de lisibilité, de commencer par une introduction générale qui présente de façon concise – dans la présente section – les thèmes abordés et les idées mathématiques les plus générales, puis – dans la deuxième section – les principales contributions de l’auteur de cette thèse, contributions réalisées bien sûr avec l’aide et le soutien de ses directrices de thèse et de ses collaboratrices et collaborateurs.

Chacune des trois parties du manuscrit commence ensuite par une introduction propre : une présentation beaucoup plus détaillée du domaine de recherche correspondant, de son état de l’art et de ses enjeux.

²« Les écrivains débutants sont de grands procrastinateurs. Ils trouvent un nombre incalculable de raisons de ne pas commencer. Même lorsqu’ils finissent par s’asseoir devant leur bureau, ils semblent toujours trouver des diversions : faire un café, aiguiser le crayon, aller aux toilettes, feuilleter plus de littérature scientifique, parfois même se lever et retourner sur le terrain. Souvenez-vous que vous n’êtes jamais "prêts" à écrire ; écrire est un acte dont on prend la décision consciente qu’il faut ensuite se discipliner à suivre. Les gens nous disent souvent que nous avons de la chance ; ils disent : "vous écrivez si facilement". Ecrire n’est facile ni pour nous ni pour la plupart des gens ; c’est un travail difficile. Comme l’exprime un certain auteur : "écrire c’est facile ; tout ce que vous avez à faire, c’est de rester assis à fixer votre page blanche jusqu’à ce que des perles de sang se forment sur votre front." » Traduction (maladroite) de l’anglais vers le français par moi-même.

1. Equations aux dérivées partielles en biologie

1.a. Emmanuel Kant et la complexité des phénomènes biologiques

Dans un article intitulé « *Mathematics and biology : a Kantian view on the history of pattern formation theory* » ([271]) publié en 2011, Siegfried Roth commence par rappeler le profond intérêt du philosophe allemand Emmanuel Kant³ pour les avancées des sciences empiriques en général, de la chimie et de la biologie en particulier (voir le livre [339] pour plus d'informations sur le rapport de Kant avec les sciences). Le célèbre philosophe s'était intéressé aux lois de la gravitation de Newton qui constituent le principal exemple d'une science dans les *Critiques* (*Critique de la raison pure*), mais il eut également de l'influence sur les biologistes de son époque et sa conception de la recherche en sciences du vivant, présentée notamment dans sa troisième *Critique* (*Critique du jugement*), eut de l'influence sur les savants du XIXe siècle ([272]).

Siegfried Roth insiste sur un aspect – en apparence paradoxal – du rapport qu'entretenait Kant avec la biologie :

« *Organisms, Kant believes, are not fully accessible for us through mechanistic explanations on the basis of general laws exemplified by Newton's principles. In a famous passage, he says : "... it would be absurd for humans even... to hope that there may yet arise a Newton who would make comprehensible even the generation of a blade of grass according to natural laws..." . One may well rephrase this sentence by saying human beings are not able to mathematise biology. In spite of such a strong proposition, Kant supports mechanistic studies of organisms because "...without this no insight into the nature of things can be attained".* »⁴

Mathematics and biology : a Kantian view on the history of pattern formation theory, Siegfried Roth [271].

Bien évidemment, Kant ne plébiscitait pas l'arrêt de la recherche en biologie ni celui de l'utilisation des mathématiques dans ce domaine ; bien au contraire, il avait compris que ce n'est pas la nature qui est intrinsèquement irréductible à la compréhension exhaustive mais les capacités des êtres humains qui sont par trop limitées pour cette tâche. Le célèbre philosophe était en particulier hostile aux approches vitalistes qui supposaient des lois naturelles différentes entre les organismes et la matière inerte. Pour lui, la seule façon viable pour un esprit humain d'appréhender le vivant était d'une part de tirer parti du fonctionnement cohérent dirigé (au sens de prendre une direction) vers des buts (reproduction, alimentation, croissance,...) des organismes, que l'on peut décrire en termes fonctionnels par des approches téléologiques, et d'autre part d'utiliser une approche mécaniste basée sur un raisonnement causal et des méthodes mathématiques.

³Emmanuel Kant (1724-1804) est un des penseurs les plus influents de l'Aufklärung (courant intellectuel souvent associé aux "Lumières" françaises). Son oeuvre philosophique vaste et ambitieuse, notamment ses trois *Critiques*, a eu une influence considérable sur les sciences et la philosophie. Kant s'est intéressé à la fois à la philosophie théorique (que puis-je savoir ?) et à la philosophie pratique (que dois-je faire ? que puis-je espérer ?) et a fondé la théorie de la connaissance en tant que telle, avec des répercussions sur la philosophie morale, esthétique, politique...

⁴« Kant pense que les organismes ne sont pas entièrement compréhensibles au moyen d'une explication mécaniste basée sur des lois générales similaires aux principes de Newton. Dans un célèbre passage, il dit : "... il serait absurde pour les humains de seulement.. espérer qu'il puisse advenir un Newton qui rendrait compréhensible en raison des lois naturelles ne serait-ce que la genèse d'un brin d'herbe...". On pourrait tout aussi bien reformuler cette phrase en disant que les êtres humains ne sont pas capables de mathématiser la biologie. Malgré une affirmation si forte, Kant soutient l'étude mécaniste des organismes, car "... sans cela, aucune bribe de compréhension de la nature des choses ne peut être atteinte." » Traduction (maladroite) de l'anglais vers le français par moi-même.

Des siècles plus tard, ces idées résonnent avec une extraordinaire acuité avec les problématiques modernes de la modélisation mathématique en biologie. L'immense complexité du vivant rend vaine toute tentative de modélisation explicite et exhaustive d'une simple bactérie à partir de principes élémentaires. Pour autant, les exploits de Craig Venter⁵ (séquençage du génome humain, création d'un chromosome artificiel de synthèse, création d'une cellule à génome synthétique) démontrent que la compréhension et la maîtrise technologique du vivant ont atteint un stade que ne pouvaient pas même envisager les contemporains de Kant. Les recherches en mathématiques appliquées à la biologie connaissent une explosion sans précédent à la fois en terme de moyens financiers et d'efforts intellectuels, comme cela avait été le cas des siècles plus tôt pour la physique.

Malgré leurs échecs relatifs, les modèles mathématiques en biologie se sont grandement perfectionnés ces dernières décennies et ont intégré, comme on peut le voir dans cette thèse de doctorat et surtout dans la bibliographie qu'elle cite, les apports de la physique et notamment de la thermodynamique ([258], [19], [42], [216],...). Les idées d'entropie, d'énergie, de lois de conservation sont au cœur des domaines de recherche abordés dans ce manuscrit et plus généralement de la recherche en équations aux dérivées partielles appliquées à la biologie. Ces outils qui avaient déjà fait leurs preuves pour expliquer la physique des matériaux, l'électromagnétisme, la relativité générale et la physique quantique de façon claire et élégante, réapparaissent en biologie avec la particularité d'être souvent, et c'est le cas dans ce manuscrit, sous la forme d'équations non-locales ou de systèmes d'équations fortement couplées. Cela est dû au fait que contrairement aux matériaux inertes, les matières biologiques sont constituées d'éléments dont l'état dépend de celui du tout qu'ils forment. En philosophie, on décrit cette notion sous le terme "*Émergence*" : une propriété d'un ensemble d'objets est dite émergente si elle survient des propriétés des objets élémentaires, n'est pas une propriété de ces objets pris séparément, est distincte de toute propriété structurelle des objets pris indépendamment et possède une influence causale descendante sur les objets constituant l'ensemble sujet à la propriété émergente.

Cette idée très générale est la fondation de la compréhension des idées d'organismes, d'écosystèmes, de réseaux trophiques, de rétro-contrôles et de la réflexion sur la stabilité et l'évolution de ces derniers. La question de l'influence causale descendante est capitale en biologie, car contrairement à la plupart des phénomènes physiques – diffusion de la chaleur, comportement des plasmas, hydrodynamique,... – pour lesquels l'influence causale descendante est faible au sens où la dynamique du tout est entièrement déterminée par la dynamique causale des parties, de nombreux phénomènes biologiques – génétique des populations, sélection naturelle, groupements d'animaux, insectes sociaux, neurosciences,... – présentent une influence causale descendante forte, au sens où les propriétés émergentes du tout ont une influence causale directe sur les propriétés des parties élémentaires – gènes, cellules, neurones, organismes dans une population,...

La force des mathématiques appliquées modernes est de pouvoir rendre compte de toutes ces qualités intrinsèques des organismes par des objets mathématiques appropriés (structure non-locale, diffusion fractionnaire, etc ; nous n'utiliserons bien sûr dans ce document que des modèles fort discutables et fort imparfaits mais suffisamment simples pour permettre une analyse mathématique avec des efforts raisonnables...), mais aussi et surtout de donner des moyens pour les deux versants de l'approche duale proposée par Kant. Comme nous le verrons à travers les modèles étudiés dans cette thèse, il est à la fois possible de s'intéresser à des modèles *ad hoc* qui

⁵Craig Venter (1946 –) est un biotechnologiste et homme d'affaire américain. C'est un des pionniers du séquençage automatique pour lequel il développe une approche nouvelle, l'EST (*expressed sequence tags*, ou *étiquettes de séquence exprimées*) au cours de recherches sur les gènes associés aux neurotransmetteurs. Venter déposera des brevets sur les gènes ainsi découverts, ce qui lui vaudra de vives controverses, notamment avec le prix Nobel James Watson. Venter réalisera le premier séquençage d'un organisme vivant avec l'aide du prix Nobel Hamilton Smith. Il s'ensuivra d'autres créations d'entreprises et avancées spectaculaires toujours effectuées avec des méthodes de cowboy qui lui vaudront l'ire d'une partie de la communauté scientifique.

reproduisent qualitativement les comportements apparents des organismes afin d'en déduire des explications possibles sur la dynamique sous-jacente – c'est le cas du modèle pour la chimiotaxie d'*Escherishia Coli* que nous étudions dans la première partie – et de construire un modèle macroscopique de façon déductive à partir d'un modèle microscopique mécaniste plus élémentaire – c'est le cas du modèle Intègre et tire que nous étudions dans la deuxième partie – afin d'obtenir des intuitions non-triviales sur le comportement macroscopique. Dans les deux cas, une fois le modèle mathématique énoncé, il ne reste plus qu'à en faire l'analyse, et le travail de modélisation et d'épistémologie consiste à la fin à tirer, le plus humblement possible, des conséquences ou des intuitions sur les phénomènes vivants et, plus rare mais à notre sens plus important, des bribes de compréhension profonde de leur nature.

1.b. Notions générales en équations aux dérivées partielles

Avant d'entrer dans le détail des thématiques scientifiques spécifiques abordées dans ce manuscrit de thèse, nous présentons donc ici quelques généralités (idées, définitions,...) sur les équations aux dérivées partielles et les outils théoriques qui permettent leur étude. De nombreux détails techniques (résultats d'analyse fonctionnelle, lemmes,...) sont disponibles dans les annexes présentes à la fin de ce manuscrit.

Nous nous intéresserons majoritairement à des équations ou systèmes d'équations d'évolution du second ordre dans un ouvert suffisamment régulier $\Omega \subset \mathbb{R}^d$, $d \in \mathbb{N}^*$, c'est-à-dire des équations de la forme

$$\frac{\partial U}{\partial t} = F \left(\frac{\partial^2 U}{\partial x_1 \partial x_1}, \dots, \frac{\partial^2 U}{\partial x_i \partial x_j}, \dots, \frac{\partial^2 U}{\partial x_d \partial x_d}, \frac{\partial U}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial U}{\partial x_d}, U, x_1, \dots, x_d \right), \quad (\text{I.1})$$

avec la condition initiale

$$U(x, 0) = U_0(x),$$

et si nécessaire des conditions au bord de Ω . La fonction

$$\begin{aligned} U : \Omega \times \mathbb{R}_+ &\rightarrow \mathbb{R}^m, \\ (x, t) &\mapsto U(x, t), \end{aligned}$$

avec $m \in \mathbb{N}^*$, est l'inconnue de l'équation. Ces équations (et systèmes d'équations) peuvent être (et seront souvent) non-locales, comme par exemple le système (I.5) qui peut se réduire à une seule équation d'évolution non-locale d'ordre deux :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u - \nabla \cdot \left(u \nabla (K_d * u) \right)$$

pour une certaine fonction K_d dépendant de la dimension.

On s'intéressera à plusieurs sortes de solutions pour de tels problèmes : des solutions fortes qui vérifient l'équation au sens classique de la dérivée d'une fonction, dont les prototypes sont les fonctions U de classe $\mathcal{C}^{2,1}$ sur $\Omega \times \mathbb{R}_+$ à valeur dans \mathbb{R}^k (mais les vicissitudes particulières des équations dont nous ferons l'analyse imposeront de demander des solutions fortes moins idéales) ; des solutions au sens des espaces de Sobolev, c'est à dire des fonctions vivant dans un espace de Lebesgue dont les dérivées au sens des distributions vivent dans des espaces de Lebesgue et telles que l'équation est vérifiée au sens d'une égalité dans un espace de Lebesgue (et oui !) ; enfin des solutions faibles qui vérifient l'équation au sens d'une intégrale après multiplication par des

fonctions test et leurs dérivées. L'exemple parfait pour distinguer ces notions est l'équation de transport à vitesse constante :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} + c \frac{\partial u}{\partial x} = 0, & x \in \mathbb{R}, t \in \mathbb{R}_+ \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}, \end{cases} \quad (\text{I.2})$$

Selon la régularité de la condition initiale, on définit les solutions différemment :

- si $u_0 \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R})$, il existe une unique solution u dans l'espace $\mathcal{C}^1(\mathbb{R} \times \mathbb{R}_+)$ qui vérifie l'équation (I.2) en tout point au sens d'une dérivée classique et elle s'écrit

$$\forall (x, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+, \quad u(x, t) = u_0(x - ct) ;$$

- si $u_0 \in H^1(\mathbb{R})$, il existe une unique solution u dans l'espace $\mathcal{C}(\mathbb{R}_+, H^1(\mathbb{R}))$ qui vérifie l'équation (I.2) au sens d'une égalité dans l'espace $L^2(\mathbb{R})$ et elle s'écrit

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad u(\cdot, t) = u_0(\cdot - ct) \in L^2(\mathbb{R}) ;$$

- si $u_0 \in L_{\text{loc}}^\infty(\mathbb{R})$, il existe une unique solution u de (I.2) dans l'espace $L_{\text{loc}}^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R}_+)$ au sens où pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}_0^1(\mathbb{R}^2)$ on a

$$\int_{\mathbb{R}_+} \int_{\mathbb{R}} u(x, t) \left(\frac{\partial \phi}{\partial t}(x, t) + c \frac{\partial \phi}{\partial x}(x, t) \right) dx dt + \int_{\mathbb{R}} u_0(x) \phi(x, 0) dx = 0 ; \quad (\text{I.3})$$

et elle s'écrit,

$$u(x, t) = u_0(x - ct) \quad \text{presque partout dans } \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+.$$

Les définitions de solutions que nous utiliserons et parfois que nous introduirons par la suite ne sont que des avatars et des raffinements de ces idées.

Contrairement à ce cas simple, nous rencontrerons des équations dont les solutions ne peuvent pas être définies pour tout temps mais seulement sur un intervalle de \mathbb{R}_+ contenant 0. On définit donc la notion standard de solution maximale et ses pendants naturels que sont les notions tout aussi standards de solution globale et d'explosion en temps fini.

Définition I.1. Soit I un intervalle de \mathbb{R}_+ contenant 0. La fonction U définie sur $\Omega \times I$ est une solution maximale de (I.1) si c'est une solution au sens que l'on s'est donné et si pour toute solution V de (I.1) définie sur $\Omega \times J$ où J est un intervalle de \mathbb{R}_+ contenant I ($I \subset J$) telle que pour tout (ou presque tout) $t \in I$, $U(\cdot, t) = V(\cdot, t)$, alors $I = J$.

La solution U est dite globale si $I = \mathbb{R}_+$.

On dit que la solution U explose en temps fini si elle est maximale et si $I \neq \mathbb{R}_+$.

Lorsqu'une solution explose en temps fini, on peut légitimement se demander ce qui se passe. Les équations différentielles ordinaires en dimension finie qui explosent en temps fini "sortent définitivement de tout compact". Dans le cas des équations aux dérivées partielles, ce paysage est plus vaste et plus nuancé. On peut montrer sous des hypothèses assez générales et pour la plupart des définitions de solutions qu'une solution maximale qui explose en temps fini est définie en temps sur un intervalle ouvert à droite de la forme $[0, T^*[$, avec $T^* \in \mathbb{R}_+^*$.

Définition I.2. Soit $(E, \|\cdot\|_E)$ un espace de Banach de (classes d'équivalences de) fonctions à valeur sur Ω . Soit U une solution maximale de (I.1) définie sur $\Omega \times [0, T^*[$ qui explose en temps fini et telle que pour tout (ou presque tout) $t \in [0, T^*[$, $U(\cdot, t) \in E$. On dit que U explose en temps fini en norme $\|\cdot\|_E$, ou encore que U explose en temps fini dans E , si (en retirant un ensemble de mesure nulle de $[0, T^*[$ dans la limite si nécessaire)

$$\limsup_{t \rightarrow T^*} \|U(\cdot, t)\|_E = +\infty.$$

L'explosion est dite de type I si il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que pour presque tout t dans $[0, T^*[$,

$$\|U(\cdot, t)\|_E \leq \frac{C}{T^* - t}.$$

L'explosion est dite de type II si elle n'est pas de type I.

On dit que $x_0 \in \Omega$ est un point d'explosion pour la norme $\|\cdot\|_E$ si pour tout voisinage ouvert \mathcal{O} de x_0 dans Ω , on a (en retirant un ensemble de mesure nulle de $[0, T^*[$ dans la limite si nécessaire)

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \|U|_{\mathcal{O} \times [0, T^*}(\cdot, t)\|_E = +\infty.$$

On étudiera souvent l'explosion en temps fini pour la norme $\|\cdot\|_p$ naturellement associée à l'espace $L^p(\Omega)$ avec $p \in]1, +\infty]$. Dans le cas particulier de la norme $\|\cdot\|_\infty$ associée à $L^\infty(\Omega)$, un point d'explosion d'une solution régulière sera un point x_0 tel que pour toute suite $((x_k, t_k))_{k \in \mathbb{N}}$ de $\Omega \times [0, T^*[$ telle que $\lim_{k \rightarrow +\infty} x_k = x_0$ et $\lim_{k \rightarrow +\infty} t_k = T^*$, on a

$$\limsup_{k \rightarrow +\infty} |U(x_k, t_k)| = +\infty.$$

Afin de construire les solutions de nos équations aux dérivées partielles préférées, nous utiliserons la technique éprouvée des théorèmes de points fixes qui consiste à écrire sous une forme ou une autre la solution, ou une quantité en rapport avec elle, comme solution d'un problème de la forme

$$x = G(x),$$

où $G : E \rightarrow E$ est une application sur un espace vectoriel topologique E . Une bonne manière d'obtenir une équation de point fixe associée à la solution est d'utiliser une formulation dite de Duhamel (voir par exemple ci-dessous II.1–II.2–II.3). Les propriétés de régularisation de la convolution, de l'intégrale et de la théorie des semi-groupes d'opérateurs nous permettront de montrer de la régularité.

L'autre méthode phare des travaux présents dans ce manuscrit est celle qui consiste à définir pour la solution U une énergie, une intégrale première ou une entropie, définie en fonction de la solution U et du temps, que l'on écrit souvent

$$\mathcal{E}[U] : t \mapsto \mathcal{E}[U](t),$$

et pour laquelle on démontre une propriété (conservation, décroissance, convergence). En particulier, on montrera avec profit une propriété de la forme

$$\frac{d\mathcal{E}[U]}{dt}(t) \leq -\mu \mathcal{E}[U](t),$$

pour une constante $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend ou non de U . Cette quantité \mathcal{E} peut avoir des interprétations thermodynamiques et traduit une forme de stabilité locale ou globale d'un processus.

On pourra aussi montrer qu'une quantité $\mathcal{E}[U]$ vérifiant par définition une propriété ne peut plus la vérifier au bout d'un certain temps, par exemple

$$0 \leq \mathcal{E}[U](t) \leq C - t, \quad \text{ou} \quad t \leq \mathcal{E}[U](t) \leq C$$

ce qui implique l'explosion en temps fini de la solution avant le temps C .

Ces méthodes sont souvent dites d'entropie, d'énergie ou d'obstruction.

2. Chimiotaxie des microorganismes

2.a. Le modèle de Patlak-Keller-Segel

La chimiotaxie est le phénomène par lequel un organisme dirige ses mouvements en fonction d'espèces chimiques présentes dans son environnement. C'est un processus fondamental dans l'histoire de la vie qui n'a été étudié que tardivement chez les micro-organismes en raison du matériel nécessaire (microscope, biotechnologies,...). Outre la recherche de nutriments et la fuite devant les substances nocives, la chimiotaxie est utilisée par certains organismes pour se rassembler et s'organiser. C'est le cas notamment des amibes dites sociales.

En particulier, les amibes acrasiales (acrasiomycètes) alternent entre des phases unicellulaires et la formation sous l'effet de la chimiotaxie d'une colonie formée de milliers d'individus. Après la reproduction par germination, ces amibes sont repoussées par les congénères et explorent leur milieu. Elles vont être fortement attirées par chimiotaxie vers leur nourriture (bactéries et levures). Puis, une fois les ressources alimentaires épuisées, elles se répartissent uniformément dans un premier temps et se réunissent en groupes compacts dans un second temps. Ces agrégats deviennent des sortes de limaces et se déplacent en direction de la lumière jusqu'à s'arrêter et former un sporocarpe (structure semblable au pied d'un champignon). Les amibes au sommet du pied sont emportées par le vent. L'agrégation des amibes se fait par le moyen de l'excrétion d'une substance chimique : l'acrasine. Cette substance est dégradée au cours du temps par des enzymes extra-cellulaire, les acrasinases. On trouvera une revue de ces résultats dans le livre [46]. Ce comportement singulier a profondément étonné les scientifiques pendant des décennies et est encore mal compris.

L'espèce *Dictyostelium discoideum* est le prototype de ce comportement : cette amibe vit sur les tapis de feuilles mortes et se nourrit d'organismes plus petits par phagocytose (bactéries, levures). C'est un organisme modèle pour les biologistes et les mathématiciens qui s'intéressent à la chimiotaxie de part sa culture facile et les données de qualité qui ont été obtenues sur son comportement.

En 1953, Clifford Patlak développe ce qui est considéré historiquement comme un des premiers modèles mathématiques de la chimiotaxie à partir de considérations stochastiques [253]. Cependant, son étude ne permet pas d'expliquer l'agrégation des micro-organismes par ce phénomène.

Un modèle plus complet, constitué de deux équations fortement couplées est développé en 1970 par Evelyn Fox Keller et Lee Aaron Segel dans [176]. Leur modèle, après simplification, s'écrit :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \nabla \cdot (k_1(u, v) \nabla u - k_2(u, v) \nabla v), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \partial_t v = k_c \Delta v - k_3(v) v + f(v) u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \Omega, \\ v(x, 0) = v_0(x), & x \in \Omega, \end{array} \right. \quad (\text{I.4})$$

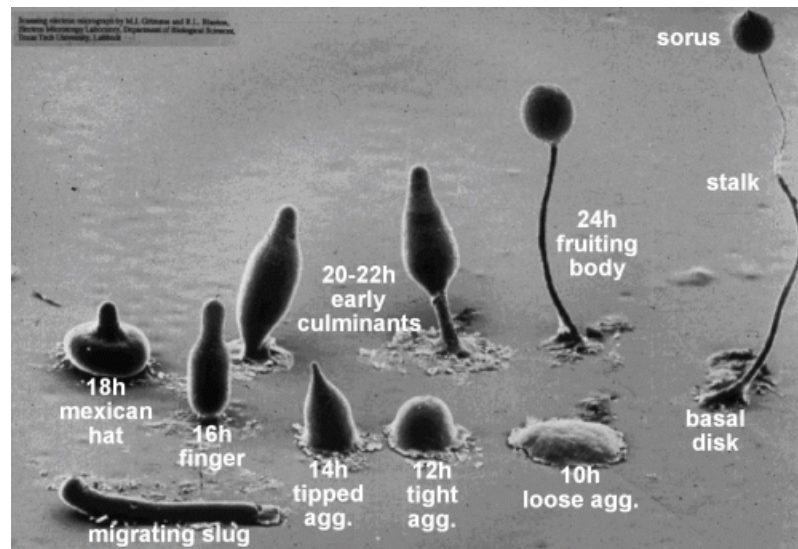


FIGURE 2 – Agrégations de *Dictyostelium discoideum*; différents stades entre le pseudoplasmode (migrating slug) et le sporocarpe (tout à droite). Crédit : "EM of Dictyostelium developmental stages. Copyright M.J. Grimson & R.L. Blanton; Biological Sciences Electron Microscopy Laboratory, Texas Tech University."

où Ω est un ouvert régulier de l'espace euclidien \mathbb{R}^d .

Ce modèle est appelé modèle de Keller-Segel, ou parfois modèle de Patlak-Keller-Segel pour reconnaître la contribution antérieure de Clifford Patlak. Les fonctions $u : (x, t) \mapsto u(x, t)$ et $v : (x, t) \mapsto v(x, t)$ représentent respectivement la densité d'organismes considérés et la concentration du chimioattractant. Les organismes produisent le chimioattractant et sont attirés par ce dernier ; ils se déplacent vers les hautes concentrations de v . Les conditions de Neumann homogène au bord indiquent que rien ne sort et permettent mathématiquement d'avoir conservation de la masse. Grâce à des calculs de stabilité, l'auteur et l'auteur de [176] avancent ensuite une hypothèse sur la formation d'agrégats d'organismes : l'effet de la chimiotaxie amplifie les instabilités et une petite accumulation d'organisme entraîne une agrégation massive de ceux-ci ; plus la densité d'organisme augmente, plus l'agrégat est attractif.

Pendant les décennies suivantes, une somme massive d'efforts a été développée par la communauté mathématique afin d'étudier précisément ce modèle et ses variantes. Nous renvoyons pour plus de précision à notre revue bibliographique détaillée dans la section III, aux revues [162] et [163] de Dirk Horstmann, à la revue plus récente [19] de N. Bellomo, A. Bellouquid, Y. Tao et M. Winkler et à celle de Thomas Hillen et Kevin Painter ([158]) qui dresse un panorama des variantes du modèle original ; on consultera aussi avec profit la revue de Benoît Perthame [257] et l'introduction de la thèse de doctorat de Franca Hoffmann : [159].

Dans de nombreuses versions du modèle (I.4), il existe des solutions qui explosent en temps fini : la fonction u converge en temps fini vers une distribution de Dirac au sens des mesures, ce qui est une manière grossière de représenter l'agrégation. En particulier, pour la version simplifiée



FIGURE 3 – Photographie de sporocarpes formés par l'espèce *Dictyostelium discoideum* ; ces (magnifiques) structures sont visibles à l'oeil nu (de l'ordre du millimètre) et constituées de milliers d'individus (cellules mesurant une dizaine de micromètres). Crédit : Alex Wild, "What is it ?" in Scientific American 308, 2, 21 (February 2013) doi :10.1038/scientificamerican0213-21

parabolique-elliptique du modèle dans l'espace \mathbb{R}^d entier, qui s'écrit

$$\begin{cases} \partial_t u &= \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla v), & x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 &= \Delta v + u, & x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R}^d, \end{cases} \quad (\text{I.5})$$

il a été montré en dimension deux que la masse initiale des solutions est critique ([42]) : si

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx < 8\pi,$$

il existe une unique solution globale en temps pour toute condition initiale assez régulière ; en revanche, si

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx > 8\pi,$$

alors l'unique solution maximale en temps explose en temps fini en un temps T^* au sens où

$$\lim_{t \rightarrow T^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty = +\infty.$$

Dans le cas critique

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx = 8\pi,$$

les solutions sont globales et explosent en temps infini au sens où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(\cdot, t)\|_\infty = +\infty.$$

2.b. Une variante pour modéliser des bactéries chimiotactiques

Des variantes du système ont été introduites qui évitent le phénomène mathématique d’explosion mais conservent la propriété de favoriser la formation d’agrégat. Les recherches dans le domaine des équations de type Keller-Segel ont pris de nombreuses directions parfois divergentes, parfois convergentes.

Nous nous intéressons en particulier dans cette thèse à un modèle spécifique plus récent. De nombreuses bactéries utilisent, comme les amibes sociales, la chimiotaxie comme vecteur d’auto-organisation pour leur colonies ; c’est le cas de certaines souches de la bactérie *Escherishia Coli*. En effet, ces bactéries sont capables, sous certaines conditions de stress environnemental, d’émettre leur propre chimioattractant afin de s’agglomérer en diverses structures pluricellulaires. On trouvera une description fine du phénomènes et des confirmations expérimentales dans les articles de Budrene, Berg et leurs coauteurs : [59], [60] et [220]. Placées au centre d’une boîte de Pétri contenant un mélange d’agar semi-solide et d’un composé intermédiaire du cycle de l’acide tricarbonique (du succinate ou du fumarate), la colonie forme en un à trois jours des motifs géométriques complexes et stables que l’on peut observer sur la figure 4 (partie du haut). Le temps que met la population à doubler de taille dans ces conditions est d’environ deux heures : les motifs se forment donc en lien avec la croissance de la population et la consommation des nutriments présents dans le milieu. Le mécanisme exact de la formation de ces motifs géométriques est encore mal compris.

En présence de succinate, les *E. Coli* chimiotactiques sécrètent de l’aspartate, un de leurs chimioattractants ([220] ou le livre [23]). Les bactéries se rassemblent alors en remontant le gradient d’aspartate. Les plus gros agrégats émettant plus d’aspartate elle forment des groupes compacts et espacés. Les bactéries sont d’abord fortement mobiles, ce qui leur permet de se réunir. Elle vont ensuite légèrement s’espacer et perdre une partie de cette mobilité, stabilisant ainsi le motif global jusqu’à le figer ([60]). Budrene et Berg conjecturent que la formation des colonies en motifs géométriques stables ne dépend que de de la consommation des nutriments, de la reproduction des bactéries, de l’excrétion du chimioattractant et de la mobilité chimiotactique, sans intervention d’un programme morphogénétique plus complexe.

La modélisation mathématique du phénomène de chimiotaxie est une voie privilégiée pour comprendre comment ces règles simples peuvent conduire à des réalisations si diverses, et par là même valider l’hypothèse que font Budrene et Berg qu’aucune voie métabolique complexe, en dehors de celles associées à la chimiotaxie, n’a besoin d’intervenir pour créer cette complexité.

De nombreux auteurs ([58], [219], [52], [260], [322], [355], [321]) ont essayé de modéliser ce phénomène avec plus ou moins de succès, sans jamais produire de résultat parfaitement satisfaisant. En 2010, Akihiro Aotani, Masayasu Mimura et Thomas Mollee proposent dans l’article [11] d’incorporer au modèle de Keller-Segel un terme de croissance dépendant de la densité de nutriments, une non-linéarité dans l’action du chimioattractant afin d’avoir un effet de saturation, une équation pour l’évolution des nutriments et une quatrième équation représentant le passage des bactéries d’un état actif à un état inactif lorsque les nutriments se font rares. Leur idée est la suivante : les motifs géométriques sont formés principalement de bactéries inactivées en l’absence de nutriments, une fois ceux-ci consommés lors de la phase d’expansion de la colonie, et la dualité entre diffusion et chimiotaxie est responsable de la géométrie des motifs.

Le modèle présenté dans [11] est donc constitué de quatre fonctions inconnues : la concentration de bactéries actives u , la concentration de chimioattractant excrété par les bactéries c , la quantité de nutriments disponibles n et la concentration de bactéries inactivées par le manque

de nutriment w . Cela donne :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t c = d_c \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = d_n \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t w = b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), c(x, 0) = c_0(x), & x \in \Omega, \\ n(x, 0) = n_0(x), w(x, 0) = w_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\clubsuit)$$

Remarquons que la dernière équation, celle de w peut être mise de côté dans l'analyse du système (\clubsuit) , puisqu'on a sous les bonnes hypothèses de régularité

$$w(x, t) = w_0(x) + \int_0^t b(n(x, s))u(x, s) ds.$$

Les constantes d_c et d_n sont des coefficients de diffusion strictement positifs, $\alpha \in \mathbb{R}_+^*$ est le coefficient de création par les bactéries du chimioattractant, $\beta \in \mathbb{R}_+^*$ le coefficient de décomposition naturelle du chimioattractant et $\gamma \in \mathbb{R}_+^*$ le taux avec lequel les bactéries qui naissent consomment les ressources en nourriture.

La fonction g est croissante et influe sur la vitesse de croissance de la colonie ; la fonction b est décroissante et donne le taux d'inactivation des bactéries sous l'effet du manque de nutriments ; la fonction χ représente la sensibilité des bactéries au chimioattractant.

Le problème (\clubsuit) sera le principal objet d'étude de la première partie de ce manuscrit. Nous nous intéresserons à l'existence et aux propriétés mathématiques de ses solutions et des solutions de certaines de ses variantes ; nous étudierons notamment la version parabolique-elliptique-parabolique de ce modèle :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\spadesuit)$$

Pour ce système, on posera directement

$$w(x, t) = w_0(x) + \int_0^t b(n(x, s))u(x, s) ds.$$

Nous étudions également une version hyperbolique-elliptique-parabolique du modèle (\clubsuit) dans laquelle la diffusion des organismes, c'est-à-dire leurs mouvements aléatoire à l'échelle microscopique, est négligée :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = -\nabla \cdot (u \nabla c) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (I.6)$$

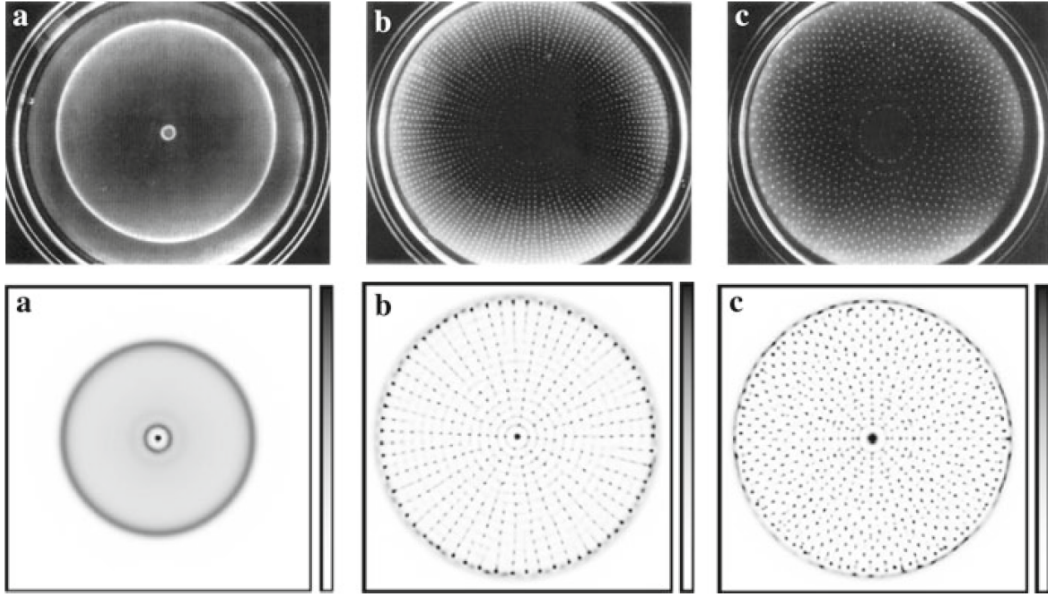


FIGURE 4 – Comparaison entre les expériences présentées dans [60] et les simulations numériques du modèle (♣) présentées dans [11] (la somme $u + w$ est représentée). **a** : en haut, anneau formé après 38h en présence de 1 mM de succinate; en bas simulation pour $n_0 = 0.5$ **b** : en haut, groupements disposés de façon radiale sur un réseau pseudo-hexagonal formés après 72h en présence de 2 mM de succinate; en bas simulation pour $n_0 = 0.77$ **c** : en haut, groupements en motifs entrecroisés formés après 72h en présence de 3 mM de succinate; en bas simulation avec $n_0 = 1.3$

Nous analyserons ce modèle par le biais du système parabolique-elliptique-parabolique approché à l'ordre $\varepsilon \ll 1$:

$$\begin{cases} \partial_t u = \varepsilon \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla c) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{cases} \quad (\text{I.7})$$

Nos résultats sur ces modèles sont résumés dans la première sous-section de la section suivante.

3. Communication dans un réseau de neurones

3.a. Du pandémonium au modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire

Après la découverte du rôle et du fonctionnement des neurones, de nombreux chercheurs se sont demandé comment les divers aspects du comportement et de l'intelligence humaines pouvaient se baser sur ces unités élémentaires. En 1958 par Oliver Selfridge⁶ propose dans l'article [283] le

⁶Oliver Gordon Selfridge (1926 – 2008) est un des pionniers de l'intelligence artificielle. Son article sur le pandémonium a eu une influence considérable à la fois sur le développement de l'apprentissage machine et de la

modèle du *pandémonium* pour expliquer comment les neurones communiquent et organisent l'information. Ce modèle propose de voir la perception, visuelle par exemple, comme une hiérarchie de démons organisés en niveaux spécialisés dans des tâches différentes. Les démons inférieurs ne reconnaissent qu'un trait particulier, une barre par exemple, ou une croix ; ces démons inférieurs se mettent à crier dès lors qu'ils reconnaissent leur motif favoris. Les démons du niveau d'au-dessus sont spécialisés dans la reconnaissance d'un motif un peu plus complexe ; ils écoutent les démons inférieurs, et lorsque les démons qui reconnaissent les constituants de leur motif plus complexe crient assez fort et à l'unisson, ils se mettent à leur tour à crier. Plus on monte dans la hiérarchie des démons, plus on monte dans l'abstraction, jusqu'à ce qu'un archdémon hurle dans l'oreille de Lucifer qu'il est convaincu que ses subordonnés ont reconnu, disons, la Joconde.

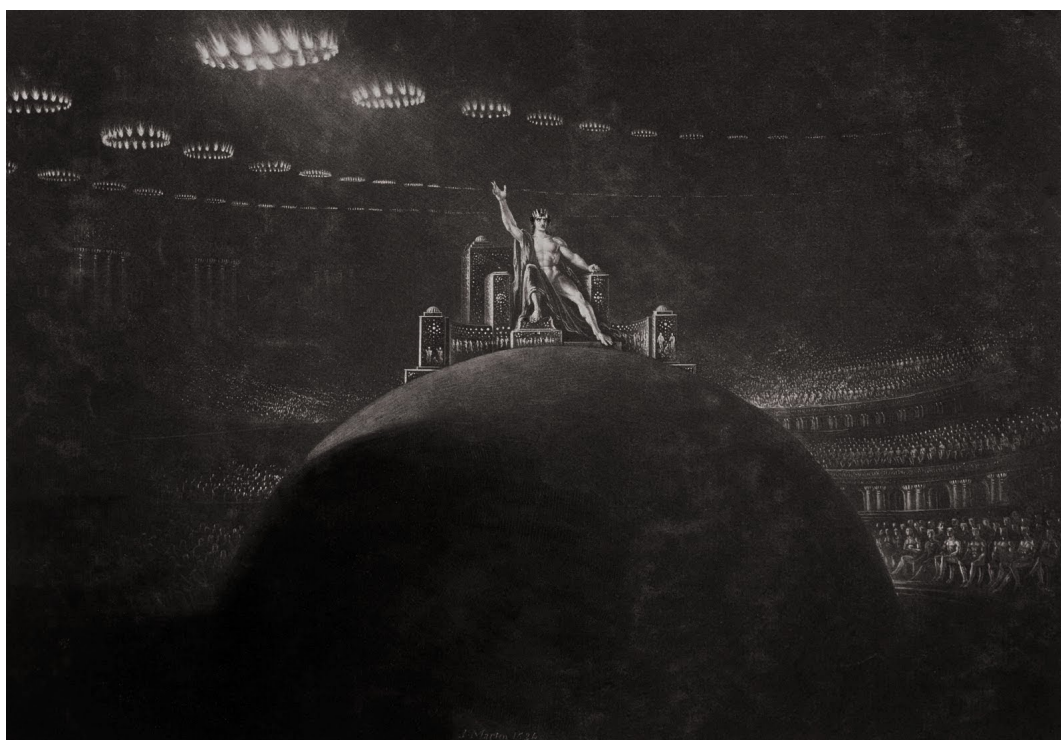


FIGURE 5 – "*Satan Presiding at the Infernal Council*", mezzotinte (aussi appelé gravure noire, ce procédé de gravure en taille douce permet d'obtenir des niveaux de gris d'une grande variété en donnant l'impression que les formes "sortent de l'ombre") de John Martin produite entre 1823 et 1827 pour illustrer la nouvelle édition de "*Paradise Lost*" de John Milton.

Depuis, d'immenses progrès ont été faits dans la compréhension de l'organisation et de la communication des réseaux de neurones dans le cerveau. Les connaissances ont évolué dans toutes les directions, de l'étude de la perception visuelle dans les aires primaires jusqu'aux recherches sur les processus les plus abstraits comme la lecture ou la conscience. Les cinquante années suivantes, une somme considérable de travaux en biologie et en mathématiques ont été dédiés à l'étude de la perception et de la reconnaissance des motifs par le cerveau. Cependant, réduire

vision artificielle et sur la compréhension scientifique du fonctionnement du cerveau biologique. Il est également un des inspirateurs du paradigme de la programmation orientée aspect (AOP).

le cerveau à une machine à percevoir et reconnaître les stimuli est une erreur. Comme l'ont défendu de grands scientifiques et non-moins grand penseurs comme Claude Bernard ou Jean-Pierre Changeux ([85]), le fonctionnement du cerveau est également basé sur l'homéostasie et l'auto-induction d'une activité. Les réseaux de neurones ont la propriété de pouvoir générer et entretenir une activité sans nécessité d'une stimulation extérieure et son fonctionnement global intègre à la fois la reconnaissance et l'interprétation des stimuli et le traitement de son activité intrinsèque.

Il y avait donc une forte nécessité d'inventer des modèles capables d'intégrer la contribution dans un réseau d'un grand nombre de neurones afin de décrire l'interaction entre le comportement intrinsèque du réseau et sa réaction à un stimulus extérieur. De nombreux travaux d'expérimentation et de modélisation ont été menés dans cette direction et, en 1999, Nicolas Brunel et Vincent Hakim ont proposé dans l'article [57] une interprétation novatrice de comment un réseau composé de neurones modélisés par une règle simple peut générer des oscillations, et même des oscillations rapides par rapport au taux de décharge des neurones individuels.

Dans leur approche, le potentiel électrique V de chaque neurone est modélisé par

$$C_m \frac{dV}{dt} = -g_L(V - V_L) + I(t), \quad (\text{I.8})$$

où C_m est la capacité électrique de la membrane, g_L la conductance de fuite (en général considérée comme constante) et V_L le potentiel de fuite. Le temps caractéristique de relaxation $\tau_m = \frac{g_L}{C_m}$ est de l'ordre de $2ms$ et $V_L \simeq -70mV$. Le courant synaptique est un processus stochastique de la forme

$$I(t) = J_E \sum_{i=1}^{C_E} \sum_{j \in \mathbb{N}} \delta(t - t_{E_j}^i) + J_I \sum_{i=1}^{C_I} \sum_{j \in \mathbb{N}} \delta(t - t_{I_j}^i), \quad (\text{I.9})$$

où δ est la mesure de Dirac en zéro, J_E et J_I sont les forces des synapses excitatrices et inhibitrices, C_E et C_I sont les nombres de neurones pré-synaptiques excitateurs et inhibiteurs, et $t_{E_j}^i$ et $t_{I_j}^i$ sont les temps des $j^{\text{ème}}$ décharges en provenance du $i^{\text{ème}}$ neurone pré-synaptique excitateur ou inhibiteur ; ces dernières valeurs sont aléatoires.

Lorsqu'un neurone atteint le potentiel de décharge $V_F \simeq -50mV$, il émet un potentiel d'action puis retourne immédiatement au potentiel $V_R \simeq -60mV$ de remise à zéro. On a en particulier $V_L < V_R < V_F$.

Lorsque l'on considère un grand nombre de neurones et que l'on fait des approximations adéquates, on obtient une équation différentielle stochastique de la forme

$$dV = (-V + V_L + \mu_C) dt + \sigma_C dB_t, \quad V < V_F \quad (\text{I.10})$$

avec le processus de saut

$$\limsup_{t \rightarrow t_0^-} V(t) = V_F \implies \liminf_{t \rightarrow t_0^+} V(t) = V_R,$$

et l'intensité de décharge

$$\nu = \nu_{ext} + N(t),$$

où $N(t)$ est le flux de neurones qui traversent le potentiel de décharge V_F .

Une équation aux dérivées partielles de type Fokker-Planck (aussi dite de Kolmogorov rétrograde) pour la densité de probabilité $(v, t) \mapsto p(v, t)$ de trouver au temps $t \in \mathbb{R}_+$ un neurone au

potentiel $v \in]-\infty, V_F]$ est naturellement associée à ce processus stochastique (voir [57], [56], [268], [299], [246], [207], [270]) :

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N(t), \\ N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad p(V_F, t) &= 0, \quad p(-\infty, t) = 0, \\ p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv &= 1. \end{aligned} \quad (\text{I.11})$$

On posera le plus souvent

$$h(v, N) = -v + bN \quad \text{et} \quad a(N) = a,$$

avec $b \in \mathbb{R}$ et $a \in \mathbb{R}_+^*$, ou parfois la version plus générale

$$h(v, N) = -v + b_0 + bN \quad \text{et} \quad a(N) = a_1 N + a_0,$$

avec $b_0, b \in \mathbb{R}$, $a_0 \in \mathbb{R}_+^*$ et $a_1 \in \mathbb{R}_+$.

Le paramètre b représente la connectivité globale du réseau, sa valeur est déterminante dans le comportement des solutions du problème.

Ce modèle, que nous appellerons Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire (NNLIF en anglais pour *Nonlinear/Network Noisy Leaky Integrate and Fire*) est difficile à étudier en raison de sa structure non-locale. De nombreux articles ([64], [65], [76], [75], [67], [68]) lui ont été dédiés et plusieurs variantes ont été proposées.

Le modèle (I.11) possède pour toute condition initiale suffisamment régulière des solutions fortes en un sens approprié à la singularité du second membre ([76]), ces solutions peuvent être globales en temps, ce qui est toujours le cas lorsque $b \leq 0$, ou exploser en temps fini ([64]), et on a dans ce cas

$$\lim_{t \rightarrow T^*} N(t) = +\infty.$$

Si $h(v, N) = -v + V_0(N)$, le modèle (I.11) possède pour certaines valeurs des paramètres des états stationnaires ([64]) de la forme

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a(N_\infty)} e^{-\frac{(v-V_0(N_\infty))^2}{2a(N_\infty)}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{-\frac{(w-V_0(N_\infty))^2}{2a(N_\infty)}} dw.$$

Lorsque $b \leq 0$, ou lorsque $b > 0$ est assez petit, il existe un unique état stationnaire. Lorsque la connectivité est nulle ($b = 0$), il y a convergence exponentielle de toutes les solutions régulières à décroissance rapide vers l'état stationnaire, au sens où il existe $\nu \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-2avt} \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv.$$

Un résultat similaire (plus faible) est valable lorsque la connectivité b est assez petite ($|b| \ll 1$).

3.b. Réseaux couplés et délai synaptique

Ce modèle ne suffisant pas à englober toute la complexité du phénomène réel modélisé, des variantes ont été proposées, à la fois par Brunel et Hakim eux-même ([57], [56],...) et par les autrices et auteurs qui ont attaqué l'analyse mathématique du modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire. Les autrices de [67] proposent notamment l'étude d'un modèle pour deux réseaux couplés, l'un globalement excitateur, l'autre globalement inhibiteur :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial p_I}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h^I(v, N_E, N_I)p_I] - a_I(N_E, N_I) \frac{\partial^2 p_I}{\partial v^2} = N_I(t)\delta_{V_R}, \\ \frac{\partial p_E}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h^E(v, N_E, N_I)p_E] - a_E(N_E, N_I) \frac{\partial^2 p_E}{\partial v^2} = N_E(t)\delta_{V_R}, \\ N_\alpha(t) = -a_\alpha(N_E(t), N_I(t)) \frac{\partial p_\alpha}{\partial v}(V_F, t), \quad \alpha = E, I \\ p_\alpha(V_F, t) = 0, \quad p_\alpha(-\infty, t) = 0, \quad p_\alpha(v, 0) = p_\alpha^0(v), \quad \alpha = E, I \\ \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha^0(v) dv = 1, \quad \alpha = E, I \end{array} \right. \quad (\text{I.12})$$

On considérera dans la plupart des cas que

$$\begin{aligned} h^\alpha(v, N_E, N_I) &= -v + b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I, \\ a_\alpha(N_E, N_I) &= a_0^\alpha + a_E^\alpha N_E + a_I^\alpha N_I, \quad \alpha = E, I \end{aligned}$$

où $b_E^E, b_E^I, b_I^E, b_I^I, a_E^E, a_E^I, a_I^E, a_I^I, a_0^E$ et a_0^I sont des constantes réelles positives ou nulles.

Ce modèle présente des états stationnaires similaires à ceux de (I.11), on peut démontrer les mêmes propriétés de convergence pour les faibles connectivités et les solutions peuvent exploser en temps fini.

En revanche, ces modèles échouent, même numériquement, à reproduire les oscillations auto-entretenues observées dans les expériences de biologie. À l'instar de Brunel et Hakim, les autrices de l'article précédent introduisent dans un nouvel article, [68], une version de ce modèle couplé avec en plus un délai synaptique : on remplace notamment

$$h^I(v, N_E, N_I),$$

par

$$h^\alpha(v, N_E(t - d_E^\alpha), N_I(t - d_I^\alpha)).$$

Les simulations numériques montrent alors l'apparition de solutions périodiques stables pour certaines valeurs des paramètres. Il n'est pas nécessaire de coupler deux réseaux pour avoir ces solutions périodiques, elles apparaissent aussi dans le modèle avec délai simple

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))] - a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N(t), \\ N(t) &= -a \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad t \in \mathbb{R}_+, \quad N(t) = N^0(t) \geq 0, \quad t \in [-d, 0], \\ p(v, 0) &= p^0(v) \geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1, \quad p(V_F, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0. \end{aligned} \quad (\text{I.13})$$

Le paramètre d représente le temps que mettent les potentiels d'action à aller du neurone pré-synaptique au neurone postsynaptique. Comme nous le verrons dans ce manuscrit, sa présence

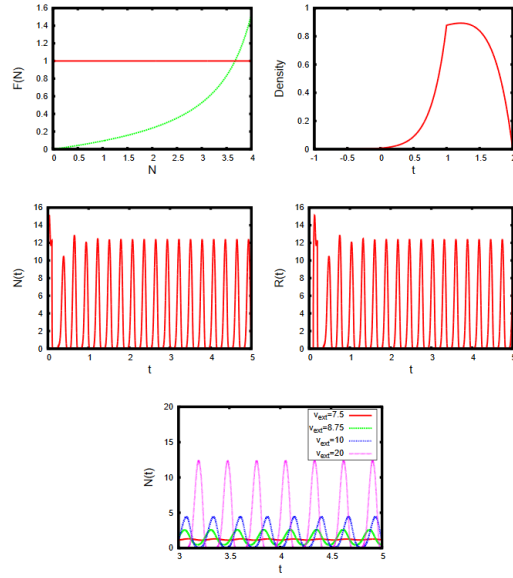


FIGURE 6 – Solutions périodiques de (I.13) pour une population globalement inhibitrice. Avec $b = -4$; $d = 0, 1$; $\nu_{ext} = 20$; $\tau = 0, 025$; $R(0) = 0, 091725$; $N^0 = 3, 669$. Simulations numériques présentées dans [68], María José Cáceres et Ricarda Schneider. Schéma WENO d’ordre cinq pour le terme d’advection, différences finies centré pour la diffusion, un schéma TVD Runge-Kutta pour l’évolution en temps.

change les propriétés du système.

Dans cette thèse, nous démontrons des résultats mathématiques pour les modèles (I.11), (I.12) et (I.13).

4. Adaptation aux dommages de l’ADN

Les eucaryotes rassemblent les animaux, les plantes, les champignons et les protistes (qui contiennent les protozoaires) et se caractérisent par la présence d’un noyau cellulaire qui contient le matériel génétique sous la forme de chromosomes, et par la présence dans le cytoplasme de petites usines appelées mitochondries et d’autres organites : le réticulum endoplasmique, l’appareil de Golgi, les ribosomes,... Le cycle cellulaire d’une cellule eucaryote est l’ensemble des étapes qui constituent et délimitent sa vie, son fonctionnement et sa reproduction. Il se divise en deux phases : l’*interphase* durant laquelle la cellule grossit, duplique son matériel génétique et parfois assure une fonction dans un organisme et la *mitose* durant laquelle elle se divise pour donner naissance à deux cellules filles ; ces dernières reproduiront le cycle. Le temps que prend un cycle cellulaire complet est très variable. Il est par exemple d’environ deux heures pour certaines levures et de seize à vingt-quatre heures pour les fibroblastes humains.

L’interphase se divise en trois étapes : les phases G_1 , S et G_2 .

- Phase G_1 ⁷ : la cellule assure son métabolisme normal, produit des protéines, grossit. Lorsqu'elle atteint une taille suffisante, elle peut passer en phase S . Les cellules restent dans cette phase de quelques heures à plusieurs années suivant leur type.
- Phase S : l'ADN est entièrement répliqué grâce à l'ADN polymérase. Les protéines d'histone qui serviront à compacter la molécule d'ADN sont produites en masse. Le chromosome passe d'une à deux chromatides assemblées au centromère. Chez l'animal, le complexe centriolaire (centrosome) se réplique ; les deux centrosomes ainsi formés s'écartent et forment des pôles.
- Phase G_2 : la cellule continue de croître et d'assurer ses fonctions.

La reproduction des cellules eucaryotes étant un mécanisme complexe et subtil, de nombreux problèmes peuvent survenir et mettre en péril la survie de la cellule ou de sa descendance : certains composants cellulaires – les chromosomes, le fuseau mitotique, etc – peuvent être endommagés ou assemblés de façon incomplète. Les causes peuvent être endogènes ou exogènes. Des mécanismes de surveillance, appelés points de contrôle, assurent que les divisions cellulaires se font dans de bonnes conditions et entraînent une réponse adaptée dans le cas contraire ([263], [340], [147], [121], [254]). À chaque point de contrôle, les conditions du passage à la phase suivante sont évaluées et, si besoin, le cycle est arrêté le temps de faire des réparations. On connaît trois points de contrôle importants :

- le point de contrôle G_1 ;
- le point de contrôle G_2/M qui assure que les cellules n'entrent pas dans la mitose tant que l'ADN est endommagé ou incomplet ;
- le point de contrôle du fuseau (spindle checkpoint) pendant la métaphase de la mitose.

Pour une explication détaillée du fonctionnement des points de contrôle et une revue de la recherche sur le sujet, on pourra consulter les revues [145], [195], [245], [277] et [337].

La levure *Saccharomyces cerevisiae*, dite *levure bourgeonnante* (*budding yeast*) en raison de son mode de reproduction (voir figure 7), est un organisme modèle très utilisé pour étudier les points de contrôle du cycle cellulaire et l'adaptation. Ce sont des champignons unicellulaires d'une dizaine de micromètres ($6\mu\text{m}$ à $12\mu\text{m}$), abondants dans la nature.

Le point de contrôle principal pour *Saccharomyces cerevisiae* se situe donc pendant la phase G_2 , avant l'anaphase : c'est le point de contrôle dit G_2/M qui intervient quand les centromères sœurs des chromosomes répliqués sont attachés au fuseau mitotique et sous tension ([145]). Pour cette levure, sept gènes ont été identifiés comme nécessaires à l'arrêt du cycle cellulaire en G_2/M en réponse à des dommages à l'ADN : RAD9, le premier à avoir été détecté ([340]), mais aussi RAD17, RAD24, MEC1, RAD53, MEC3 et PDS1 (voir [121]).

Lorsque les dommages à l'ADN s'avèrent irréparables, certaines cellules, les levures par exemple, peuvent au bout d'un temps assez long reprendre le cycle cellulaire malgré la présence détectable des dommages ([311], [278], [191], [103]). On appelle ce processus *adaptation* aux dommages de l'ADN.

L'adaptation n'advient qu'à partir d'un certain temps (5-6h pour les levures), lorsque la réparation a échoué. Pour que l'on dise qu'il y a adaptation au point de contrôle qui a conduit à l'arrêt du cycle cellulaire, trois critères doivent être satisfaits :

- la cellule a arrêté son cycle en raison d'un signal (dommage à l'ADN, etc) ;

⁷Vient du mot anglais "gap".

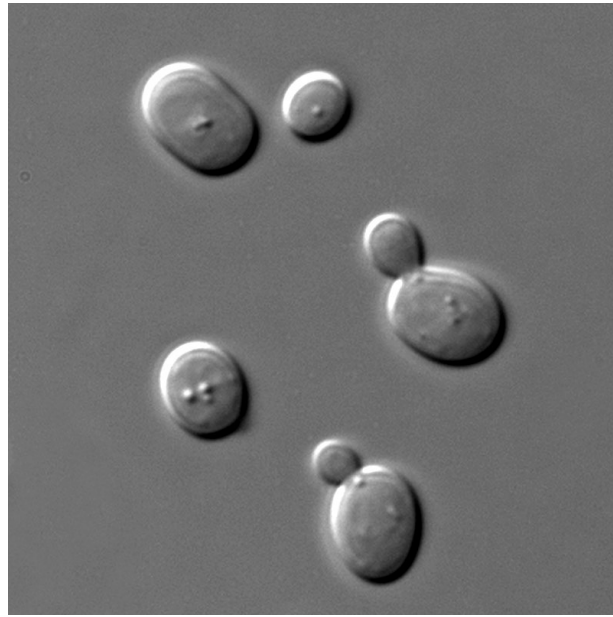


FIGURE 7 – Levures *Saccharomyces cerevisiae*. Imaging was performed with the Olympus BX61 microscope and a UPlanSApo 100× NA 1.40 oil immersion objective (Olympus). Pictures were acquired at room temperature in synthetic complete medium with a camera (SPOT ; Diagnostic Instruments, Inc.) using MetaMorph software (MDS Analytical Technologies). Crédit : Domaine public, mise à disponibilité par Masur sur wikipédia.

- la cellule finit par reprendre son cycle et se divise ;
- lorsque la division reprend, le signal qui avait causé l'arrêt est toujours actif.

Elle est stochastique : des cellules arrêtées en même temps dans leur cycle s'adapteront à des temps différents. Lorsque les dégâts sont irréparables, la plupart des cellules meurent ou s'adaptent. Si les dommages sont toxiques pour la cellule, l'adaptation entraîne sa mort ou la mort de ses cellules filles. On trouve des cas d'adaptation pour ces critères chez *Saccharomyces cerevisiae* pour différents points de contrôle : le contrôle de la morphologie de la cellule ([194]), le point de contrôle du fuseau (spindle checkpoint, [342]) et enfin, et surtout, le point de contrôle G2/M des dommages à l'ADN ([278]). Lors de l'adaptation, le point de contrôle qui avait arrêté le cycle est partiellement relâché.

L'adaptation a un prix : la cellule adaptée et sa descendance se retrouvent avec un ADN endommagé et peuvent mourir. En revanche, si l'ADN est irréparable, les cellules qui ne s'adaptent pas vont rester bloquées dans leur cycle et mourir. Outre ce compromis entre attendre en espérant réussir à réparer et s'adapter afin de poursuivre son cycle au péril de sa vie, d'autres éléments viennent complexifier le tableau.

Les cellules qui s'adaptent ont également la possibilité d'essayer de se réparer ultérieurement, à d'autres moments du cycle cellulaire que celui où un point de contrôle les avait arrêtées (en général G2/M pour les levures) ; elles peuvent essayer d'utiliser la réparation par jonction d'extrémités non homologues (NHEJ) pendant la phase G1 et la réparation induite par cassure de brin (*break-induced replication*, BIR) ou la réparation la réparation par jonction d'extrémités

micro-mologues (*microhomology-mediated en joining*, MMEJ) en S/G2 ([130], [334]).

À une échelle de temps plus large, l'aspect mutagène de l'adaptation aux dommages de l'ADN est une source potentielle de variabilité génétique dans une population donnée. Les recombinaisons du génome que l'adaptation entraîne favorisent également des mutations qui peuvent être bénéfiques pour la descendance de la cellule et l'adaptation est probablement un moteur de l'évolution. La survie et le devenir d'une population macroscopique confrontée à un des événements imprévisibles qui endommagent l'ADN des cellules est une question difficile et la confection de modèles mathématiques est une voie privilégiée pour y apporter des éléments de réponse.

II. Principaux résultats de cette thèse

UNE question cruciale dans l'appréciation et l'évaluation d'une thèse de doctorat est la nature exacte des contributions originales produites et dûment présentées. Comme nous l'avons défendu dans l'avant propos, le travail bibliographique effectué nous semble faire partie des contributions du manuscrit, mais il n'en est pas moins important de bien distinguer les résultats scientifiques originaux produits par l'auteur de ce manuscrit et ses collaboratrices et collaborateurs des connaissances déjà disponibles dans la littérature scientifique.

Cette section contient donc un résumé commenté des principaux résultats mathématiques originaux qui figurent dans ce document. Il s'agit en grande parties de théorèmes, dans une moindre mesure de calculs, d'heuristiques, de modèles et de simulations numériques.

1. Résultats de la première partie

Dans la première partie, nous avons étudié le modèle proposé par Akihiro Aotani, Masayasu Mimura et Thomas Mollee dans l'article [11] et ses variantes que nous avons présentées dans la section précédente.

1.a. Etude des modèles complètement parabolique et parabolique-elliptique-parabolique

Dans la section IV, nous faisons l'étude mathématique de la version originale du modèle de [11] : le modèle complètement parabolique (♣); chaque fois que possible, nous démontrons un résultat équivalent pour la version parabolique-elliptique-parabolique (♣♣) de ce modèle. Ces recherches ont été effectuées en collaboration avec les mathématiciens et la mathématicienne Rafal Celinski, Grzegorz Karch, Danielle Hilhorst et Masayasu Mimura. Les résultats de ces recherches sont contenus dans le preprint [81].

Nous commençons par construire des solutions pour ces deux modèles. L'idée principale – et classique – étant d'utiliser, dans le cas complètement parabolique par exemple, la formulation de Duhamel suivante.

$$u(t) = e^{\Delta t} u_0 - \int_0^t \nabla \cdot \left(e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) \right) ds + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) \left(g(u(s)) n(s) - b(n(s)) \right) ds, \quad (\text{II.1})$$

$$c(t) = e^{(d_c \Delta - \beta)t} c_0 + \alpha \int_0^t e^{(d_c \Delta - \beta)(t-s)} u(s) ds, \quad (\text{II.2})$$

$$n(t) = e^{d_n \Delta t} n_0 - \gamma \int_0^t e^{d_n \Delta(t-s)} g(u(s)) n(s) u(s) ds. \quad (\text{II.3})$$

Dans le cas elliptique, la deuxième formule est remplacée par les estimées elliptique classique pour l'équation concernée. Il est possible grâce à ces formules de construire des solutions comme point fixe d'une application sur un espace de Banach. On obtient le résultat d'existence et d'unicité suivant.

Théorème II.1 (Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et faisons les hypothèses (IV.1). Soit $p \in]d, +\infty[$. Pour toute donnée initiale positive $(u_0, c_0, n_0, w_0) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,p}(\Omega) \times \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times \mathcal{C}(\bar{\Omega})$, il existe $T_{\max} \in]0, +\infty]$ et une unique solution (u, c, n, w) de (\heartsuit) telle que

$$u, c, n, w \in \mathcal{C}(\bar{\Omega} \times [0, T_{\max}[) \times \mathcal{C}^{2,1}(\bar{\Omega} \times]0, T_{\max}[),$$

De plus, si $T_{\max} < +\infty$, alors

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} (\|u(t)\|_{\infty} + \|c(t)\|_{W^{1,p}}) = +\infty. \quad (\text{II.4})$$

La même méthode, mais en remplaçant le théorème du point fixe de Picard par le théorème de point fixe de Schauder et en démontrant l'unicité "à la main", donne un résultat équivalent pour la contrepartie parabolique-elliptique-parabolique (\clubsuit) , dans des espaces de fonctions plus régulières.

Théorème II.2 (Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Soit $\eta \in]0, 1[$, pour toutes données initiales positives satisfaisant $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$ et vérifiant la condition de Neumann homogène au bord de Ω , il existe un temps maximal $T_{\max} \in]0, +\infty]$ tel que le problème (\clubsuit) a une unique solution

$$(u, c, n) \in \mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T_{\max}[).$$

De plus, si $T_{\max} < +\infty$, alors

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

On s'intéresse ensuite, pour les deux systèmes à la fois, à l'évolution au cours du temps de la masse des solutions globales. On obtient sans trop de difficulté, en exploitant la structure de l'équation et les conditions de Neumann homogène au bord :

$$\int_{\Omega} u(x, t) dx \longrightarrow 0 \quad \text{et} \quad \int_{\Omega} c(x, t) dx \longrightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow \infty,$$

et il existe des constantes $\tilde{n}_{\infty} \geq 0$ et $\tilde{w}_{\infty} > 0$ telles que

$$\int_{\Omega} n(x, t) dx \longrightarrow \tilde{n}_{\infty} \quad \text{et} \quad \int_{\Omega} w(x, t) dx \longrightarrow \tilde{w}_{\infty} \quad \text{quand } t \rightarrow \infty.$$

Ces estimées servent ensuite d'ingrédients pour étudier le comportement en temps long des solutions des deux systèmes considérés. Comme dans la plupart des systèmes de type Keller-Segel, les solutions sont toujours globales en temps en dimension un d'espace. Après avoir montré que le gradient de c est uniformément bornée dans une norme appropriée, on obtient la convergence pour la norme L^p , puis pour la norme L^{∞} des solutions vers un quadruplet de la forme $(0, 0, n_{\infty}, w_{\infty}(\cdot))$, comme on peut le voir dans le résultat suivant :

Théorème II.3 (Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.)

Supposons que $d = 1$ et que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R} . Faisons les hypo-

thèses (IV.1) (respectivement (IV.1) et (IV.2)). Pour toute condition initiale vérifiant $u_0, n_0, w_0 \in \mathcal{C}(\Omega)$ et $c_0 \in W^{1,\infty}(\Omega)$ (respectivement $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, $\eta \in]0, 1[$ qui satisfont la condition de Neumann homogène au bord), il existe une unique solution (u, c, n, w) globale en temps du problème (♣) (respectivement (♠)) et il existe une constante positive $n_\infty \in \mathbb{R}_+$ et une fonction positive $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

En dimension deux et trois, on utilise une méthode similaire en ajoutant une hypothèse de petitesse sur les conditions initiales, comme il est classique de le faire dans les systèmes de type Keller-Segel pour ces dimensions. Comme en dimension un, on montre que les normes L^p de u et c sont bornées et convergent vers 0, puis que les normes L^∞ de ces quantités sont bornées et convergent vers 0, et enfin que (u, c, n, w) converge vers un élément de la forme $(0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot))$.

Théorème II.4 (Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.)

Supposons que $d \in \{2, 3\}$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d .

Soit $p_0 \in \left] \frac{d}{2}, \frac{d}{d-2} \right[$.

- Faisons les hypothèses (IV.1). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, c_0, n_0, w_0) qui satisfait les hypothèses du théorème II.1, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1, \|\nabla c_0\|_{2p_0}) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

- Faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, n_0) qui satisfait les hypothèses du théorème II.2, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♠) est globale en temps.

De plus, on a dans les deux cas

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty < \infty.$$

Il existe en outre une constante positive $n_\infty \in \mathbb{R}_+$ et une fonction $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

La structure du système trois fois parabolique permet de démontrer un autre type de résultat qui est particulièrement important dans le cadre de la modélisation proposée par l'article originel [11] : si la sensibilité au chimioattractant connaît une forme de saturation, c'est-à-dire varie très peu pour les valeurs élevées de c , alors les solutions sont globales en temps et les conclusions du théorème précédent sont toujours valables. On a plus précisément :

Théorème II.5 (*Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.*)

Supposons que $d \in \{2, 3\}$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Supposons qu'il existe des constantes $\chi_0, p \in \mathbb{R}_+^*$ telles que pour tout $s \in \mathbb{R}_+^*$,

$$0 \leq \frac{d\chi}{ds}(s) \leq \frac{\chi_0}{(1+ps)^2},$$

Faisons les hypothèses (IV.1). Alors, pour toutes conditions initiales vérifiant $u_0, n_0, w_0 \in \mathcal{C}(\Omega)$ et $c_0 \in W^{1,q}(\Omega)$, où $q \in]d, +\infty]$, la solution (u, c, n, w) de (♣) est définie pour tout temps positif et vérifie $\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty < +\infty$. De plus, il existe une constante positive n_∞ et une fonction $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

Il est possible avec des techniques tout aussi classiques mais légèrement différentes de démontrer un résultat analogue en dimension supérieure ou égale à quatre. On a en effet :

Théorème II.6 (*Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.*)

Supposons que $d \geq 4$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p_0 \in]\frac{d}{2}, d]$.

- Faisons les hypothèses (IV.1). Il existe $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, c_0, n_0, w_0) qui satisfait les hypothèses du théorème II.1, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_\infty, \|\nabla c_0\|_d) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

- Faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Il existe $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, n_0) qui satisfait les hypothèses du théorème II.2, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_\infty) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

De plus, on a dans les deux cas

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty < \infty.$$

Il existe en outre une constante positive $n_\infty \in \mathbb{R}_+$ et une fonction $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

Comme pour le système de Keller-Segel standard, les solutions peuvent ne pas être globale en temps ; nous le prouvons au moins dans le cas simple du modèle parabolique-elliptique-parabolique (♣) pour lequel il est possible d'adapter la méthode utilisée pour le système standard par Toshitaka Nagai dans [233]. On a en effet le résultat d'explosion en temps fini suivant.

Théorème II.7 (Celinski, Hilhorst, Karch, Mimura, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^2 , faisons les hypothèse (IV.1) et (IV.2). Soit $\eta \in]0, 1[$ et $(u_0, n_0) \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})^2$ qui vérifient la condition au bord. Soit (u, c, n) l'unique solution locale de (♣) et soit T_{max} sont temps maximal d'existence. Supposons que

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Alors pour tout $q \in \Omega$, il existe $\varepsilon(q) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 dx < \varepsilon(q),$$

la solution (u, c, n) explose en temps fini, c'est-à-dire $T_{max} < +\infty$ et

$$\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

1.b. Etude du modèle hyperbolique-elliptique-parabolique

À l'instar d'autres auteurs pour le cas du système de Keller-Segel logistique ([353], [184], [173]), nous avons fait dans la section V une étude sommaire d'un équivalent hyperbolique-elliptique-parabolique de notre modèle : le problème (I.6). Cette étude se fait *via* celle du système approché (I.7). Ces recherches ont été effectuées en collaboration l'une de nos deux directrices de thèse : Danielle Hilhorst. Les résultats de ces recherches sont contenus dans le preprint [156].

Avant de passer à la limite $\varepsilon \rightarrow 0$, nous démontrons une estimée *a priori* uniforme en ε et en un certain sens uniforme en la condition initiale pour les normes pertinentes. Nous nous inspirons pour cela de la méthode développée dans [173] par Kyungkeun Kang et Angela Stevens. Notre résultat est le suivant.

Théorème II.8 (Hilhorst, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné, lisse et convexe de \mathbb{R}^d . Faisons les hypothèses (V.3) Pour toutes données initiales positives $u_0, n_0 \in C^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, $\eta \in]0, 1[$ vérifiant la condition de Neumann homogène au bord de Ω , pour tout $p \in]1, +\infty[$, il existe un temps $T \in \mathbb{R}_+^*$ et des constantes strictement positives $M = M(T)$, $C = C(T)$ dépendant de T telles que pour tout $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$, pour toute solution régulière positive $(u_\varepsilon, c_\varepsilon, n_\varepsilon)$ de (I.7) dans $\Omega \times [0, T]$, nous avons

$$\sup_{t \in [0, T]} \|u_\varepsilon(t)\|_{\infty} < M(T), \quad (\text{II.5})$$

et

$$\nabla u_\varepsilon \in L^\infty(]0, T[, L^p(\Omega)), \quad (\text{II.6})$$

et pour tout $t \in [0, T]$

$$\|\nabla u_\varepsilon(t)\|_p \leq e^{\log(1 + \|\nabla u_0\|_p) + C(T)t}. \quad (\text{II.7})$$

De plus, le temps T (et par conséquent les constantes $M(T)$ et $C(T)$) ne dépendent que des paramètres et fonctions du système, du domaine Ω , de p et des quantités $\|n_0\|_{W^{1,\infty}}$, $\|u_0\|_{\infty}$ et $\|\nabla u_0\|_{W^{1,p}}$.

L'hypothèse de convexité est une restriction purement technique qui ne contient aucune signification en terme de modélisation. Cette estimée uniforme permet ensuite de démontrer par passage à la limite l'existence de solutions pour le problème (I.6) : après avoir donné une notion appropriée de solution pour le système étudié, on utilise la borne uniforme sur les solutions de (I.7) pour obtenir une convergence faible dans un espace $L^p(]0, T[, W^1(\Omega))$ d'une suite de telles solutions lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$, puis d'en déduire grâce au théorème de Aubin-Lions une convergence forte. La solution voulue est donc obtenue comme limite de solutions du problème approché. On obtient en sous-produit des estimées uniformes sur les solutions, leur positivité et de la régularité. On obtient donc :

Théorème II.9 (Hilhorst, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné, lisse et convexe de \mathbb{R}^d . Supposons que pour tout $\lambda \in]1, +\infty[$, $u_0, n_0 \in W^{2,\lambda}(\Omega)$, et supposons que u_0 et n_0 sont positives. Alors, pour tout $p \in]1, +\infty[$, il existe un temps d'existence maximal $T_{max} \in]0, +\infty]$ tel que pour tout $T \in]0, T_{max}[$ il existe une unique solution faible positive (u, c, n) du problème (I.6) au sens de la définition V.2 telle que $u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \cap L^\infty(\Omega \times]0, T[)$ and $c, n \in L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega)) \cap L^\infty(\Omega \times]0, T[)$.

Comme dans le cas du système de Keller-Segel avec croissance logistique, on peut démontrer par des estimations directes l'explosion en temps fini, y compris en dimension un où les systèmes parabolique-parabolique et parabolique-elliptique n'explorent jamais.

Théorème II.10 (Hilhorst, R.)

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et que $\chi(c) = \chi_0 c$. Alors pour tout $p \in]1, +\infty[$. Soit (u, c, n) une solution faible de (I.6) telle que $u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \cap L^\infty(]0, T[\times \Omega)$ et $c, n \in L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega)) \cap L^\infty(]0, T[\times \Omega)$. Alors il existe une constante $C_p = C_p(\|u_0\|_1, \|n_0\|_1) \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de $\|u_0\|_1, \|n_0\|_1, p$ et Ω telle que si

$$\|u_0\|_p > C_p(\|u_0\|_1, \|n_0\|_1),$$

alors la solution u explose en temps fini dans L^p et L^∞ en un temps $T_{max} \in \mathbb{R}_+^*$:

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_p = \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_\infty = +\infty.$$

1.c. Où nous fourbissons nos armes heuristiques

Dans la section VI, nous nous intéressons à des raisonnements heuristiques pour étudier l'explosion en temps fini dans les modèles de type Keller-Segel. Ces recherches ont été effectuées en collaboration avec le mathématicien Hiroshi Matano et notre directrice de thèse Danielle Hilhorst

Nous étudions d'abord le cas du système standard pour lequel de nombreux résultats sont disponibles pour vérifier la cohérence de notre approche. Nous faisons donc le changement de variables

$$\begin{aligned} u^\lambda(x, t) &= \lambda^2 u(\lambda x, \lambda^2 t) \\ v^\lambda(x, t) &= v(\lambda x, \lambda^2 t) \end{aligned} \tag{II.8}$$

où $\Omega_\lambda = \{x \in \mathbb{R}^2, \lambda x \in \Omega\}$.

Lorsque l'on fait formellement tendre λ vers 0, on obtient le système stationnaire

$$\begin{cases} 0 &= \nabla \cdot (\nabla \bar{u} - \chi \bar{u} \nabla \bar{v}) & \text{dans } \mathbb{R}^2 \\ 0 &= \Delta \bar{v} + \alpha \bar{u} & \text{dans } \mathbb{R}^2 \end{cases} \quad (\text{II.9})$$

qui est classique dans l'étude du système de Keller-Segel et dont le rôle a été maintes fois démontré rigoureusement ([152], [153], [266], [281],...).

Après avoir ainsi vérifié la pertinence de cette approche, nous appliquons au système (♣) le changement de variables similaires

$$\begin{aligned} u^\lambda(x, t) &= \lambda^2 u(\lambda x, \lambda^2 t) \\ c^\lambda(x, t) &= c(\lambda x, \lambda^2 t) \\ n^\lambda(x, t) &= \lambda^2 n(\lambda x, \lambda^2 t) \end{aligned}$$

qui conduit à la limite au même système stationnaire (II.9).

Ces raisonnements n'apportent qu'une confirmation de l'idée intuitive que les termes de croissance linéaires n'ont que peu d'influence sur l'explosion en temps fini. Cependant, en validant la pertinence de ce changement de variable pour la description de l'explosion en temps fini, nous préparons le terrain pour un raisonnement heuristique plus innovant dans la deuxième partie du manuscrit de thèse.

2. Résultats de la deuxième partie

Dans la deuxième partie, nous avons étudié le modèle et les variantes du modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire, proposé dans sa forme aboutie par Nicolas Brunel et Vincent Hakim dans [57].

2.a. Étude sans délai synaptique

Dans la section VIII, nous avons cherché à raffiner les propriétés qualitatives déjà démontrées ([64], [76], [67],...) pour le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire sans délai synaptique (modèle (I.11) et modèle couplé I.12). Ces recherches ont été effectuées en collaboration l'une de nos deux directrices de thèse : Delphine Salort. Les résultats de ces recherches sont contenus dans le preprint [273].

Pour commencer, nous avons généralisé les estimées en norme L^2 obtenues dans [75] pour le taux de décharge N : il est possible par une méthode similaire (la comparaison avec un état stationnaire fixe) de démontrer des estimées dans L^q pour tout entier $q \geq 2$. On a plus précisément :

Théorème II.11 (R., Salort)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M, q) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^q}{p_\infty^1(v)^{q-1}} dv.$$

Pour tout exposant $q \in \mathbb{N}$, $q \geq 2$, pour toute condition initiale p^0 telle que $S(b_1, V_M, q) < +\infty$, pour toute solution forte de (I.11) issue de p^0 ,

- Il existe une constante $C_q \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de V_F, q, b_1 et a (donc indépendante de $S(b_1, V_M)$) et une constante $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M)$ telles que pour tout intervalle $I \subset]T, +\infty[$ et pour tout $b \in]-\infty, 0]$,

$$\int_I N(t)^q dt \leq C(1 + |I|).$$

- Soit $b \in \mathbb{R}_+^*$. Si b est assez petit relativement à $S(b_1, V_M)$ et V_M , il existe une constante $C_q \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de V_F, q, b_1, a et $S(b_1, V_M)$ telle que pour tout intervalle $I \subset \mathbb{R}_+$,

$$\int_I N(t)^q dt \leq C(1 + |I|).$$

Le principal intérêt d'avoir mieux qu'une estimée dans L^2 est que l'on peut reprendre le travail de construction des solutions de l'article [76] et employer une inégalité L^3 pour montrer l'existence globale dans des cas où le résultat était encore inconnu. En effet, le noyau de la chaleur

$$G(x, \tau, \xi, \eta) = \frac{1}{(4\pi(\tau - \eta))^{\frac{1}{2}}} e^{-\frac{(x - \xi)^2}{4(\tau - \eta)}},$$

et sa dérivée spatiale

$$\frac{\partial}{\partial x} G(x, \tau, \xi, \eta) = -\frac{1}{2\sqrt{4\pi}} \frac{(x - \xi)}{(\tau - \eta)^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{(x - \xi)^2}{4(\tau - \eta)}},$$

utilisés dans [76] pour construire les solution et produire les estimées sur le taux de décharge N permet de montrer l'existence globale dans le cas inhibiteur. Si l'on souhaitait utiliser dans le cas excitateur une inégalité L^2 pour obtenir l'existence globale, en appliquant judicieusement une inégalité de Hölder (c'est-à-dire de Cauchy-Schwarz) à une quantité du type $\|N\partial_x G\|_1$, on se retrouverait avec l'intégrale

$$\int_0^\tau \frac{(s(\tau) - s(\eta))^2}{(\tau - \eta)^3} e^{-\frac{(s(\tau) - s(\eta))^2}{4(\tau - \eta)}} d\eta,$$

que l'on ne sait pas contrôler. L'inégalité de Hölder appliquée avec une norme L^3 permet de contourner cette difficulté et on obtient le résultat suivant :

Théorème II.12 (R., Salort)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^3}{p_\infty^1(v)^2} dv.$$

Soit $p^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, V_F]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]) \cap L^1(]-\infty, V_F])$ telle que $p^0(V_F) = 0$ et $S(b_1, V_M) < +\infty$. Supposons que $\frac{dp^0}{dv}$ admet des limites à gauche et

à droite en V_R et que $\lim_{v \rightarrow -\infty} \frac{dp^0}{dv} = 0$.

Soit $b \in \mathbb{R}$. Si $b \leq 0$ ou si $b > 0$ est assez petit relativement à $S(b_1, V_M)$ et V_M , il existe une unique solution forte (p, N) de (I.11) issue de p^0 ; cette solution est globale en temps.

Nous nous sommes également intéressé à l'explosion en temps fini. Il est montré dans [64] que pour tout $b > 0$ il existe des solutions qui explosent en temps fini. Nous avons combiné cette approche avec des estimées a priori sur la répartition de la masse des solutions afin d'obtenir un résultat d'explosion pour toutes les solutions dès lors que b est assez grand :

Théorème II.13 (R., Salort)

Supposons $a(N) > a_m > 0$.

- Si $V_F \leq 0$, alors si $b \geq V_F - V_R$, aucune solution faible à décroissance rapide n'est globale en temps.
- Si $V_F > 0$, alors si

$$b > \max \left(\inf_{y \in [1, \sqrt{1 + \frac{a_m}{4}}]} \left(\frac{V_F}{4} (1+y)^2 \left(1 - e^{-4 \frac{V_F - V_R}{V_F} \frac{1}{y^2 - 1}} \right) e^{\frac{2}{y-1}} \right), V_F - V_R \right),$$

aucune solution faible à décroissance rapide n'est globale en temps.

Pour le modèle couplé excitateur-inhibiteur étudié dans [67], nous avons plus ou moins amélioré le résultat partiel de Cáceres et Schneider en retirant l'hypothèse faite pour tout temps sur la solution et l'avons remplacée par une hypothèses sur les paramètres et les conditions initiales uniquement. Notre résultat s'écrit (voir théorème VII.29 dans la section VII pour le résultat de [67]) :

Théorème II.14 (R., Salort)

Supposons $a_E = a_0^E, a_I = a_0^I, a_0^E, a_0^I \in \mathbb{R}_+^*$, et

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

Alors,

- * il existe des conditions initiales (p_E^0, p_I^0) telles qu'aucune solution faible associée ne peut être globale en temps ;
- * pour toute condition initiale (p_E^0, p_I^0) fixée, si b_E^E est assez grand relativement à cette condition et aux autres paramètres, alors aucune solution faible associée ne peut être globale en temps ;
- * pour toute condition initiale inhibitrice p_I^0 fixée, si b_I^E est assez petit relativement à cette condition et aux autres paramètres, alors il existe des conditions initiales excitatrices telle qu'aucune solution faible associée ne peut être globale en temps.

Nous discutons ensuite les limitations de ce résultat, en particulier, nous montrons que :

- * pour tout $b_E^E \in \mathbb{R}_+^*$, pour toute condition initiale excitatrice p_E^0 , il existe des paramètres b_I^E , b_E^I et b_I^I et une condition initiale inhibitrice p_I^0 telle qu'aucune solutions forte à décroissance rapide issue de (p_E^0, p_I^0) n'est globale en temps ;

- * supposons

$$b_E^E < V_F - V_R ;$$

pour toute condition initiale excitatrice p_E^0 , il existe des paramètres b_I^E , b_E^I et b_I^I et une condition initiale inhibitrice p_I^0 tels que

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

et toute solution forte à décroissance rapide issue de (p_E^0, p_I^0) est globale en temps ;

- * supposons

$$b_I^E < V_F - V_R ;$$

il existe des paramètres b_E^E , b_I^E , b_E^I et b_I^I , et il existe des conditions initiales (p_E^0, p_I^0) telles que

$$b_E^E < \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

et aucune solution faible issue de (p_E^0, p_I^0) ne peut être globale en temps.

Enfin, nous nous intéressons d'une façon moins rigoureuse au profil de l'explosion en temps fini des solutions du système (I.11). En nous inspirant des méthodes classiques utilisées pour l'équation de la chaleur non-linéaire ([154], [225],...) et l'équation de Keller-Segel ([152], [151], [153], [111]), nous faisons des changements de variables afin de glaner des informations sur ce qui se passe au point et au temps exact de l'explosion. Nous utilisons la même méthode éprouvée dans la section VI sur le modèle standard de Keller-Segel et qui est donc relativement digne de confiance.

Ces calculs – effectués dans le cas particulier $V_F = 0$ par soucis de lisibilité – et ces considérations nous permettent de faire la conjecture qu'il existe une solution de (I.11) qui explose en temps fini avec le profil asymptotique

$$p(v, t) = \frac{\bar{N}_\infty}{a} \psi \left(\frac{v}{\sqrt{T-t}}, -\ln(T-t) \right) e^{-\frac{b^2 \bar{N}_\infty^2}{a}} \int_{\max(\frac{v}{\sqrt{T-t}}, V_R)}^{V_F} e^{\frac{(w+2b\bar{N}_\infty)^2}{4a}} dw,$$

avec

$$N(t) = \frac{\bar{N}_\infty}{\sqrt{T-t}}.$$

Cela signifie en particulier qu'au voisinage de $V_F = 0$, on a le profil à l'ordre 1 :

$$p(v, t) \simeq \frac{1}{b} \left(1 - e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a\sqrt{T-t}} v} \right), \quad t \rightarrow T, v \rightarrow V_F,$$

Nous retrouvons ce profil à l'ordre un par une seconde méthode heuristique, renforçant donc la confiance que l'on peut avoir en cette intuition. La démonstration mathématique rigoureuse d'un tel phénomène demeure un problème ouvert.

2.b. Étude du modèle avec un délai synaptique

Les variantes avec délai synaptique du modèle (I.11) n'ayant jamais été étudiées rigoureusement, nous nous sommes intéressé en détails au problème (I.13). Dans les sections IX et X, nous faisons l'étude mathématique du problème (I.13). Les recherches présentées dans la section IX (ainsi que le premier théorème de la section X) ont été effectuées en collaboration avec les mathématiciennes María José Cáceres, Delphine Salort et Ricarda Schneider. Les résultats de ces recherches sont contenus dans l'article publié [66]. Les recherches présentées dans la section X (sauf le premier théorème) ont été effectuées en collaboration avec notre directrice Delphine Salort et les mathématiciens Kota Ikeda et Didier Smets et ne sont pas encore assez avancées pour faire l'objet d'un article.

Pour commencer, nous avons démontré en suivant les méthodes de [76] pour l'existence locale et de [75] pour l'existence globale un résultat d'existence globale pour toutes les solutions du problème (I.13). Pour ce faire, nous avons utilisé le changement de variable proposé dans [80] et utilisé dans [76] pour réduire le problème avec délai à un problème de type Stefan à frontière libre :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{\partial u}{\partial \tau}(x, \tau) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x, \tau) + M(\tau) \delta_{s(\tau) + \frac{v_R}{\alpha(\tau)}}(x) & x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in \mathbb{R}_+, \\ s(\tau) = - \int_0^\tau \mu(-\log(\alpha(\omega)) - d) \alpha(\omega) d\omega & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = - \frac{\partial u}{\partial x}(s(\tau), \tau) & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(-\infty, \tau) = u(s(\tau), \tau) = 0 & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(x, 0) = u^0(x) & x \in]-\infty, 0]. \end{array} \right. \quad (\text{II.10})$$

La résolution de ce problème équivalent produit les solutions locales. Ensuite, nous généralisons la méthode des sur-solutions de [75] afin d'obtenir l'existence globale. En résumé, nous avons démontré :

Théorème II.15 (Cáceres, R., Salort, Schneider)

Soit $p^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ telle que $p^0(0) = 0$. Supposons que p^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{dp^0}{dv}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R ; soit $N^0 \in \mathcal{C}^0([-d, 0], \mathbb{R}_+)$ avec $d \in \mathbb{R}_+^*$. L'unique solution forte (p, N) de (I.13) est globale en temps, c'est à dire définie sur $[0, T^*[$ avec $T^* = +\infty$.

Les états stationnaires du modèle avec délai son évidemment les mêmes que ceux du modèle sans délai. Nous avons donc oeuvré à la généralisation d'abord des estimées dans L^2 du taux de décharge N pour le modèle (I.13) :

Théorème II.16 (Cáceres, R., Salort, Schneider)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire, noté (p_∞^1, N_∞^1) . Soit $V_M \in]V_R, V_F[$, (p^0, N^0) une condition initiale suffisamment régulière; notons

$$S(b_1, V_M, p^0) := \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^2}{p_\infty^1(v)} dv,$$

et supposons $S(b_1, V_M, p^0) < +\infty$. Alors :

- pour tout $b \in \mathbb{R}_-$ il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de $S(b_1, V_M, p^0)$ et il existe un temps $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M, p^0)$,

tel que pour tout intervalle $J \subset]T, +\infty[$:

$$\int_J N(t)^2 dt \leq C(1 + |J|); \quad (\text{II.11})$$

- il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de $S(b_1, V_M, p^0)$, de N^0 , du délai d et de V_M , tel que pour tout $b \in]0, \eta[$ il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$:

$$\int_0^t N(t)^2 dt \leq C(1 + t). \quad (\text{II.12})$$

puis des résultats de convergence vers les états stationnaires obtenus dans [75] à l'aide de ces estimées L^2 de N :

Théorème II.17 (Cáceres, R., Salort, Schneider)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire, noté (p_∞^1, N_∞^1) . Soit $V_M \in]V_R, V_F[$, (p^0, N^0) une condition initiale assez régulière et

$$S(b_1, V_M, p^0) := \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^2}{p_\infty^1(v)} dv.$$

Si il existe $C_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $p^0(\cdot) \leq C_0 p_\infty^1(\cdot)$, alors :

- si $b > 0$, il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de N^0 , $S(b_1, V_M, p^0)$, V_M et du délai d tel que si $0 < b < \eta$, alors il existe $A_0, \mu, \gamma \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépendent uniquement de (p^0, N^0) tels que pour toute solution forte (p, N) ,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v, t) dv \leq A_0 e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\gamma(s+d) - \int_{-d}^0 (N(u) - N_\infty)^2 du} ds \right];$$

- Si $b < 0$, il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ indépendant de N^0 et $S(b_1, V_M, p^0)$ tel que si $-\eta < b < 0$, alors il existe $T, \mu, \gamma \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépendent uniquement de (p^0, N^0) tels que pour toute solution forte (p, N) , il existe $B_0 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant des valeurs de p et N sur $[0, T]$, et tels que pour tout $t \in]T, +\infty[$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v, t) dv \leq B_0 e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\gamma(s+d) - \int_{-d}^0 (N(u) - N_\infty)^2 du} ds \right]. \quad (\text{II.13})$$

Après la publication de l'article [66], nous avons, en collaboration avec Delphine Salort, trouvé moyen de généraliser un autre résultat de [75] dans le cas du modèle I.13 :

Théorème II.18 (R., Salort)

Il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend du délai d et de a tel que pour tout $b \in]-\eta, \eta[$ il existe $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (p^0, N^0) assez régulière telle qu'il existe $C_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $p^0(\cdot) \leq C_0 p_\infty(\cdot)$ et vérifiant

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds < \frac{1}{2|b|},$$

on a pour toute solution forte (p, N) associée et pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \right]. \quad (\text{II.14})$$

Dans la section X nous présentons des résultats partiels et des raisonnements heuristiques qui permettent de mieux cerner la question des solutions périodiques.

Pour commencer, nous identifions un cas dans lequel il n'y a pas de solutions périodiques

Théorème II.19 (Cáceres, R., Salort, Schneider)

Supposons $V_F \leq 0$ et $b \geq V_F - V_R$. Il n'existe aucune solution faible à décroissance rapide périodique en temps du problème (I.13).

En particulier, cela signifie que dans ce cas-là il n'y a aucun état stationnaire, ce qui améliore légèrement un résultat de [64].

Nous nous intéressons ensuite au cas d'une connectivité suffisamment négative $b \ll 0$ qui était l'objet de l'article fondateur de Vincent et Hakim ([57]). Nous cherchons des solutions périodique comme somme d'un soliton ϕ qui se propage sans déformation et d'un reste R

$$p(v, t) = \phi(v - c(t)) + R(v, t).$$

L'idée principale de nos conjectures est que si le taux de décharge d'une solution périodique est très faible alors le reste $R(v, t)$ devrait ne pas être déterminant dans l'équation. C'est le cas du taux de décharge stationnaire dont nous avons montré qu'il tend vers 0 lorsque b tend vers $-\infty$:

Lemme II.20 (Ikeda, R., Salort, Smets). *Pour tout $b \in \mathbb{R}_-$, notons N_∞^b le taux de décharge de l'unique état stationnaire associé à b . Alors $b \mapsto N_\infty^b$ est une fonction croissante sur \mathbb{R}_- et*

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} N_\infty^b = 0.$$

On peut donc chercher $\varphi : (v, t) \mapsto \phi(v - c(t))$ comme solution de l'équation

$$\begin{cases} \frac{\partial \varphi}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))\varphi] - a \frac{\partial^2 \varphi}{\partial v^2} = 0, & v \in \mathbb{R}, \\ N(t) = \frac{\partial \varphi}{\partial v}(V_F, t), \\ \varphi(-\infty, t) = \varphi(+\infty, t) = 0, \end{cases} \quad (\text{II.15})$$

et le reste $R : (v, t) \mapsto R(v, t)$ comme solution de

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))R] - a \frac{\partial^2 R}{\partial v^2} = \delta_{V_R} N(t), & v \in]-\infty, V_F], \\ R(V_F, t) = -\varphi(V_F, t), & \frac{\partial R}{\partial v}(V_F, t) = 0, \\ R(-\infty, t) = 0. \end{cases} \quad (\text{II.16})$$

On trouve une classe de solutions possible pour φ qui sont en accord avec la forme des états stationnaires :

Théorème II.21 (Ikeda, R., Salort, Smets)

Soit la fonction $\phi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ définie par

$$\phi(v) = C e^{-\frac{v^2}{2a}},$$

avec $C \in \mathbb{R}_+^*$. Soit $c : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ une solution de l'équation différentielle ordinaire avec délai

$$c'(t) + c(t) = b(V_F - c(t-d)) e^{-\frac{(V_F - c(t-d))^2}{2a}}.$$

Alors la fonction φ définie par

$$\varphi(v, t) = \phi(v - c(t)),$$

est solution du système (II.15).

Il est donc capital de se poser la question des solutions périodiques du problème

$$c'(t) + c(t) = bN(c(t-d)), \quad (\text{II.17})$$

où la fonction N est définie par

$$N(c) = (V_F - c(t)) e^{-\frac{(V_F - c(t))^2}{2a}}, \quad V_F > 0.$$

Enfin, on montre en adaptant la méthode de [143] qu'il existe une solution période à l'EDO avec retard II.17.

Théorème II.22 (Ikeda, R., Salort, Smets)

Supposons $V_F^2 \geq a$. Il existe une constante $c_0 \in \mathbb{R}_-^*$ indépendante de d , il existe $b^* \in \mathbb{R}_-$ et $d^* \in \mathbb{R}_+$ tels que si $b < b^*$ et $d > d^*$ alors il existe une solution périodique non-constante c de (II.17) ; cette solution vérifie

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad c_0 \leq c(t) < 0.$$

3. Résultats de la troisième partie

Dans la troisième partie de ce manuscrit de thèse, nous nous intéressons au phénomène d'adaptation du point de vue macroscopique de la survie de l'espèce. Outrepasser le point de contrôle alors que les dommages ne sont pas réparés peut s'avérer catastrophique pour la cellule, mais rester bloquée trop longtemps à un point du cycle cellulaire peut également mener à sa mort. Dans

la section XII, nous dérivons deux modèles simples – l’un stochastique et l’autre déterministe – pour les populations de levures bourgeonnantes (*Budding Yeast*) afin de proposer une validation qualitative de l’intérêt évolutif du phénomène d’adaptation à l’échelle macroscopique et tel qu’il est observé expérimentalement. Ces recherches ont été effectuées en collaboration notre directrice de thèse Delphine Salort et le biologiste Zhou Xu.

Le premier modèle est un modèle stochastique markovien à état discrets. On considère une population initiale de N_0 cellules dont l’ADN est endommagé, vivant dans un milieu qui peut supporter au maximum une population de $N_{max} > N_0$ cellules. Ces cellules arrêtent leur cycle et essayent de réparer les dommages. On mesure le temps que met la population à entièrement remplir le milieu de cellules saines (réparées), c’est-à-dire le nombre d’étapes nécessaires pour avoir N_{max} cellules réparées dans la population. L’idée derrière ce critère est de supposer qu’un événement catastrophique a détruit l’ADN d’un milieu contenant N_{max} cellules saines. Les N_0 cellules survivantes ont toute un ADN endommagé par l’événement et la population dans son ensemble va revenir à un état de saturation dans le milieu en un certain temps. Plus ce temps est court, moins la population a de chance de s’éteindre. En effet, une population qui dépasse une certaine taille a moins de chance de disparaître (effet Allee).

Pour ce modèle nous produisons des simulations numériques qui montrent que certaines valeurs des paramètres sont meilleures que d’autres et qu’elles sont en accord (qualitativement, notre modèle n’est pas quantitatif) avec la réalité expérimentale.

Cependant, le caractère stochastique de ce modèle en rend la simulation numérique chronophage et les résultats imprécis. Nous construisons donc un second modèle qui ressemble au premier mais est déterministe et donc beaucoup plus rapide à simuler numériquement. Ce modèle est constitué par un système d’équations différentielles du types

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} D(t) \\ A(t) \\ R(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\gamma_1 - \beta(t) - \alpha(t) & 0 & 0 \\ \beta(t) & -\gamma_{ad} - \delta & 0 \\ \alpha(t) & \delta & -\gamma_r \end{pmatrix} \begin{pmatrix} D(t) \\ A(t) \\ R(t) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ A(t) \left(1 - \frac{A(t)+R(t)+D(t)}{N_{max}}\right) \\ R(t) \left(1 - \frac{A(t)+R(t)+D(t)}{N_{max}}\right) \end{pmatrix} \quad (\text{II.18})$$

avec $D(t)$ la densité de cellules endommagées, $A(t)$ la densité de cellules adaptées et $R(t)$ la densité de cellules réparées. Comme pour le modèle stochastique, on s’intéresse surtout au temps que met la population à entièrement remplir le milieu de cellules réparées en fonction du paramètre μ_B qui représente le temps à partir duquel la probabilité d’adaptation atteint la moitié de sa valeur maximale. On peut voir sur la figure 8 un minimum global aisément identifiable.

D’autres expériences numériques sont réalisées et plusieurs discussions sont conduites afin d’interpréter les résultats.

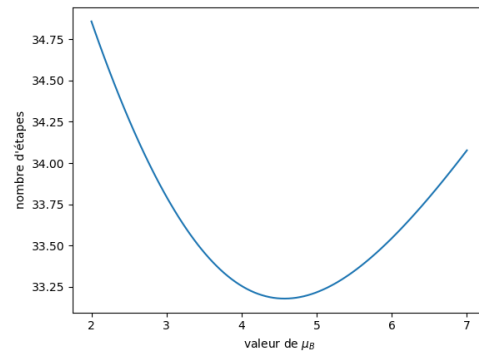


FIGURE 8 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre μ_B .

Première partie

Equations de type Keller-Segel pour la modélisation de la Chimiotaxie



<i>Partie I. Equations de type Keller-Segel pour la modélisation de la Chimiotaxie</i>	60
III. <i>Modéliser la chimiotaxie : les équations de Keller et Segel</i>	61
1. La chimiotaxie et ses mécanismes	62
a. Domaines du vivant et microcosme	62
b. Chimiotaxie des procaryotes	63
c. Chimiotaxie des eucaryotes	67
d. Chimiotaxie et médecine	71
2. Modèle historique : le papier séminal d'Evelyn Keller et Lee Segel	71
3. Naviguer dans une vaste bibliographie I : différentes versions du système	74
a. Modèle dit standard et solutions stationnaires	75
b. Approximation adiabatique	76
c. Modèle réduit	77
d. Prise en compte de la croissance	79
e. Un modèle pour les E. Coli chimiotactiques	84
f. Considérations diverses et autres modèles spécifiques	87
4. Naviguer dans une vaste bibliographie II : l'explosion en temps fini	89
a. Explosion en temps fini pour des solutions radiales	89
b. Résultats généraux pour le système standard en dimension deux	94
c. Retour sur les solutions de Herrero et Velazquez	101
d. L'explosion en dimension supérieure ou égale à trois	108
e. Explosion en temps fini pour des modèles avec prolifération	113
IV. <i>Etude mathématique du modèle décrivant les E. Coli chimiotactiques</i>	117
1. Existence et unicité de solutions forte	118
a. Existence locale pour le modèle parabolique	118
b. Existence locale pour le modèle parabolique-elliptique-parabolique	121
2. Évolution en temps long	125
a. Solutions constantes en espace	125
b. Comportement de la masse	127
c. Comportement en temps long en dimension un d'espace	129
d. Comportement en temps long en dimension deux et trois d'espace	134
e. Généralisation à la dimension supérieure	141
3. L'explosion en temps fini pour le modèle parabolique-elliptique-parabolique	143

V. <i>Étude du système hyperbolique-elliptique</i>	147
1. Estimées <i>a priori</i> uniformes pour le système approché	148
2. Existence de solutions pour le problème hyperbolique-elliptique-parabolique	152
3. Explosion en temps fini	158
VI. <i>Etude heuristique de l'explosion en temps fini</i>	161
1. Etude heuristique du système de Keller-Segel standard	161
a. Changement d'échelle	162
b. Masse totale et solutions radiales	163
2. Application au système parabolique-elliptique-parabolique précédemment étudié	167
3. Le changement de variable d'Herrero et Velazquez	170
a. Équation vérifiée par la masse	170
b. Le pire des cas	171

« [...] ce qui ne semblera nullement étrange à ceux qui, sachant combien de divers automates, ou machines mouvantes, l'industrie des hommes peut faire, sans y employer que fort peu de pièces, à comparaison de la grande multitude des os, des muscles, des nerfs, des artères, des veines, et de toutes les autres parties qui sont dans le corps de chaque animal, considéreront ce corps comme une machine, qui, ayant été faite des mains de Dieu, est incomparablement mieux ordonnée et a en soi des mouvements plus admirables qu'aucune de celles qui peuvent être inventées par les hommes. »

Descartes, *Discours de la méthode*. (1637)

III. Modéliser la chimiotaxie : les équations de Keller et Segel

LA chimiotaxie⁸, le phénomène par lequel des organismes dirigent leurs mouvements en fonction des éléments chimiques présents dans leur environnement, joue un rôle clef dans l'histoire de la vie ; c'est un mécanisme essentiel pour des millions d'espèces et un pilier du fonctionnement des écosystèmes. Quoique les premiers microscopes permissent déjà d'observer le mouvement des cellules, la description spécifique de la chimiotaxie a dû attendre la fin du XIX^{ème} siècle avec les travaux de Theodor Engelmann en 1881 et Wilhelm Pfeffer en 1884. Ce domaine de la biologie n'a été sérieusement exploré qu'au XX^{ème} siècle, avec notamment la contribution du prix nobel Ilya Metchnikov pour ce qui est de la chimiotaxie eucaryote et de ses liens avec le système immunitaire. Les connaissances en chimiotaxie ont ensuite bénéficié de l'explosion des biotechnologies et de la biochimie pendant la seconde moitié du XX^{ème} siècle. La modélisation mathématique a permis d'accroître davantage la compréhension qualitative et quantitative de ces phénomènes. On trouve des comportements chimiotactiques dans toutes les branches du vivants, des bactéries les plus primitives aux cellules immunitaires humaines. Il peut s'agir d'attraction vers une substance nutritive, de fuite des substances nocives, ou d'un procédé d'auto-organisation au sein d'une espèce donnée.

Nous allons dans cette partie nous intéresser à ce dernier aspect : l'agrégation de micro-organismes *via* la sécrétion d'un composé chimioattractant. Avant de présenter la modélisation mathématique de ce phénomène, nous rappelons les concepts fondamentaux de biologie nécessaires à une bonne compréhension des mécanismes sous-jacents et à une conscience aiguisée des limites des modèles.

⁸Du grec *taxis* qui signifie "arrangement". La taxie est un mouvement d'un organisme provoqué par une stimulation extérieure.

1. La chimiotaxie et ses mécanismes

Après avoir rappelé des généralités sur l'organisation du monde vivant, nous donnons un aperçu des vastes connaissances disponibles sur la chimiotaxie des micro-organismes⁹ et son rôle dans les phénomènes dits sociaux.

1.a. Domaines du vivant et microcosme

Le monde du vivant est actuellement divisé par les scientifiques en trois domaines :

- le domaine *Eubacteria* ou *Bacteria* qui contient les bactéries ;
- le domaine *Archaeobacteria* ou *Archaea* qui contient les archées ;
- le domaine *Eukaryota* ou *Eucarya* qui contient les eucaryotes.

Cette classification est récente, proposée en 1977 par Carl Woese¹⁰ et ses collègues qui avaient découvert une grande diversité moléculaire entre deux parties de l'ancien règne des procaryotes (les organismes unicellulaires¹¹ sans noyau) qui sont les actuels domaines des bactéries et des archées. Le terme domaine est parfois rejeté par les taxonomistes pour celui d'empire pour des raisons d'antériorité ou parfois de refus de la classification à trois branches de Woese.

Les bactéries, qui présentent une grande diversité de tailles et de formes, mesurent en général entre 0,5 et 5 μm et ont pour la plupart une forme sphérique (coques) ou de bâtonnet (bacilles). D'autres formes (intermédiaire, oblongue, hélicoïdale, etc) existent ; cela dépend du cytosquelette¹² et de la paroi cellulaire, et c'est une donnée importante pour la survie de la bactérie. L'organisation interne est relativement "simple", sans noyau ni organite. L'information génétique est souvent contenue dans un unique chromosome circulaire, quoique certains gènes soient parfois localisés sur des petites sections libres appelées plasmides qui peuvent s'échanger entre bactéries. De nombreuses bactéries possèdent, enchâssés dans leurs parois, des organites cellulaires tels que les flagelles ou les poils, qui peuvent servir à la locomotion.

Les archées ressemblent beaucoup aux bactéries et ont longtemps été prises pour des bactéries extrémophiles. Elles ont en fait une génétique, une biochimie et une biologie moléculaire complètement différentes ; certaines de leurs caractéristiques les rapprochent plus des eucaryotes que des bactéries, par exemple, chez certaines espèces, la présence d'introns dans l'ADN. Elles possèdent aussi des voies métaboliques qui leur sont propres – la méthanogénèse par exemple – et sont peu consommatrices d'éléments courants chez les autres organismes comme les acides gras. On trouve également chez les archées des exemples de chimiotaxie.

Les eucaryotes rassemblent les animaux, les plantes, les champignons et les protistes (qui contiennent les protozoaires). Ils se caractérisent par la présence d'un noyau cellulaire qui contient

⁹Nous n'aborderons que superficiellement la chimiotaxie des grands organismes pluricellulaires qui se produit à une autre échelle et met en jeu l'interaction complexe entre de nombreuses cellules.

¹⁰Carl Richard Woese (1928-2012) est un microbiologiste américain qui a considérablement contribué à la phylogénie, notamment en introduisant le domaine des archées et par conséquent la classification à trois domaines qui est encore utilisée à ce jour. Ses découvertes se basaient principalement sur l'analyse moléculaire des organismes. Il a également proposé en 1967 l'antériorité de l'ARN sur l'ADN, hypothèse encore très étudiée.

¹¹Dire que les procaryotes sont unicellulaires n'est pas tout à fait exact. Même s'ils ne forment jamais de tissus différenciés, certains procaryotes peuvent s'assembler en colonies, certaines pouvant atteindre des tailles macroscopiques, comme la cyanobactérie filamenteuse *Trichodesmium*.

¹²Ensemble organisé de polymères biologiques qui structure la cellule.

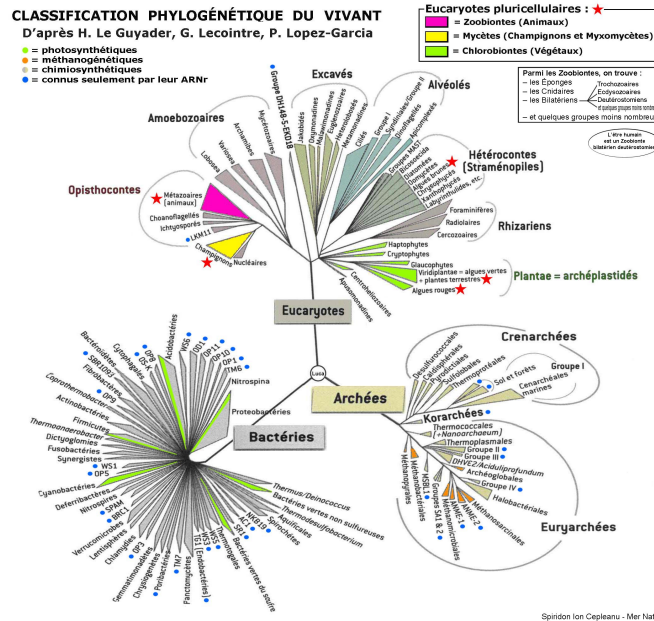


FIGURE 9 – Classification phylogénétique du vivant ([199], Purificación López-García, David Moreira, 2008). On notera que les animaux, les plantes et les champignons réunis ne représentent qu'une petite partie de l'arbre.

le matériel génétique sous la forme de chromosomes et de petites usines appelées mitochondries. On trouve chez les eucaryotes aussi bien des organismes unicellulaires comme les amibes ou des organismes pluricellulaires massifs comme le rorqual bleu (jusqu'à 30 mètres et 170 tonnes). Du fait de leur plus grande taille, les eucaryotes unicellulaires ont une chimiotaxie différente de celle de la plupart des procaryotes.

1.b. Chimiotaxie des procaryotes

Le tumbling

La majeure partie des procaryotes présentant des comportements chimiotactiques se déplace par le moyen de flagelles enchâssés dans leur paroi cellulaire. Il existe une grande diversité dans la forme et le nombre des flagelles à travers le monde vivant. En particulier, et contrairement à ce qui a longtemps été cru, les flagelles des bactéries et des archées ne sont pas homologues. Les flagelles des procaryotes sont structurellement plus "simples" que ceux des eucaryotes et sont en général activés par une force proton motrice.

Le mécanisme chimiotactique le plus courant chez les procaryotes est une alternance entre des phases de natation rectiligne à l'aide des flagelles et de phases de mouvements aléatoires dits de "tumble". En particulier, chez de nombreuses bactéries – par exemple *Escherichia Coli* dont nous parlerons plus en détail – la paroi cellulaire comporte plusieurs flagelles qui en phase de tumble se désolidarisent les uns des autres, causant un mouvement aléatoire. Lorsque la bactérie va dans la bonne direction (gradient d'une substance favorable ou défavorable) elle change le sens de rotation de ses flagelles pour les arranger en un faisceau synchrone, se propulsant ainsi vers les zone de plus hautes (ou plus faibles si la substance est nocive) concentrations chimiques.

D'autres méthodes existent pour des procaryotes ne possédant qu'un flagelle ou ayant une forme globale hélicoïdale. La diversité est telle qu'il est vain de vouloir l'embrasser toute entière dans ce document.

Récepteurs

Les procaryotes n'ayant pas de système nerveux et étant trop petits pour percevoir une différence de concentration entre deux points de leur paroi, ils ont besoin de capteurs pour évaluer la concentration des espèces chimiques dans leur environnement et d'une capacité à intégrer dans le temps les informations acquises.

L'évaluation des concentrations se fait par le moyen de récepteurs, pour la plupart transmembranaires. Les articles [306] et [333], qui dressent un panorama des différents types de récepteurs que l'on trouve chez les bactéries et les archées, montrent à quel point la chimiotaxie peut faire appel à des méthodes complexes et diverses. Chaque molécule a ses propres récepteurs, et pour la même molécule, le dioxygène par exemple, on trouve des récepteurs transmembranaires qui fixent la molécule, d'autres sensibles à la force proton motrice, d'autres encore sont inter-membranaires et sensibles à l'état interne de la cellule.

Une fois les récepteurs activés, une cascade de réactions conduit à la modification du comportement du ou des flagelles. Le système s'adapte continuellement à la concentration extérieure : le récepteur est modifié au fur et à mesure de son activation. Une boucle de rétroaction permet au système de toujours s'adapter aux nouvelles concentrations chimiques, de sorte que le système réagira toujours à un changement de la concentration du chimioattractant, la sensibilité du récepteur ayant été ajustée aux concentrations ambiantes. Ce phénomène est en général dû au jeu d'enzymes antagonistes qui méthylent et déméthylent la partie inter-membranaire du récepteur. Un organisme qui se déplace aléatoirement par *tumbling* pourra donc, via ce mécanisme interne, percevoir des différences de concentrations chimiques entre deux points de l'espace et favoriser son déplacement dans une direction particulière (vers les hautes concentrations du composé chimique s'il est attractif ou l'inverse s'il est répulsif).

La chimiotaxie chez *Escherichia Coli*

La bactérie *Escherichia Coli* est l'une des plus étudiées de l'histoire de la biologie, à la fois en raison de l'ancienneté de sa découverte¹³ et de la facilité de sa culture (division toutes les vingt minutes à 37°C, résistante). C'est un bacille aérobique à Gram négatif¹⁴ très fréquent dans la flore intestinale de l'homme (près de 80% de la flore intestinale aérobique) et de la plupart des animaux homéothermes. Quoique certaines souches puissent être pathogènes (de l'infection urinaire jusqu'à la septicémie), *E. Coli* est en général commensale chez l'homme. C'est aussi une bactérie qui mute facilement et elle est à ce titre très utilisée en ingénierie génétique comme "châssis" pour les gènes testés. Le modèle élaboré par Aotani, Mimura et Mollee ([11]) pour les colonies d'*E. Coli* est l'objet principal des travaux originaux présentés dans cette partie de la thèse.

Équipées de quelques flagelles hélicoïdales – quatre à dix –, les *E. Coli* sont le parfait exemple du phénomène de "tumble" que nous avons décrit ci-dessus : elles alternent, en l'absence de substances attractives ou répulsives, des phases de rotation aléatoire et des courtes phases de natation rectiligne. Cela résulte en une marche aléatoire qui leur permet d'explorer leur environnement. La présence de composés chimiques attractifs (chimioattractants) ou répulsifs (chimiorépellants)

¹³E. Coli a été découverte en 1885 par Theodor Escherich.

¹⁴Les bactéries à Gram négatif et à Gram positif peuvent être différenciées par un procédé appelé coloration de Gram. Ces deux groupes ne sont pas des ensembles monophylétiques mais partagent des propriétés structurales. Les bactéries à Gram négatif ont en général une structure bimembrannée organisée en trois parties : une membrane externe, un espace périplasmique intermédiaire contenant en particulier la paroi proprement dite et une membrane plasmique interne en contact avec le cytoplasme.



FIGURE 10 – Une bactérie *Escherichia Coli*, vue d'artiste, "E. Coli" acrylique sur toile 610mm x 610mm, par Shardcore (<http://www.shardcore.org/shardpress2019/2006/01/19/e-coli-2006/>)

favorise les phases de nage : le temps passé en phase de *tumble* est comparativement moindre et la bactérie se déplace dans la direction préférentielle. Lorsque les flagelles tournent dans le sens trigonométrique (anti-horaire), les flagelles forment un faisceau cohérent et propulsent la bactérie en une nage rectiligne ; si au contraire les flagelles tournent dans le sens anti-trigonométrique (horaire), les flagelles se désolidarisent et la bactérie tourne sur elle-même de façon erratique.

Nous décrivons ici plus précisément ce processus. Ce passage (les deux paragraphes suivants) est plus technique que le reste de cette introduction et peut être sauté sans nuire à la compréhension globale.

La membrane extérieure contient des récepteurs transmembranaires capables de fixer les molécules attractantes ou répellantes ; ils sont chacun spécifique à une molécule particulière ([141]). Ces récepteurs activent des voies de signalement intracellulaires qui permettent de favoriser la nage dans la direction appropriée. Plus précisément, les récepteurs sont associés à une histidine kinase¹⁵ CheA qui se phosphoryle naturellement en CheA-P ([333]). L'activité du récepteur va changer le rythme auquel CheA se transforme en CheA-P. Ce groupe phosphoryl porté par CheA est récupéré soit par la méthyle estérase CheB, qui devient CheB-P, soit par le régulateur de réponse CheY, qui devient CheY-P. Le régulateur phosphorylé CheY-P diffuse dans le cytoplasme jusqu'à atteindre les moteurs intracellulaires des flagelles, plus particulièrement la protéine dite FliM qui contrôle le sens de rotation des flagelles (voir [50] et [197]), et par son effet sur cette protéine favorise le biais pour la rotation horaire (et donc augmente le temps passé en phase de *tumble*, [341]). Le complexe CheY-P se déphosphoryle spontanément d'une part et sous l'action d'une phosphatase CheZ d'autre part ([196]).

Lorsque le récepteur chimiotactique est activé par le chimioattractant, le rythme auquel les histidines kinases CheA sont phosphorylées diminue ; moins de CheY-P sont alors produits et les flagelles sont moins incitées à tourner en sens horaire, ce qui favorise la nage. S'il n'y avait que ce mécanisme, une concentration constante de chimioattractant entrainerait une nage constante. Hors, c'est la différence de concentration entre deux points qui a cet effet. Le mécanisme qui répond à ce besoin se base sur la méthyle estérase CheB et la méthyle transférase CheR dont les

¹⁵Les kinases sont des enzymes du groupe des transférases. Elle catalysent les réactions de phosphorylation en ajoutant un ion phosphate à la molécule cible à partir de l'ATP. Dans le cas de CheA, le groupe phosphoryl n'est pas transmis de manière active mais récupéré par CheB et CheY

rôles sont antagonistes. La protéine CheR ajoute des groupements méthyles aux chimiorécepteurs, ce qui augmente l'auto-phosphorylation de CheA ([301]); à l'inverse, CheB-P déméthyle les récepteurs, ce qui diminue l'auto-phosphorylation de CheA ([302]). L'activation du récepteur par le chimioattractant entraîne donc une diminution de la concentration de CheA-P, donc une diminution de la concentration de CheB-P, donc une méthylation supérieure des récepteurs par CheR dont l'action n'est plus contrecarrée. IL s'ensuit une phosphorylation supérieure de CheA en CheA-P. La quantité de CheY-P revient à sa valeur stable et le ratio entre nage et *tumble* revient à son état stationnaire malgré le fait que la concentration du chimioattractant ait augmenté dans l'environnement. Cette boucle de rétro-contrôle permet à E. Coli de percevoir des variations de concentration chimique sur cinq ordres de grandeurs ([215]).

Pour une introduction plus globale et profonde sur les voies de signalisation des bactéries, on pourra consulter le livre [48]. On trouvera dans [120] une analyse mathématique d'un modèle à la fois clair et réaliste de la voie de signalisation intracellulaire de la chimiotaxie chez E. Coli.

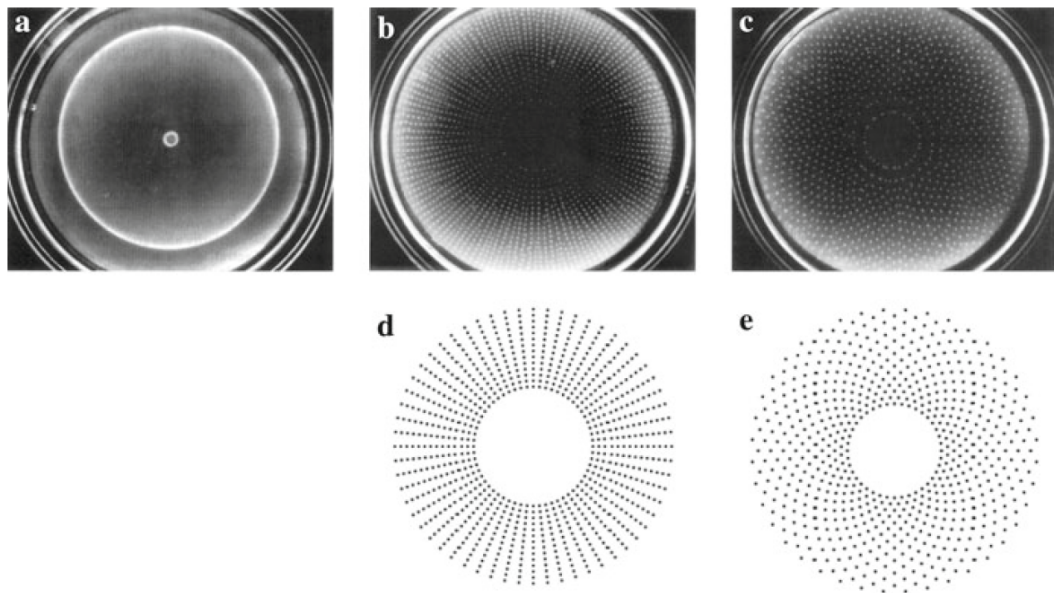


FIGURE 11 – Différents motifs formés par des colonies d'E. Coli chimiotactiques dans de l'agar semi-solide, Budrene et Berg dans [60]. **a** : anneau formé après 38h en présence de 1 mM de succinate. **b** : groupements disposés de façon radiale sur un réseau pseudo-hexagonal formés après 72h en présence de 2 mM de succinate. **c** : groupements en motifs entrecroisés formés après 72h en présence de 3 mM de succinate. **d et e** : schémas représentant les motifs des images b et c.

Les E. Coli sont également capables, sous certaines conditions de stress environnemental, d'émettre leur propre chimioattractant afin de s'agglomérer en diverses structures pluricellulaires. On trouvera une description fine du phénomène et des confirmations expérimentales dans les articles de Budrene, Berg et leurs coauteurs : [59], [60] et [220]. Placées au centre d'une boîte de Pétri contenant un mélange d'agar semi-solide et d'un composé intermédiaire du cycle de l'acide tricarbonique (du succinate ou du fumarate), la colonie forme en un à trois jours des motifs

géométriques complexes et stables que l'on peut observer sur les figures 11 et 12. Le temps que met la population à doubler de taille dans ces conditions est d'environ deux heures : les motifs se forment donc en lien avec la croissance de la population et la consommation des nutriments présents dans le milieu. Le mécanisme exact de la formation de ces motifs géométriques est encore mal compris et nous nous intéressons dans cette partie de la thèse à des modèles mathématiques de ce phénomène.

En présence de succinate, les *E. Coli* chimiotactiques sécrètent de l'aspartate, un de leurs chimioattractants ([220] ou le livre [23]). Les bactéries se rassemblent alors en remontant le gradient d'aspartate. Les plus gros agrégats émettant plus d'aspartate elles forment des groupes compacts et espacés. Les bactéries sont d'abord fortement mobiles, ce qui leur permet de se réunir. Elles vont ensuite légèrement s'espacer et perdre une partie de cette mobilité, stabilisant ainsi le motif global jusqu'à le figer ([60]). Budrene et Berg conjecturent que la formation des colonies en motifs géométriques stables ne dépend que de la consommation des nutriments, de la reproduction des bactéries, de l'excrétion du chimioattractant et de la mobilité chimiotactique, sans intervention d'un programme morphogénétique plus complexe.

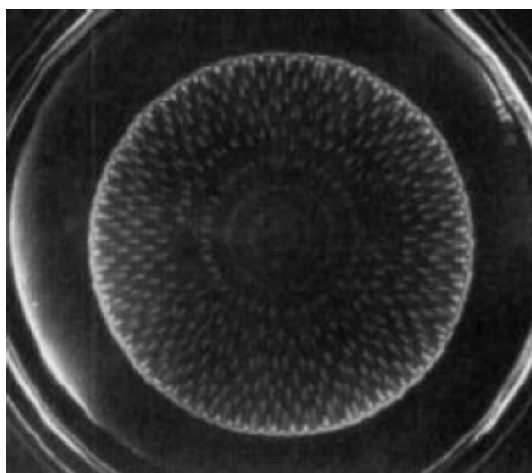


FIGURE 12 – Colonies d'*E. Coli* chimiotactiques, Budrene et Berg [59]

La modélisation mathématique du phénomène de chimiotaxie est une voie privilégiée pour comprendre comment ces règles simples peuvent conduire à des réalisations si diverses, et par là même valider l'hypothèse que font Budrene et Berg qu'aucune voie métabolique complexe, en dehors de celles associées à la chimiotaxie, n'a besoin d'intervenir pour créer cette complexité.

1.c. Chimiotaxie des eucaryotes

Une autre échelle

Les organismes eucaryotes étant en règle générale plus gros et à l'organisation plus complexe que leurs homologues procaryotes, ils n'ont pas à recourir à la méthode de marche aléatoire pour percevoir les différences de concentrations des substances favorables ou nocives ; leur taille leur permet de sentir un gradient entre deux points de leur paroi cellulaire. L'intégration des signaux issus de gradients chimiques en des voies métaboliques permettant la locomotion est encore mal comprise.

Les organismes eucaryotes unicellulaires possèdent parfois des cils semblables aux flagelles des procaryotes mais présents en bien plus grand nombre et s'agitant de manière synchrone. On trouve aussi des cellules eucaryotes présentant un unique flagelle complexe équipé de plusieurs moteurs moléculaires. D'autres cellules se déforment en créant des "bras" internes formés de filaments d'actine : la cellule n'a a priori pas d'avant ni d'arrière et la présence d'une plus grande quantité de chimioattractant d'un côté de sa paroi lui fait projeter sa masse dans la direction favorable, comme on peut le voir dans la figure 13 issue de [193], sur la (jolie) photographie 14 ou sur cette vidéo disponible sur la chaîne youtube du Dr Ralph Wagner : https://www.youtube.com/watch?v=7pR7TNzJ_pA. Le "bras" que la cellule projette en avant, qui est une manifestation de la réorganisation du cytosquelette, est appelé pseudopode.

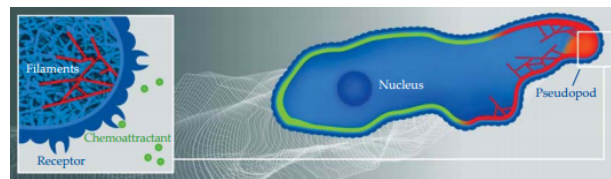


FIGURE 13 – Exemple de chimiotaxie eucaryote, Levine et Rappel [193]

Même au sein des organismes de grande taille comme les mammifères, on trouve des cellules eucaryotes capables, de manière individuelle, de réagir à un gradient de concentration chimique et de se mettre en mouvement afin de le remonter. C'est aussi une raison possible de virulence pour les métastases cancéreuses. Les leucocytes utilisent par exemple des pseudopodes, à l'instar de certaines espèces d'amibes rampantes dont nous allons parler plus spécifiquement.

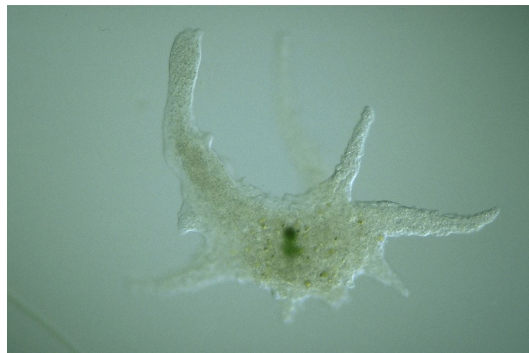


FIGURE 14 – Amibe Chaos carolinense, Tsukii Yuuji, license wikimedia commons, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chaos_carolinense.jpg

Le cas des amibes : comportements sociaux et sacrifice individuel

Les amibes forment un vaste groupe polyphylétique d'organismes eucaryotes comportant des espèces dans plusieurs groupes de protistes amiboïdes (Amoebozoa, Rhizaria, Heterokonta, Excavata et Opisthokonta, [2]). Nous nous intéressons ici plus précisément à des organismes du groupe Amoebozoa et sa division Mycetozoa (Mycétozoaires). Micetozoa contient en particulier les classes des Acrasiomycètes (ou Amibes acrasiales ou Dictyosteliomycètes) et des Myxomycètes ; ces classes contiennent majoritairement des amibes dites sociales.

Les amibes acrasiales (acrasiomycètes) sont le prototype de ces comportements sociaux. Après la reproduction (par germination), elles sont repoussées par leurs congénères et explorent leur milieu. Elles vont être fortement attirées par chimiotaxie vers leur nourriture (bactéries et levures). Puis, une fois les ressources alimentaires épuisées, elles se répartissent uniformément dans un premier temps et se réunissent en groupes compacts dans un second temps. Ces agrégats deviennent des sortes de limaces et se déplacent en direction de la lumière jusqu'à s'arrêter et former un sporocarpe (structure semblable au pied d'un champignon). Les amibes au sommet du pied sont emportées par le vent. L'agrégation des amibes se fait par le moyen de l'excrétion d'une substance chimique : l'acrasine. Cette substance est dégradée au cours du temps par des enzymes extra-cellulaires, les acrasinases. On trouvera une revue de ces résultats dans le livre [46]. Ce comportement singulier a profondément étonné les scientifiques pendant des décennies et est encore mal compris. À l'instar de Dirk Horstmann au début de sa revue [162] sur les modèles de type Keller-Segel, nous relatons un événement dont on dit qu'il s'est produit à la fin des années cinquante à l'université de Princeton :

« *The genius was stuned. In the late 1950s Albert Einstein watched disbelievingly a film of the young scientist John Tyler Bonner at Princeton University. The star of the movie was an unimpressive tiny creature : an amoeba called Dictyostelium. (...) As soon as "Dicty", (...), starts to become hundry it undergoes a miraculous metamorphosis. (...) The dictys become one. (...) Einstein's question is still unsolved : why does Dicty undergo a deadly intermezzo as a complex multicellular organism to live alone and autistically ?*¹⁶ »

Cité depuis le magazine allemand Der Spiegel [330], traduction de l'allemand vers l'anglais par Dirk Horstmann dans [162].

L'amibe *Dictyostelium discoideum* dont il est question vit sur les tapis de feuilles mortes et se nourrit d'organismes plus petits par phagocytose (bactéries, levures). Cette amibe sociale est un organisme modèle pour les biologistes et les mathématiciens qui s'intéressent à la chimiotaxie de part sa culture facile et les données de qualité qui ont été obtenues sur son comportement. Les structures macroscopiques formées par ces amibes (figure 15a, figure 15b) sont visibles à l'œil nu (de l'ordre du millimètre). Les cellules ont une taille de l'ordre de la dizaine de micromètre ; leur taille individuelle varie beaucoup pendant les différentes phases de leur cycle de vie, ce qui a été d'abord pris pour une erreur de mesure ; on pourra consulter l'article [47] de John Tyler Bonner et Evelyn Barbara Frascella qui s'intéresse à la répartition statistique des tailles individuelles des cellules en fonction du stade auquel se trouve la colonie.

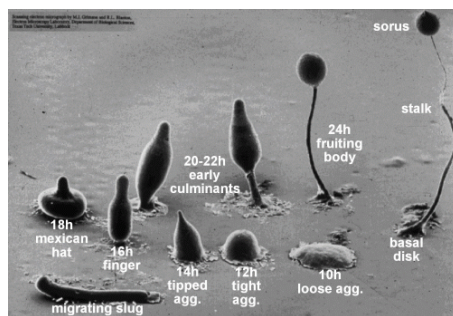
La chimiotaxie se fait chez *Dictyostelium discoideum* – comme chez toutes les amibes acrasiales – par la création de pseudopodes. Lorsque la concentration de chimioattractant est plus forte d'un certain côté de la cellule, il se forme dans le cytosol¹⁷ des filaments d'actine qui poussent et déforment la membrane dans la direction où le chimioattractant est le plus abondant (voir figure 13). La rétraction de ce qui est momentanément devenu l'arrière de la cellule est

¹⁶« *Le génie était stupéfait. Vers la fin des années cinquante Albert Einstein regardait, incrédule, une vidéo du jeune scientifique John Tyle Bonner à l'université de Princeton. La star du film était une insignifiante petite créature : une amibe appelée Dictyostelium. (...) Dès lors que "Dicty", (...), se met à avoir faim, il subit une métamorphose miraculeuse. (...) Les dictys étaient devenues une unique entité. (...) La question d'Einstein est toujours sans réponse : pourquoi Dicty subit un mortel intermède sous la forme d'un organisme multicellulaire complexe pour vivre ensuite autistiquement seul ?* » Traduction de l'anglais vers le français par l'auteur de cette thèse. Cet auteur (moi), présentant lui-même des troubles du spectre autistique, assumé de conserver dans sa traduction le néologisme "autistiquement" qui, s'il est, on en conviendra, validiste, est parlant et ne fait pas un bien grand mal.

¹⁷La phase liquide dans laquelle baignent les organites de la cellule.

commandée par la même protéine motrice - la myosine - qui joue un rôle dans les contractions musculaires humaines.

Comme expliqué dans le cas général, une fois dispersée dans un milieu riche en nourriture, les *Dictyostelium discoideum* se dirigent vers les zones à forte concentration en proies. Une fois les réserves de nourritures taries, les amibes se dispersent afin de couvrir toutes l'étendue du territoire, puis elles commencent à être attirées par un chimioattractant qu'elles sécrètent elles mêmes - l'adénosine 3'-5' monophosphate cyclique, abrégée 3'5' cyclic AMP ou plus simplement AMPc (voir [179], [323], [142], la revue [170],...); l'AMPc est donc un cas particulier de l'acrasine dont nous avons parlé ci-dessus. Les *Dictyostelium discoideum* sécrètent aussi une phosphodiesterase qui est un cas particulier d'acrasinase : elle convertit l'AMPc en 5'-AMP qui est inactive du point de vue de la chimiotaxie (ce n'est plus un chimioattractant pour cet organisme, voir [84]). Les individus se regroupent alors en amas de plus en plus compacts. Ces agrégats étant une source d'AMPc, ils attirent toujours plus d'amibes jusqu'à ce que se produise un "bourgeoisement" : elles forment une tige, le sporocarpe, terminée par une boule d'amibes qui se différencie en spores et sont disséminées par le vent vers des contrées plus favorables; les amibes qui forment la structure de soutien (le sporocarpe notamment) sont vouées à mourir. La formation du sporocarpe peut être précédée de la phase "limace" décrite ci-dessus durant laquelle la colonie compacte d'amibes se déplace vers des zones où la nourriture est plus abondante ou plus couramment en direction de la lumière (afin de maximiser la prise au vent) . On peut voir les différentes étapes de la formation du sporocarpe sur la figure 15a et une (sublime) photo de ce que cela peut donner une fois achevé sur la figure 15b.



(a) Différents stades entre le pseudoplasmode (migrating slug) et le sporocarpe.



(b) Ineffable beauté des comportements sociaux protozoaires.

FIGURE 15 – Agrégations de *Dictyostelium discoideum*. **a** : EM of Dictyostelium developmental stages. Copyright M.J. Grimson & R.L. Blanton; Biological Sciences Electron Microscopy Laboratory, Texas Tech University. **b** : Alex Wild, "What is it ?" in Scientific American 308, 2, 21 (February 2013) doi :10.1038/scientificamerican0213-21

Le système de détection des gradients de concentration chez *Dictyostelium discoideum* se base, comme chez les bactéries, sur des récepteurs qui se lient de manière réversible aux éléments chimiques recherchés ou évités. Les récepteurs sont en revanche très nombreux (plusieurs dizaines de milliers). C'est la répartition de l'état de ces récepteurs qui entre en jeu dans le "choix" du sens de déplacement des cellules, selon qu'ils sont ou non liés ou non à un composant chimique. Le mécanisme de la chimiotaxie de cette amibe est caractéristique de beaucoup d'autres espèces d'amibes et s'apparente, dans le comportement de groupe, à l'agrégation des *Escherichia Coli*

que nous décrivions. En particulier, des modèles mathématiques semblables décrivent le comportement des colonies de ces deux types d'organismes.

1.d. Chimiotaxie et médecine

L'étude de la chimiotaxie a une importance considérable pour la médecine, d'une part parce que la compréhension des comportements chimiotactiques des bactéries pathogènes permet de mieux contrôler leur prolifération en milieu hospitalier et d'autre part parce que le phénomène de chimiotaxie est la pierre angulaire de la lutte entre les pathogènes non-viraux et le système immunitaire humain.

Les leucocytes, ou globules blancs, présents sous des formes diverses - granulocytes, lymphocytes, monocytes - dans le sang, la lymphe et les tissus conjonctifs, sont d'une importance capitale dans la réponse immunitaire humaine ([247]). La plupart des leucocytes présentent des comportements chimiotactiques qui sont vitaux pour leur fonction (voir [365], [366] et la revue [345]), en particulier les macrophages, des monocytes différenciés, qui utilisent la chimiotaxie pour détecter les pathogènes et les détruire par phagocytose, à la manière des amibes dont nous parlons tout à l'heure. Ils ont également la même manière de former des pseudopodes pour se déplacer.

La chimiotaxie concerne également les ennemis du système immunitaire et notamment certaines tumeurs malignes qui se déplacent dans l'organisme par les mêmes moyens que les cellules macrophages (voir d'ailleurs le récent - 2015 - [12] pour le lien entre croissance tumorale lors de certains cancers des ovaires, chimiotaxie et recrutement des macrophages, voir aussi le récent - 2015 - [356] pour la propagation du cancer du pancréas due à la chimiotaxie); il y a une forte corrélation entre le potentiel tumorigène et les propriétés de migration en réponse à des chemoattractants. On trouvera dans l'article [100] l'établissement d'un fort parallèle entre l'étude de l'amibe *Dictyostelium discoideum* (encore elle!) et la compréhension de la propagation de certaines métastases cancéreuses chez l'être humain, ainsi que la mise en emphase du principe général qui est, face à un problème pour lequel l'expérimentation est difficile voire impossible, de réaliser les expériences sur un système au comportement équivalent eu égard à la variable d'intérêt mais dont le contrôle expérimental est simple. Les différents enjeux sanitaires et médicaux liés à la chimiotaxie sont donc fortement liés, ce qui justifie l'étude des modèles mathématiques abstraits (pour des exemples de modèles spécifiques à la croissance tumorale en lien avec la chimiotaxie, voir entre autres [126] ou [98]; voir aussi dans la revue [19] les discussions à ce sujet), plus ou moins indépendants des organismes particuliers, que nous allons considérer.

2. Modèle historique : le papier séminal d'Evelyn Keller et Lee Segel

Comme nous l'avons souligné dans la sous-section précédente, la modélisation mathématique est particulièrement adaptée pour approfondir la compréhension du phénomène de chimiotaxie et découvrir ou expliquer ses propriétés émergentes. Ces modèles permettent également et surtout de capturer un principe général applicable à une large variété de phénomènes, biologique ou non : écologie, physique, chimie, sciences sociales, économie,...

Deux approches différentes sont possibles pour étudier mathématiquement l'agrégation chimiotactique : une approche microscopique probabiliste dans laquelle les individus en interaction sont décrits explicitement et dont le comportement recèle une part d'aléa ou une approche macroscopique dans laquelle sont considérées des densités d'individus en mouvement au cours du

temps dans un domaine spatial. Nous nous intéressons à cette seconde approche.

L'origine principale de la recherche mathématique déterministe sur la chimiotaxie des micro-organismes est le modèle dit de Keller-Segel, développé par Evelyn Keller¹⁸ et Lee Segel¹⁹ dans l'article [176] de 1969 qui tâchait de modéliser notre amibe favorite : *Dictyostelium discoideum*. Ce modèle est parfois appelé modèle de Patlak-Keller-Segel en raison d'une contribution antérieure de Clifford Patlak en 1953, [253], dans laquelle un problème similaire est posé, mais avec des équations découplées.

Plusieurs revues impressionnantes – aucune n'étant malheureusement exhaustive en raison du travail surhumain que cela demanderait – sur le papier séminal de Keller et Segel et sa vaste descendance ont été écrites. Je pense aux revues [162]²⁰ et [163] de Dirk Horstmann, à la revue plus récente [19] de N. Bellomo, A. Bellouquid, Y. Tao et M. Winkler²¹ et à celle de Thomas Hillen et Kevin Painter ([158]) qui dresse un panorama des variantes du modèle original. On consultera aussi avec profit la revue de Benoît Perthame [257] et l'introduction de l'impressionnante thèse de doctorat de Franca Hoffmann effectuée sous la direction de José Antonio Carrillo de la Plata et de Clément Mouhot : [159].

Nous commençons par rappeler ici les équations dérivées dans l'article de Keller et Segel ([176]) de 1969 avec des notations plus adaptées à la bibliographie récente²². La concentration d'amibes (masse par unité d'espace ou de surface) est décrite par une fonction u de l'espace x et du temps t dans un domaine spatial Ω . La quantité $v(x, t)$ décrit la concentration de chimioattractant (acrasine) en (x, t) . La concentration de l'acrasinase qui dégrade l'acrasine est notée $p(x, t)$ au point (x, t) ; La concentration du complexe formé par la réaction entre l'acrasine et l'acrasinase est notée $\eta(x, t)$ en ce point.

Les hypothèses sont les suivantes :

- Le chimioattractant (acrasine) est produit par les amibes au taux $f(v)$;
- L'acrasinase est produite par les amibes au taux $g(v, p)$;
- Le complexe formé par l'acrasine et l'acrasinase se dégrade spontanément en acrasinase plus un produit dégradé.
- Le chimioattractant, l'enzyme et le complexe diffusent selon la loi de Fick. Les amibes diffusent suivant la loi de Fick, avec une part due au mouvement de diffusion aléatoire et une part proportionnelle au gradient du chimioattractant.

¹⁸Evelyn Fox Keller (1936 -), également réputée pour être une militante et autrice féministe, a contribué à la biophysique et à l'histoire des sciences et de la philosophie.

¹⁹Lee Aaron Segel (1932 - 2005) était un mathématicien connu pour ses travaux sur la convection non-linéaire, la chimiotaxie et la modélisation d'agrégations spontanées d'organismes amiboïdes.

²⁰Mon introduction sur les système de type Keller-Segel doit énormément au travail monumental de Dirk Horstmann. Je le remercie profondément pour ce service rendu à la science et, plus prosaïquement, à l'obtention de mon grade de docteur.

²¹Je profite de son évocation pour glisser ici un petit remerciement symbolique à l'intention de Michael Winkler (qui ne lira probablement jamais cette ligne et ne parle à mon avis pas le français) pour l'affabilité et la bienveillance dont il a fait preuve à mon égard lors de la pause café après sa conférence au congrès EquaDiff à Bratislava, durant l'été 2017. J'étais passablement déprimé par ma thèse, déprimé en particulier parce que je me cassais continuellement les dents sur les insurmontables articles d'Herrero et Velazquez sur la structure asymptotique de l'explosion en temps fini du modèle de Keller-Segel, et Michael Winkler a su me rassurer et me faire relativiser. Ce bref échange m'a beaucoup remonté.

²²Nous plagions sans vergogne, outre l'article initiale de Keller et Segel, l'excellente rédaction de Dirk Horstmann au début de sa revue [162].

Soit un volume fermé V quelconque délimité par une surface S dont on note ν la normale extérieure sortante. En appliquant la conservation de la masse aux organismes dans le système délimité par V , on a

$$\frac{d}{dt} \int_V u(x, t) dx = - \int_S \Phi(s, t) \cdot \nu(s, t) ds,$$

où Φ est le flux d'organismes. Par la formule de Stokes, et en passant la dérivée sous l'intégrale, on obtient,

$$\int_V \left(\partial_t u(x, t) + \nabla \cdot \Phi(x, t) \right) dx = 0,$$

ce qui donne, puisque V est quelconque,

$$\partial_t u(x, t) = -\nabla \cdot \Phi(x, t).$$

Or, il y a par hypothèse dans le flux Φ un terme de diffusion spontanée et un terme dû au chimioattractant : $\Phi = \Phi_{\text{diff}} + \Phi_{\text{chemo}}$. La loi de Fick permet d'exprimer la diffusion comme le produit du gradient de u et d'une fonction positive k_1 :

$$\Phi_{\text{diff}} = -k_1(u, v) \nabla u ;$$

on peut de même exprimer le flux dû chimioattractant comme le produit du gradient de v et d'une fonction positive k_2 , c'est-à-dire

$$\Phi_{\text{chemo}} = k_2(u, v) \nabla v,$$

ce qui conduit à l'équation

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot (k_1(u, v) \nabla u - k_2(u, v) \nabla v).$$

On peut appliquer la même méthode pour le chimioattractant : on représente par $r_1 p(x, t)$ le taux de disparition du chimioattractant (r_1 est la vitesse de la réaction entre l'acrasine et l'acrasinase); le chimioattractant est créé par les organismes au taux $f(v(x, t))$; on décrit par une constante strictement positive k_c la diffusion du chimioattractant; cela donne alors l'équation

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \nabla \cdot (k_c \nabla v) - r_1 v p + f(v) u.$$

On continue de la sorte jusqu'à obtenir le système couplé de quatre équations aux dérivées partielles paraboliques

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \nabla \cdot (k_1(u, v) \nabla u - k_2(u, v) \nabla v), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t v = k_c \Delta v - r_1 v p + f(v) u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t p = k_p \Delta p - r_1 v p + (r_{-1} + r_2) \eta + u g(v, p), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t \eta = k_\eta \Delta \eta + r_1 v p - (r_{-1} + r_2) \eta, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_\nu u = \partial_\nu v = \partial_\nu p = \partial_\nu \eta = 0 & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(0, x) = u_0(x), v(0, x) = v_0(x), p(0, x) = p_0(x), \eta(0, x) = \eta_0(x), & x \in \Omega, \end{array} \right.$$

où r_{-1}, r_2, k_p, k_η sont des constantes strictement positives.

À l'instar de Keller et Segel eux-même, nous faisons l'hypothèse d'Haldane que le complexe décrit par la variable η est dans un état stationnaire en regard de la réaction chimique

$$k_1 v \eta - (k_{-1} + k_2) p = 0.$$

Nous supposons également que la concentration totale d'enzymes a une valeur constante $\eta_0 \in \mathbb{R}_+^*$: $\eta + p = \eta_0$. On aboutit alors à un système simplifié de deux équations aux dérivées partielles :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \nabla \cdot (k_1(u, v) \nabla u - k_2(u, v) \nabla v), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \partial_t v = k_c \Delta v - k_3(v) v + f(v) u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0 & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x), v(0, x) = v_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\text{III.1})$$

La condition de Neumann homogène au bord signifie que rien n'entre ou ne sort du domaine Ω et la condition initiale u_0 est naturellement supposée positive et non uniformément nulle.

L'article de Keller et Segel étudiait déjà la stabilité des états stationnaires uniformes en dimension deux d'espace pour ce système. Leur étude donne une condition sur la valeur de l'état stationnaire uniforme en fonction des paramètres du problème. Si la condition est vérifiée, les perturbations de la condition initiale décroissent en temps. Au contraire, ils proposent de décrire l'agrégation des amibes comme une instabilité qui croît avec le temps.

Ce système général et ses innombrables variantes aont été considérablement étudiés. Nous allons décrire plus en détails, pour différentes instantiations, une partie des travaux réalisés par les mathématiciens. Ensuite, nous présenterons dans les sections suivantes (section IV, V et VI) nos propres contributions à l'étude d'équations de cette famille. Ces travaux et cette bibliographie ont été effectué avec l'aide de nos collaborateurs et co-auteurs (Rafal Celinski, Gregortz Karch, Hiroshi Matano, Masayasu Mimura), de certains confrères rencontrés (ou simplement écoutés) à l'occasion de séminaires (Michael Winkler, Young-Jung Kim, Lucilla Corrias, Philippe Laurençot...) et sous la supervision attentionnée de l'une de nos directrices de thèse : Danielle Hilhorst.

3. Naviguer dans une vaste bibliographie I : différentes versions du système de Keller-Segel

Afin de pouvoir démontrer des résultats mathématiques sur les équations de type Keller-Segel, de nombreux mathématiciens ont réécrit le système sous des formes particulières ou simplifiées. D'autres auteurs ont au contraire complexifié le système pour l'adapter à divers phénomènes – biologiques ou non – ou pour le rendre plus réalistes. Nous présentons ici quelques uns de ces modèles et nous esquissons une discussion sur leurs propriétés, discussion que nous poursuivons dans la sous-section suivante à travers un intérêt plus spécifique sur l'explosion en temps fini dans ces modèles.

Nous ne pouvons évidemment pas présenter ici l'immense diversité des variations du système de Keller-Segel qui ont été étudiées. Pour une exposition plus complète des différents modèles possibles, nous renvoyons à la revue de Thomas Hillen et Kevin Painter : [158]. La revue [19] de Bellomo, Bellouquid, Tao et Winkler contient également une exposition claire et structurée de plusieurs approches de modélisation pour la chimiotaxie. On pourra enfin consulter la revue de Benoît Perthame : [257].

3.a. Modèle dit standard et solutions stationnaires

Quelques années après les premiers articles de Keller et Segel, en 1973, Vidyanand Nanjundiah étudie dans l'article [241] un système simplifié de la forme

$$\begin{cases} \partial_t u &= \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(v)), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \tau \partial_t v &= d_c \Delta v + \alpha u - \beta v, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} &= \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) &= u_0(x), v(x, 0) = v_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} \quad (\text{III.2})$$

où la fonction χ est une fonction décrivant la sensibilité des organismes au chimioattractant et où $\alpha, d_c, \alpha, \beta$ sont des constantes strictement positives. La constante τ est ici un ajout de notre part pour simplifier l'exposition et décrire commodément la variante elliptique-parabolique ($\tau = 0$) du système (III.2).

Une première constatation importante pour ce modèle, valable pour le modèle initial (III.1) et une partie de ses variantes, est la conservation de la masse : sous des hypothèses de régularité adéquates sur la solution, on a

$$M := \int_{\Omega} u(x, t) dx = \int_{\Omega} u_0(x) dx.$$

Cette conservation est due au fait que la dérivée en temps de u s'exprime comme une divergence et aux conditions de Neumann homogènes au bord.

De nombreux auteurs ont construits des solutions locales pour le problème (III.2), à la fois dans le cas parabolique-elliptique ($\tau = 0$) et dans le cas parabolique-parabolique ($\tau > 0$). Citons par exemple, dans le cas parabolique-parabolique ($\tau > 0$) et pour $\chi(v) = \chi_0 v$, la construction d'Atsushi Yagi (des années plus tard, en 1997, et ce n'était pas la première) dans [358] de solutions classiques sous des hypothèses raisonnables en dimension deux : si Ω est un ouvert lisse et borné de \mathbb{R}^2 , si $u_0, v_0 \in H^{1+\varepsilon_0}(\Omega)$, $\varepsilon_0 \in]0, 1[$, alors il existe une unique solution (u, v) de (III.2) définie en temps sur $]0, T_{max}[$ telle que

$$u, v \in \mathcal{C}\left([0, T_{max}[, H^{1+\varepsilon_1}(\Omega)\right) \cap \mathcal{C}^1\left(]0, T_{max}[, L^2(\Omega)\right) \cap \mathcal{C}\left(]0, T_{max}[, H^2(\Omega)\right), \quad (\text{III.3})$$

pour tout $\varepsilon_1 \in]0, \min(\varepsilon_0, \frac{1}{2})[$ et avec $T_{max} \in]0, +\infty]$. La convergence des solutions du modèle parabolique-parabolique ($\tau > 0$) vers une solution du modèle parabolique-elliptique ($\tau = 0$) a été étudiée dans [262] en 2009 sous des hypothèses restrictives.

Nanjundiah est le premier à proposer l'idée fondamentale que pour une sensibilité χ de la forme $\chi(v) = \chi_0 v$, $\chi_0 \in \mathbb{R}_+^*$ ou $\chi(v) = \log(v)$ la concentration des organismes se fait sous la forme d'une singularité mathématique : la convergence vers une masse de Dirac. Il introduit et étudie dans cette analyse le système statique

$$\begin{cases} 0 &= \nabla \cdot (\nabla \bar{u} - \bar{u} \nabla \chi(\bar{v})), & x \in \Omega, \\ 0 &= \Delta \bar{v} + \alpha \bar{u} - \beta \bar{v}, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial \bar{u}}{\partial \nu} &= \frac{\partial \bar{v}}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega. \end{cases} \quad (\text{III.4})$$

Dans ces deux systèmes, la fonction générale χ est un ajout de notre part pour simplifier l'exposition qui va suivre.

Ce système stationnaire est étudié plus avant par Renate Schaaf dans l'article [279] en 1985. Elle étudie un problème stationnaire plus général que (III.4) à l'aide de techniques de bifurcation. Elle s'intéresse également à différents types de non-linéarité, soit un terme de chimiotaxie de la forme $u\nabla\chi(v)$ pour différentes fonctions $\chi : \chi(\bar{v}) = \chi_0\bar{v}$, $\chi(v) = \ln(c+v)$, $c > 0$, $\chi(\bar{v}) = v/(1+c\bar{v})$, $\chi(\bar{v}) = v^2/(1+c\bar{v}^2)$. Pour χ linéaire ($\chi(\bar{v}) = \chi_0\bar{v}$), son résultat général peut s'écrire sous la forme

Théorème III.1 (Schaaf)

Supposons que Ω est borné et de bord lisse. Un couple $(\bar{u}, \bar{v}) \in \{w \in \mathcal{C}^{2,\gamma}(\bar{\Omega}, \mathbb{R}_+) \mid \forall x \in \partial\Omega, \frac{\partial w}{\partial \nu}(x) = 0\}^2$ est solutions du problème (III.4) avec $\chi(\bar{v}) = \chi_0\bar{v}$ si et seulement si il existe $\lambda \in \mathbb{R}$ tel que pour tout $x \in \bar{\Omega}$

$$\bar{u}(x, t) = \lambda e^{\chi_0\bar{v}(x, t)}, \quad \Delta\bar{v} - \beta\bar{v} + \alpha\lambda e^{\chi_0\bar{v}} = 0.$$

Plus généralement, elle démontre sous des hypothèses générales que les solutions régulières du problème stationnaire associé à (III.1) (équation pour u de la forme $\nabla \cdot (k_1(\bar{u}, \bar{v})\nabla\bar{u} + k_2(\bar{u}, \bar{v})\nabla v) = 0$) sont de la forme $\bar{u}(x, t) = \phi(\bar{v}(x, t), \lambda)$ avec ϕ solution du problème de Cauchy

$$\phi'(s, \lambda) = \frac{k_2(\phi(s, \lambda), s)}{k_1(\phi(s, \lambda), s)}, \quad \phi(1, \lambda) = \lambda.$$

L'existence de solutions non-triviales à symétrie radiale dans le cas linéaire ($\chi(\bar{v}) = \chi_0\bar{v}$) a ensuite été montrée par Piotr Biler dans l'article [28] en 1998. Peu après, le résultat d'existence est redémontré en dimension deux d'espace sans l'hypothèse de symétrie radiale de façon indépendante par Dirk Horstmann dans [160] et Takasi Semba & Takashi Susuki dans [289] grâce aux dernières techniques (pour l'époque) en calcul des variations. Un résultat similaire a été démontré avec d'autres méthodes par Yoshitsugu Kabeya et Wei-Ming Ni dans l'article [172].

3.b. Approximation adiabatique

En 1992²³, Willi Jäger et Stephan Luckhaus introduisent une nouvelle version du système de Keller-Segel pour laquelle il parviennent à démontrer un résultat d'explosion en temps fini explicite (nous reviendrons sur ce point plus tard). Dans leur article [171]²⁴, ils font l'hypothèse, confirmée expérimentalement, que la diffusion du chimioattractant décrit par la variable v est beaucoup plus rapide que celle des organismes : le coefficient de diffusion d_c est donc très grand. Ils supposent également que le coefficient de création du chimioattractant s'écrit $\alpha = d_c\tilde{\alpha}$ et que $\tilde{\alpha}$ et β sont de l'ordre de 1. En notant pour toute fonction $f \in L^1(\Omega)$

$$\bar{f} = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} f(x) dx,$$

²³L'année de naissance de l'auteur de cette thèse, c'est-à-dire il y a fort longtemps...

²⁴Cet article (d'une grande importance historique), cité presque 700 fois, ne fait que six pages et laisse une grosse partie du travail au lecteur ; son introduction est minimaliste ; il n'y a pas de conclusion ; la mise en page est affreuse ; il n'y a rien d'écrit sur l'axe des ordonnées de l'unique (et cryptique) figure ; il y a une erreur de signe dès l'introduction ; on y trouve enfin la phrase "Using the equations (5) and standard arguments for elliptic and parabolic equation, one can control all Sobolev-norms needed to show smoothness for all time". Cette première confrontation avec ce type de rédaction dans un article fut pour mon esprit naïf nourri au sein du bourbakisme le plus radical, je dois l'admettre, et avec le recul en rire, assez difficile.

les auteurs remarquent que $\bar{u}(t) = \bar{u}_0$ et que par conséquent $(\partial_t - \beta)\bar{v} = \gamma\tilde{\alpha}\bar{u}_0$. En posant $\tilde{v} = v - \bar{v}$, ils obtiennent le système

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{1}{\gamma} \left(\frac{\partial}{\partial t} - \beta \right) \tilde{v} = \Delta \tilde{v} + \tilde{\alpha}(u - \bar{u}_0), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), v(x, 0) = v_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\text{III.5})$$

En négligeant le terme en γ^{-1} qui est supposé très petit, ils aboutissent au système approché (nous l'écrivons sans les tildes)

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta v + \alpha(u - \bar{u}_0), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\text{III.6})$$

Un changement de variable ($u^* = v/(\alpha\bar{u}_0)$, $v^* = u/\bar{u}_0$ et $\chi^* = \alpha\bar{u}_0\chi_0$) permet au besoin de réécrire l'équation pour v sous la forme

$$0 = \Delta v + (u - 1).$$

On trouve dans [171] le résultat d'existence suivant

Théorème III.2

Supposons que $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ est un ouvert du plan dont le bord est de classe \mathcal{C}^1 . Soit $u_0 \in \mathcal{C}^1(\bar{\Omega})$ une fonction qui satisfait la condition de Neumann homogène au bord de Ω . Il existe un nombre critique $c(\Omega) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx < \frac{|\Omega|c(\Omega)}{\alpha\chi_0},$$

alors il existe une unique solution régulière, globale en temps, du système (III.6).

On trouve aussi dans l'article un résultat d'explosion en temps fini que nous détaillons plus loin (voir théorème III.6). Voir aussi le résultat d'existence et d'explosion ultérieur et plus précis de Toshitaka Nagai, toujours restreint au cas radial, que nous rappelons dans le théorème III.7.

3.c. Modèle réduit

Afin de pousser plus loin l'analyse mathématique abstraite, un modèle minimal a progressivement fait sa place dans la recherche sur Keller-Segel. Il permet de réduire au minimum certaines difficultés liées au calculs et de faciliter l'usage de structures théoriques utiles. Le modèle s'écrit, dans l'espace entier $\Omega = \mathbb{R}^d$,

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla v), & x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta v + u, & x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \mathbb{R}^d. \end{array} \right. \quad (\text{III.7})$$

Remarquons pour commencer que pour toute solution assez régulière aux propriétés de décroissance adéquates à l'infini, on a également pour cette version du modèle

$$M := \int_{\mathbb{R}^n} u(x, t) \, dx = \int_{\mathbb{R}^n} u_0(x) \, dx.$$

L'intérêt de ce modèle est que l'on peut le réduire à une seule équation non-locale en écrivant c (à une somme avec une fonction harmonique près) comme une convolution de u avec le noyau de Poisson. En particulier, on peut écrire en dimension deux :

$$c = -\frac{1}{2\pi} \ln(\|\cdot\|) * u(\cdot).$$

En dimension quelconque, on peut également écrire $c = G_d * u$, où G_d est le noyau de Poisson dans \mathbb{R}^d .

Remarquons ensuite qu'on peut en dimension deux faire le calcul suivant²⁵ pour la variation du deuxième moment de u :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^2} u(x, t) \|x\|^2 dx &= \int_{\mathbb{R}^2} \left(\Delta u + \frac{1}{2\pi} \nabla \cdot (u \nabla \ln \|\cdot\| * u) \right) (x, t) \|x\|^2 dx \\ &= 4 \int_{\mathbb{R}^2} u(x, t) dx - \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} 2x \cdot \left(u(x) \int_{\mathbb{R}^2} \frac{x-y}{\|x-y\|^2} u(y) dy \right) dx \\ &= 4M - \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} x \cdot \left(u(x) \int_{\mathbb{R}^2} \frac{x-y}{\|x-y\|^2} u(y) dy \right) dx \\ &\quad - \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} y \cdot \left(u(y) \int_{\mathbb{R}^2} \frac{x-y}{\|x-y\|^2} u(x) dx \right) dy \\ &= 4M - \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} \int_{\mathbb{R}^2} \frac{(x-y) \cdot (x-y)}{\|x-y\|^2} u(x) u(y) dx dy \\ &= \frac{M}{2\pi} (8\pi - M) \end{aligned}$$

Ce calcul montre l'importance de la valeur 8π pour les systèmes de type Keller-Segel en dimension deux. Cela peut s'expliquer plus précisément grâce à une fonctionnelle introduite indépendamment par P. Biler dans [28], H. Gajewski & K. Zacharias dans [128] et T. Nagai, T. Senba et K. Yoshida dans [239], pour le modèle (III.2) (voir ci-dessous la fonctionnelle (III.19) puis le bref résumé historique et les théorèmes que nous citons en lien avec elle). Pour le modèle réduit, Jean Dolbeault et Benoît Perthame en 2004 dans [115], puis Adrien Blanchet, Jean Dolbeault et Benoît Perthame en 2006 dans [42], réécrivent cette fonctionnelle sous la forme plus simple d'une énergie libre :

$$\mathcal{F}[u] = \int_{\mathbb{R}^2} u \ln(u) dx - \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^2} uc dx. \quad (\text{III.8})$$

Grâce à des estimées fines impliquant l'inégalité de Hardy²⁶-Littlewood²⁷-Sobolev²⁸ logarithmiques (voir [17], [74]), les auteurs de [115] montrent que cette énergie libre est bornée inférieurement lorsque

$$M \leq 8\pi.$$

²⁵Que nous volons sans vergogne à l'excellente introduction de la thèse de Franca Hoffmann [159]. Le lecteur intéressé par les rapports qu'entretient le système de Keller-Segel avec la théorie cinétique des particules en interaction pourra consulter plus en détail ladite introduction.

²⁶Godfrey Harold Hardy (1877 – 1947) est un mathématicien britannique qui a travaillé en théorie des nombres et en analyse. Il est également connu pour avoir été le premier à reconnaître le génie de Srinivasa Ramanujan. Hardy a beaucoup collaboré avec John Littlewood.

²⁷John Edensor Littlewood (1885 – 1977) est un mathématicien britannique qui a travaillé en théorie des nombres, en analyse et en systèmes dynamique. Ses collaborations avec Hardy seront si fructueuse qu'on rapportera la phrase : « De nos jours, il n'y a que trois très grands mathématiciens anglais : Hardy, Littlewood et Hardy-Littlewood ».

²⁸Sergueï Lvovitch Sobolev (1908 – 1989) est un mathématicien et physicien atomique russe qui a grandement contribué à l'analyse fonctionnelle. Il a le premier, en 1935, introduit la notion de distribution qui sera reprise et formalisée par Laurent Schwartz. Il est également à l'origine des espaces de Sobolev auxquels ce manuscrit en particulier et les équations aux dérivées partielles en général doivent beaucoup. De 1943 à 1957 il sera directeur de l'institut pour l'énergie atomique et participera au projet de la bombe atomique.

Les auteurs de [42] utilisent plus précisément la décroissance de l'énergie libre (III.8) afin de construire (le résultat était en partie annoncé et montré dans [115]) pour toute donnée initiale u_0 telle que $u_0 \in L^1_+(\mathbb{R}^2, (1 + \|x\|^2) dx)$, $u_0 \ln(u_0) \in L^1(\mathbb{R}^2)$ et $\|u_0\|_1 < 8\pi$ une unique solution faible (au sens des distributions) globale positive pour laquelle l'énergie \mathcal{F} décroît au court du temps. Ils déduisent de cette dernière propriété des propriétés en temps long de ces solutions.

Cette fonctionnelle permet également d'étudier l'explosion en temps fini ou infini, nous reviendrons sur cette question dans la sous-section dédiée.

On peut donner des interprétations physiques de ce mécanisme : le premier terme de \mathcal{F} est l'entropie du système et le second représente son énergie potentielle. On appelle souvent abusivement "méthode d'entropie" la méthode qui consiste à tirer des informations du système en étudiant la décroissance de la fonctionnelle \mathcal{F} mais l'idée d'énergie libre est plus appropriée physiquement. Pour une analyse plus complète et surtout plus compétente de la question, nous renvoyons à la vaste littérature qui existe sur ce sujet. On pourra par exemple consulter [13] pour une revue historique de ces notions.

Ces considérations ouvrent également sur l'interprétation du système (III.7) comme flot de gradient. En effet, on peut écrire le système de Keller-Segel réduit comme

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\nabla_W \mathcal{F}[u]. \quad (\text{III.9})$$

La méthode pour donner un sens rigoureux à l'expression (III.9) a été développée par Félix Otto dans [249]. L'espace des mesures de probabilités peut être doté d'une structure de variété riemannienne avec la métrique de Wassertein (dite aussi de Monge-Kantorovitch, le lecteur intéressé pourra consulter le (célèbre) livre [331] de Cédric Villani ou celui de Luigi Ambrosio, Nicola Gigli et Giuseppe Savaré : [8]). Dans l'article [38], en 2013, Adrien Blanchet étudie le système (III.7) en exploitant cette structure et les méthodes du transport optimal. Un travail similaire a été fait pour le modèle parabolique-parabolique en dimension trois ou supérieure par Adrien Blanchet et Philippe Laurençot en 2012 dans [43]. Beaucoup d'autres études dans la même veine ont ensuite suivi (voir notre commentaire à la fin de cette sous-section).

3.d. Prise en compte de la croissance

Les modèles que nous avons présenté ont le point commun de conserver la masse des organismes. Dès lors que le phénomène que l'on souhaite modéliser présente des variations significatives de la densité de population pendant le temps que dure la migration due à la chimiotaxie, il est nécessaire de rajouter un terme de croissance à la première équation :

$$\partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla v) + f(u).$$

Plusieurs fonctions ont été proposées et analysées pour cet usage.

Terme cubique

Parmi les premières propositions sérieusement analysées, on trouve dès 1996, dans les travaux de Masayasu Mimura et Tohru Tuzjikawa ([219]) et ceux d'Alice Bonami, Danielle Hilhorst, Elisabeth Logak et Masayasu Mimura en 1996 et 2001 ([44] et [45]), le terme de croissance cubique présentant un effet Allee

$$f(u) = u(1 - u)(u - a),$$

où $a \in]0, 1[$.

Ce modèle a également été étudié par Henry, Hilhorst, Schatzle en 1999 dans [148]. Plusieurs de ces travaux s'intéressent à des limites singulières lorsque certains paramètres tendent vers 0 ou $+\infty$. Dans [219], par exemple, les auteurs font la limite $d_u \rightarrow 0$ dans l'équation

$$\partial_t u = d_u \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla v) + u(1 - u)(u - a)$$

et ils dérivent ainsi une équation d'interface.

D'autres modèles de chimiotaxie avec croissance ont été étudiés pendant cette période ([53], [114],...).

Croissance logistique

Un terme de croissance très utilisé en modélisation mathématique de la biologie est le terme logistique :

$$f(u) = ru - \mu u^2.$$

Plusieurs auteurs se sont intéressés au modèle de Keller-Segel avec croissance logistique. Le modèle logistique parabolique-parabolique dans un domaine borné a été étudié en 2002 par Koichi Osaki, Tohru Tsujikawa, Atsushi Yagi et Masayasu Mimura dans [248]. Les auteurs construisent des solutions locales pour $u_0 \in L^2(\Omega)$, $v_0 \in H^{1+\varepsilon_0}(\Omega)$ et trouvent un attracteur exponentiel qui se trouve être un ensemble compact positivement invariant de $L^2 \times H^{1+\varepsilon_0}$ dont la dimension fractale est finie.

En 2005 et 2006, l'analyse de cet attracteur est poussée plus loin, avec notamment des estimations de sa dimension, par Aida, Osaki, Tsujikawa, Yagi et Mimura dans [5] et [6]. Des motifs géométriques sont observés numériquement.

En 2007, J. Ignacio Tello et Michael Winkler étudient dans [309] le modèle de Keller-Segel parabolique-elliptique avec croissance logistique dans un domaine $\Omega \subset \mathbb{R}^d$ borné et lisse. Leur modèle couvre en particulier le cas

$$\begin{cases} \partial_t u = \varepsilon \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v) + ru - \mu u^{1+\gamma}, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ 0 = \Delta v + \alpha u - \beta v, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} \quad (\text{III.10})$$

avec $\gamma \geq 1$ et $\mu, r, \alpha, \beta, \chi_0 \in \mathbb{R}_+^*$.

Les auteurs de [309] construisent des solutions locales régulières : pour tout $u_0 \in \mathcal{C}^{0,\eta}(\bar{\Omega})$, ils obtiennent une unique solution (u, v) telle que

$$u, v \in \mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times]0, T_{max}[) \cap \mathcal{C}^0(\bar{\Omega} \times [0, T_{max}[),$$

De plus, comme les auteurs de [248] pour la version parabolique-parabolique, ils obtiennent des solutions globales en temps en dimension un, en dimension deux et en dimension supérieure ou égale à trois sous la condition

$$\mu > \frac{d-2}{d} \chi. \quad (\text{III.11})$$

Afin de construire des solutions globales pour tout $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ et toute dimension $d \in \mathbb{N}^*$, Tello et Winkler proposent une définition plus faible de solutions, considérées dans l'espace $L^1(\Omega)$:

Définition III.3. Nous appelons solution faible L^1 sur $[0, T[$ du système (III.10) tout couple de fonctions (u, v) telles que

$$u \in L^1(]0, T[, W^{1,1}(\Omega)), \quad v \in L^1(]0, T[, W^{1,1}(\Omega))$$

et

$$u \nabla v \in L^1(]0, T[, L^1(\Omega)), \quad ru - \mu u^{1+\gamma} \in L^1(]0, T[, L^1(\Omega)),$$

et qui pour toutes fonctions test $\phi, \psi \in \mathcal{C}_0^\infty(\bar{\Omega} \times [0, T])$ vérifient les identités

$$\begin{aligned} - \int_0^T \int_\Omega u \frac{\partial \phi}{\partial t} + \int_0^T \int_\Omega \nabla u \cdot \nabla \phi - \chi_0 \int_0^T \int_\Omega u \nabla v \nabla \phi &= \int_\Omega u_0 \phi(\cdot, 0) + \int_0^T \int_\Omega (ru - \mu u^{1+\gamma}) \phi, \\ \int_0^T \int_\Omega \nabla v \cdot \nabla \psi + \int_0^T \int_\Omega \beta v \psi &= \int_0^T \int_\Omega \alpha u \psi. \end{aligned}$$

Pour cette définition de solutions, Tello et Winkler construisent des solutions faibles globales :

Théorème III.4 (Tello, Winkler)

Pour tout $\gamma \geq 1$, pour tout $\mu \in \mathbb{R}_+^*$, pour toute fonction positive $u_0 \in L^\infty(\Omega)$, il existe une unique solution faible L^1 globale en temps de (III.10).

Dans ce cadre, les auteurs de [309] s'intéressent également aux états stationnaires faibles. Contrairement à ce qui est observé dans [248], ils montrent que sous l'hypothèse ($d \leq 4$ ou $\mu > \frac{n-4}{n-2}\chi$ ou $v_\infty \in L^\infty(\Omega)$) tous les états stationnaires sont dans l'espace $\mathcal{C}^{1,\eta}(\Omega)$, $\eta \in [0, 1[$. Une analyse des bifurcations des solutions et de la stabilité des états stationnaires est faite.

Dans l'article [350] de 2011, Michael Winkler construit des solutions très faibles au problème (III.10) sous des hypothèses plus générales. Dans l'article [348] de 2010, Winkler reproduit ces analyses dans le cas du système logistique parabolique-parabolique pour μ assez grand et $\gamma = 2$. En 2014, Winkler démontre dans l'article [352] que pour le modèle parabolique-parabolique logistique les solutions sont globales, régulières et convergent uniformément vers l'état stationnaire constant $\frac{r}{\mu}$ dès lors que le produit $\mu\chi$ est assez grand relativement à α .

Plus tard, en 2014, Johannes Lankeit construit des solutions faibles au modèle parabolique-parabolique avec croissance logistique dans [185], sous l'hypothèse que $\gamma = 2$, r est assez petit et que le domaine Ω est convexe. Il montre également qu'après un certain temps, ces solutions faibles deviennent régulières. Johannes Lankeit montre aussi dans [186] des résultats pour un modèle de type Keller-Segel parabolique-parabolique avec terme de croissance logistique et couplage avec des équations de Navier-Stokes pour modéliser la nage des organismes dans un fluide ; ici aussi des solutions faibles globales sont construites et leur régularité est montrée pour des temps assez grands.

Tous ces résultats donnent à penser que l'explosion en temps fini n'advient pas pour les modèles avec un terme de mort sur-linéaire pour les organismes. Il n'en est rien. Nous renvoyons à la sous-section suivante sur l'explosion en temps fini dans laquelle cette question délicate est traitée plus avant.

Sans parler d'explosion en temps fini, une question plus simple se pose : dans quelle mesure le terme logistique impose-t-il une borne pour la norme L^∞ des solutions ? Dans le cas du système dynamique

$$y' = ry - \mu y^2, \quad y(0) = y_0,$$

avec $y_0 \in \mathbb{R}_+$, les solutions positives vérifient :

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} y(t) \leq \max\left(y_0, \frac{\mu}{r}\right).$$

En ajoutant un terme de diffusion, soit le modèle de Fisher-KPP

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + ru - \mu u^2, \quad u(x, 0) = u_0(x),$$

on a le même résultat.

On peut donc légitimement se demander si cette propriété est vraie avec le terme de chimiotaxie $\nabla \cdot (u \nabla v)$. Michael Winkler démontre en 2014 dans l'article [353], dans le cas parabolique-elliptique avec $\gamma = 1$, que la conjecture est fautive en dimension un : la capacité de charge du modèle peut être dépassée dans une large mesure. Suivant la même méthode, Johannes Lankeit démontre en 2015 dans l'article [184] que c'est également faux en dimension supérieure. Leur méthode est la suivante : ils introduisent une version hyperbolique-elliptique du problème où le terme de diffusion est enlevé, c'est-à-dire

$$\begin{cases} \partial_t u = -\chi \nabla \cdot (u \nabla v) + ru - \mu u^{1+\gamma}, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta v + \alpha u - \beta v, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), & x \in \Omega. \end{cases} \quad (\text{III.12})$$

Des solutions faibles sont construites pour ce modèle comme limites des solutions pour un modèle approché dont le terme de diffusion $\varepsilon \delta u$ tend vers 0 ($\varepsilon \rightarrow 0$). Il est montré une forme de continuité entre la suite de solutions du modèle parabolique-elliptique logistique et la solution construite pour le modèle hyperbolique-elliptique. Puis il est montré que les solutions du modèle hyperbolique-elliptique logistique explosent en temps fini (même en dimension un, ce qui n'est jamais le cas avec la diffusion sans terme logistique) ; voir le théorème III.25 pour un énoncé d'explosion dans le cas hyperbolique-elliptique logistique. Par "continuité" à partir de ces solutions explosives, le résultat suivant est démontré :

Théorème III.5 (Winkler, Lankeit)

Supposons $\mu \in]0, 1[$. Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p \in]\frac{1}{1-\mu}, +\infty[$.

- Supposons $d = 1$ et $\Omega =]0, 1[$. Alors il existe $C(p) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $u_0 \in \cup_{q \in]1, +\infty[} W^{1,q}(\Omega)$, si

$$\|u_0\|_p > C(p) \max\left(\frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u_0(x) dx, \frac{r}{\mu}\right), \quad (\text{III.13})$$

alors il existe $T \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $M \in \mathbb{R}_+^*$, il existe $\varepsilon_0(M) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $\varepsilon \in]0, \varepsilon_0(M)[$, il existe $(x_\varepsilon, t_\varepsilon) \in \Omega \times]0, T[$ tel que la solution (u, v) de (III.10) vérifie

$$u(x_\varepsilon, t_\varepsilon) > M.$$

- Supposons $d \geq 2$ et soit Ω la boule de centre 0 et de rayon R . Alors il existe $C(p) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $u_0 \in \cup_{q \in]1, +\infty[} W^{1,q}(\Omega)$ à symétrie radiale qui vérifie la condition de Neumann au bord du domaine, si (III.13) est vérifiée, alors il existe $T \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $M \in \mathbb{R}_+^*$, il existe $\varepsilon_0(M) \in \mathbb{R}_+^*$ tel

que pour tout $\varepsilon \in]0, \varepsilon_0(M)[$, il existe $(x_\varepsilon, t_\varepsilon) \in \Omega \times]0, T[$ tel que la solution (u, v) de (III.10) vérifie

$$u(x_\varepsilon, t_\varepsilon) > M.$$

Notons que pendant la même période, Angela Stevens et Kyungkeun Kang ont démontré dans leur article [173] (en 2016) des résultats sur le modèle hyperbolique-elliptique (III.12). Ils démontrent pour ce modèle l'existence de solutions faibles dans un domaine Ω convexe, borné ou non, par une méthode similaire à celle de Lankeit. Ils démontrent également un résultat d'explosion en temps fini : voir le théorème III.25 ci-dessous. Ils ré-obtiennent et améliorent également par une méthode différente la condition (III.11) en incluant le cas limite : il y a existence globale de solutions régulières pour le système (III.10) dans le cas $d \geq 3$ dès lors que

$$\mu \geq \frac{d-2}{d} \chi.$$

En 2014, des approfondissements sont effectués sur le modèle (III.10) par L. Wang, C. Mu, et P. Zheng dans [335]. En 2016 on peut aussi citer la contribution de Evangelos Latos et Takashi Suzuki dans [188] qui étudient une équation avec croissance générale du type

$$\partial_t u = \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v) + \gamma f(u),$$

avec $f(0) \geq 0$, et s'intéressent en particulier au cas logistique $f(u) = u - u^2$ et au cas $f(u) = -u^2$. Au printemps 2019, G. Ren et B. Liu améliorent encore les résultats d'existence globale de solutions faibles pour le modèle (III.10).

Études d'équations plus générales, logistiques ou non

Un modèle plus général a été étudié en 2014 et 2015 par Tomomi Yokota et Noriaki Yoshino dans [359] et [361]. Pour un système de la forme

$$\partial_t u = \Delta D(u) - \nabla \cdot (K(u, v) u \nabla v) + f(u, v), \quad 0 = \Delta v + u - v, \quad (\text{III.14})$$

dans un domaine borné et lisse $\Omega \subset \mathbb{R}^d$, $d \leq 3$, avec conditions de Neumann, où D , K et f sont des fonctions à la régularité adéquate qui vérifient $K(0, 0) = 0$ et $0 < D_0 \leq D' \leq D_\infty < +\infty$. Yokota et Yoshino s'intéressent à diverses formes pour f , notamment $f(u) = |u|^{\alpha-1}u$, f lipschitzienne et $f(u) = ru - \mu|u|^{\alpha-1}u$.

On peut également citer les travaux récents (2019) de Y. Tian, D. Li, C. Mu dans [310] et de W. Zhang, P. Niu et S. Liu dans [363] qui présentent et étudient un modèle de Keller-Segel triplement parabolique avec croissance logistique pour lequel la production du chimioattractant dans la deuxième équation est indirecte et régie par une troisième équation :

$$\partial_t v = \Delta v - v + w, \quad \partial_t w = \Delta w - w + u.$$

Ils construisent des solutions globales pour leur modèles et en montrent la convergence vers l'état stationnaire non-trivial.

En 2019 également, Y. Zeng et K. Zhao étudient un système de Keller-Segel logistique avec sensibilité logarithmique au chimioattractant dans l'article [362].

Enfin, toujours en 2019, H. Lefraich, L. Taourirte, H. Khalfi et N. E. Alaa ont construit dans [192] des solutions faibles dans L^2 pour un modèle de Keller-Segel parabolique-elliptique avec un terme de croissance général et une donnée initiale dans L^2 .

3.e. Un modèle pour les E. Coli chimiotactiques

Revenons aux colonies d'Escherichia Coli chimiotactiques que nous avons évoqués dans la première sous-section. Ces bactéries produisent des motifs géométriques stables (voir la figure 11 dans la sous-section précédente). Ces motifs géométriques varient en fonction d'un composé présent dans le milieu nutritif, le succinate, dans des expériences notamment menées par Elena Budrene, Howard Berg et leurs coauteurs ([59],[23],...).

Ni les travaux pionniers de William Bruno dans [58] en 1992, ni le modèle présenté dans [219] par Mimura et Tsujikawa, ni les simulations numériques réalisées par Yagi et ses coauteurs (voir par exemple [118]) n'ont permis de reproduire ces motifs géométriques à partir d'un modèle mathématique. La question posée par Budrene et Berg était donc toujours ouverte : la formation des colonies en motifs géométriques stables ne dépend-elle que de la consommation des nutriments, de la reproduction des bactéries, de l'excrétion du chimioattractant et de la mobilité chimiotactique ou requiert-elle l'intervention d'un programme morphogénétique plus complexe ?

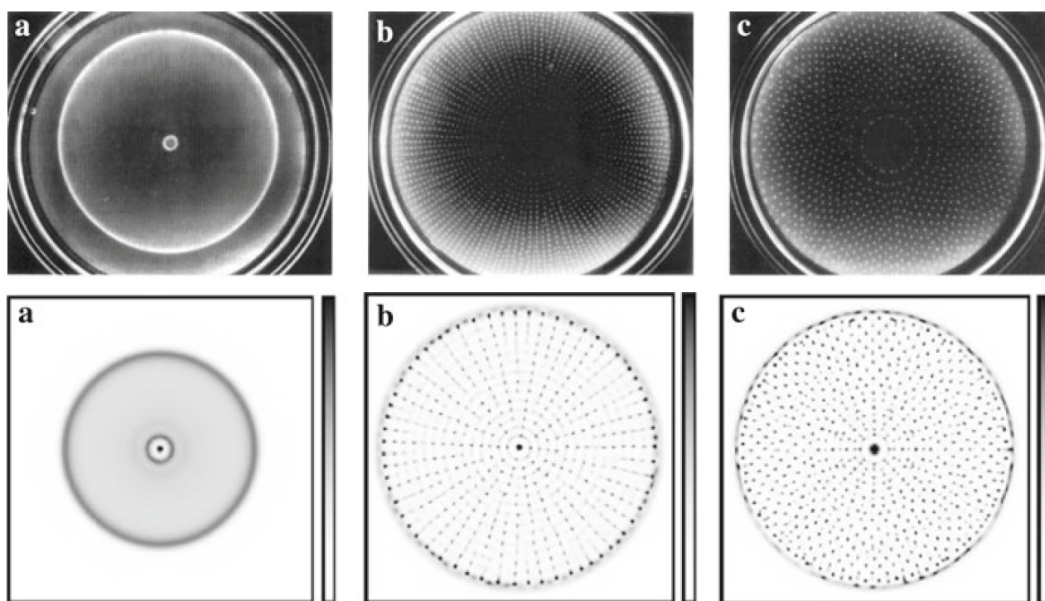


FIGURE 16 – Comparaison entre les expériences présentées dans [60] et les simulations numériques du modèle (♣) présentées dans [11] (la somme $u + w$ est représentée). **a** : en haut, anneau formé après 38h en présence de 1 mM de succinate ; en bas simulation pour $n_0 = 0,5$ **b** : en haut, groupements disposés de façon radiale sur un réseau pseudo-hexagonal formés après 72h en présence de 2 mM de succinate ; en bas simulation pour $n_0 = 0,77$ **c** : en haut, groupements en motifs entrecroisés formés après 72h en présence de 3 mM de succinate ; en bas simulation avec $n_0 = 1,3$.

De nombreux chercheurs se sont attaqués à la question générale de la production de motifs par les bactéries (voir les discussions [218] de Mimura et al. et [20] de Ben-jacob et al. publiées en 2000). D'autres études, [21] de Ben-Jacob et al. et [315] de Tsimring et al., ont proposé d'introduire un effet de seuil dans la production de l'aspartate (le chimioattractant) et de considérer le passage des bactéries d'un état actif à un état inactif. Leurs modèles produisent des agrégats de bactéries mais ne reproduisent pas la géométrie des expériences.

En raison de l'importance des nutriments dans les expériences (dans celles-ci les E. Coli sont déposées sur de l'agar, au centre de la boîte, et aucun nutriment n'est ajouté ensuite ; la concentration de succinate change la nature des motifs observés), d'autres auteurs ont tenté d'incorporer au modèle de Keller-Segel une troisième équation modélisant l'évolution des nutriments dans le milieu : Brenner, Levitov et Budrene dans [52], Polezhaev et al. dans [260], Tyson, Lubkin et Murray dans [322]. Ces améliorations ont produit des motifs bien plus semblables aux expériences, mais pas encore satisfaisants ; du reste, aucune explication robuste n'était encore disponible pour répondre à la question initiale. Un modèle développé dans [355] pour modéliser l'auto-organisation dans les colonies de *Salmonella typhimurium* (ces bactéries produisent des motifs moins réguliers que les colonies d'E. Coli) a également été appliqué dans [321] à E. Coli, sans produire non plus de résultat parfaitement satisfaisant.

En 2010, Akihiro Aotani, Masayasu Mimura et Thomas Mollee proposent dans l'article [11] d'incorporer au modèle de Keller-Segel un terme de croissance dépendant de la densité de nutriment, une non-linéarité dans l'action du chimioattractant afin d'avoir un effet de saturation, une équation pour l'évolution des nutriments et une quatrième équation représentant le passage des bactéries d'un état actif à un état inactif lorsque les nutriments se font rares. Leur idée est la suivante : les motifs géométriques sont formés principalement de bactéries inactivées en l'absence de nutriments, une fois ceux-ci consommés lors de la phase d'expansion de la colonie ; la dualité entre diffusion et chimiotaxie est responsable de la géométrie des motifs.

Le modèle présenté dans [11] est donc constitué de quatre fonctions inconnues : la concentration de bactéries actives u , la concentration de chimioattractant excrété par les bactéries c , la quantité de nutriments disponibles n et la concentration de bactéries inactivées par le manque de nutriment w . Cela donne :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t c = d_c \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = d_n \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t w = b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0 & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), c(x, 0) = c_0(x), & x \in \Omega, \\ n(x, 0) = n_0(x), w(x, 0) = w_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\star)$$

Les constantes d_c et d_n sont des coefficients de diffusion strictement positifs, $\alpha \in \mathbb{R}_+^*$ est le coefficient de création par les bactéries du chimioattractant, $\beta \in \mathbb{R}_+^*$ le coefficient de décomposition naturelle du chimioattractant et $\gamma \in \mathbb{R}_+^*$ le taux avec lequel les bactéries qui naissent consomment les ressources en nourriture.

La fonction g est croissante et influe sur la vitesse de croissance de la colonie ; la fonction b est décroissante et donne le taux d'inactivation des bactéries sous l'effet du manque de nutriments ; la fonction χ représente la sensibilité des bactéries au chimioattractant.

Sur la base de leurs simulations numériques, Aotani, Mimura et Mollee proposent une explication de la genèse des motifs formés par les colonies bactériennes en fonction des nutriments.

Pour une faible concentration initiale de nutriments, un front peu dense de bactéries progresse et consomme les nutriments depuis le centre de la boîte de Petri jusqu'au bord, produisant le premier motif circulaire.

Lorsque la concentration de nutriments augmente, le front de bactéries est plus dense. Sous l'effet de la chimiotaxie qui amplifie les instabilités, des agrégats de bactéries (des points sur la photo) se forment à l'arrière du front qui, lui, poursuit sa progression vers la nourriture inexploitée. Les bactéries ainsi agglutinées en petits tas régulièrement espacés sur un cercle

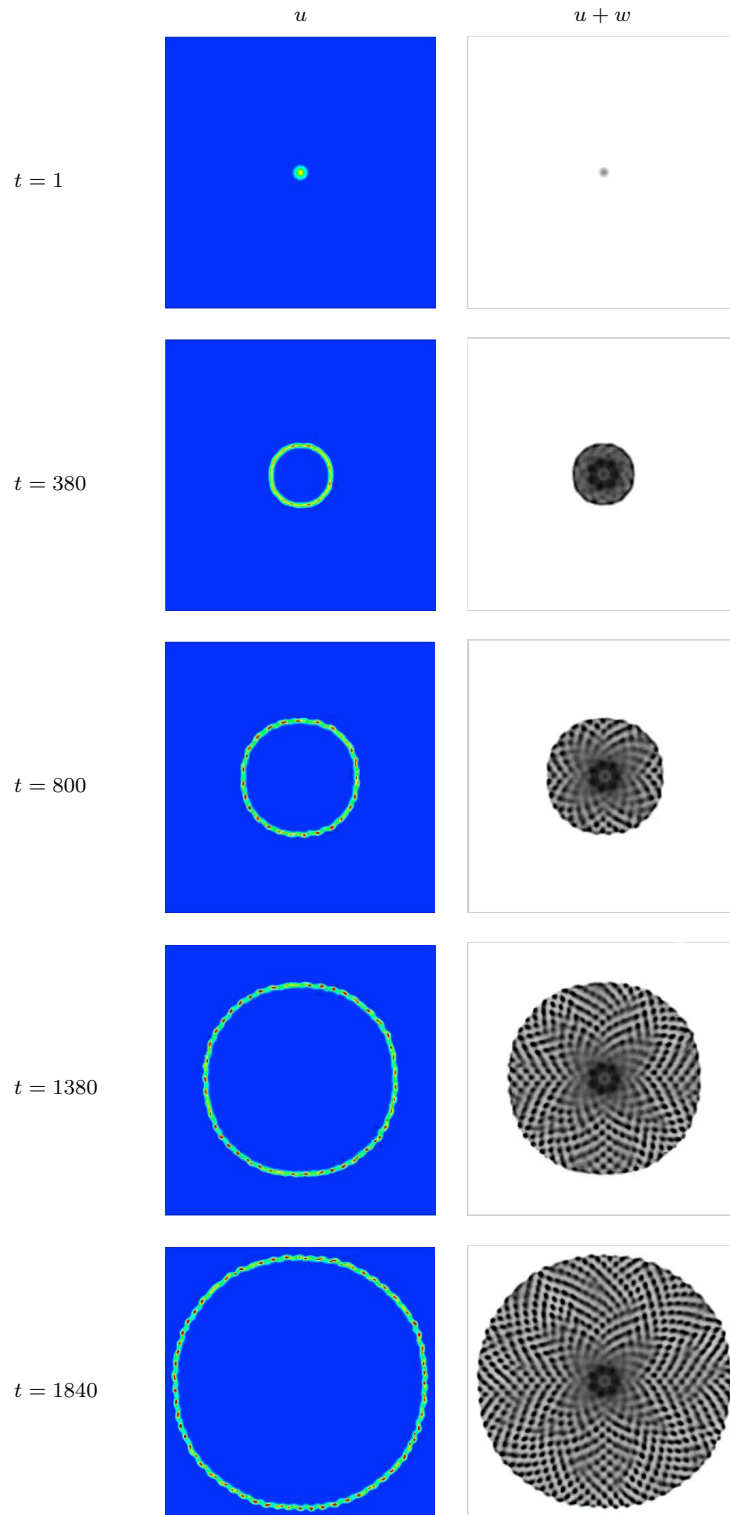


FIGURE 17 – Simulations numériques des fonctions u et $u + w$ qui sont solutions du système (♣) avec $d_c = 10, d_n = 2, \alpha = \beta = \gamma = 1, g(u) = \frac{1}{2}(1 + \tanh(100(u - 0.05)))$, $\chi(c) = \frac{\chi_0 c^2}{c^2 + 0.0625}$ où $\chi_0 = 0.053, b(n) = 0.05$.

vont ensuite commencer de s'inactiver en raison du manque de nutriments, laissant un agrégat de bactéries inactives qui vont former le motif final. Les quelques bactéries actives qui restent dans le "tas" vont alors s'en échapper, et vont sous l'effet de la chimiotaxie rejoindre le front de progression initial qui avance lentement. Lorsque qu'elles le rejoignent, elles créent une instabilité, qui se trouve amplifiée sous l'effet de la chimiotaxie ; de nouveaux agrégats se forment alors juste derrière le front ; la boucle est bouclée et le motif progresse ainsi géométriquement, donnant les cercles concentriques de petits points visibles sur la photo.

Lorsque la concentration de nutriments augmente encore, le phénomène précédent se produit ; les tas de bactéries se forment en arrière du front ; elles dévorent tout ce qu'elles trouvent sous leur "tas" et enfin s'inactivent. Cependant, cette fois, lorsque les dernières bactéries actives de l'agrégat s'en échappent, elle ne vont pas se mouvoir en ligne droite vers le front de progression initial. En effet, les bactéries, nombreuses dans cet environnement riche, ont produit tant de chimioattractant que celles qui s'échappent des agrégats atteignent un stade de saturation chimiotactique (mathématiquement, $\chi'(c) \simeq 0$) et ne sont pas tant attirées par les bactéries du front initial ; en conséquence de quoi il part de chaque agrégat un nouveau front comme au tout début de l'expérience. Ces cercles qui progressent indépendamment depuis des centres régulièrement espacés sur un plus petit cercle donnent ce motif entrecroisé visible sur la photo (points sur un réseau pseudo-hexagonal).

Cette analyse demeure purement numérique et heuristique et le mécanisme mathématique exact qui fait produire au modèle les instabilités n'est pas compris. Une première analyse mathématique du modèle, en dimension un d'espace, est faite par Khin Phyu Phyu Htoo, Masayasu Mimura et Izumi Takagi dans [167]. Sous des hypothèses restrictives sur les fonctions g , b et χ , il construisent pour toutes données initiales $u_0, n_0 \in H^2(]0, L[)$, $c_0 \in H^3(]0, L[)$, $w_0 \in \mathcal{C}(]0, L[)$, où u_0, c_0, n_0 vérifient la condition de Neumann, une unique solution (u, c, n, w) globale en temps telle que

$$\forall t \in \mathbb{R}_+^*, \quad \|u(t)\|_{H^1} + \|n(t)\|_{H^1} + \|c(t)\|_{H^2} \leq C,$$

pour une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$.

En dehors de cette contribution, l'analyse mathématique et pour commencer la construction de solutions dans le cas général est donc un problème ouvert. Nous nous proposons d'y répondre dans cette thèse. Nous introduisons et analysons également une variante parabolique-elliptique-parabolique du système :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\clubsuit)$$

Pour ce système, on posera directement

$$w(x, t) = \int_0^t b(n(x, s))u(x, s) ds.$$

3.f. Considérations diverses et autres modèles spécifiques

La diversité des recherches sur la chimiotaxie va évidemment bien plus loin que l'aperçu que nous avons donné. Avant de nous intéresser plus spécifiquement à la question de l'explosion en temps

fini, nous évoquons ici d'autres modèles et approches intéressantes.

Pour commencer, nous tenons à mettre en valeur l'article [164] publié en 2018 par Dirk Horstmann, Hannes Meinlschmidt et Joachim Rehberg qui fait l'exploit de construire des solutions locales en temps au système de Keller-Segel originel, le système (III.1) dans toute sa généralité, et ce dans des domaines dont la frontière n'est pas régulière. Cet article abstrait et difficile utilise les techniques les plus récentes de l'analyse fonctionnelle et procède avec une remarquable minutie.

Toujours dans l'abstraction, Patrick Maheux et Vittoria Pierfelice étudient dans l'article [202] de 2018 le modèle réduit parabolique-elliptique de Keller-Segel, soit le problème (III.7), dans le disque de Poincaré. Cet espace est le prototype de la variété Riemannienne hyperbolique de courbure négative constante égale à -1 . Peu avant, en 2015, Hiroshi Matano, Fabio Punzo et Alberto Tesi avaient étudié les ondes progressives du modèle de Fisher-KPP sur une variété hyperbolique de courbure -1 dans l'article [206]. Ces approches qui peuvent paraître absconces peuvent donner de précieux renseignements sur l'influence de la géométrie du milieu sur les phénomènes biologiques.

Dans une optique au contraire très concrète, comme dans l'approche que nous avons décrite pour les colonies bactériennes, plusieurs auteurs ont ajouté des équations supplémentaires au modèle de Keller-Segel afin de le rendre plus approprié à des phénomènes biologiques particuliers.

Le lecteur intéressé par la question générale de la formation de motifs par les micro-organismes pourra consulter les revues relativement récentes [204] et [250].

Plusieurs auteurs ([91], [116], [157], [320], [200], [117], [198], [82], [112], [308], [186], [367] (!), ...) se sont intéressés au couplage des équations de Keller-Segel avec l'équation de Navier-Stokes ; l'idée est de modéliser la natation d'organismes oxytactiques dans un fluide incompressible soumis à une force gravitationnelle.

D'autres auteurs ([86], [307],...) ont proposé des modèles de chimiotaxie pour expliquer comment les groupes de cellules cancéreuses utilisent des enzymes particulières pour détruire les tissus sains autour d'elles et ajuster ensuite leurs mouvements en direction de ces enzymes et des tissus détruits. Ce sont des modèles de chimiotaxie-haptotaxie.

De nombreux phénomènes physiques peuvent être modélisés par des équations de type Keller-Segel parabolique-elliptique. Au lieu d'organismes, on peut par exemple modéliser des particules en interaction gravitationnelle ; par exemple le modèle de Chandrasekhar pour l'équilibre gravitationnel des étoiles polytrophiques ([35], [32], [26], [37], [27], [36], [89]). En particulier, l'article [89] fait un parallèle explicite entre l'agrégation dans le modèle de Keller-Segel et la masse de Chandrasekhar pour une naine blanche²⁹. Dans ces modèles, le signe moins du terme $-\nabla \cdot (u\nabla v)$ peut être remplacé par un signe plus afin de représenter la répulsion électrostatique de particules chargées (ions ou autres porteurs de charges dans une solution, un semi-conducteur, un plasma...). Ces idées étaient déjà présentes bien avant les années 1970 dans les travaux de Nernst, Planck, Debye et autres (voir les articles de Piotr Biler et leur bibliographie, notamment [28], [25] et [31]).

Plus généralement, on peut écrire des modèles de types Keller-Segel pour modéliser n'importe

²⁹La masse de Chandrasekhar est la masse maximale que la pression de dégénérescence électronique d'un objet peut supporter sans qu'il y ait effondrement gravitationnel. Subrahmanyan Chandrasekhar (1910-1995), prix Nobel de Physique en 1983 pour ses travaux sur l'étude théorique de la structure et de l'évolution des étoiles. Il calcule pour la première fois la masse critique pour les naines blanches alors qu'il n'a que vingt ans. Ce physicien extrêmement productif avait tendance à s'attaquer à un domaine de recherche en publiant six articles par ans en moyenne, puis à écrire une monographie de qualité pour résumer ce travail, avant de s'intéresser à d'autres questions ; il procédera ainsi pendant cinquante ans et produira plus de trois cent articles.

quel type de particules en interaction :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{1}{d} \Delta u^m + 2\chi_0 \nabla \cdot (u \nabla (W * u)), \quad x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+^*, \quad (\text{III.15})$$

où l'interaction non-locale est déterminée par le potentiel d'interaction $W : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$. De nombreux travaux ont été faits sur ce type de modèle ([87], [79], [312], [255], [70], [69], [77], [78], [364], [159],...). Comme le modèle réduit (III.7), ces modèles ont parfois une énergie naturelle qui s'écrit

$$\mathcal{F}_m = \int_{\mathbb{R}^d} U_m(u(x)) dx + \chi \int_{\mathbb{R}^d} \int_{\mathbb{R}^d} W(x-y) u(x) u(y) dx dy, \quad (\text{III.16})$$

où $U_m(u) = \frac{1}{d} u \ln(u)$ si $m = 1$ et $U_m(u) = (d(m-1))^{-1} u^m$ si $m \neq 1$. Cette fonctionnelle permet de voir (III.15) comme un flot de gradient et de lui appliquer des méthodes de transport optimal.

4. Naviguer dans une vaste bibliographie II : l'explosion en temps fini

L'étude rigoureuse de l'explosion en temps fini des solutions des systèmes de type Keller-Segel a mobilisé des efforts considérables et des outils mathématiques divers. La quantité considérable de publications rend le sujet obscur. Pire encore : le recours par les différents auteurs à des versions légèrement différentes du système ou à des hypothèses simplificatrices (solutions radiales, solutions particulières, etc) afin de simplifier les calculs et les démonstrations complexifie d'autant l'état de l'art du domaine. Nous essayons ici de faire un historique d'une longueur raisonnable des différents résultats obtenus, sans viser à l'exhaustivité ni rentrer dans tous les détails.

Après l'analyse de Nanjundiah, Childress et Percus émettent dans l'article [93] la conjecture que la singularité est bien de type mesure de Dirac, ne peut pas advenir en dimension un d'espace, peut ou non advenir en dimension deux d'espace selon la masse de cellules en jeu et est susceptible d'apparaître en dimension trois ou supérieure sous une perturbation appropriée. Ils écrivent des développements asymptotiques afin d'étayer leurs idées. Ils formulent les premiers la locution anglaise décrivant l'explosion en temps fini pour ce type de modèle : "*chemotactic collapse*". Nous référerons à ce concept en français par la locution "singularité chimiotactique", faute de mieux ; la traduction du mot anglais "collapse" nous semble ne pouvoir aboutir à rien de plus satisfaisant dans ce contexte ; le terme "effondrement" nous paraît en particulier moins approprié ; le terme "implosion" décrit en physique un phénomène trop brusque et trop précis pour être utilisable dans le contexte qui nous intéresse.

4.a. Explosion en temps fini pour des solutions radiales

Un second article de Stephen Childress ([92]) fait des estimées asymptotiques dans le cas de la dimension deux d'espaces et de solutions à symétrie radiale. Le papier demeure formel et d'autres auteurs vont s'attaquer rigoureusement au problème en supposant une symétrie radiale, ce qui simplifie grandement le travail.

Les premiers à démontrer un résultat rigoureux d'explosion en temps fini dans le cas radial sont Jäger et Luckhaus dans l'article [171]. Dans le cadre mathématique du système parabolique-elliptique approché (III.6), ils démontrent le résultat d'explosion suivant.

Théorème III.6 (Jäger, Luckhaus)

Supposons que Ω est un disque de centre 0 et de rayon R dans \mathbb{R}^2 . Il existe un nombre $c^*(R) \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe des conditions initiales à symétrie radiale $u_0 \in \mathcal{C}^1(\bar{\Omega})$ qui satisfont la condition de Neumann homogène au bord de Ω , telles que

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx > \frac{c^*(R)}{\alpha\chi_0},$$

et telles que la solution (à symétrie radiale) de (III.6) explose en temps fini en 0, c'est-à-dire

$$\limsup_{t \rightarrow t^*} u(0, t) = +\infty.$$

Pour démontrer ce résultat, les auteurs de [171] sont les premiers à introduire pour les solutions radiales une quantité de la forme

$$M(\rho, t) = \int_0^{\sqrt{\rho}} (u(r, t) - 1)r dr.$$

Cette quantité exploite la structure en $-\Delta v = u - 1$ de leur système approché, ce qui permet de réduire le problème à une seule équation parabolique pour laquelle les auteurs trouvent une sous-solution qui explose en temps fini. Jäger et Luckhaus posent également la question capitale de l'ensemble des points d'explosions dans le cas général et du développement des singularités, question dont nous allons parler plus avant.

Trois ans plus tard, en 1995, Toshitaka Nagai étudie plus en détail, dans l'article [231], la question de l'explosion en temps fini pour les solutions à symétrie radiale définies sur un disque.

Théorème III.7 (Nagai)

Supposons que Ω est le disque de centre 0 et de rayon R dans \mathbb{R}^d . Supposons dans le système (III.2) que $\tau = 0$ et $\chi(v) = \chi_0 v$. Soit u_0 une fonction positive, régulière, à symétrie radiale qui satisfait la condition de Neumann homogène au bord de Ω . Alors il existe une solution régulière définie en temps sur $[0, T_{max}[$, $T_{max} \in]0, +\infty]$. De plus :

- si $d = 1$ ou si $d = 2$ et

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

alors toute solution du système (III.2) est globale en temps et

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} (\|u\|_{\infty} + \|v\|_{\infty}) < +\infty ;$$

- si $d = 2$, et si

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

alors il existe un nombre $\varepsilon(R, \|u_0\|_1) \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend de $\|u_0\|_1$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x\|^2 dx < \varepsilon(R),$$

alors l'unique solution régulière explose en temps fini ($\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty$), et l'ensemble des points d'explosion est $\{0\}$;

- Si $d \geq 3$, il existe un nombre $\varepsilon(R, d, \|u_0\|_1) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x\|^d dx < \varepsilon(R, d, \|u_0\|_1),$$

alors l'unique solution régulière explose en temps fini ($\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty$), et l'ensemble des points d'explosion est $\{0\}$;

Pour montrer ce résultat (il montre en fait des résultats plus précis mais très laborieux à écrire), Nagai étudie pour $d \geq 2$ la quantité

$$M_d(t) = \frac{1}{\omega_d} \int_{\Omega} u(x, t) \|x\|^d dx,$$

où ω_d est le volume de la sphère unité \mathbb{S}_{d-1} . Il montre alors que cette quantité tend sous les bonnes conditions vers 0 lorsque t tend vers T_0 . Il existe donc un temps $T_{max} < T_0$ tel que la solution explose au temps T_{max} . Nagai démontre aussi un résultat partiel prophétique sur la structure de l'explosion : si $T_0 = T_{max}$, alors

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} u(\cdot, t) = \int_{\Omega} u_0(x) dx \delta, \quad \lim_{t \rightarrow T_{max}} v(\cdot, t) = \alpha \int_{\Omega} u_0(x) dx N(\cdot, 0) \quad \text{dans } \mathcal{D}'(\Omega),$$

où la limite est prise au sens des distributions, δ est la mesure de Dirac au point de 0 et N le noyau de Green associé à l'opérateur $\beta - \Delta$ sur Ω avec conditions de Neumann homogènes.

Nagai et ses coauteurs étendent en 1998, dans l'article [113], le théorème III.7 au problème (III.2) avec $\tau = 0$ et $\chi(v) = \chi_0 v$ (problème parabolique-elliptique avec sensibilité linéaire) posé dans $\Omega = \mathbb{R}^d$, $d \geq 2$. Ils démontrent également via des méthodes de symétrisation que pour $\Omega = \mathbb{R}^2$ les solutions, radiales ou non, sont globales en temps dès lors que

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx \leq \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Peu après le premier article de Nagai, en 1996, dans l'article [152], Miguel Herrero et Juan Velazquez démontrent après moult efforts un résultat aussi impressionnant que précis : la caractérisation complète du profil asymptotique d'une solution explosive particulière en dimension deux.

Les auteurs remarquent pour commencer que le système stationnaire (similaire au système (III.4) dont nous avons parlé)

$$\begin{cases} 0 &= \nabla \cdot (\nabla \bar{u} - \chi_0 \bar{u} \nabla \bar{v}), & x \in \mathbb{R}^2, \\ 0 &= \Delta \bar{v} + \alpha \bar{u}, & x \in \mathbb{R}^2, \end{cases}$$

cette fois défini dans le plan entier, admet pour tout $\lambda \in \mathbb{R}$ la solution radiale

$$\bar{u}(r) = \frac{8}{\alpha\chi_0(1+r^2)^2}, \quad \bar{v}_{\lambda}(r) = -\frac{2}{\chi_0} \ln(1+r^2) + \lambda. \quad (\text{III.17})$$

Considérant le problème (III.6), ils démontrent ensuite (pour $\alpha = 1$ mais la démonstration ne change presque pas lorsque $\alpha \neq 1$) le résultat suivant.

Théorème III.8 (Herrero, Velazquez)

Supposons que $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ est le disque de centre 0 et de rayon R dans le plan. Il existe T^* tel que pour tout $T \in]0, T^*[$, il existe une solution régulière à symétrie radiale (u, v) de (III.6) telle que

$$u(r, t) \rightarrow \frac{8\pi}{\alpha\chi_0} \delta + f(r), \quad t \rightarrow T$$

au sens des mesures quand t tend vers T , avec

$$f(r) = \frac{C}{r^2} e^{-2\sqrt{|\ln(r)|}} (2|\ln(r)|)^{\frac{1}{2\sqrt{2|\ln(r)|}}}^{-\frac{1}{2}} (1 + o(1)),$$

où C est une constante strictement positive. De plus,

$$u(r, t) = \left(\frac{1}{R(t)^2} \bar{u} \left(\frac{r}{R(t)} \right) \right) (1 + o(1)) + O \left(\frac{1}{r^2} e^{-\sqrt{2|\ln(T-t)|}} 1_{\{r \geq R(t)\}} \right),$$

uniformément sur les ensembles $r \leq C\sqrt{T-t}$, où quand t tend vers T ,

$$R(t) = C\sqrt{T-t} e^{\frac{\sqrt{2}}{2}\sqrt{|\ln(T-t)|}} |\ln(T-t)|^{\frac{1}{4\sqrt{|\ln(T-t)|}}}^{-\frac{1}{4}} (1 + o(1)).$$

Si l'on pose

$$S(t) = (T-t)u(0, t),$$

alors $\lim_{t \rightarrow T} S(t) = +\infty$ et il existe une constante $C_1 \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$S(t) \sim C_1 \frac{1}{\sqrt{T-t}} |\ln(T-t)|^{1 - \frac{1}{\sqrt{|\ln(T-t)|}}}, \quad t \rightarrow T.$$

Pour démontrer ce résultat, les auteurs réutilisent la quantité

$$M(\rho, t) = \int_0^\rho (u(r, t) - 1) r dr,$$

introduite par Jäger et Luckhaus et utilisent ensuite la méthode des développements asymptotiques raccordés³⁰ pour avoir une estimation précise du comportement asymptotique lors d'une éventuelle explosion en temps fini d'une solution radiale. Ils démontrent ensuite l'existence d'une solution radiale qui possède ce profil asymptotique par le moyen d'un argument topologique subtil.

On remarque en particulier que le déploiement de la singularité n'est pas auto-similaire. L'explosion se fait à une échelle propre : la zone où se développe la masse de Dirac et la seconde zone dans laquelle la solution se relaxe vers la fonction f sont séparées par une distance de l'ordre de $\sqrt{T-t}$ au niveau de la frontière $R(t)$. L'article note que $f \in L^1(\Omega)$ mais que f n'appartient à aucun espace $L^p(\Omega)$ pour $p > 1$. Le rythme de l'explosion est plus rapide que ne le laisserait supposer la nature quadratique du terme de chimiotaxie $u\nabla v$. Les auteurs mettent ce phénomène

³⁰De l'anglais "*Matched asymptotic expansions*". On trouvera aussi la traduction "développements asymptotiques appariés". Le choix parmi ces deux traductions, très proches du point de vue sémantique, est délicat. Le verbe "raccorder" traduit la volonté de travailler à réunir deux parties là où "apparié" signifie plutôt réunir des choses ayant une affinité naturelle. Ma nature vindicative m'a fait préférer le premier.

en relation avec une explosion similaire qu'ils ont eux-même observée dans [154] dans le cas de l'équation

$$\partial_t u = \Delta u + u^p, \quad x \in \mathbb{R}^d, t \in \mathbb{R}_+,$$

pour laquelle ils trouvent dans le cas $d > 11$, $p > \frac{d-2\sqrt{d-1}}{d-4-2\sqrt{d-1}}$ une solution radiale u telle que

$$\lim_{t \rightarrow T} (T - t)^{\frac{1}{p-1}} u(0, t) = +\infty.$$

Herrero et Velazquez avancent dans [152] que cette vitesse d'explosion plus rapide que ce qu'impose le terme de forçage u^p pourrait être en lien avec des questions géométriques plus profondes. Les lecteurs intéressés par [154] risquant comme nous de ne pas le trouver dans son intégralité, nous les encourageons à consulter une autre version de la démonstration produite par Noriko Mizoguchi dans [225] et, s'ils y survivent, l'article de Noriko Mizoguchi et Philippe Souplet qui analyse très en profondeur pour l'équation de la chaleur semi-linéaire les rapports entre explosions de type I ou II et explosions de certaines normes : [227].

Un an plus tard encore, Herrero, Medina et Velazquez démontrent un résultat similaire en dimension trois d'espace (voir [150], [149]).

Théorème III.9 (Herrero, Medina, Velazquez)

Supposons que $\Omega = \mathbb{R}^3$.

- Il existe T^* tel que pour tout $T \in]0, T^*[$ et pour tout $C \in \mathbb{R}_+$, il existe une solution régulière à symétrie radiale (u, v) de (III.6) qui explose en temps fini au temps T avec pour ensemble des points d'explosion $\{0\}$ et telle que,

$$\lim_{r \rightarrow 0} \limsup_{t \rightarrow T} \int_{\|x\| \leq r} u(x, t) \, dx = C.$$

- Il existe T^* tel que pour tout $T \in]0, T^*[$ il existe une suite $(\varepsilon_n)_{n \in \mathbb{N}}$ de nombres réels strictement positifs dont la limite est 0 et une suite $((u_n, v_n))_{n \in \mathbb{N}}$ de solutions régulières à symétrie radiale de (III.6) qui toutes explosent en temps fini au temps T avec pour ensemble des points d'explosion $\{0\}$ et telle que pour tout $n \in \mathbb{N}$, u_n est auto-similaire et

$$u_n(r, t) \sim \left(\frac{8\pi}{\alpha\chi_0} + \varepsilon_n \right) \frac{1}{4\pi r^2}, \quad r \rightarrow 0.$$

On a de plus pour tout $n \in \mathbb{N}$,

$$\lim_{r \rightarrow 0} \limsup_{t \rightarrow T} \int_{\|x\| \leq r} u_n(x, t) \, dx = 0.$$

Herrero et Velazquez récidivent dans les articles [151] et [153] dans lesquels ils attaquent – de façon heuristique dans [151] et de façon rigoureuse dans [153] – le difficile problème parabolique-parabolique mis sous forme variationnelle : (III.5). Ils démontrent après d'insurmontables calculs que les estimées asymptotiques obtenues pour le modèle parabolique-elliptique (III.6) sont peu ou prou les mêmes, comme on peut le voir dans le théorème suivant.

Théorème III.10 (Herrero, Velazquez)

Considérons le problème (III.5) avec $\beta = 0$. Supposons que $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ est le disque de centre 0 et de rayon R dans le plan. Il existe T^* tel que pour tout $T \in]0, T^*[$, il existe une solution régulière à symétrie radiale (u, v) de (III.5) telle que

$$u(r, t) \rightarrow \frac{8\pi}{\alpha\chi_0} \delta + f(r), \quad t \rightarrow T$$

au sens des mesures quand t tend vers T , avec

$$f(r) = \frac{C}{r^2} e^{-2\sqrt{|\ln(r)|}} (1 + o(1)),$$

où C est une constante strictement positive. De plus,

$$u(r, t) = \left(\frac{8}{\alpha\chi_0 R(t)^2} \bar{u} \left(\frac{r}{R(t)} \right) \right) (1 + o(1)) + O \left(\frac{1}{r^2} e^{-\sqrt{2|\ln(T-t)|}} 1_{\{r \geq R(t)\}} \right),$$

uniformément sur les ensembles $r \leq R(t)$, où quand t tend vers T ,

$$R(t) = C\sqrt{T-t} e^{\frac{\sqrt{2}}{2}\sqrt{|\ln(T-t)|}} (1 + o(1)).$$

Si l'on pose

$$S(t) = (T-t)u(0, t),$$

alors $\lim_{t \rightarrow T} S(t) = +\infty$ et il existe une constante $C_1 \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$S(t) \sim C_1 \frac{1}{T-t} e^{\sqrt{2|\ln(T-t)|}}, \quad t \rightarrow T.$$

Les auteurs défendent dans l'introduction la validité de leurs estimées pour le problème parabolique-parabolique standard (III.2), $\tau = 1$: des corrections mineures liées à des termes d'ordre peu élevé suffiraient selon eux.

Pour assurer la cohérence historique de notre présentation, nous laissons un peu de côté la question de ces solutions radiales ; nous y reviendrons après avoir présenté les premières avancées dans le cas général.

4.b. Résultats généraux pour le système standard en dimension deux

Dans l'article [233], Toshitaka Nagai étend la méthode qu'il a utilisée dans [231] au cas des solutions non-radiales en dimension deux d'espace. Il se place en un point q quelconque de l'ouvert borné Ω et, après avoir introduit une fonction de poids judicieusement choisie Φ , il démontre une inégalité différentielle du type

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u(x, t) \Phi(x) dx \leq H \left(\int_{\Omega} u(x, t) \Phi(x) dx \right),$$

où

$$H(s) = \frac{\alpha\chi_0}{2\pi} \left(\int_{\Omega} u_0(x) \, dx \right) \left(\frac{8\pi}{\alpha\chi_0} - \int_{\Omega} u_0(x) \, dx \right) + C_1 \left(\int_{\Omega} u_0(x) \, dx \right) s + C_2 \left(\int_{\Omega} u_0(x) \, dx \right)^{\frac{3}{2}} \sqrt{s}. \quad (\text{III.18})$$

On remarquera la présence dans l'expression de cette fonctionnelle H du terme

$$\frac{8\pi}{\alpha\chi_0} - \int_{\Omega} u_0(x) \, dx,$$

qui fait intervenir l'hypothèse sur la masse initiale.

Par cette méthode, Nagai démontre le résultat suivant.

Théorème III.11 (Nagai)

Supposons que Ω est un ouvert borné de \mathbb{R}^2 de classe \mathcal{C}^1 . Supposons dans le système (III.2) que $\tau = 0$ et $\chi(v) = \chi_0 v$, ce qui en fait un problème parabolique-elliptique. Soit u_0 une fonction positive, régulière qui satisfait la condition de Neumann homogène au bord de Ω . Alors il existe une solution régulière du problème (III.2) ou du problème (III.6) définie en temps sur $[0, T_{max}[$, $T_{max} \in]0, +\infty[$.

- Soit $q \in \Omega$. Supposons

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Il existe $\varepsilon(q) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 \, dx < \varepsilon(q),$$

alors les solutions de (III.2) et (III.6) explosent en temps fini ($\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty$).

- Supposons que $\partial\Omega$ contient un segment L et que Ω n'a pas d'intersection avec la droite passant par L . Soit $q \in (L \setminus \partial L)$. Supposons

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx > \frac{4\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Il existe $\varepsilon(q) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 \, dx < \varepsilon(q),$$

alors les solutions de (III.2) et (III.6) explosent en temps fini ($\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty$).

Dans un article postérieur ([232]), en 2000, Nagai étend ce résultat au cas $\Omega = \mathbb{R}^d$, toujours pour le modèle parabolique-elliptique (III.2) avec $\tau = 0$, $\chi(v) = \chi_0 v$. En dimension deux notamment, pour une solution vérifiant

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

il montre qu'il y a explosion en temps fini dès lors que

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 dx \leq \frac{1}{4 \int_{\Omega} u_0(x) dx} \left(\int_{\Omega} u_0(x) dx - \frac{8\pi}{\alpha\chi_0} \right).$$

Revenons un an ou deux en arrière. Les japonais Toshitaka Nagai (encore lui), Takasi Senba, Takashi Suzuki étudient plus précisément la question du nombre et de la nature des singularités. En effet, les résultats de Herrero et Velazquez ne décrivent qu'une solution particulière radiale qui explose au centre d'un disque et le mécanisme général de l'explosion en temps fini est inconnu. Les contributions sont simultanées, d'autres auteurs, japonais ou non, sont impliqués et ces trois auteurs-ci semblent avoir travaillé de concert. Nous allons tenter de décrire l'effervescence qui a permis une vision clarifiée de l'explosion en temps fini dans le modèle (III.2) en dimension deux.

Commençons par rappeler que pour un domaine borné Ω , les solutions radiales régulières du système parabolique-elliptique (III.2), $\tau = 0$, $\chi(v) = \chi_0 v$ existent globalement ([231]) dès lors que

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Dans le cas non-radial et parabolique-parabolique ($\tau > 0$), T. Nagai, T. Senba et K. Yoshida démontrent dans [239] le résultat d'existence globale suivant.

Théorème III.12 (Nagai, Senba, Yoshida)

Soit Ω un domaine ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^2 . Supposons $\tau > 0$ et $\chi(v) = \chi_0 v$ dans (III.2). Soit $u_0, n_0 \in H^{1+\varepsilon_0}(\Omega)$, $u_0, v_0 \geq 0$, $\varepsilon_0 \in]0, 1]$. Si

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{4\pi}{\alpha\chi_0},$$

alors il existe une unique solution classique globale en temps (u, v) au problème (III.2) et

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \left(\|u(t)\|_{\infty} + \|v(t)\|_{\infty} \right) < +\infty.$$

Dans le cas radial, la même conclusion est valable pour

$$\int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Le même résultat a été obtenu indépendamment et par d'autres méthodes par Piotr Biler dans [28] et H. Gajewski & K. Zacharias dans [128]. La question naturelle est donc : pourquoi cette discrepancy entre le cas radial et le cas-non radial ? Le théorème III.11 de Nagai, ci-dessus, montre que ce n'est pas une limitation due à la méthode de démonstration et laisse fortement penser que la raison est la possibilité des explosions sur le bord du domaine. Cela se trouve confirmé par le fait, dans [232], que la masse suffisante pour l'explosion se trouve de nouveau être $8\pi/\alpha\chi_0$ dans le plan entier $\Omega = \mathbb{R}^2$.

Dans ces trois travaux indépendants ([28], [128], [239]), la fonctionnelle (dans le cas $\chi_0 = 1$)

$$\mathcal{F}(u, v) = \int_{\Omega} \left(\frac{1}{2\alpha} |\nabla v|^2 + \frac{\beta}{\alpha} v^2 + u \ln(u) - uv \right) dx, \tag{III.19}$$

est introduite et utilisée. Elle va permettre une étude plus approfondie des systèmes de type Keller-Segel et leur attaque par des méthodes de calcul des variations.

Dès 1998, Nagai, Senba et Suzuki déposent le travail préliminaire [237] à l'université de Kyoto, puis des résultats sont publiés rigoureusement sur le problème parabolique-elliptique (III.2) avec $\tau = 0$, $\chi(v) = \chi_0 v$, d'abord par Nagai, Senba et Suzuki dans [236] en 1998 puis plus tard par Senba et Suzuki dans [290] en 2001.

Dans [236], il est montré que si

$$\frac{4\pi}{\alpha\chi_0} \leq \int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

et si une solution régulière de (III.2) parabolique-elliptique ($\tau = 0$) avec sensibilité linéaire explose en temps fini ($T_{max} < +\infty$), alors l'explosion se produit sur le bord du domaine. Le résultat de [236] est étendu au système (III.2) parabolique-parabolique dans l'article [288] de Senba et Suzuki et dans l'article [144] de Go, Nagai, Senba, Suzuki.

Dans [290] un résultat plus complet et plus profond est montré : la convergence, en chaque point d'explosion isolé, vers une masse de Dirac. Le résultat est étendu au cas parabolique-parabolique par Nagai, Senba et Suzuki, à peu près au même moment (publication en 2000) dans l'article [238].

On peut résumer tous ces résultats de la façon suivante.

Théorème III.13 (Nagai, Senba, Suzuki)

Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^2 . Supposons $\chi(v) = \chi_0 v$. Soit (u, v) une solution régulière positive du problème (III.2) parabolique-elliptique ($\tau = 0$) ou parabolique-parabolique ($\tau = 1$) définie sur un intervalle de temps maximal $]0, T_{max}[$. Supposons que cette solution explose en temps fini ($T_{max} < +\infty$). Soit \mathcal{B} l'ensemble des points d'explosion de (u, v) et soit \mathcal{B} l'ensemble de ces points d'explosion qui sont isolés. Alors,

- on a pour tout $\kappa \in]1, +\infty[$

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} &= \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t) \ln(u(t))\|_1 = \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)v(t)\|_1 \\ &= \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|\nabla v(t)\|_2 = \lim_{t \rightarrow T_{max}} \int_{\Omega} e^{\kappa v(x,t)} dx = +\infty ; \end{aligned}$$

- soit $x_0 \in \mathcal{B}_I$; si $x_0 \in \Omega$, notons $m^* = \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}$, si $x_0 \in \partial\Omega$, notons $m^* = \frac{4\pi}{\alpha\chi_0}$; il existe $R \in]0, 1[$, $m \in [m^*, +\infty[$ et $f \in L^1(B(x_0, R) \cap \Omega) \cap \mathcal{C}(\overline{B(x_0, R)} \cap \Omega \setminus \{x_0\})$ tels que $f \geq 0$, et

$$u(\cdot, t) dx \rightharpoonup m\delta_{x_0} + f(\cdot) dx \quad \text{faiblement quand } t \rightarrow T_{max}, \quad (\text{III.20})$$

dans l'espace des mesures de Radon sur $\overline{B(x_0, R)} \cap \Omega$;

- on a

$$1 < 2\text{Card}(\mathcal{B}_I \cap \omega) + \text{Card}(\mathcal{B}_I \cap \partial\omega) \leq \frac{\alpha\chi_0}{4\pi} \int_{\Omega} u_0(x) dx ; \quad (\text{III.21})$$

- si $\tau = 0$ ou si ($\tau > 0$ et $(\inf_{t \in]0, T_{max}[} \mathcal{F}(u(t), v(t)) > 0$ ou $\lim_{t \rightarrow T_{max}} \mathcal{F}(u(t), v(t)) = -\infty)$) – avec \mathcal{F} définie par (III.19) –, on a $\mathcal{B} = \mathcal{B}_I$.

- si la solution est à symétrie radiale, $\mathcal{B} = \{0\}$;
- si Ω est simplement connexe et si

$$\frac{4\pi}{\alpha\chi_0} \leq \int_{\Omega} u_0(x) dx < \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

alors

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} \int_{\partial\Omega} e^{\frac{1}{2}v(x,t)} dx = +\infty. \quad (\text{III.22})$$

Ce résultat impressionnant signifie que sous des hypothèses raisonnables les points d'explosion sont tous isolés et qu'à chaque point d'explosion une singularité de type masse de Dirac se forme. Ces masses contiennent une quantité supérieure ou égale à 8π ou 4π suivant que le point d'explosion est au bord ou dans le domaine ouvert ; on peut supposer que ces quantités sont des multiples entiers de 8π ou 4π mais cela n'a pas encore été démontré. La propriété (III.21) est donc une conséquence directe de (III.20). La propriété (III.22) implique que lorsqu'il n'y a pas assez de masse, l'explosion ne peut se dérouler que sur le bord (pas d'explosion à l'intérieur avec convergence vers $4\pi\delta$).

Des résultats très similaires ont été obtenus indépendamment, par des méthodes plutôt liées au calcul des variations et avec des hypothèses de régularité différentes, à travers l'étude du système (III.5). Ces travaux sont le fait, entre autres, de Gajewski, Zacharias, Gröger, Hortsmann, Wang, Biler ([128], [28], [127], [160], [165], [161],...). Nous recommandons la revue [162] de Dirk Horstmann pour plus de détails sur cette question.

L'approche du calcul des variations et surtout l'utilisation de la fonctionnelle d'énergie libre (III.8) pour le système réduit (III.2) ont permis de comprendre plus précisément le mécanisme de l'explosion en temps fini. L'article [42] publié en 2006 utilise ce type de méthodes pour démontrer un résultat d'explosion très général :

Théorème III.14 (Blanchet, Dolbeault, Perthame)

Soit $u \in L^1(\mathbb{R}^2)$ une fonction positive qui vérifie

$$I_0 := \int_{\mathbb{R}^2} \|x\|^2 u_0(x) dx < +\infty.$$

Soit (u, v) la faible solution de (III.7) correspondante (voir notion de solution faible dans [42]) définie sur l'intervalle maximal $[0, T_{max}[$. Alors on a soit $T_{max} = +\infty$, soit $u(\cdot, t)$ converge, à extraction d'une sous-suite près, vers une mesure qui n'est pas dans $L^1(\mathbb{R}^2)$ lorsque t tend vers T_{max} . De plus, si

$$\|u_0\|_1 = \int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx > 8\pi,$$

alors

$$T_{max} \leq \frac{2\pi I_0}{\|u_0\|_1 (\|u_0\|_1 - 8\pi)}.$$

Notons que l'hypothèse de finitude sur le second moment I_0 revient à supposer une forme de concentration pour la condition initiale et, surtout, une décroissance suffisamment rapide à l'in-

fini. Remarquons aussi que si l'on introduit les coefficients α, χ_0 de production du chimioattractant et de sensibilité au chimioattractant dans le modèle (III.7), la masse critique devient bien entendu

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) \, dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

L'article en question démontre également l'existence globale de solutions faibles pour les masses inférieures à 8π .

Le cas d'une masse initiale de valeur exactement 8π avait été traité par Piotr Biler, Grzegorz Karch, Philippe Laurençot et Tadeusz Nadzieja dans [34] pour des solutions radiales dans un disque et par les mêmes auteurs dans [33] pour des solutions radiales dans le plan \mathbb{R}^2 (voir aussi la note de Piotr Biler : [29]). Ces articles démontrent que lorsque

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) \, dx = \frac{8\pi}{\alpha\chi_0},$$

l'explosion se fait en temps infini. Plus précisément, ces auteurs s'intéressent au système :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot (\nabla u - u\nabla v), \quad v = -\frac{1}{2\pi} \ln(\|\cdot\|) * u,$$

avec dans le cas $\Omega = B(0, 1)$ la condition au bord

$$\frac{\partial u}{\partial \nu} + u \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0,$$

et dans le cas $\Omega = \mathbb{R}^2$ une condition de décroissance appropriée du type $u(x, t) \rightarrow 0$ quand $\|x\| \rightarrow \infty$. Ils définissent ensuite

$$M(r, t) = \int_{B(0, \sqrt{r})} u(x, t) \, dx.$$

Pour des solutions $u(x, t) = u(r, t)$ à symétrie radiale, Biler, Karch, Laurençot et Nadzieja écrivent l'équation

$$\frac{\partial M}{\partial t} = 4r \frac{\partial^2}{\partial r^2} + \frac{1}{\pi} M \frac{\partial M}{\partial r}, \quad M(0, t) = 0, \quad M(s, 0) = M_0(s). \quad (\text{III.23})$$

Dans la boule $B(0, 1)$ ils ajoutent la condition de bord $M(1, t) = \|u_0\|_1$ et dans le plan entier la condition $M(+\infty, t) = \|u_0\|_1$.

Théorème III.15 (Biler, Karch, Laurençot, Nadzieja)

Considérons le problème (III.23) dans $I = [0, 1]$ ou $I = [0, +\infty[$. Supposons que $M_0 \in \mathcal{C}([0, 1])$ (respectivement $M_0 \in \mathcal{C}([0, +\infty[)$), vérifie $M_0(0) = 0$ et $M_0(1) = \|u_0\|_1$ (respectivement $M_0(+\infty) = \|u_0\|_1$) et est une fonction croissante et positive. Alors, si $\|u_0\|_1 \in [0, 8\pi]$, il existe une unique solution régulière positive pour presque tout temps, globale en temps telle que

$$0 \leq M(r, t) \leq \|u_0\|_1, \quad \frac{\partial M}{\partial r}(r, t) \geq 0, \quad (r, t) \in I \times]0, +\infty[.$$

Si de plus $\|u_0\|_1 = 8\pi$, alors pour $t \geq 1$,

$$\|M(\cdot, t) - 8\pi\|_1 \leq \frac{8\pi}{t}. \quad (\text{III.24})$$

Cette propriété peut être interprétée comme la concentration de la totalité de la masse au point 0 en un temps infini ; c'est l'équivalent de la convergence vers une masse de Dirac démontrée dans le cas sur-critique (masse initiale plus grande que 8π) par de nombreux auteurs. Les auteurs de [34], [33] et [33] montrent également une propriété de contraction exponentielle pour deux solutions M_1 et M_2 de même masse totale $\|u_0\|_1 \in [0, 8\pi]$:

$$\|M_1(t) - M_2(t)\|_1 \leq 2 \|M_1(0) - M_2(0)\|_1 e^{-(4 - \frac{\|u_0\|_1}{2\pi})t}.$$

L'article [42] montre également des propriétés d'hypercontractivité pour des solutions non-radiales en utilisant l'énergie libre (III.8). Dans [298], Clément Sire et Pierre-Henri Chavanis utilisent des arguments heuristiques pour suggérer que (III.24) est sub-optimal et proposent le taux de convergence

$$\|M(\cdot, t) - 8\pi\|_1 \leq 0(e^{-\sqrt{2t}}), \quad t \rightarrow +\infty.$$

Cette conjecture est démontrée rigoureusement en 2009 par Nikos Kavallaris et Philippe Souplet dans [175].

À ce stade, la vitesse de l'explosion au sens de vitesse de divergence de la norme $\|u(t)\|_\infty$ était encore complètement inconnue dans le cas critique. En 2009, Takasi Senba construit dans [287] une solution radiale de (III.7) de masse égale à 8π dont la vitesse d'explosion est en $O(\ln(t)^2)$.

En 2008, Adrien Blanchet, José Carrillo et Nader Masmoudi reprennent dans [41] les méthodes développées dans [42] afin de démontrer des résultats plus généraux sur le modèle réduit (III.7) (dans le plan entier \mathbb{R}^2) dans le cas critique $\|u_0\|_1 = 8\pi$. Ils définissent une notion de solutions d'énergie libre pour le système et démontrent :

Théorème III.16 (Blanchet, Carrillo, Masmoudi)

Soit u_0 une fonction positive telle que $u_0 \ln(u_0) \in L^1(\mathbb{R}^2)$ et $(1 + \|x\|^2)u_0 \in L^1(\mathbb{R}^2)$.

Supposons

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx = 8\pi,$$

alors il existe une solution d'énergie globale en temps du système (III.7) associée à u_0 . De plus, pour toute suite temporelle $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$ qui converge vers $+\infty$, la suite de fonctions $(u(\cdot, t_n))_{n \in \mathbb{N}}$ converge à extraction près, au sens faible- $*$ dans l'espace des mesures, vers une masse de Dirac de poids 8π , placée au centre de masse de u_0 ; c'est-à-dire, il existe $x^* \in \mathbb{R}^2$ tel que

$$u(\cdot, t_n) \rightharpoonup 8\pi\delta_{x^*}, \quad \text{faiblement } - * \text{ au sens des mesures.}$$

Ce beau résultat se base sur l'énergie libre (III.8) et sur l'inégalité de Hardy-Littlewood-Sobolev logarithmique.

L'étude de l'explosion en temps infini dans le cas de la masse critique est poursuivi par Blanchet, Carlen et Carrillo dans [39] en 2011. On pourra se référer à l'article [38] d'Adrien Blanchet pour une vision plus globale de ces phénomènes par le prisme du transport optimal et à la thèse de Franca Hoffmann pour une excellente introduction sur les principes mathématiques en jeu ([159]) dans le cadre général des équations du type (III.15).

Le cas de la version parabolique-parabolique (III.2) avec sensibilité χ linéaire dans le plan \mathbb{R}^2 entier avait été étudié par Toshitaka Nagai ; il avait notamment indiqué l'existence d'une masse critique en dessous de laquelle les solutions sont globales en temps dans [234] en 2001, mais il ne proposait pas de démonstration de la valeur de cette masse. L'article de Biler, Karch, Laurençot et Nadzieja dans le cas parabolique-parabolique se limitait aux solutions à symétrie radiale. En

2008, Vincent Calvez et Lucilla Corrias affinent ce résultat dans [72] : ils utilisent la fonctionnelle

$$\mathcal{F}[u] = \int_{\mathbb{R}^2} u \ln(u) - \int_{\mathbb{R}^2} nc - \frac{1}{2} \int_{\mathbb{R}^2} |\nabla c|^2 + \frac{\beta}{2} \int_{\mathbb{R}^2} c^2, \quad (\text{III.25})$$

et démontrent l'existence globale de solutions faibles pour toute solution sous la masse critique $\frac{8\pi}{\alpha\chi_0}$ émanant de conditions initiales (u_0, c_0) vérifiant $u_0 \ln(u_0) \in L^1(\mathbb{R}^2)$, $u_0(1 + \|x\|^2) \in L^1(\mathbb{R}^2)$, $v_0 \in H^1(\mathbb{R}^2)$ si $\beta > 0$ ou $v_0 \in L^1(\mathbb{R}^2)$ et $\nabla c_0 \in L^2(\mathbb{R}^2)$ si $\beta = 0$, $n_0 v_0 \in L^1(\mathbb{R}^2)$. Ces hypothèses sont enlevées dans [235] mais pour des masses initiales inférieures strictement à $\frac{4\pi}{\alpha\chi_0}$. Noriko Mizoguchi démontre dans [221] en 2011 le même résultat (sans les hypothèses de Calvez et Corrias sur u_0) pour la masse $\frac{8\pi}{\alpha\chi_0}$. Elle démontre également sous certaines conditions l'existence globale dans le cas de la masse critique $\|u_0\|_1 = \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}$.

À ce stade, une question restait ouverte. Dans le cas parabolique-elliptique et dans l'espace \mathbb{R}^2 entier, la masse critique 8π est une limite fine : en dessous il y a existence globale ; au dessus il y a explosion en temps fini ; les solutions dont la masse vaut 8π explosent en temps infini. Dans le cas parabolique-parabolique, l'existence globale avait été montré pour les masses inférieures à 8π et il était prouvé depuis l'insurmontable article d'Herrero et Velazquez ([153], cas d'un ouvert borné) que certaines solutions explosaient en temps fini. À la question de savoir si toutes les masses initiales sur-critiques explosent en temps fini, une réponse négative est donnée en 2011 par Piotr Biler, Lucilla Corrias et Jean Dolbeault dans [30] (ils s'inspirent de la méthode de [240]) : pour toute masse initiale $M_0 := \|u_0\|_1$, il existe un paramètre τ dans (III.2) considéré dans \mathbb{R}^2 tel qu'il existe une solution auto-similaire globale en temps de la forme

$$u(x, t) = \frac{1}{t} \phi\left(\frac{x}{\sqrt{t}}\right), \quad v(x, t) = \psi\left(\frac{x}{\sqrt{t}}\right).$$

4.c. Retour sur les solutions de Herrero et Velazquez

Revenons aux glorieuses estimées asymptotiques de Miguel Herrero et Juan Velazquez³¹. Comme on a pu le voir, l'explosion en temps fini est un phénomène générique dans le cas parabolique-elliptique et les connaissances sont moindres dans le cas parabolique-parabolique. On peut légitimement se demander si les solutions particulières radiales construites dans [152], [151] et [153] sont la règle ou l'exception.

Remarquons d'abord que l'explosion de la solution de Herrero et Velazquez n'est pas auto-similaire, c'est-à-dire que u n'est pas de la forme

$$\frac{1}{T_{max} - t} \phi\left(\frac{r}{\sqrt{T_{max} - t}}\right),$$

pour une fonction ϕ . Herrero, Medina et Velazquez ont en fait montré dans [149] qu'il n'était pas possible que l'explosion en temps fini soit auto-similaire en dimension deux (contrairement à la dimension trois, voir [150], [149], la discussion ci-dessus et celle ci-dessous).

Ensuite, Juan J. L. Velazquez a publié plusieurs articles numériques ou heuristiques sur la généralité de cette solution particulière. Dans [326], en 2002, il fait des calculs formels qui indiquent que la fameuse solution particulière est stable et qu'une légère modification de la condition initiale donne le même profil pour un point d'explosion et un temps d'explosion légèrement décalés. Il publiera en 2004 deux articles compagnons ([327] et [328]) sur le modèle

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u - \nabla \cdot \left(\frac{1}{\varepsilon} \frac{\varepsilon u}{1 + \varepsilon u} \nabla v \right), \quad \Delta v = u, \quad x \in \mathbb{R}^2, t \in \mathbb{R}_+^*.$$

³¹Que tout le monde cite et personne ne lit, et on comprend vite pourquoi...

Avec des méthodes de développements asymptotiques raccordés, il étudie la concentration des organismes dans ce modèle où les solutions existent en temps long lorsque le paramètre ε est proche de zéro, ce qui donne des informations heuristiques supplémentaires sur l'explosion en temps fini dans le cas limite $\varepsilon = 0$, qui n'est autre que le modèle réduit parabolique-elliptique (III.7); en particulier, cette approche produit une façon heuristique de continuer les solutions après l'explosion en temps fini dans le système limite. Velazquez fait également dans [329] la revue d'un certain nombre de résultats et de conjectures sur ces questions.

On pourra s'intéresser également à l'article de Yukihiro Seki, Yoshie Sugiyama et Juan Velazquez ([282]) en 2012 qui étudie de façon heuristique la formation d'une masse de Dirac dont la masse est un multiple de 8π . Pour un temps d'explosion T_{max} , la donnée initiale consiste en un nombre N de "pics", de masse proche de 8π , disposés sur les sommets d'un polygone, à une distance de l'ordre de $\sqrt{T_{max}}$ les uns des autres. Les calculs formels des auteurs pour deux pics, basés encore une fois sur la méthode des développements asymptotiques raccordés, montrent que les pics se rapprochent l'un de l'autre et que leur coalescence produit une mesure de Dirac de masse 16π . La construction utilisée indique que le même "résultat" est valable pour N pics dont la coalescence produit une mesure de Dirac de masse $8N\pi$. Des simulations numériques correspondant à ce résultat ont été produites par Norikazu Saito dans [275] en 2009. Saito propose dans [274] un schéma de type "upwind" adapté pour la simulation de l'explosion en temps fini. En 2013, Ibrahim Fatkullin propose également, dans l'article [123] une méthode subtile pour éviter les difficultés numériques liées à l'explosion et produire des informations numériques sur celle-ci : il utilise le processus stochastique sous-jacent pour remplacer la formation des singularités par l'agrégation d'un grand nombre de particules stochastiques en interaction (sa méthode peut s'étendre à d'autres modèles cinétiques); Fatkullin observe ainsi la formation de plusieurs pics disjoints (pas nécessairement au même temps) qu'on peut observer sur la figure 18. On peut légitimement supposer que les masses de Dirac qui se forment au même moment peuvent, ou non, se réunir au moment de l'explosion en fonction de la distance initiale qui les sépare, plus précisément selon l'ordre de grandeur cette distance au regard de la quantité $\sqrt{T_{max}}$.

En 2014, S. Dejak, D. Egli, P. M. Lushnikov et I. M. Sigal publient un autre article heuristique sur l'explosion en temps fini dans les systèmes de type Keller-Segel : [111]. Ils s'attardent sur la propriété d'auto-similarité du modèle réduit (III.7) : le système est invariant sous la transformation

$$u(x, t) \longrightarrow \frac{1}{\lambda^2} u\left(\frac{x}{\lambda}, \frac{t}{\lambda^2}\right), \quad c(x, t) \longrightarrow c\left(\frac{x}{\lambda}, \frac{t}{\lambda^2}\right),$$

et possède la solution stationnaire radiale explicite utilisée par Herrero et Velazquez

$$\bar{u}(r) = \frac{8}{(1+r^2)^2}, \quad \bar{c}(r) = -2 \ln(1+r^2), \quad r = \|x\|. \quad (\text{III.26})$$

Ils relève aussi que sous ce changement de variable, la masse initiale vérifie dans \mathbb{R}^d

$$\int_{\mathbb{R}^2} \frac{1}{\lambda^2} u_0\left(\frac{x}{\lambda}\right) dx = \lambda^{d-2} \int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx,$$

ce qui traduit le fait qu'en dimension $d = 2$ la norme L^1 soit critique. Les auteurs utilisent des arguments heuristiques, soutenus par quelques éléments de démonstration, afin d'indiquer que pour une condition initiale à symétrie radiale de masse strictement supérieure à 8π et suffisamment proche d'une fonction de la famille

$$\left(\bar{u}_\lambda : r \mapsto \bar{u}\left(\frac{r}{\lambda}\right)\right)_{\lambda \in \mathbb{R}_+^*}, \quad (\text{III.27})$$

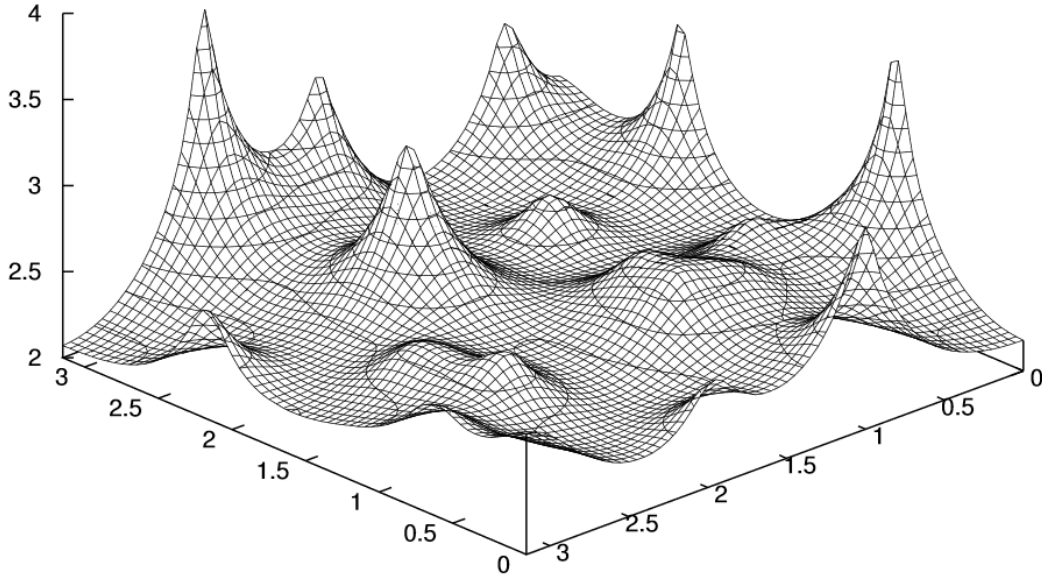


FIGURE 18 – Formation de masses de Dirac dans l'équation parabolique-parabolique de Keller-Segel (modèle (III.2)); simulation numérique par Ibrahim Fatkullin dans [123]. Il prend pour paramètres $\alpha = \beta = \tau = 1$, $\chi(v) = \frac{1}{10}v$, $\|u_0\|_1 = 25$. Le domaine spatial de taille $3,2 \times 3,2$ est discrétisé avec les pas $\Delta x = 0,05$ et $\Delta t = 0,1$; 4096 particules sont utilisées; la donnée initiale est aléatoire.

la solution de (III.7) se concentre en une masse de Dirac avec le profil asymptotique

$$u(x, t) = \frac{1}{\lambda(t)^2} \bar{u} \left(\frac{r}{\lambda(t)} \right) (1 + o(1)),$$

et la vitesse d'explosion

$$\lambda(t) = C \sqrt{T_{max} - t} e^{-\frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{|\ln(T_{max} - t)|}} |\ln(T_{max} - t)|^{\frac{1}{4}} (1 + o(1)), \quad t \rightarrow T_{max},$$

où $C \in \mathbb{R}_+^*$ est une constante. Ce profil et cette vitesse d'explosion correspondent à ceux du résultat rigoureux démontré par Herrero et Velazquez pour leur solution particulière dans un disque. Les auteurs de [111] proposent l'interprétation suivante : les solutions assez proches de la variété différentielle

$$\mathcal{M}_0 = \{ \bar{u}_\lambda \mid \lambda \in \mathbb{R}_+^* \},$$

sont capturées et glissent le long de celle-ci dans la direction $\lambda \rightarrow 0$ jusqu'à se concentrer en une masse de Dirac.

Pierre Raphaël et Rémi Schweyer apportent une première réponse rigoureuse à la question de la stabilité de l'explosion en 2014 dans l'article [266] (à l'occasion, semble-t-il, de la thèse de doctorat³² de Rémi Schweyer : [280]). Considérant le problème réduit (III.7), ils s'intéressent à la solution stationnaire radiale (III.26) ci-dessus. Comme les nombreuses études que nous avons

³²Oh! is this not the good ol' impostor syndrome coming back? Long time no see, my ol' friend, how ar' ya?

citées ci-dessus l'ont montré, cette fonction joue un rôle clef dans le comportement de l'équation et est en particulier un minimiseur (unique à déformation symétrique près) d'une inégalité de Hardy-Littlewood-Sobolev logarithmique pour une masse donnée : pour toute fonction u assez régulière telle que $\|u\|_1 = M \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\int u \ln(u) + \frac{4\pi}{M} \int vu \geq M(1 + \ln(\pi) - \ln(M)),$$

et on a lorsque

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx > \int_{\mathbb{R}^2} \bar{u}(x) dx = 8\pi,$$

la dissipation (pour les conditions initiales de variance finie)

$$\frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^2} \|x\|^2 u(x, t) dx = 4 \left(1 - \frac{\|u_0\|_1}{\|\bar{u}\|_1} \right) \|u_0\|_1,$$

qui implique l'explosion en temps fini pour des données assez concentrées (voir [42] et la discussion précédente sur les avancées historiques et l'utilisation du calcul des variations dans ce domaine).

L'approche de Raphaël et Schweyer consiste à utiliser des méthodes développées pour l'étude de l'explosion en temps fini dans d'autres équations présentant une criticalité pour la norme L^1 : l'équation de Schrödinger nonlinéaire en optique non-linéaire

$$i \frac{\partial u}{\partial t} + \Delta u + u|u|^2 = 0, \quad (x, t) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \quad u \in \mathbb{C}$$

le flot de la chaleur sur la sphère \mathbb{S}_2 en physique des cristaux

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + |\nabla u|^2 u, \quad (x, t) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \quad u \in \mathbb{S}_2$$

et une équation de Schrödinger dispersive dans le domaine du ferromagnétisme

$$u \wedge \partial_t u = \Delta u + |\nabla u|^2 u, \quad (x, t) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \quad u \in \mathbb{S}_2.$$

Pour ces problèmes, des méthodes robustes ont été développées pour construire des solutions qui explosent en temps fini et montrer sur celles-ci des résultats de stabilité (voir [210], [211], [212], [208], [213], [214], [264], [265]). Ces méthodes permettent d'éviter l'approche des développements asymptotiques raccordés utilisée par Herrero et Velazquez, qui est particulièrement difficile à rendre rigoureuse; elles consistent en la construction de solutions approchées en un sens approprié, qui suivent un flot approché, puis le contrôle du véritable flot sur ces approximations *via* des fonctionnelles de Liapunov adéquates et une méthode d'énergie générale qui s'applique indifféremment aux équations paraboliques et dispersives.

Raphaël et Schweyer définissent les espaces d'énergie suivant. L'espace $L_{\bar{u}}^2$ des fonctions de norme

$$\|u\|_{L_{\bar{u}}^2} = \left(\int_{\mathbb{R}^2} \frac{u(x)}{\bar{u}(x)} dx \right)^{\frac{1}{2}} = \frac{1}{2\sqrt{2}} \left(\int_{\mathbb{R}^2} (1 + \|x\|^2)^2 u(x) dx \right)^{\frac{1}{2}}$$

finie; l'espace $H_{\bar{u}}^2$ des fonctions de norme

$$\|u\|_{H_{\bar{u}}^2} = \|\Delta u\|_{L_{\bar{u}}^2} + \left\| \frac{\nabla u}{1 + \|x\|} \right\|_{L_{\bar{u}}^2} + \|u\|_2$$

finie ; l'espace d'énergie \mathcal{E} des fonctions de norme

$$\|u\|_{\mathcal{E}} = \|u\|_{H_u^2} + \|u\|_1$$

finie.

Ils démontrent³³

Théorème III.17 (Raphaël, Schweyer)

Soit $\alpha^* \in \mathbb{R}_+^*$, choisit quelconque mais assez petit. Il existe un ensemble de données initiales positives, à symétrie radiale, de la forme

$$u_0 = \bar{u} + \varepsilon_0 \in \mathcal{E}, \quad \|\varepsilon_0\| \ll 1,$$

pour lesquelles il existe des solutions correspondantes $u \in \mathcal{C}([0, T[, \mathcal{E})$ de (III.7) qui vérifient :

- la masse de ces solutions est légèrement sur-critique :

$$8\pi < \int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx < 8\pi + \alpha^* ;$$

- les solutions u correspondantes explosent en temps fini ;
- le profil de l'explosion est universel : pour toute telle solution u définie sur $[0, T_{max}[$, il existe une fonction $\varepsilon \in \mathcal{C}([0, T_{max}[, H_u^2)$ telle que

$$\lim_{x \rightarrow T_{max}} \|\varepsilon(t)\|_{H_u^2} = 0,$$

et

$$u(x, t) = \frac{1}{\lambda(t)^2} \left(\bar{u} \left(\frac{x}{\lambda(t)} \right) + \varepsilon(x, t) \right),$$

où la vitesse d'explosion universelle vérifie

$$\lambda(t) = \sqrt{T_{max} - t} e^{-\frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{\ln(T_{max} - t)} + O(1)}, \quad t \rightarrow T_{max} ; \quad (\text{III.28})$$

- le profil d'explosion est stable par petites perturbations de la donnée initiale : il existe $\eta(u_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si $w_0 \in \mathcal{E}$ est positive et que

$$\|u_0 - w_0\|_{\mathcal{E}} < \eta(u_0),$$

alors le profil d'explosion précédent est inchangé.

Il convient de remarquer que certains éléments de ce théorème avaient été conjecturés par Juan Velazquez dans les articles [326] et [329]. Les auteurs de l'article affirment que l'hypothèse de symétrie radiale n'est là que pour simplifier la démonstration et n'est en rien une limitation de la méthode. Ils semblent considérer qu'à un (considérable) effort technique près, le résultat général est valable.

³³Je n'ai faute de temps pas lu les détails de cette démonstration de 80 pages. Quand je serai à la retraite, peut-être...

En 2014, Rémi Schweyer publie, seul cette fois, un second article de quatre-vingt pages dans lequel il démontre un résultat similaire au théorème que nous venons d'énoncer dans le cas parabolique-parabolique (un modèle proche de (III.2)), dans le plan entier \mathbb{R}^2 : il existe des données initiales de la forme

$$u_0 = \bar{u} + \varepsilon_0, \quad v_0 = \bar{u} + \eta_0$$

vérifiant

$$8\pi < \int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx < 8\pi + \alpha^* \ll 1,$$

telles que les solutions (u, v) de (III.2) avec $\beta = 0$, $\alpha = -1$ et $\chi(v) = -v$ correspondantes explosent en temps fini et vérifient

$$u(x, t) = \frac{1}{\lambda(t)^2} \left(\bar{u} \left(\frac{x}{\lambda(t)} \right) + \varepsilon \left(\frac{x}{\lambda(t)}, t \right) \right), \quad v(x, t) = \frac{1}{2\pi} \ln(\cdot) * \bar{u} \left(\frac{x}{\lambda(t)} \right) + \eta(x, t),$$

où $\varepsilon(t)$ et $\eta(t)$ tendent vers 0 pour une norme *ad hoc*. $\lambda(t)$ est toujours défini par (III.28) et la propriété de stabilité est également vérifiée.

On remarque, comme dans les articles de Herrero et Velazquez, que la vitesse d'explosion et le profil sont identiques en première approximation dans les cas parabolique-elliptique et parabolique-parabolique. Schweyer fait la remarque que cela ne va pas de soit et qu'il existe des contre-exemples pour d'autres équations, comme l'équation de Zakahrov en physique des plasmas (voir [209]).

Si on exclut l'article [228] (produit à la même époque, mais qui semble perdu dans les limbes depuis 2013) de Noriko Mizoguchi et Michael Winkler, le résultat de Schweyer est le premier à démontrer l'explosion en temps fini dans le cas parabolique-parabolique sur \mathbb{R}^2 entier (le résultat de Herrero et Velazquez dans [153] n'est valable que pour un disque borné).

Par des méthodes similaires, Tej-Eddine Ghoul et Nader Masmoudi obtiennent en 2016 dans l'article [133] un résultat d'universalité et de stabilité pour des solutions qui explosent en temps infini dans le cas critique, pour le système parabolique-elliptique réduit (III.7). Leur résultat correspond avec les conjectures formulées par les physiciens Pierre-Henry Chavanis et Clément Sire dans [88] et exploite les calculs spectraux et les intuitions numériques qu'on peut trouver dans [73]. Le résultat précis est le suivant.

Théorème III.18 (Ghoul, Masmoudi)

Pour tout $A_0 \in \mathbb{R}_+^*$, il existe $\mu_0^* \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour tout $\mu_0 \in]0, \mu_0^*[$, pour toute donnée initiale u_0 de la forme

$$u_0 = \frac{1}{\mu_0} \left(\bar{u} \left(\frac{x}{\sqrt{\mu_0}} \right) e^{-\frac{x^2}{2}} + \tilde{\varepsilon}_0 \left(\frac{x}{\sqrt{\mu_0}} \right) \right), \quad \text{où } \int_{\mathbb{R}^2} \frac{|\tilde{\varepsilon}_0(y)|^2}{\bar{u}(y)} dy < A_0 \mu_0,$$

et (en notant $x = (x_1, x_2)$) telle que

$$\int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) dx = 8\pi, \quad \int_{\mathbb{R}^2} u_0(x) x_i dx = 0, \quad i \in \{1, 2\}, \quad I := \int_{\mathbb{R}^2} \|x\|^2 u_0(x) dx < +\infty,$$

la solution correspondante explose en temps infini et vérifie

- universalité du profil d'explosion : il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ et $\lambda \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+)$ tels que pour t assez grand, on a

$$u(x, t) = \frac{1}{\lambda(t)^2} \left(\bar{u} \left(\frac{x}{\lambda(t)} \right) e^{-\frac{x^2}{2t}} + \tilde{\varepsilon} \left(\frac{x}{\lambda(t)}, t \right) \right),$$

avec	$\int_{\mathbb{R}^2} \frac{ \tilde{\varepsilon}(y, t) ^2}{\bar{u}(y)} e^{\frac{ y ^2}{2t \ln(2t+1)}} dy \leq \frac{C}{t \ln(t)},$
et	$\lambda(t) = \frac{\sqrt{I}}{\sqrt{\ln(2t+1) + O(\ln(\ln(t)))}} ;$
•	stabilité du profil d'explosion : le profil d'explosion est stable par petites perturbations de u_0 .

Ghoul et Masmoudi remarquent également que si l'on fait un changement d'échelle,

$$u_{0,a} = \frac{1}{a^2} u_0 \left(\frac{x}{a} \right),$$

avec $a \in \mathbb{R}_+^*$, la solution devient

$$u_a(x, t) = \frac{1}{a^2 \lambda(\frac{t}{a^2})^2} \left(\bar{u} \left(\frac{x}{a \lambda(\frac{t}{a^2})} \right) e^{-\frac{a^2 x^2}{2t}} + \tilde{\varepsilon} \left(\frac{x}{a \lambda(\frac{t}{a^2})}, \frac{t}{a^2} \right) \right)$$

et se comporte donc asymptotiquement de la même façon que dans leur théorème. Ils montrent également qu'on peut enlever l'hypothèse de petitesse sur la donnée initiale dans le cas radial.

Ces résultats d'universalité et de stabilité de l'explosion en temps fini ou infini, aussi impressionnant qu'ils soient, ont le défaut de provenir de méthodes perturbatrices et de ne concerner par conséquent qu'un type particulier de conditions initiales (de la forme $u_0 = \bar{u} + \varepsilon_0$, ε_0 assez petit).

Une autre somme colossale de travaux a été effectuée par Noriko Mizoguchi et ses coauteurs. Tout d'abord, elle affirme (voir l'introduction et l'abstract de [223]) avoir démontré, dans [228] et [229] avec Michael Winkler et seule dans [222], que l'explosion en temps fini est un phénomène "fréquent" en un sens topologique approprié pour le système de Keller-Segel parabolique-parabolique (III.2) avec $\tau > 0$ et $\chi(v) = \chi_0 v$. Cependant, ces articles ne sont pas disponibles pour le moment et rien n'indique qu'ils le seront bientôt. Selon les informations officielles dont nous disposons, et eu égard aux brillantes carrières et aux nombreux hauts faits de Noriko Mizoguchi et Michael Winkler, il est raisonnable de supposer que ces articles existent et démontrent bien ce que prétend Mizoguchi dans [223].

Notons que dans un article lui parfaitement accessible ([226]), Noriko Mizoguchi et Philippe Souplet démontrent en 2014 la non-dégénérescence locale des points d'explosion pour le système parabolique-parabolique

$$\partial_t u = \nabla \cdot (\nabla u - u^m \nabla v), \quad \tau \partial_t v = \Delta v - \beta v + u,$$

qui se réduit à (III.2) dans le cas $m = 1$ (ce type de systèmes avait été analysé, entre autres, dans [166] en 2005). Plus précisément Mizoguchi et Souplet démontrent, dans un ouvert $\Omega \subset \mathbb{R}^d$ assez régulier et en supposant soit $1 \leq m > 2$ et $\tau > 0$, soit $0 < m < 1$ et $\tau = 1$, qu'il existe une constante $\varepsilon = \varepsilon(d, \tau, m)$ telle qu'en tout point d'explosion $x_0 \in \bar{\Omega}$, on a

$$\limsup_{t \rightarrow T_{max}, x \rightarrow x_0} (T_{max} - t)^{\frac{1}{m}} u(x, t) \geq \varepsilon.$$

Il obtiennent également la borne inférieure globale

$$\forall t \in [0, T_{max}[, \quad \frac{C}{T_{max} - t} \leq \|u(t)\|_\infty^m + \|u(t)\|_\infty^{2(m-1)} \|\nabla v(t)\|_\infty^2 ,$$

où $C = C(d, \tau, m) \in \mathbb{R}_+^*$ et avec la convention $\infty/\infty = \infty$. En particulier, dans le cas $1 \leq m < 2$, ils montrent

$$\forall t \in [0, T_{max}[, \quad \frac{C}{(T_{max} - t)^{\frac{1}{m}}} \leq \|u(t)\|_\infty + \|\nabla v(t)\|_\infty^{\frac{2}{2-m}}.$$

On sait donc à ce stade que l'explosion est toujours linéaire ou sur-linéaire.

Mizoguchi écrit ensuite l'article [223], publié en 2016, où elle démontre, dans un disque de \mathbb{R}^2 , que toute solution à symétrie radiale du système parabolique-parabolique (III.2) (avec $\chi(v) = v$, $\alpha = \beta = \tau = 1$) dont le temps d'existence T_{max} est fini présente une explosion de type II. Il convient de remarquer que le résultat avait été démontré pour le système parabolique-elliptique par Takasi Senba dans [286] en 2007. Rappelons aussi qu'une explosion en temps fini est dite de type I si

$$\|u(t)\|_\infty \leq \frac{C}{T_{max} - t},$$

et de type II dans le cas contraire.

Deux ans plus tard, en 2018, Noriko Mizoguchi publie un second article, [224], où elle démontre le même résultat sans l'hypothèse de symétrie radiale :

Théorème III.19 (Mizoguchi)

Soit Ω un ouvert lisse et borné de \mathbb{R}^2 . Toute solution régulière de (III.2) avec $\chi(v) = v$, $\alpha = \beta = \tau = 1$ qui explose en temps fini présente une explosion de type II.

4.d. L'explosion en dimension supérieure ou égale à trois

Nous allons nous intéresser à présent à l'explosion en temps fini en dimension trois et plus, que nous décrirons avec moins de détails car nous connaissons beaucoup moins le sujet³⁴.

Systèmes paraboliques-elliptiques :

Comme l'indiquent les résultats que nous avons cités dans la partie sur les solutions radiales (théorèmes III.7 et III.9), l'explosion en temps fini en dimension trois ou plus est qualitativement différente du cas bidimensionnel. Dans le cas parabolique-elliptique, on trouve des solutions qui explosent en temps fini pour toutes les masses initiales. Le résultat de Nagai (théorème III.7, dans [231]) indiquait dès 1995 que toute condition initiale radiale assez concentrée, c'est-à-dire telle que

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x\|^d dx < \varepsilon(R, d, \|u_0\|_1),$$

explose en temps fini. Le résultat de Herrero, Medina et Velazquez (théorème III.9 dans [150] et [149]) indiquait en 1997-1998 que les explosions en temps fini en dimension trois peuvent consister en l'implosion d'ondes de choc radiales auto-similaires de profil asymptotique

$$u(r, t) \sim \left(\frac{8\pi}{\alpha\chi_0} + \varepsilon \right) \frac{1}{4\pi r^2}, \quad r \rightarrow 0.$$

Outre les articles de Herrero, Medina et Velazquez, on peut citer celui de Takasi Senba en 2005 ([285]) et celui de Yoshikazu Giga, Takasi Senba et Noriko Mizoguchi en 2010 ([134]). Tous ces

³⁴Et que la recherche nous semble également être moins avancée sur ce cas que sur celui de la dimension deux, mais cela peut être un biais personnel

résultats confirment, en toute dimension $d \geq 3$, dans une boule ou dans \mathbb{R}^d entier, l'existence de solutions radiales positives auto-similaires qui explosent en temps fini et sont de la forme

$$u(r, t) = \frac{1}{T_{max} - t} \phi \left(\frac{r}{\sqrt{T_{max} - t}} \right),$$

avec un profil $\phi : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ strictement décroissant qui vérifie

$$\lim_{r \rightarrow +\infty} r^2 \phi(r) = L \in \mathbb{R}_+^*.$$

Le profil asymptotique est alors de la forme,

$$U(x) = \lim_{t \rightarrow T_{max}} u(x, t) = \frac{L}{x^2},$$

pour tout $x \neq 0$, avec convergence dans $L_{loc}^1(\mathbb{R}^n)$. Les auteurs et l'auteurice de [134] montrent que cette limite L n'est pas universelle : ils construisent une suites de profils auto-similaires ϕ_n tels qu'aucune valeur limite L^n correspondante n'est égale à une valeur L_m , avec $m \neq n$; ils et elle montrent également que toute solution qui explose en temps fini et dont l'explosion est de type I est asymptotiquement auto-similaire au moment de l'explosion. Ces solutions auto-similaires ont une singularité intégrable et ne concentrent pas de masse comme c'est le cas en dimension deux. Cependant, on peut remarquer que Herrero, Medina et Velazquez construisent également des solutions explosives qui vérifient

$$\lim_{r \rightarrow 0} \limsup_{t \rightarrow T} \int_{\|x\| \leq r} u(x, t) dx = C.$$

et concentrent donc de la masse.

On peut alors légitimement se demander si ces solutions auto-similaires explosives ne sont pas une exception mathématique au milieu d'un océan de solutions qui concentrent de la masse en explosant. L'article heuristique et numérique [51], de Michael Brenner, Peter Constantin, Leo Kadanoff, Alain Schenkel, et Shankar Venkataramani avait en 1999 confirmé la cohabitation de ces deux profils d'explosion et indiqué qu'ils étaient tous deux stables, au sens où il pouvaient être obtenus sans ajustement fin des paramètres et étaient conservés lorsque la donnée initiale variait légèrement. Cependant, aucun résultat analytique rigoureux n'a corroboré ces calculs pendant près de vingt ans.

Très récemment, en 2019, Philippe Souplet et Michael Winkler ont publié l'article [300] qui donne une réponse à cette question : non, ces solutions auto-similaires ne sont pas une exception. Plus précisément, ils démontrent le résultat très complet que voici :

Théorème III.20 (Souplet, Winkler)

Soit $d \geq 3$. Considérons le problème (III.5) avec $\Omega = B(0, R)$ ou le problème (III.7) dans \mathbb{R}^d . Soit $u_0 \in L^\infty(\omega)$ une condition initiale positive à symétrie radiale, décroissante en fonction de r et non-constante telle que la solution (u, v) correspondante explose en temps fini au temps T . Alors,

- s'il s'agit d'une solution de (III.5) : l'ensemble des points d'explosion est $\{0\}$ et il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\forall x \in \Omega, \forall t \in]0, T[, \quad u(x, t) \leq \frac{C}{\|x\|^2},$$

et u converge dans $L^1(\Omega)$ vers le profil asymptotique défini par $U(x) = \lim_{t \rightarrow T} u(x, t)$;

- s'il s'agit d'une solution de (III.5) : si l'on suppose également que l'ensemble des points d'explosion n'est pas l'espace \mathbb{R}^d entier, alors cet ensemble est $\{0\}$ et il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\forall x \in B(0, 1), \forall t \in]0, T[, \quad u(x, t) \leq \frac{C}{\|x\|^2};$$

- dans les deux cas : si de plus $u_0 \in \mathcal{C}^1(\bar{\Omega})$ et si pour tout $r \in [0, R]$

$$r^{d-1} \frac{\partial u_0}{\partial r} + u_0(r) \int_0^r (u_0(s) - \mu) s^{d-1} ds \geq 0,$$

avec $\mu = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u_0$ pour le système (III.5) et $\mu = 0$ pour le système (III.7), alors il existe $c, \eta \in \mathbb{R}_+^*$ tels que

$$\forall x \in B(0, \eta) \setminus \{0\}, \quad \frac{c}{\|x\|^2} \leq U(x).$$

Revenons en arrière, en 1995. Toshitaka Nagai démontre que pour toute masse initiale les solutions radiales explosent en temps fini lorsque que la condition initiale est assez concentrée au sens du moment d'ordre d . Ce résultat peut être amélioré : en dimension trois ou plus, la norme critique est la norme $L^{\frac{d}{2}}$ (ce qui donne bien L^1 en dimension deux). À notre connaissance, ce résultat a été démontré pour la première fois dans le cas parabolique-elliptique par Lucilla Corrias, Benoît Perthame et Hatem Zaag dans [102] en 2004. Ils démontrent

Théorème III.21 (Corrias, Perthame, Zaag)

Soit $\Omega = \mathbb{R}^d$ avec $d \geq 2$. Considérons le modèle réduit parabolique-elliptique (III.7) ou le système parabolique-elliptique (III.2) avec $\tau = 0$, $\alpha = 1$ et $\chi(v) = \chi_0 v$. Soit $u_0 \in L^1(\mathbb{R}^d)$ une donnée initiale positive. Alors il existe une constante $K_0 = K_0(\chi_0, d)$ telle que si

$$\|u_0\|_{\frac{d}{2}} \leq K_0,$$

alors il existe une solution faible globale en temps (u, v) positive telle que pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+^*$, $\|u(t)\|_1 = \|u_0\|_1$ et

$$\forall p \in \left[\max\left(1, \frac{d}{2} - 1\right), \frac{d}{2} \right], \quad \|u(t)\|_p \leq \|u_0\|_p.$$

Si $d \geq 3$, il existe une constante $C(\chi_0, d)$ telle que si

$$\int_{\mathbb{R}^d} \|x\|^2 u_0(x) dx \leq C \left(\int_{\mathbb{R}^d} u_0(x) dx \right)^{\frac{d}{d-2}},$$

alors il n'existe aucune solution régulière globale en temps à décroissance rapide associée à u_0 .

Notons que ce théorème ne dit pas que toute solution dont la norme $L^{\frac{d}{2}}$ dépasse une certaine

limite explose en temps fini mais que la deuxième condition est, évidemment, en contradiction avec la première sur la norme $L^{\frac{d}{2}}$ car

$$\left(\int_{\mathbb{R}^d} u_0(x) \, dx \right)^d \leq \left(\int_{\mathbb{R}^d} \|x\|^2 u_0(x) \, dx \right)^{d-2} \|u_0\|_{\frac{d}{2}}^2.$$

Ces résultats sont améliorés en 2012 par Vincent Calvez, Lucilla Corrias et Mohamed Abderahman Ebde dans l'article [71] dont nous parlons ci-dessous. En dehors de l'article de Yoshie Sugiyama ([304], 2010) qui ne clos pas la question mais s'y intéresse, nous n'avons pas trouvé d'article qui propose un résultat fin sur l'explosion au dessus de la norme critique $L^{\frac{d}{2}}$, mais la bibliographie est si vaste et si touffue que le résultat peut exister et avoir échappé à notre vigilance.

Systèmes paraboliques-paraboliques :

Il semble que le cas parabolique-parabolique soit encore un problème ouvert dans une large mesure. La norme $L^{\frac{d}{2}}$ y est encore critique pour l'existence globale. Lucilla Corrias et Benoît Perthame étendent dans [101] le théorème III.21 : il y a existence globale de solutions faibles dès lors que la condition initiale (u_0, v_0) est assez petite dans $L^a(\mathbb{R}^d)$, $a > \frac{d}{2}$ pour u_0 et dans $L^d(\mathbb{R}^d)$ pour ∇c_0 . Corrias et Perthame montrent également un effet régularisant et une propriété d'hypercontractivité pour ces solutions. Un résultat d'existence en temps long de solutions fortes est montré par Hideo Kozono et Yoshie Sugiyama pour des données initiales petites et un peu plus régulières dans [180].

Une première intuition sur l'explosion dans le cas complètement parabolique est donnée dans l'article [71] que nous avons évoqué ci-dessus. Le système parabolique-parabolique (III.2) avec diffusion τ y est considéré, et il est montré (en dimension $d \geq 3$ bien entendu) sous des hypothèses sur la concentration de la condition initiale que pour une solution définie sur $[0, T_{max}[$, où $T_{max} \in]0, +\infty]$, on a

$$\frac{2(d-2)}{C\tau^{1-\gamma}} \leq \sup_{t \in [0, T_{max}[} \|u(t)\|_{\frac{d}{2}}$$

où $C \in \mathbb{R}_+^*$ et $\gamma \in]0, 1[$ sont des constantes indépendantes de τ . On retrouve à la limite l'explosion en temps fini ou infini pour le système parabolique-elliptique.

Le premier résultat sur des solutions non-bornées du problème parabolique-parabolique en dimension trois ou plus nous semble venir de Michael Winkler dans l'article [347] en 2010. Cependant, le résultat n'indique pas si l'explosion se fait en temps fini ou infini.

Michael Winkler améliore son résultat dans le très impressionnant article [351], publié en 2013, dans lequel il affirme démontrer pour la première fois l'existence de solutions qui explosent en temps fini pour le système parabolique-parabolique en dimension trois et plus. Il utilise comme beaucoup d'auteurs la fonctionnelle d'énergie libre naturellement associée au système, et rappelle qu'en notant

$$\mathcal{F} = \frac{1}{2} \int_{\Omega} |\nabla v|^2 + \frac{1}{2} \int_{\Omega} v^2 - \int_{\Omega} uv + \int_{\Omega} u \ln(u)$$

l'énergie et

$$\mathcal{D} = \int_{\Omega} \left(\frac{\partial v}{\partial t} \right)^2 + \int_{\Omega} u \left| \frac{\nabla u}{u} - \nabla v \right|^2$$

son taux de dissipation, on a

$$\frac{d}{dt} \mathcal{F}(u(\cdot, t), v(\cdot, t)) \leq -\mathcal{D}(u(\cdot, t), v(\cdot, t)). \quad (\text{III.29})$$

C'était avec cette fonctionnelle que Winkler avait dans [347] montré que les solutions peuvent être non-bornées : si l'énergie initiale $\mathcal{F}(u_0, v_0)$ est négative et grande en norme, elle ne peut pas être à la fois globale en temps et bornée. En étudiant de façon plus subtile (III.29), Michael Winkler démontre

Théorème III.22 (Winkler)

Soit Ω la boule de centre 0 et de rayon R dans \mathbb{R}^d , avec $d \geq 3$. Soit $M_0, A \in \mathbb{R}_+^*$. Il existe $T = T(M_0, A) \in \mathbb{R}_+^*$ et $K = K(M_0, A) \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépendent de M_0 et A tels que pour toute condition initiale (u_0, v_0) vérifiant

$$(u_0, v_0) \in \left\{ (u_0, v_0) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,\infty}(\Omega) \mid \begin{array}{l} u_0, v_0 \text{ sont positives et radiales,} \\ \int_{\Omega} u_0 = M_0, \|v_0\|_{W^{1,2}} \leq A, \mathcal{F}(u_0, v_0) \leq -K \end{array} \right\}, \quad (\text{III.30})$$

alors la solution correspondante du problème (III.2) avec $\tau = \alpha = \beta = 1$ et $\chi(v) = v$ explose en temps fini avant le temps T .

Winkler montre également que cet ensemble de données initiales d'énergie très négative est loin d'être vide ou anecdotique :

Théorème III.23 (Winkler)

Soit Ω la boule de centre 0 et de rayon R dans \mathbb{R}^d , avec $d \geq 3$. Pour $p \in]1, \frac{2d}{d+1}[$, tout $M_0, A \in \mathbb{R}_+^*$, l'ensemble défini par (III.30) est dense dans l'espace des fonctions à symétrie radiale de $\mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,\infty}(\Omega)$ pour la topologie de $L^p(\Omega) \times W^{1,2}(\Omega)$.

Ce résultat signifie en particulier que pour tout $(u_0, v_0) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,\infty}(\Omega)$ à symétrie radiale et pour tout $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$, il existe une condition initiale $(u_{0,\varepsilon}, v_{0,\varepsilon}) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,\infty}(\Omega)$ telle que

$$\|u_{0,\varepsilon} - u_0\|_p + \|v_{0,\varepsilon} - v_0\|_{W^{1,2}} < \varepsilon,$$

et la solution issue de $(u_{0,\varepsilon}, v_{0,\varepsilon})$ explose en temps fini. Les états stationnaires constants du problème sont donc tous instable : il existe des données initiales arbitrairement proches qui explosent en temps fini. Cela confirme, quarante ans plus tard, l'intuition de l'article fondateur de Keller et Segel : ces équations amplifient les instabilités et conduisent à une agrégation ; c'est une propriété intrinsèque du modèle simplifié (III.2) et probablement de la plupart de ses variantes ; comme l'ont indiqué les calculs de Velazquez dans [327] et [328] en dimension deux, dont nous parlions plus haut, cela correspond également à des propriétés d'agrégation dans les modèles dont les solutions ne peuvent pas exploser en temps fini.

Remarque sur la diffusion non-linéaire :

Il est intéressant de remarquer que lorsque la diffusion est non-linéaire, c'est-à-dire

$$\partial_t u = \nabla \cdot (\nabla u^m - u \nabla v)$$

avec $m > 1$, le comportement est différent : Adrien Blanchet, José Carrillo et Philippe Laurençot trouvent dans [40] et pour le cas parabolique-elliptique de ce système avec diffusion non-linéaire, une masse critique fine

$$M_c = \left(\frac{2}{(m-1)C^*c_d} \right)^{\frac{d}{2}},$$

avec C^* une constante intervenant dans une variante de l'inégalité de Hardy-Littlewood-Sobolev logarithmique et

$$c_d = \frac{1}{(d-2)\sigma_d}, \quad \sigma_d = \frac{2\pi^{\frac{d}{2}}}{\Gamma(\frac{d}{2})}.$$

Cette analyse du système avec diffusion critique en dimension $d \geq 3$ est continuée, cette fois dans le cas parabolique-parabolique, avec les outils du transport optimal dans [43], en 2013, par Adrien Blanchet et Philippe Laurençot.

Pour ce système avec diffusion non-linéaire et dans le cas parabolique-parabolique, il existe en dimension trois et plus une valeur critique

$$m_c = \frac{d-2}{d},$$

telle que lorsque $m > m_c$ la diffusion non-linéaire domine le terme de chimiotaxie $-\nabla \cdot (u\nabla v)$, conduisant à l'existence globale pour une vaste classe de données initiales, et lorsque $m < m_c$ le terme de chimiotaxie prend le dessus et les solutions explosent aisément en temps fini (dans ce cas, on peut même avoir explosion en dimension un, voir par exemple [94]). L'explosion en temps fini pour ces modèles avec diffusion non-linéaire a été étudiée dans le cas critique par Philippe Laurençot et Noriko Mizoguchi dans [189] en 2017, pour les dimensions trois et quatre. Dans [169] en 2017, Kazuhiro Ishige, Philippe Laurençot et Noriko Mizoguchi montrent que dans le cas d'une diffusion non-linéaire critique m_c ou sous-critique $m < m_c$, l'explosion en temps fini ne peut être que de type II.

4.e. Explosion en temps fini pour des modèles avec prolifération

Il existe à ce jour très peu de résultats sur l'explosion en temps fini dans les modèles de type Keller-Segel avec prolifération. Pour ces modèles, la conservation de la masse n'a plus lieu d'être et la plupart des méthodes utilisées pour le système standard s'effondrent. En effet, la plupart des démonstrations d'explosion en temps fini pour les modèles de type Keller-Segel se basent sur l'énergie libre (III.8) ou (III.25), sur le contrôle du moment d'ordre d

$$\int_{\Omega} \|x\|^d u(x, t) dx,$$

ou sur la transformation, dans le cas de la symétrie radiale, du système de deux équations en une seule équation parabolique à laquelle on peut appliquer le principe du maximum. Le fait que la masse ne soit pas constante fait échouer toutes ces approches.

L'existence de solutions au modèle logistique (III.10) qui explosent en temps fini est par exemple un problème extrêmement difficile. Les premiers résultats disponibles concernaient uniquement sa version simplifiée hyperbolique-elliptique (III.12), avec pour commencer le résultat de Michael Winkler en dimension un, produit en 2014 dans l'article [353] et son analogue en dimension supérieure démontré par Johannes Lankeit dans [184] peu après :

Théorème III.24 (Winkler, Lankeit)

Supposons $\mu \in]0, 1[$. Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p \in]\frac{1}{1-\mu}, +\infty[$.

- Supposons $d = 1$ et $\Omega =]0, 1[$. Alors il existe $C(p) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour $q \in]1, +\infty[$, pour tout $u_0 \in W^{1,q}(\Omega)$ positive, si

$$\|u_0\|_p > C(p) \max\left(\frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u_0(x) dx, \frac{r}{\mu}\right), \quad (\text{III.31})$$

alors la solution correspondante de (III.12) explose en temps fini et

$$\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

- Supposons $d \geq 2$ et soit Ω la boule de centre 0 et de rayon R . Alors il existe $C(p) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour $q \in]d, +\infty[$, pour tout $u_0 \in W^{1,q}(\Omega)$ positive, à symétrie radiale, si (III.31) alors la solution correspondante de (III.12) explose en temps fini et

$$\limsup_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

Ce résultat est ensuite utilisé par Winkler dans [353] et Lankeit dans [184] pour démontrer le théorème III.5 que nous avons précédemment énoncé.

Un résultat sans hypothèse de symétrie radiale a été démontré indépendamment par Kyungkeun Kang et Angela Stevens dans [173] en 2016 sur la version hyperbolique-elliptique (III.12) du modèle logistique, ce que l'on peut résumer par le théorème qui suit.

Théorème III.25 (Kang, Stevens)

Si $r \geq 0$, $\mu > 0$, $n \geq 2$, $\gamma > 0$, Ω est l'espace \mathbb{R}^n ou un domaine borné convexe de \mathbb{R}^n dont la frontière est lisse, $u_0 \in W^{2,\eta}(\Omega) \cap L^1(\Omega)$ pour tout $\eta \in]1, +\infty[$ et u_0 est positive, alors, pour tout $p \in]1, +\infty[$, il existe un temps maximal $T^* \in]0, +\infty[$ et pour tout $T \in]0, T^*[$ une unique solution faible (u, v) de (III.12), positive, telle que $u \in L([0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \cap L^{\infty}([0, T[\times \Omega)$ et $v \in L([0, T[, W^{2,p}(\Omega)) \cap L^{\infty}([0, T[\times \Omega)$. En outre, on a

- si $\gamma = 1$, si $0 < \mu < 1$, si $\frac{1}{1-\mu} < p$, il existe une constante $C_p \in \mathbb{R}_+^*$ telle que si $\|u_0\|_p > C_p$, alors $T^* = +\infty$ et

$$\lim_{t \rightarrow T^*} \|u(\cdot, t)\|_p = \lim_{t \rightarrow T^*} \|u(\cdot, t)\|_{\infty} = +\infty ;$$

- si $\gamma = 1$, si $\mu \geq 1$, alors $T^* = +\infty$;
- si $\gamma < 1$, il existe une constante $C_p \in \mathbb{R}_+^*$ telle que si $\|u_0\|_p > C_p$, alors $T^* = +\infty$ et

$$\lim_{t \rightarrow T^*} \|u(\cdot, t)\|_p = \lim_{t \rightarrow T^*} \|u(\cdot, t)\|_{\infty} = +\infty ;$$

- si $\gamma > 1$, $T^* = +\infty$.

Lorsque $\gamma = 1$, de nombreux résultats assurent l'existence de solutions faibles globales en

temps (voir la discussion que nous avons faite plus haut sur les résultats d'existence pour le modèle (III.10)).

On pourrait penser que tout terme sur-linéaire comme celui de (III.10) suffit à assurer l'existence globale ; il n'en est rien, comme le démontre Michael Winkler dans l'article [349], en 2011, dans lequel il démontre pour le système

$$\begin{cases} \partial_t u &= \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v) + f(u), & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ 0 &= \Delta v + u - M(t) & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} &= \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) &= u_0(x) & x \in \Omega, \end{cases} \quad (\text{III.32})$$

avec

$$M(t) = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u(x, t) \, dx,$$

le résultat que voici.

Théorème III.26 (Winkler)

Supposons que $d \geq 5$ et que Ω est une boule de \mathbb{R}^d . Supposons qu'il existe $\kappa, \mu, A \in \mathbb{R}_+^*$ tels que f vérifie $f \in \mathcal{C}([0, +\infty[) \cap \mathcal{C}^1(]1, +\infty[)$ et

$$\forall u \in \mathbb{R}_+^*, \quad f(u) \geq -\mu u^\kappa, \quad \text{et} \quad f(u) \leq A(1 + u).$$

Alors, dès lors que

$$\kappa < \frac{3}{2} + \frac{1}{2(d-1)},$$

pour tout $M_0, T_0 \in \mathbb{R}_+^*$, il existe une condition initiale $u_0 \in \mathcal{C}^\infty(\bar{\Omega})$ telle que

$$\frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u_0(x) \, dx = M_0,$$

et il existe une unique solution maximale classique (u, v) de (III.32), elle est définie sur $\Omega \times]0, T^*[$, avec $T^* < +\infty$ et

$$\limsup_{t \rightarrow T^*} \|u(t)\|_\infty = +\infty.$$

Remarquons que les hypothèses du théorème couvrent en particulier le cas

$$f(u) = ru - \mu u^{1+\gamma},$$

avec

$$\gamma < \frac{1}{2} + \frac{1}{2(d-1)},$$

soit à peu de chose près une occurrence du système (III.10) en dimension cinq ou plus. Cela couvre aussi la non-linéarité de type Gompertz définie par

$$f(u) = -\mu u \ln\left(\frac{u}{A}\right).$$

Remarquons encore que l'exposant limite κ tend vers $\frac{3}{2}$ lorsque la dimension tend vers l'infini.

Pour finir avec nos maigres trouvailles sur l'explosion en temps fini dans les modèles de type Keller-Segel avec croissance, l'article [188] d'Evangelos Latos et Takashi Suzuki que nous avons cité précédemment montre un résultat d'explosion pour une équation de la forme


$$\partial_t u = \Delta u - \chi_0 \nabla \cdot (u \nabla v) + \gamma f(u),$$

lorsque f est concave et vérifie

$$f(0) \geq 0, \quad f'(0) > 0, \quad f(0) < -\frac{4d(d-1)}{\gamma}.$$

IV. Etude mathématique du modèle décrivant les E. Coli chimiotactiques

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
 les mathématiciens et la mathématicienne
 Rafal Celinski, Grzegorz Karch, Danielle Hilhorst et Masayasu Mimura.
 Les résultats présentés ci-dessous sont contenus dans l'article [81].


 DANS cette section nous faisons l'analyse mathématique du modèle développé par Aotani, Mimura et Mollee dans [11]. Nous construisons des solutions locales en temps, puis nous démontrons leur existence en temps long sous certaines conditions sur la dimension, les conditions initiales ou les paramètres. Par commodité, nous rappelons ici le système d'équations que nous étudions :

$$\left\{ \begin{array}{ll}
 \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \partial_t c = d_c \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \partial_t n = d_n \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \partial_t w = b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 u(x, 0) = u_0(x), \quad c(x, 0) = c_0(x), & x \in \Omega, \\
 n(x, 0) = n_0(x), \quad w(x, 0) = w_0(x), & x \in \Omega.
 \end{array} \right. \quad (\heartsuit)$$

Remarquons que la dernière équation, celle de w peut être mise de côté dans l'analyse du système (\heartsuit) , puisqu'on a sous les bonnes hypothèses de régularité

$$w(x, t) = w_0(x) + \int_0^t b(n(x, s))u(x, s) \, ds.$$

Nous étudierons également la version parabolique-elliptique-parabolique de ce modèle :

$$\left\{ \begin{array}{ll}
 \partial_t u = \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\
 u(x, 0) = u_0(x), \quad n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega.
 \end{array} \right. \quad (\clubsuit)$$

Pour ce système, on posera directement

$$w(x, t) = w_0(x) + \int_0^t b(n(x, s))u(x, s) \, ds.$$

On fera sur les paramètres et fonctions du système les hypothèses suivantes

$$\left\{ \begin{array}{l} \bullet d_c, d_n, \alpha, \beta, \gamma \in \mathbb{R}_+^*; \\ \bullet g \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+), \quad g(0) = 0, \\ \quad g \text{ est bornée et strictement croissante sur } \mathbb{R}_+ \text{ et } \lim_{s \rightarrow +\infty} g(s) = G_0; \\ \bullet b \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+), \quad b(0) = B_0 > 0, \\ \quad b \text{ est positive et strictement décroissante sur } \mathbb{R}_+; \\ \bullet \chi \in \mathcal{C}^2(\mathbb{R}_+), \quad \chi' \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \quad \chi'' \in L^\infty(\mathbb{R}_+). \end{array} \right. \quad (\text{IV.1})$$

Lors de l'étude du système elliptique, on ajoutera l'hypothèse

$$\chi \in \mathcal{C}^3(\mathbb{R}_+), \quad \chi' \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \quad \chi'' \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \quad \chi''' \in L^\infty(\mathbb{R}_+) \quad (\text{IV.2})$$

1. Existence et unicité de solutions forte

1.a. Existence locale pour le modèle parabolique

Un triplet (u, c, n) de fonctions suffisamment régulières est solution du problème si et seulement si il vérifie la formulation de Duhamel suivante

$$\begin{aligned} u(t) = e^{\Delta t} u_0 - \int_0^t \nabla \cdot \left(e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) \right) ds \\ + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) \left(g(u(s)) n(s) - b(n(s)) \right) ds, \end{aligned} \quad (\text{IV.3})$$

$$c(t) = e^{(d_c \Delta - \beta)t} c_0 + \alpha \int_0^t e^{(d_c \Delta - \beta)(t-s)} u(s) ds, \quad (\text{IV.4})$$

$$n(t) = e^{d_n \Delta t} n_0 - \gamma \int_0^t e^{d_n \Delta(t-s)} g(u(s)) n(s) u(s) ds. \quad (\text{IV.5})$$

Le symbole $\{e^{\Delta t}\}_{t \geq 0}$ représente le semi-groupe d'opérateur généré dans $L^p(\Omega)$ par le Laplacien avec condition de Neumann au bord sur l'ouvert Ω dont le bord est lisse. Nous rappelons dans l'appendice des estimées usuelles pour ce semi-groupe (lemme A.12).

La démonstration suivante s'inspire de l'article [166] de Horstmann et Winkler ; elle peut être généralisée à de nombreux systèmes semilinéaires paraboliques, comme on peut le voir *e.g.* dans le livre de Yagi [357].

Théorème IV.1

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et faisons les hypothèses (IV.1). Soit $p \in]d, +\infty[$. Pour toute donnée initiale positive $(u_0, c_0, n_0, w_0) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,p}(\Omega) \times \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times \mathcal{C}(\bar{\Omega})$, il existe $T_{\max} \in]0, +\infty]$ et une unique solution (u, c, n, w) telle que

$$u, c, n, w \in \mathcal{C}(\bar{\Omega} \times [0, T_{\max}[) \times \mathcal{C}^{2,1}(\bar{\Omega} \times]0, T_{\max}[),$$

De plus, si $T_{\max} < +\infty$, alors

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} (\|u(t)\|_\infty + \|c(t)\|_{W^{1,p}}) = +\infty. \quad (\text{IV.6})$$

Démonstration : La fonction w est directement et continûment déterminée par (u, c, n) et peut ne pas être incluse dans la démonstration. Il suffit de l'exprimer en fonction d'une intégrale impliquant u et n et de vérifier que l'on obtient exactement la conclusion du théorème à partir de ce qui suit.

Soit $T \in \mathbb{R}_+^*$ et soit l'ensemble

$$B_{T,R}(0) = \left\{ (u, c, n) \in \mathcal{C}([0, T], \mathcal{C}(\bar{\Omega})) \times L^\infty(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \times \mathcal{C}([0, T], \mathcal{C}(\bar{\Omega})) : \right. \\ \left. \sup_{0 \leq t \leq T} \|u(t)\|_\infty \leq R, \quad \sup_{0 \leq t \leq T} \|c(t)\|_{W^{1,p}} \leq R, \quad \sup_{0 \leq t \leq T} \|n(t)\|_\infty \leq R \right\},$$

muni de la distance

$$d((u, c, n), (\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n})) = \max\left(\sup_{0 \leq t \leq T} \|u(t) - \tilde{u}(t)\|_\infty, \quad \sup_{0 \leq t \leq T} \|c(t) - \tilde{c}(t)\|_{W^{1,p}}, \quad \sup_{0 \leq t \leq T} \|n(t) - \tilde{n}(t)\|_\infty \right),$$

L'espace métrique ainsi défini est complet.

Soit $(u_0, c_0, n_0) \in \mathcal{C}(\bar{\Omega}) \times W^{1,p}(\Omega) \times \mathcal{C}(\bar{\Omega})$ et soit l'application \mathcal{F} sur $B_{T,R}(0)$ qui à (u, c, n) associe le triplet $F((u, c, n))$ défini par la formulation de Duhamel ci-dessus. Nous allons montrer que, étant donné R , c'est une application contractante pour T assez petit.

Soit $(u, c, n), (\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n}) \in B_{T,R}(0)$; on a

$$d(\mathcal{F}(u, c, n), \mathcal{F}(\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n})) = \max\left(\sup_{0 \leq t \leq T} A_1(t), \quad \sup_{0 \leq t \leq T} A_2(t), \quad \sup_{0 \leq t \leq T} A_3(t) \right)$$

avec

$$A_1(t) = \left\| \int_0^t \nabla \cdot e^{\Delta(t-s)} \left(u(s) \nabla \chi(c(s)) - \tilde{u}(s) \nabla \chi(\tilde{c}(s)) \right) ds \right. \\ \left. + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} \left(u(s)(g(u)n - b(n))(s) - \tilde{u}(s)(g(\tilde{u})\tilde{n} - b(\tilde{n}))(s) \right) ds \right\|_\infty, \\ A_2(t) = \left\| \alpha \int_0^t e^{(d_c \Delta - \beta)(t-s)} \left(u(s) - \tilde{u}(s) \right) ds \right\|_{W^{1,p}}, \\ A_3(t) = \left\| \gamma \int_0^t e^{d_n \Delta(t-s)} \left(g(u(s))n(s)u(s) - g(\tilde{u}(s))\tilde{n}(s)\tilde{u}(s) \right) ds \right\|_\infty.$$

On a en outre

$$\|u \nabla \chi(c) - \tilde{u} \nabla \chi(\tilde{c})\|_p \leq \|u - \tilde{u}\|_\infty \|\nabla c\|_p \sup_{|c| \leq R} |\chi'(c)| \\ + \|c - \tilde{c}\|_\infty \|\nabla c\|_p \|\tilde{u}\|_\infty \sup_{|c| \leq R} |\chi''(c)| \\ + \|\nabla c - \nabla \tilde{c}\|_p \|\tilde{u}\|_\infty \sup_{|c| \leq R} |\chi'(c)|,$$

ce qui donne par injection de $W^{1,p}(\Omega)$ dans $L^\infty(\Omega)$,

$$\|u \nabla \chi(c) - \tilde{u} \nabla \chi(\tilde{c})\|_p \leq \|u - \tilde{u}\|_\infty \|\nabla c\|_p \|\chi'\|_\infty + \|c - \tilde{c}\|_{W^{1,p}} \|\nabla c\|_p \|\tilde{u}\|_\infty \|\chi''\|_\infty + \|c - \tilde{c}\|_{W^{1,p}} \|\tilde{u}\|_\infty \|\chi'\|_\infty.$$

Ensuite,

$$\|b(n)u - b(\tilde{n})\tilde{u}\|_\infty \leq \|u - \tilde{u}\|_\infty \sup_{|n| \leq R} |b(n)| + \|\tilde{u}\|_\infty \|n - \tilde{n}\|_\infty \sup_{|n| \leq R} |b'(n)| \\ \|g(u)un - g(\tilde{u})\tilde{u}\tilde{n}\|_\infty \leq \|n - \tilde{n}\|_\infty \sup_{|u| \leq R} |g(u)u| + \|u - \tilde{u}\|_\infty \|\tilde{n}\|_\infty \sup_{|u| \leq R} |g'(u)u + g(u)|.$$

On combine ces inégalités avec les estimées suivantes pour le semi-groupe de la chaleur (voir lemme A.12 dans l'annexe)

$$\exists C \in \mathbb{R}_+^*, \forall v \in L^\infty(\Omega), \forall t \in \mathbb{R}_+^*, \quad \|e^{t\Delta}v\|_\infty \leq \|v\|_\infty \quad \text{and} \quad \|\nabla e^{t\Delta}v\|_\infty \leq Ct^{-\frac{1}{2}(1+\frac{d}{p})} \|v\|_p,$$

ce qui permet de déduire, sachant que $-\frac{1}{2}(1+\frac{d}{p}) < 1$ du fait de l'hypothèse $d < p$,

$$\begin{aligned} \int_0^t \left\| \nabla \cdot e^{\Delta(t-s)} \left(u(s) \nabla \chi(c(s)) - \tilde{u}(s) \nabla \chi(\tilde{c}(s)) \right) \right\|_\infty ds \\ \leq \sup_{0 \leq t \leq T} \|u \nabla \chi(c) - \tilde{u} \nabla \chi(\tilde{c})\|_p \int_0^t Cs^{-\frac{1}{2}(1+\frac{d}{p})} ds \\ \leq 2CT^{1-\frac{1}{2}(1+\frac{d}{p})} \sup_{0 \leq t \leq T} \|u \nabla \chi(c) - \tilde{u} \nabla \chi(\tilde{c})\|_p \end{aligned}$$

et donc, en majorant $A_2(t)$ comme le font Horstmann et Winkler dans [166], il existe $\delta_1 \in \mathbb{R}_+^*$ et $\delta_2 \in [0, 1[$ tels que,

$$\begin{aligned} \sup_{0 \leq t \leq T} A_1(t) &\leq \left(2CT^{1-\frac{1}{2}(1+\frac{d}{p})} (2R \|\chi'\|_\infty + R^2 \|\chi''\|_\infty) + T(G_0R + R \sup_{0 \leq y \leq R} |g'(y)y + g(y)| \right. \\ &\quad \left. + B_0 + R \sup_{0 \leq y \leq R} |b'(y)|) \right) d(u, c, n), (\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n}), \\ \sup_{0 \leq t \leq T} A_2(t) &\leq \delta_1 T^{1-\delta_2} d(u, c, n), (\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n}), \\ \sup_{0 \leq t \leq T} A_3(t) &\leq T\gamma \left(G_0R + R \sup_{0 \leq y \leq R} |g'(y)y + g(y)| \right) d(u, c, n), (\tilde{u}, \tilde{c}, \tilde{n}) \end{aligned}$$

L'application \mathcal{F} est donc une contraction dès lors que T est choisi assez petit relativement à R et aux paramètres et fonctions du système ; elle admet un unique point fixe d'après le théorème du point fixe de Picard. On vérifie de même que si R est choisi de sorte que

$$\max(\|u_0\|_\infty, \|c_0\|_{W^{1,p}}, \|n_0\|_\infty) \leq \frac{R}{2},$$

alors pour T assez petit par rapport à R , $\mathcal{F}(B_{T,R}(0)) \subset B_{T,R}(0)$

Justifions maintenant les propriétés de régularité de l'unique solution : les conditions initiales sont dans $\mathcal{C}(\bar{\Omega})$. D'après les propriétés du semi-groupe de la chaleur et en utilisant le principe de "bootstrap", nous obtenons la régularité souhaitée (voir [354] et sa bibliographie pour les propriétés de l'opérateur Laplacien, [357] pour une introduction plus générale, etc), ou encore [166].

On applique ensuite le principe du maximum au système : pour toute donnée initiale positive, la solution (u, c, n) est positive pour tout temps (voir théorème IV.2 ci-dessous pour une autre approche) et par conséquent le terme $g(u)nu$ est positif. On applique alors encore le principe du maximum à n afin d'obtenir (voir aussi le théorème IV.2 ci-dessous)

$$\forall t \in]0, T_{\max}[, \quad \|n(t)\|_\infty \leq \|n_0\|_\infty. \quad (\text{IV.7})$$

Enfin, nous démontrons en raisonnant par l'absurde la propriété (IV.6). Supposons que le temps maximal d'existence T_{\max} de l'unique solution est fini et que

$$\sup_{t \in [0, T_{\max}[} \left(\|u(t)\|_\infty + \|c(t)\|_{W^{1,p}} + \|n(t)\|_\infty \right) < R < +\infty.$$

Dans la construction des solutions locales effectuée ci-dessus, nous pouvons choisir R assez grand pour tout $(u(t), c(t), n(t))$ pris comme une condition initiale. Comme explicité précédemment, le temps local d'existence $T(R)$ pour une donnée initiale $u(t)$, $t < T_{\max}$ ne dépend que de R et des autres constantes. Nous pouvons donc choisir t assez proche de T_{\max} pour avoir $t + T(R) > T_{\max}$.

Cela constitue une contradiction avec le caractère maximal de T_{\max} . Par conséquent, en utilisant (IV.7),

$$\sup_{t \in [0, T_{\max}[} \left(\|u(t)\|_{\infty} + \|c(t)\|_{W^{1,\infty}} \right) = +\infty. \quad \blacksquare$$

On a obtenu au passage le résultat de positivité suivant que nous allons obtenir de nouveau par une méthode différente.

Théorème IV.2

Si $u_0 \geq 0$, $c_0 \geq 0$, $n_0 \geq 0$, $w_0 \geq 0$ presque partout alors toute solution locale ayant les propriétés décrites dans le théorème IV.1 définie sur $[0, T_{\max}[$ est positive sur $[0, T_{\max}[$. De plus, on a

$$\forall t \in [0, T_{\max}[, \quad \|n(t)\|_{\infty} \leq \|n_0\|_{\infty}.$$

Démonstration : Soit H une fonction de poids telle que

$$H(u) := \begin{cases} \frac{1}{2}u^2 & \text{for } -\infty < u < 0, \\ 0 & \text{for } 0 \leq u < \infty. \end{cases}$$

Alors la fonction ϕ définie par $\psi(t) = \int_{\Omega} H(u(t)) dx$ est continûment différentiable et $\psi(0) = 0$ pour tout donnée initiale positive u_0 .

En suivant le raisonnement de [357, Ch. 12, Sec. 1.3] on montre que $\psi'(t) \leq C\psi(t)$ pour tout $t \in [0, T]$. Alors, $\psi(0) = 0$ implique $\psi(t) \equiv 0$ pour tout $t \in [0, T]$ et conséquemment $u(t) \geq 0$ pour tout $t \in [0, T]$.

On raisonne de la même façon pour c et n .

On obtient alors $w(t) \geq 0$ pour tout $t \in [0, T]$ par positivité de u . \blacksquare

Remarque IV.3. Dans le théorème IV.1, on pourrait améliorer l'estimée (IV.6) et obtenir

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

Il faudrait pour cela montrer que si la norme $\|u(t)\|_{\infty}$ est uniformément bornée, alors $\|c(t)\|_{W^{1,p}}$ est uniformément bornée aussi. On pourrait à cette fin s'inspirer de la démonstration du lemme 3.2 dans la revue [19]³⁵.

1.b. Existence locale pour le modèle parabolique-elliptique-parabolique

Dans la construction des solutions locales qui va suivre, nous nous inspirons de celle effectuée dans [309] pour le modèle (III.10) et des idées présentées dans la revue [19].

Avec les même notations que précédemment, les solutions régulières du problème (♣) vérifient la formule de Duhamel

$$u(t) = e^{\Delta t} u_0 + \int_0^t \nabla \cdot e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) ds + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) (g(u)n - b(n))(s) ds, \quad (\text{IV.8})$$

³⁵Mais la thèse est courte, la vie l'est aussi, et la gloire éphémère de l'optimalité ne vaut pas toujours la sueur de la généralisation.

$$n(t) = e^{d_n \Delta t} n_0 - \gamma \int_0^t e^{d_n \Delta(t-s)} g(u(s)) n(s) u(s) ds. \quad (\text{IV.9})$$

où pour tout $t \in \mathbb{R}_+$, $c(t)$ est l'unique solution de

$$\begin{aligned} -\Delta c(t) + \beta c(t) &= \alpha u(t) \quad \text{pour } x \in \Omega \quad \text{et } t > 0, \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} &= 0 \quad \text{pour } x \in \partial\Omega \quad \text{et } t > 0. \end{aligned} \quad (\text{IV.10})$$

Théorème IV.4

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Soit $\eta \in]0, 1[$, pour toutes données initiales positives satisfaisant $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$ et vérifiant la condition de Neumann homogène au bord de Ω , il existe un temps maximal $T_{\max} \in]0, +\infty]$ tel que le problème (\clubsuit) a une unique solution

$$(u, c, n) \in \mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T_{\max}[).$$

De plus, si $T_{\max} < +\infty$, alors

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

Démonstration : D'abord, si $u \in \mathcal{C}^{\eta, \frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times (0, T))$, la solution c de (IV.10) vérifie $c \in \mathcal{C}^{2+\eta, \frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times (0, T))$ et il existe une constante $K \in \mathbb{R}_+$ telle que, pour tout $t \in \mathbb{R}_+$,

$$\|\nabla c(t)\|_{\infty} \leq K \|u(t)\|_{\infty}. \quad (\text{IV.11})$$

Fixons ensuite la valeur $R \in \mathbb{R}_+$ de sorte que

$$\max(\|u_0\|_{\infty}, \|n_0\|_{\infty}) \leq \frac{R}{2},$$

et définissons l'espace

$$V_{T,R} = \left\{ (u, n) \in \mathcal{C}^{\eta, \frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T])^2 \right. \\ \left. \sup_{0 \leq t \leq T} \|u(t)\|_{\infty} \leq R, \quad \sup_{0 \leq t \leq T} \|n(t)\|_{\infty} \leq R \right\}.$$

Soit $\mathcal{F} = \mathcal{F}(u, n) : V_{T,R} \rightarrow V_{T,R}$ la fonctionnelle définie par les membres de droite des équations (IV.8)–(IV.10).

Soit $(u, n) \in V_{T,R}$, on note

$$\mathcal{F}(u, n) = (\tilde{u}, \tilde{n}).$$

On a alors,

$$\begin{aligned} \|\tilde{u}\|_{\infty} &\leq \left\| e^{t\Delta} u_0 \right\|_{\infty} + \left\| \int_0^t \nabla \cdot e^{\Delta(t-s)} \left(u(s) \nabla \chi(c(s)) \right) ds \right\|_{\infty} \\ &\quad + \left\| \int_0^t e^{\Delta(t-s)} \left(u(s) (g(u)n - b(n))(s) \right) ds \right\|_{\infty}, \end{aligned} \quad (\text{IV.12})$$

and

$$\|\tilde{n}\|_{\infty} \leq \left\| e^{t\Delta} n_0 \right\|_{\infty} + \gamma \left\| \int_0^t e^{d_n \Delta(t-s)} \left(g(u(s)) n(s) u(s) \right) ds \right\|_{\infty}.$$

Comme dans le cas parabolique, nous écrivons,

$$\|u \nabla \chi(c)\|_\infty \leq \|u(t)\|_\infty \|\chi'\|_\infty \|\nabla c\|_\infty,$$

$$\|(g(u)n - b(n))u\|_\infty \leq (G_0 \|n\|_\infty + B_0) \|u\|_\infty,$$

et nous combinons ces inégalités avec (IV.11) et les estimées de semi-groupe suivantes

$$\|e^{t\Delta} v\|_\infty \leq \|v\|_\infty \quad \text{and} \quad \|\nabla e^{t\Delta} v\|_\infty \leq C t^{-\frac{1}{2}} \|v\|_\infty$$

(voir le lemme A.12 en appendice); nous déduisons

$$\begin{aligned} \sup_{0 \leq t \leq T} \|\tilde{u}\|_\infty &\leq \frac{R}{2} + 2\sqrt{TC}K \|\chi'\|_\infty R^2, \\ \sup_{0 \leq t \leq T} \|\tilde{n}\|_\infty &\leq \frac{R}{2} + T\gamma G_0 R^2 \end{aligned} \quad (\text{IV.13})$$

De plus, par les propriétés de régularité de l'intégrale et du semi-groupe de la chaleur, nous déduisons des formules de Duhamel

$$\tilde{u}, \tilde{n} \in \mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T]) \subset \mathcal{C}^{\eta, \frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T]). \quad (\text{IV.14})$$

Par conséquent, si T est assez petit par rapport à C, K, R, γ, G_0 et $\|\chi'\|_\infty$, on a $\mathcal{F}(V_{T,R}) \subset V_{T,R}$. L'injection $\mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T]) \hookrightarrow \mathcal{C}^{\eta, \frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times [0, T])$ étant compacte, $\mathcal{F}(V_{T,R})$ est un ensemble relativement compact de $V_{T,R}$. La fonctionnelle continue \mathcal{F} a donc un point fixe par le théorème du point fixe de Schauder.

Prouvons maintenant l'unicité : supposons qu'il existe deux solutions (u_1, c_1, n_1) et (u_2, c_2, n_2) sur $[0, T]$ qui appartiennent aux espaces spécifiés. Soit U, C, N les fonctions définies par $U = u_1 - u_2$, $C = c_1 - c_2$ et $N = n_1 - n_2$.

On choisit R assez grand pour avoir

$$\sup_{t \in [0, T]} \|u_i(t)\|_\infty \leq R, \quad \sup_{t \in [0, T]} \|c_i(t)\|_\infty \leq R, \quad \sup_{t \in [0, T]} \|n_i(t)\|_\infty \leq R,$$

où $i \in \{1, 2\}$. Comme

$$\Delta \chi(c_i) = \chi''(c_i) |\nabla c_i|^2 + \chi'(c_i) (\beta c_i - \alpha u_i),$$

on a, pour $i \in \{1, 2\}$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_i}{\partial t} - \Delta u_i &= -\chi'(c_i) \nabla u_i \cdot \nabla c_i \\ &\quad - u_i \left(\chi''(c_i) |\nabla c_i|^2 + \chi'(c_i) (\beta c_i - \alpha u_i) \right) + (g(u_i) n_i - b(n_i)) u_i. \end{aligned} \quad (\text{IV.15})$$

Par conséquent,

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial t} - \Delta U &= -\chi'(c_1) \nabla U \cdot \nabla c_1 - \nabla u_2 \cdot (\chi'(c_1) \nabla c_1 - \chi'(c_2) \nabla c_2) \\ &\quad + \left(g(u_1) n_1 - b(n_1) + \chi''(c_1) |\nabla c_1|^2 + \chi'(c_1) (\beta c_1 - \alpha u_1) \right) u_1 \\ &\quad - \left(g(u_2) n_2 - b(n_2) + \chi''(c_2) |\nabla c_2|^2 + \chi'(c_2) (\beta c_2 - \alpha u_2) \right) u_2. \end{aligned} \quad (\text{IV.16})$$

On a

$$\begin{aligned} |b(n_1)u_1 - b(n_2)u_2| &\leq |U| \sup_{|n| \leq R} |b(n)| + |N| \sup_{s \in [0, T]} \|u_2(s)\|_\infty \sup_{|n| \leq R} |b'(n)|, \\ |g(u_1)u_1 n_1 - g(u_2)u_2 n_2| &\leq |N| \sup_{|u| \leq R} |g(u)u| + |U| \sup_{s \in [0, T]} \|n_2(s)\|_\infty \sup_{|u| \leq R} |g'(u)u + g(u)|, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 |u_1 \chi''(c_1) |\nabla c_1|^2 - u_2 \chi''(c_2) |\nabla c_2|^2| &\leq |U| \|\chi''\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|\nabla c_1(s)\|_\infty^2 \\
 &+ |C| \|\chi'''\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|u_2(s)\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|\nabla c_1(s)\|_\infty^2 \\
 &+ |\nabla C| \|\chi''\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|u_2(s)\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|\nabla c_1(s) + \nabla c_2(s)\|_\infty
 \end{aligned}$$

Nous avons également les bornes

$$|\chi'(c_1) \nabla U \cdot \nabla c_1 U| \leq \frac{1}{2} |\nabla U|^2 + \frac{1}{2} (\|\chi'\|_\infty \sup_{s \in [0, T]} \|\nabla c_1(s)\|_\infty)^2 U^2$$

$$\begin{aligned}
 |\nabla u_2 \cdot (\chi'(c_1) \nabla c_1 - \chi'(c_2) \nabla c_2) U| &\leq \frac{1}{2} (\sup_{s \in [0, T]} \|\nabla u_2(s)\|_\infty)^2 U^2 \\
 &+ \|\chi'\|_\infty^2 |\nabla C|^2 + (\sup_{s \in [0, T]} \|\nabla c_1(s)\|_\infty)^2 \|\chi''\|_\infty^2 |C|^2.
 \end{aligned}$$

En testant l'équation (IV.16) avec U , nous obtenons

$$\frac{d}{dt} \int_\Omega U^2 + \int_\Omega |\nabla U|^2 \leq \kappa_1 \left(\int_\Omega U^2 + \int_\Omega C^2 + \int_\Omega |\nabla C|^2 + \int_\Omega N^2 \right), \quad (\text{IV.17})$$

pour une constante $\kappa \in \mathbb{R}_+^*$ assez grande.

Nous avons en outre

$$-\Delta C + \beta C = \alpha U.$$

En testant cette équation avec C nous obtenons,

$$\int_\Omega |\nabla C|^2 + \beta \int_\Omega C^2 = \alpha \int_\Omega C U \leq \alpha \left(\frac{\beta}{2\alpha} \int_\Omega C^2 + \frac{\alpha}{2\beta} \int_\Omega U^2 \right),$$

et par suite

$$\int_\Omega |\nabla C|^2 + \frac{\beta}{2} \int_\Omega C^2 \leq \frac{\alpha^2}{2\beta} \int_\Omega U^2. \quad (\text{IV.18})$$

Enfin nous avons,

$$\frac{\partial N}{\partial t} = d_n \Delta N + \gamma(g(u_1)n_1u_1 - g(u_2)n_2u_2).$$

Le même raisonnement permet d'obtenir, pour une constante $\kappa_2 \in \mathbb{R}_+^*$ assez grande,

$$\frac{d}{dt} \int_\Omega N^2 + 2d_n \int_\Omega |\nabla N|^2 \leq \kappa_2 \left(\int_\Omega N^2 + \int_\Omega U^2 \right) \quad (\text{IV.19})$$

Avec (IV.17), (IV.18) et (IV.19), nous obtenons, pour une constante $\lambda \in \mathbb{R}_+^*$ assez grande,

$$\frac{d}{dt} \int_\Omega (U^2 + N^2) \leq \lambda \int_\Omega (U^2 + N^2), \quad (\text{IV.20})$$

et – puisque $U(0)^2 + N(0)^2 = 0$ – le lemme de Grönwall implique $U = 0$ et $N = 0$. On a donc également $C = 0$.

Comme dans le cas parabolique, les principes du maximum parabolique et elliptique impliquent que pour des données initiales u_0, n_0 positives la solution (u, c, n) est positive. De plus,

$$\forall t \in [0, T_{\max}[, \quad \|n(t)\|_\infty \leq \|n_0\|_\infty.$$

Pour finir, supposons que le temps maximal d'existence T_{\max} associé à l'unique solution est fini. Supposons aussi, par l'absurde, que

$$\sup_{t \in [0, T_{\max}[} \|u(t)\|_{\infty} < R < +\infty.$$

Dans la construction des solutions locales effectuée ci-dessus, nous pouvons choisir la constante R de façon à ce qu'elle soit assez grande pour construire une solution locale pour tout $(u(t), n(t))$ pris comme condition initiale. Le temps d'existence locale T ne dépendant que de R et des autres constantes, nous pouvons choisir t assez proche de T_{\max} pour avoir $t + T > T_{\max}$. C'est une contradiction puisque T_{\max} est le temps maximal d'existence pour (u_0, n_0) . On a donc :

$$\sup_{t \in [0, T_{\max}[} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty. \quad \blacksquare$$

Remarque IV.5. On a obtenu comme dans le cas parabolique la positivité des solutions pour des conditions initiales positives et la borne uniforme pour $n : \|n(t)\|_{\infty} \leq \|n_0\|_{\infty}$.

Remarque IV.6. L'hypothèse $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$ peut être remplacée sans trop de perte par $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{0,\eta}(\bar{\Omega})$ sans hypothèse cette fois sur le comportement au bord du domaine de u_0 et n_0 , comme le font par exemple Tello et Winkler dans [309]. La méthode de démonstration est sensiblement la même. Les solutions vérifierons alors

$$(u, c, n) \in \mathcal{C}^{2+\eta, 1+\frac{\eta}{2}}(\bar{\Omega} \times]0, T_{\max}[) \cap \mathcal{C}^0(\bar{\Omega} \times [0, T_{\max}[),$$

On peut également obtenir de telles solutions comme limites des solutions produites par le théorème IV.4 avec des suites de conditions initiales dans $\mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$ qui convergent vers $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{0,\eta}(\bar{\Omega})$ grâce à des estimées *a priori* uniformes appropriées.

2. Évolution en temps long

2.a. Solutions constantes en espace

Le cas de conditions initiales constantes en espace permet de voir que le système tend à se comporter de façon raisonnable : sur le long terme toutes les bactéries deviennent inactives par manque de nutriments et tout le chimioattractant disparaît puisqu'il n'est plus produit par des bactéries actives.

Théorème IV.7

Soit Ω un ouvert de \mathbb{R}^d . Faisons les hypothèses (IV.1) et supposons que les conditions initiales sont positives et constantes en espace, alors la solution locale

$$(\bar{u}, \bar{c}, \bar{n}, \bar{w}),$$

de (♣) ou de (♠) est définie sur $\Omega \times \mathbb{R}_+$, positive, constante en espace pour tout temps et il existe des constantes positives n_{∞} et w_{∞} telles que les solutions convergent exponentiellement vite vers le vecteur

$$(0, 0, n_{\infty}, w_{\infty}).$$

Démonstration : Les termes de diffusion et le terme dit de chimiotaxie $-\nabla \cdot (u\nabla\chi(c))$ sont nuls pour des solutions constantes en espace. Par conséquent, le problème (♣) se réduit dans ce cas au système d'équations différentielles ordinaires

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{u}}{dt} &= g(\bar{u})\bar{n}\bar{u} - b(\bar{n})\bar{u} \\ \frac{d\bar{c}}{dt} &= \alpha\bar{u} - \beta\bar{c} \\ \frac{d\bar{n}}{dt} &= -\gamma g(\bar{u})\bar{n}\bar{u} \\ \frac{d\bar{w}}{dt} &= b(\bar{n})\bar{u}.\end{aligned}\tag{IV.21}$$

Si l'on considère à la place le problème (♣), on a $\bar{c} = \frac{\alpha}{\beta}\bar{u}$, ce qui ne change pas l'analyse ci-dessous.

Les valeurs de \bar{c} et \bar{w} n'ayant aucune influence dans les équations décrivant l'évolution de \bar{u} et \bar{n} , on se ramène à l'étude du système

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{u}}{dt} &= g(\bar{u})\bar{n}\bar{u} - b(\bar{n})\bar{u} \\ \frac{d\bar{n}}{dt} &= -\gamma g(\bar{u})\bar{n}\bar{u},\end{aligned}\tag{IV.22}$$

où le vecteur $(0, \bar{n}_\infty)$ est un état stationnaire pour chaque constante positive \bar{n}_∞ . Remarquons à ce stade que, par un raisonnement classique, toute solution $(\bar{u}(t), \bar{n}(t))$ de (IV.22) qui commence dans le premier quadrant ($\bar{u} > 0, \bar{n} > 0$) à $t = 0$ reste dans ce quadrant du plan (\bar{u}, \bar{n}) pour tout temps (c'est en fait également prouvé dans le théorème IV.2, ci-dessus). Remarquons aussi que, d'après l'équation (IV.22) et les hypothèses (IV.1), la dérivée $\frac{d\bar{u}}{dt}$ est toujours négative dans le premier quadrant.

Séparons à présent le premier quadrant en deux régions où $\frac{d\bar{u}}{dt}$ a un signe constant, de la façon suivante. Puisque g est une fonction bornée strictement croissante, elle a une limite $G_0 = \lim_{s \rightarrow \infty} g(s)$. Donc, la bijection réciproque

$$g^{-1} : [0, G_0[\rightarrow [0, +\infty[$$

est une fonction strictement croissante et l'équation $g(\bar{u})\bar{n}\bar{u} - b(\bar{n})\bar{u} = 0$ pour $\bar{u} > 0$, peut être écrite comme

$$\bar{u} = f(\bar{n}) := g^{-1}\left(\frac{b(\bar{n})}{\bar{n}}\right).$$

Par les propriétés des fonctions g et b , f est une fonction strictement décroissante telle que

$$f(\bar{n}) \rightarrow 0 \quad \text{quand } \bar{n} \rightarrow +\infty \quad \text{et} \quad f(\bar{n}) \rightarrow +\infty \quad \text{quand } \bar{n} \rightarrow N_0,$$

où la constante $N_0 > 0$ est définie par l'identité $\frac{b(N_0)}{N_0} = G_0$. La courbe $\bar{u} = f(\bar{n})$ divise le premier quadrant du plan (\bar{u}, \bar{n}) en deux régions, où $\frac{d\bar{u}}{dt} < 0$ dans la région I et $\frac{d\bar{u}}{dt} > 0$ dans la région II (voir les courbes en pointillés sur la figure 19).

Pour tout $(\bar{u}(0), \bar{n}(0))$ dans la région I, les fonctions $\bar{n}(t)$ et $\bar{u}(t)$ sont décroissantes, cela entraîne $\lim_{t \rightarrow +\infty} (\bar{u}(t), \bar{n}(t)) = (0, \bar{n}_\infty)$ pour une constante $\bar{n}_\infty \geq 0$. C'est en fait une convergence à vitesse exponentielle car, pour une solution $(\bar{u}(t), \bar{n}(t))$ dans la région I on a

$$\frac{d\bar{u}}{dt} \leq (g(\bar{u}(0))\bar{n}(0) - b(\bar{n}(0)))\bar{u},$$

où $g(\bar{u}(0))\bar{n}(0) - b(\bar{n}(0)) < 0$ par les propriétés des fonctions g et b . De plus, d'après l'équation de \bar{n} , nous avons

$$\bar{n}_\infty = \bar{n}_0 - \gamma \int_0^\infty g(\bar{u}(s))\bar{n}(s)\bar{u}(s) ds.$$

Par conséquent

$$|\bar{n}(t) - \bar{n}_\infty| = \gamma \int_t^\infty g(\bar{u}(s))\bar{n}(s)\bar{u}(s) ds \leq C \int_t^\infty \bar{u}(s) ds \rightarrow 0$$

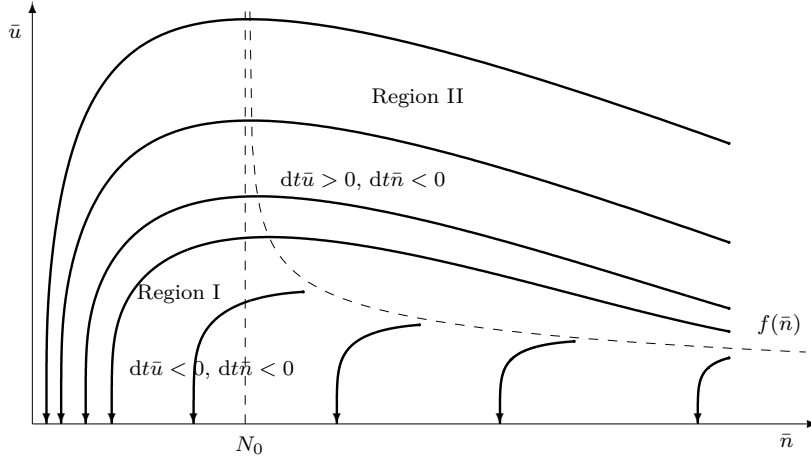


FIGURE 19 – Portrait de phase du système d'équations différentielles ordinaires (IV.22) avec $g(u) = \frac{u^4}{7^4 + u^4}$ et $b(n) = \frac{10}{1 + \frac{n}{7}}$.

exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow \infty$, en raison de la décroissance exponentielle de $\bar{u}(t)$.

Prouvons à présent que si une trajectoire commence dans la région II, alors elle doit entrer dans la région I. En effet, supposons que ce n'est pas le cas et que l'on a $\bar{u}(t) \geq \bar{u}(0)$ pour tout $t > 0$. D'après l'équation pour \bar{n} nous avons

$$\frac{d\bar{n}}{dt} \leq -\gamma g(\bar{u}(0))\bar{u}(0)\bar{n}$$

et donc

$$\bar{n}(t) \leq \bar{n}(0)e^{-t(\gamma g(\bar{u}(0))\bar{u}(0))} \rightarrow 0$$

lorsque $t \rightarrow +\infty$, ce qui constitue une contradiction. Nous avons donc prouvé

$$(\bar{u}(t), \bar{n}(t)) \rightarrow (0, \bar{n}_\infty)$$

exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow \infty$.

Décrivons enfin le comportement en temps long de $\bar{c}(t)$ et $\bar{w}(t)$. En résolvant l'équation régissant l'évolution de \bar{c} par rapport à la variable $\bar{c} = \bar{c}(t)$, on voit aisément que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{c}(t) = 0$ exponentiellement vite, car $\bar{u}(t)$ décroît exponentiellement. Dans le cas du système (♣), \bar{c} est proportionnel à \bar{u} et le résultat de convergence est donc le même.

De plus, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{w}(t) = \bar{w}_0 + \int_0^\infty b(\bar{n}(s))\bar{u}(s) ds =: \bar{w}_\infty, \quad (\text{IV.23})$$

où le membre de droite est fini et strictement positif car $b(\bar{n}(t))$ est borné et $\bar{u}(t)$ décroît exponentiellement vite. ■

2.b. Comportement de la masse

Considérons à présent les solutions de (♣) ou (♠) pour des données initiales non constantes et prouvons des résultats similaires à ceux du théorème IV.7 sur le comportement en temps long des intégrales $\int_\Omega u(x, t) dx$, $\int_\Omega c(x, t) dx$, $\int_\Omega n(x, t) dx$ et $\int_\Omega w(x, t) dx$, qui correspondent aux masses des densités respectives u , c , n et w .

Théorème IV.8

Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Faisons les hypothèses (IV.1) et pour le système (♣) l'hypothèse (IV.2). Supposons qu'une solution positive et régulière (u, c, n, w) du problème (♣) ou du problème (♠) existe pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+$.

Alors

$$\int_{\Omega} u(x, t) \, dx \longrightarrow 0 \quad \text{et} \quad \int_{\Omega} c(x, t) \, dx \longrightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow \infty,$$

et il existe des constantes $\tilde{n}_{\infty} \geq 0$ et $\tilde{w}_{\infty} > 0$ telles que

$$\int_{\Omega} n(x, t) \, dx \longrightarrow \tilde{n}_{\infty} \quad \text{et} \quad \int_{\Omega} w(x, t) \, dx \longrightarrow \tilde{w}_{\infty} \quad \text{quand } t \rightarrow \infty.$$

Démonstration : En intégrant sur Ω les équations de (♣), on obtient

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u \, dx &= \int_{\Omega} g(u)nu \, dx - \int_{\Omega} b(n)u \, dx \\ \frac{d}{dt} \int_{\Omega} c \, dx &= \alpha \int_{\Omega} u \, dx - \beta \int_{\Omega} c \, dx \\ \frac{d}{dt} \int_{\Omega} n \, dx &= -\gamma \int_{\Omega} g(u)nu \, dx \\ \frac{d}{dt} \int_{\Omega} w \, dx &= \int_{\Omega} b(n)u \, dx. \end{aligned} \tag{IV.24}$$

Dans le cas du problème (♠), on obtient la même chose mais avec à la place de la deuxième ligne

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \int_{\Omega} c(x, t) \, dx = \frac{\alpha}{\beta} \int_{\Omega} u(x, t) \, dx. \tag{IV.25}$$

Comme

$$\frac{d}{dt} \left(\int_{\Omega} u(t) \, dx + \frac{1}{\gamma} \int_{\Omega} n(t) \, dx + \int_{\Omega} w(t) \, dx \right) = 0,$$

nous avons la loi de conservation suivante pour la masse :

$$\int_{\Omega} u(t) \, dx + \frac{1}{\gamma} \int_{\Omega} n(t) \, dx + \int_{\Omega} w(t) \, dx = \int_{\Omega} u_0 \, dx + \frac{1}{\gamma} \int_{\Omega} n_0 \, dx + \int_{\Omega} w_0 \, dx, \tag{IV.26}$$

pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$. En particulier, ces fonctions étant positives, nous avons

$$\int_{\Omega} u(x, t) \, dx \leq \int_{\Omega} u_0 \, dx + \frac{1}{\gamma} \int_{\Omega} n_0 \, dx + \int_{\Omega} w_0 \, dx \quad \text{for all } t > 0. \tag{IV.27}$$

En additionnant la première équation de (IV.24) à la troisième équation de (IV.24) que multiplie γ^{-1} , puis en intégrant sur $[0, t]$, on obtient

$$\int_{\Omega} \left(u(t) + \frac{1}{\gamma} n(t) \right) \, dx = \int_{\Omega} \left(u_0 + \frac{1}{\gamma} n_0 \right) \, dx - \int_0^t \int_{\Omega} b(n(s))u(s) \, dx \, ds, \tag{IV.28}$$

qui implique, par positivité de b et u ,

$$\int_{\Omega} u(t) \, dx \leq \int_{\Omega} u_0 \, dx + \frac{1}{\gamma} \int_{\Omega} n_0 \, dx. \tag{IV.29}$$

Ensuite, nous observons que, puisque $g(u)nu \geq 0$, la troisième équation de (IV.24) implique que $\int_{\Omega} n(t) \, dx$ est décroissante; la limite suivante existe donc :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \int_{\Omega} n(t) \, dx = \tilde{n}_{\infty} \geq 0. \tag{IV.30}$$

Comme $b(n)u \geq 0$, l'équation (IV.28) implique que la fonction

$$t \mapsto \int_{\Omega} \left(u(x, t) + \frac{1}{\gamma} n(x, t) \right) dx$$

est également décroissante ; par conséquent, elle a une limite quand $t \rightarrow \infty$. Il existe donc une constante $u_{\infty} \geq 0$ telle que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \int_{\Omega} u(t) dx = u_{\infty}.$$

De plus, puisque $\int_{\Omega} (u(t) + \gamma^{-1}n(t)) dx$ est borné pour $t \geq 0$, l'égalité (IV.28) implique que $b(n)u \in L^1(]0, +\infty[, L^1(\Omega))$. Cependant, sachant que $b(n) \geq b(\|n_0\|_{\infty}) > 0$, on a

$$u \in L^1(]0, \infty[, L^1(\Omega)). \quad (\text{IV.31})$$

On a alors nécessairement $u_{\infty} = 0$.

Sachant que $b(n)u \in L^1(]0, \infty[, L^1(\Omega))$ la quatrième équation de (IV.24) implique

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \int_{\Omega} w(t) dx \equiv \int_{\Omega} w_0 dx + \int_0^{\infty} \int_{\Omega} b(n)u dx ds.$$

Enfin, la deuxième équation de (IV.24) (ou l'égalité (IV.25) dans le cas du problème (♣)) entraîne $\lim_{t \rightarrow +\infty} \int_{\Omega} c(t) dx = 0$ car $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_1 = 0$. Cela complète la preuve de IV.8. ■

Remarque IV.9. Si on suppose également $G_0 \|n_0\|_{\infty} - b(\|n_0\|_{\infty}) < 0$, où $b(\|n_0\|_{\infty}) = \inf_n b(n)$ et $G_0 = \sup_u g(u)$, on obtient la décroissance exponentielle de $\int_{\Omega} u(x, t) dx$. C'est une conséquence immédiate de la première équation de (IV.24) et de l'estimée

$$g(u)nu - b(n)u \leq (G_0 \|n_0\|_{\infty} - b(\|n_0\|_{\infty}))u < 0,$$

puisque $n(x, t) \leq \|n_0\|_{\infty}$ (cf. théorème IV.2 ou remarque IV.5).

Remarque IV.10. La méthode utilisée dans la preuve du théorème IV.8 peut aussi être utilisée pour démontrer le théorème IV.7.

2.c. Comportement en temps long en dimension un d'espace

Comme pour le système de Keller-Segel standard, les solutions sont globales en temps en dimension un d'espace. Nous démontrons pour commencer deux lemmes. D'abord, une estimée uniforme en temps pour la quantité

$$\left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p.$$

Lemme IV.11. *Supposons que les hypothèses du théorème IV.1 (respectivement IV.4) sont vérifiées. Soit (u, c, n, w) la solution locale positive définie sur $[0, T_{\max}[$ au problème (♣) (respectivement (♣♣)) construite dans le théorème (IV.1) (respectivement IV.4). Pour tout $p \in [1, \infty[$ il existe une constante $C = C(p) \in \mathbb{R}_+^*$ telle que*

$$\forall t \in [0, T_{\max}[, \quad \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p \leq C$$

De plus, si la solution est globale en temps, alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p = 0.$$

Démonstration : Dans le cas du problème (♣), on utilise le principe de Duhamel (IV.4) et l'estimée de semi-groupe (A..3) afin d'obtenir

$$\begin{aligned} \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p &\leq \left\| \partial_x e^{t\Delta - \beta t} c_0 \right\|_p + \alpha \int_0^t \left\| \partial_x e^{(\Delta - \beta)(t-s)} u(s) \right\|_p ds \\ &\leq C e^{-\beta t} \left\| \frac{dc_0}{dx} \right\|_p + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{1}{2}(1-\frac{1}{p}) - \frac{1}{2}} e^{-(\beta + \lambda_1)(t-s)} \|u(s)\|_1 ds \end{aligned} \quad (\text{IV.32})$$

pour tout $t \in]0, T]$ et pour une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de $t > 0$. Le membre de droite de cette inégalité est borné uniformément et est indépendant de $T > 0$ en raison de l'estimée (IV.29). De plus, si la solution est globale en temps, cette quantité converge vers zéro (cf. lemme A..13) car $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_1 = 0$ d'après le théorème IV.8.

Dans le cas du problème (♠), on a – du fait de la dimension un – directement d'après le lemme A..17

$$\forall t \in]0, T_{\max}[, \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_\infty \leq K \|u(t)\|_1 .$$

Le même raisonnement produit donc le résultat. ■

Montrons ensuite que la norme L^2 de u est bornée en utilisant des estimées d'énergie usuelles. Ce résultat a déjà été obtenu dans [167] et nous le rappelons ainsi que sa démonstration par soucis d'exhaustivité.

Lemme IV.12. *Supposons que les hypothèses du théorème IV.1 (respectivement IV.4) sont vérifiées. Soit (u, c, n, w) la solution locale positive définie sur $[0, T_{\max}[$ au problème (♣) (respectivement (♠)) construite dans le théorème (IV.1) (respectivement IV.4). Alors, il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ tel que*

$$\forall t \in [0, T_{\max}[, \|u(t)\|_2 \leq C .$$

Démonstration : En multipliant la première équation du système par u et en intégrant sur Ω on obtient

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_\Omega u^2 dx + \int_\Omega \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx + \int_\Omega b(n) u^2 dx = \int_\Omega g(u) n u^2 dx + \int_\Omega u \frac{\partial c}{\partial x} \chi'(c) \frac{\partial u}{\partial x} dx .$$

Donc, d'après l'inégalité Pierre et Paul et les hypothèses (IV.1) sur les fonctions g , b et χ , on obtient

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_\Omega u^2 dx + \frac{1}{2} \int_\Omega \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx \\ \leq G_0 \|n_0\|_\infty \int_\Omega u^2 dx + \frac{\|\chi'\|_\infty^2}{2} \int_\Omega u^2 \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right)^2 dx, \end{aligned} \quad (\text{IV.33})$$

où $G_0 = \sup_u g(u) > 0$. Pour traiter le dernier terme du membre de droite de (IV.33) on utilise l'estimée (IV.29) et le lemme IV.11 combiné avec l'inégalité de Hölder, de Sobolev (cf. e.g. [54, Eq. (42), pp. 233]) et l'inégalité $ab \leq \varepsilon a^2 + \frac{1}{4\varepsilon} b^2$ de la façon suivante

$$\int_\Omega u^2 \left(\frac{\partial c}{\partial x} \right)^2 dx \leq \|u\|_4^2 \left\| \frac{\partial c}{\partial x} \right\|_4^2 \leq C \|u\|_{W^{1,2}} \|u\|_1 \left\| \frac{\partial c}{\partial x} \right\|_4^2 \leq \varepsilon \|u\|_{W^{1,2}}^2 + C(\varepsilon),$$

où $C(\varepsilon) = C(\varepsilon, \|u\|_1, \left\| \frac{\partial c}{\partial x} \right\|_4)$ est borné uniformément en t . De plus, d'après l'inégalité de Sobolev et l'inégalité de Young, nous avons

$$\int_\Omega u^2 dx \leq C \|u\|_{W^{1,2}}^{\frac{2}{3}} \|u\|_1^{\frac{4}{3}} \leq \varepsilon \|u\|_{W^{1,2}}^2 + C_\varepsilon \|u\|_1^2 . \quad (\text{IV.34})$$

Donc, pour tout $\varepsilon > 0$ il existe une constante $C(\varepsilon) > 0$ telle que

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 dx + \frac{1}{2} \int_{\Omega} \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx \leq \varepsilon \|u\|_{W^{1,2}}^2 + C(\varepsilon). \quad (\text{IV.35})$$

Le membre de droite de (IV.35) qui contient $\varepsilon > 0$ choisi assez petit peut être compensé par les deux termes correspondants dans le membre de gauche. On obtient donc les inégalités différentielles suivantes

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 dx + C \|u\|_{W^{1,2}}^2 \leq C,$$

pour une constante $C > 0$, ce qui implique en particulier que $\|u(t)\|_2$ est bornée uniformément par rapport au temps t . ■

Nous pouvons à présent énoncer et démontrer le théorème d'existence globale en dimension un.

Théorème IV.13

Supposons que $d = 1$ et que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R} . Faisons les hypothèses (IV.1) (respectivement (IV.1) et (IV.2)). Pour toute condition initiale vérifiant $u_0, n_0, w_0 \in \mathcal{C}(\bar{\Omega})$ et $c_0 \in W^{1,\infty}(\Omega)$ (respectivement $u_0, n_0 \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, $\eta \in]0, 1[$ qui satisfont la condition de Neumann homogène au bord), il existe une unique solution (u,c,n,w) globale en temps du problème (♣) (respectivement (♣)) et il existe une constante positive $n_{\infty} \in \mathbb{R}_+$ et une fonction positive $w_{\infty} \in L^{\infty}(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^{\infty}(\Omega)} (0, 0, n_{\infty}, w_{\infty}(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^{\infty}(\Omega)$.

Démonstration : Les solutions locales construites dans le théorème IV.1 peuvent être étendues pour tout temps avec des estimées *a priori*, que nous allons obtenir en étudiant le comportement en temps long de la solution. Nous allons procéder par étape en commençant par étudier la décroissance de la norme de la convergence uniforme pour u .

Étape 1 : $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_{\infty} = 0$. Nous appliquons le principe de Duhamel (IV.3) de la façon suivante

$$\begin{aligned} \left\| u(t) - e^{\Delta t} u_0 - \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) (g(u)n - b(n))(s) ds \right\|_{\infty} \\ = \left\| \int_0^t \partial_x e^{\Delta(t-s)} u(s) \frac{\partial c}{\partial x}(s) \chi'(c(s)) ds \right\|_{\infty}. \end{aligned} \quad (\text{IV.36})$$

En utilisant la propriété (A.3) du semi-groupe de la chaleur, l'inégalité de Hölder, et les hypothèses (IV.1) sur χ , nous estimons le membre de droite de (IV.36) comme suit

$$\begin{aligned} \left\| \int_0^t \partial_x e^{\Delta(t-s)} u(s) \frac{\partial c}{\partial x}(s) \chi'(c) ds \right\|_{\infty} \\ \leq C \|\chi'\|_{\infty} \int_0^t (t-s)^{-\frac{5}{6}} e^{-\lambda_1(t-s)} \left\| u(s) \frac{\partial c}{\partial x}(s) \right\|_{\frac{3}{2}} ds \\ \leq C \|\chi'\|_{\infty} \int_0^t (t-s)^{-\frac{5}{6}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_2 \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(s) \right\|_6 ds. \end{aligned} \quad (\text{IV.37})$$

Par conséquent, d'après le lemme A.13, l'intégrale dans le membre de droite de l'inégalité (IV.37) tend vers 0, car $\|u(t)\|_2$ est bornée d'après le lemme IV.12 et parce que $\left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_6$ tend

vers 0 d'après le lemme IV.11. Par conséquent, on a d'après (IV.36),

$$\|u(t) - v(t)\|_\infty \longrightarrow 0 \quad \text{as } t \rightarrow +\infty, \quad (\text{IV.38})$$

où $v(x, t)$ est une solution du problème

$$\begin{aligned} \frac{\partial v}{\partial t} &= \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + g(u)nu - b(n)u, \\ v(x, 0) &= u_0(x), \end{aligned} \quad (\text{IV.39})$$

avec des conditions de Neumann homogènes au bord. On note le terme non linéaire du membre de droite de (IV.39) ainsi : $f := g(u)nu - b(n)u$ et puisque g , b et n sont bornées, il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\|f(\cdot, t)\|_1 \leq C \|u(t)\|_1 \longrightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty,$$

où l'on a utilisé le théorème IV.8. Donc, d'après le lemme A..14, nous obtenons

$$\left\| v(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega v(t) \, dx \right\|_\infty \longrightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty. \quad (\text{IV.40})$$

En outre, en intégrant sur Ω l'équation (IV.39) et en comparant le résultat avec (IV.24), on obtient

$$\forall t \in \mathbb{R}_+^*, \quad \int_\Omega u(x, t) \, dx = \int_\Omega v(x, t) \, dx$$

Donc, en utilisant (IV.38) et (IV.40) nous obtenons la convergence

$$\left\| u(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega u(t) \, dx \right\|_\infty \leq \|u(t) - v(t)\|_\infty + \left\| v(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega v(t) \, dx \right\|_\infty \longrightarrow 0$$

lorsque $t \rightarrow +\infty$, ce qui, d'après le théorème IV.8, démontre que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_\infty = 0.$$

Étape 2 : Décroissance exponentielle de $\int_\Omega u(t) \, dx$. Remarquons que par hypothèse la quantité $b(n(x, t))$ est minorée par $b(\|n_0\|_\infty) > 0$. Par conséquent, puisque $\|u(t)\|_\infty \rightarrow 0$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ et puisque $g(0) = 0$, il existe des constantes $T \in \mathbb{R}_+^*$ et $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ telles que pour tout $t \geq T$ et tout $x \in \Omega$ nous avons

$$(g(u)n - b(n))(x, t) \leq -\mu.$$

Donc, en utilisant la première équation de (IV.24) nous obtenons l'inégalité différentielle

$$\frac{d}{dt} \int_\Omega u(x, t) \, dx \leq -\mu \int_\Omega u(x, t) \, dx,$$

qui implique la décroissance exponentielle

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \|u(t)\|_1 \leq \|u_0\|_1 e^{-\mu t}. \quad (\text{IV.41})$$

Nous allons utiliser cette estimée pour améliorer le lemme IV.11.

Étape 3 : Décroissance exponentielle de $\left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p$ pour tout $p \in [1, \infty[$. Dans le cas du problème (\star), en utilisant la décroissance exponentielle de $\|u(t)\|_1$, avec à l'inégalité (IV.41) et l'estimée (IV.32), nous obtenons

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \left\| \frac{\partial c}{\partial x} \right\|_p \leq C e^{-\beta t} \left\| \frac{dc_0}{dx} \right\|_p + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{1}{2}} \left(1 - \frac{1}{p}\right)^{-\frac{1}{2}} e^{-(\beta+\lambda_1)(t-s)} e^{-\mu s} \, ds,$$

où l'intégrale du membre de droite décroît exponentiellement vite d'après le lemme A..13.

Dans le cas du problème (♣), nous utilisons l'inégalité (lemme A..17)

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_p \leq C_{p,\Omega} \left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_\infty \leq C_{p,\Omega} K \|u(t)\|_1 \rightarrow 0,$$

lorsque $t \rightarrow +\infty$ avec une vitesse de convergence dont on a montré qu'elle était exponentielle, où $C_{p,\Omega}$ et K sont des constantes strictement positives.

Étape 4 : Décroissance exponentielle de $\|c(t)\|_\infty$. Dans le cas du problème (♣), en appliquant le principe de Duhamel (IV.4), en calculant la norme L^∞ , et en utilisant l'estimée du semi-groupe (A..2) nous obtenons

$$\|c(t)\|_\infty \leq C e^{-\beta t} \|c_0\|_\infty + C \int_0^t \left(1 + (t-s)^{-\frac{1}{2}}\right) e^{-\beta(t-s)} \|u(s)\|_1 ds$$

pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+^*$ et pour une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de t . Comme $\|u(t)\|_1$ décroît exponentiellement vite – voir lemme (IV.41) – cela complète la preuve de cette étape en conjonction avec le lemme A..13.

Dans le cas du problème (♣), on avait déjà ce résultat à l'étape précédente.

Étape 5 : Décroissance exponentielle de $\|u(t)\|_\infty$. Ici, il suffit de répéter la démonstration de l'étape 1 en utilisant la décroissance exponentielle de $\left\| \frac{\partial c}{\partial x}(t) \right\|_6$ établie dans l'étape 3 et la décroissance de $\|u(t)\|_1$ montrée dans l'étape 2.

Étape 6 : Convergence exponentielle $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|n(t) - n_\infty\|_\infty = 0$. D'après le théorème IV.8, la limite

$$\tilde{n}_\infty := \lim_{t \rightarrow +\infty} \int_\Omega n(t) dx = \int_\Omega n_0 dx - \int_0^\infty \int_\Omega \gamma g(u) n u dx ds$$

existe et est positive. Montrons que la vitesse de convergence est exponentielle. D'après la troisième équation de (IV.24) et l'étape 2, nous avons

$$\left| \int_\Omega n(t) dx - \tilde{n}_\infty \right| \leq \gamma \int_t^\infty \int_\Omega |g(u) n u| dx ds \leq \gamma G_0 \|n_0\|_\infty \int_t^\infty \|u(s)\|_1 ds \leq C e^{-\mu t}.$$

En appliquant le lemme A..14 avec $f(x, t) = -\gamma g(u) n u$ à l'équation régissant l'évolution de n , sachant que $\|f(\cdot, t)\|_1 \rightarrow 0$ exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow \infty$, nous obtenons

$$\left\| n(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_\Omega n(t) dx \right\|_\infty \rightarrow 0 \quad \text{exponentiellement vite lorsque } t \rightarrow \infty.$$

En combinant ces deux résultats de convergence, nous obtenons le résultat voulu pour la valeur limite

$$n_\infty = \frac{\tilde{n}_\infty}{|\Omega|}.$$

Étape 7 : $\|w(t) - w_\infty\|_\infty \rightarrow 0$ exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow +\infty$. Définissons la fonction w_∞ par

$$w_\infty(x) = w_0(x) + \int_0^\infty b(n(x, t)) u(x, t) dt. \quad (\text{IV.42})$$

La fonction b étant bornée et $\|u(t)\|_\infty$ décroissant exponentiellement vite, le membre de gauche de (IV.42) appartient à $L^\infty(\Omega)$. De plus, on remarque que

$$\|w(t) - w_\infty(x)\|_\infty = \left\| \int_t^\infty b(n) u(x, s) ds \right\|_\infty \leq C \int_t^\infty \|u(s)\|_\infty ds \leq C \int_t^\infty e^{-\mu s} ds \rightarrow 0$$

exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Cela complète la preuve de la dernière étape et donc du théorème. ■

Remarque IV.14. La convergence uniforme de w vers w_∞ donne des informations de régularité sur le profil asymptotique. Ce profil $w_\infty(\cdot)$ représente le motif géométrique produit par les organismes. Ce résultat ne donne malheureusement aucune information sur la répartition géométrique des bactéries inactives.

2.d. Comportement en temps long en dimension deux et trois d'espace

En ajoutant des hypothèses appropriées, on peut obtenir des résultats similaires en dimension deux et trois. Nous avons pour commencer le résultat suivant dont les hypothèses, classique dans la littérature sur les modèles de type Keller-Segel, sont sur les normes des conditions initiales.

Théorème IV.15

Supposons que $d \in \{2, 3\}$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d .
Soit $p_0 \in \left] \frac{d}{2}, \frac{d}{d-2} \right[$.

- Faisons les hypothèses (IV.1). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, c_0, n_0, w_0) qui satisfait les hypothèses du théorème IV.1, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1, \|\nabla c_0\|_{2p_0}) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

- Faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, n_0) qui satisfait les hypothèses du théorème IV.4, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

De plus, on a dans les deux cas

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty < \infty.$$

Il existe en outre une constante positive $n_\infty \in \mathbb{R}_+$ et une fonction $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

Démonstration : Comme dans le cas de la dimension un, nous considérons l'unique solution locale positive au problème (♣) (respectivement (♣)) construite dans le théorème IV.1 (respectivement (IV.4)). Nous prouvons des estimées *a priori* qui permettent d'étendre cette solution en temps long.

Notre premier objectif est d'obtenir une estimée uniforme pour la norme L^p de $u(t)$ pour un exposant p fixé. On utilise à cette fin la formule de Duhamel (IV.3) :

$$\begin{aligned} \|u(t)\|_p &\leq \left\| e^{\Delta t} u_0 + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) (g(u)n - b(n))(s) ds \right\|_p \\ &\quad + \left\| \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) ds \right\|_p. \end{aligned} \tag{IV.43}$$

Étape 1 : Estimée de $\|u(t)\|_p$ pour $p = p_0 \in]\frac{d}{2}, \frac{d}{d-2}[$ fixé. Comme dans l'étape 1 de la démonstration du théorème IV.13, le premier terme du membre de droite de (IV.43) sera noté $\|v(t)\|_{p_0}$, où $v(x, t)$ est une solution du problème auxiliaire (A.5)–(A.7) avec $f = u(g(u)n - b(n))$ et $v_0 = u_0$. Rappelons que

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \|f(t)\|_1 \leq \|u(t)(g(u)n - b(n))(t)\|_1 \leq C \|u(t)\|_1.$$

Par conséquent, en utilisant le lemme A.14 (remarquons que $p_0 < \frac{d}{d-2}$), l'inégalité (IV.29), et l'estimée $\|u_0\|_1 \leq C(\Omega) \|u_0\|_{p_0}$, nous obtenons

$$\left\| e^{\Delta t} u_0 + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s)(g(u)n - b(n))(s) ds \right\|_{p_0} \leq C(\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1), \quad (\text{IV.44})$$

pour une constante $C \in \mathbb{R}_+$ indépendante du temps.

Ensuite, nous majorons le second terme dans le membre de droite de (IV.43). D'après l'estimée de semi-groupe (A.3), l'hypothèse $\chi' \in L^\infty([0, \infty[)$ et l'inégalité de Hölder appliquée à $\frac{1}{q} = \frac{1}{p_0} + \frac{1}{2p_0}$, nous obtenons

$$\begin{aligned} & \left\| \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) ds \right\|_{p_0} \\ & \leq C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q} - \frac{1}{p_0}) - \frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u \nabla \chi(c(s))\|_q ds \\ & \leq C \|\chi'\|_\infty \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{4p_0} - \frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_{p_0} \|\nabla c(s)\|_{2p_0} ds. \end{aligned} \quad (\text{IV.45})$$

Notons que si $p_0 > \frac{d}{2}$, la fonction $s \mapsto (t-s)^{-\frac{d}{4p_0} - \frac{1}{2}}$ est intégrable au voisinage de t .

Définissons la fonction F par la formule

$$F(t) = \sup_{0 \leq s \leq t} \|u(s)\|_{p_0}.$$

Dans le cas du problème (♣), utilisons l'équation (IV.4) et l'inégalité (A.2) pour estimer

$$\begin{aligned} \|\nabla c(t)\|_{2p_0} & \leq \|e^{(\Delta-\beta)t} \nabla c_0\|_{2p_0} + \int_0^t \|\nabla e^{(\Delta-\beta)(t-s)} u(s)\|_{2p_0} ds \\ & \leq e^{-\beta t} \|\nabla c_0\|_{2p_0} + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{4p_0} - \frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_{p_0} ds. \end{aligned} \quad (\text{IV.46})$$

Ensuite, d'après l'inégalité (IV.46) nous avons

$$\|\nabla c(t)\|_{2p_0} \leq \|\nabla c_0\|_{2p_0} + CF(t). \quad (\text{IV.47})$$

Enfin, en appliquant les estimées (IV.44), (IV.45) et (IV.47) à (IV.43) nous obtenons

$$\|u(t)\|_{p_0} \leq C(\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1) + CF(t)(\|\nabla c_0\|_{2p_0} + CF(t)),$$

ce qui conduit à l'inégalité

$$F(t) \leq C_1(\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1) + C_2 \|\nabla c_0\|_{2p_0} F(t) + C_3 F(t)^2 \quad (\text{IV.48})$$

pour des constantes $C_1, C_2, C_3 \in \mathbb{R}_+$ indépendantes de t et de la solution.

Dans le cas du problème (♣), on remarque que si $d \in \{2, 3\}$, alors pour tout $p_0 \in]\frac{d}{2}, \frac{d}{d-2}[$ on a l'injection de Sobolev

$$W^{1,p_0}(\Omega) \hookrightarrow L^{2p_0}(\Omega).$$

En appliquant cette injection et en utilisant la régularité elliptique (théorème A..18), on majore comme suit :

$$\|\nabla c(t)\|_{2p_0} \leq C \|\nabla c(t)\|_{W^{1,p_0}} \leq C \|u(t)\|_{p_0}. \quad (\text{IV.49})$$

On obtient donc

$$F(t) \leq C_1(\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1) + C_3 F(t)^2, \quad (\text{IV.50})$$

pour des constantes $c_1, C_3 \in \mathbb{R}_+^*$ indépendantes de t et de la solution.

Démontrons maintenant que, pour une donnée initiale suffisamment petite, les inégalités (IV.48) et (IV.50) impliquent chacune indépendamment que F est une fonction bornée.

En effet, en notant

$$H(y) = C_3 y^2 + (B - 1)y + A,$$

où $B = C_2 \|\nabla c_0\|_{2p_0}$ dans le cas du problème (♣), $B = 0$ dans le cas du problème (♠) et $A = C_1(\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1)$, on vérifie aisément que si $4AC_3 < (B - 1)^2$, l'équation $H(y) = 0$ a deux racines réelles, que nous notons y_1 et y_2 . De plus, pour $H'(0) = B - 1 < 0$, ces deux racines sont strictement positives. Par conséquent, la fonction $F(t)$ étant positive et continue, si nous supposons que $F(0) = \|u_0\|_{p_0} \in]0, y_1[$ alors $F(t) \in [0, y_1]$ pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$. Remarquons ici que $F(0) \leq A$ parce que nous pouvons choisir $C_1 \geq 1$ sans perte de généralité. De plus, par un calcul direct, nous avons $A < y_1$. Par conséquent, $F(0) \in]0, y_1[$. Si on choisit les conditions initiales telles que

$$4AC_3 < (B - 1)^2 \quad \text{et} \quad B - 1 < 0, \quad (\text{IV.51})$$

alors l'étape 1 est démontrée.

Dans le cas du problème (♣), en imposant

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1, \|\nabla c_0\|_{2p_0}) < \varepsilon(p_0),$$

pour $\varepsilon(p_0)$ assez petit, on vérifie (IV.51).

Dans le cas du problème (♠), la condition $-1 = B - 1 < 0$ est toujours vérifiée. On vérifie la première condition dès lors que

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_1) < \varepsilon(p_0),$$

pour $\varepsilon(p_0)$ assez petit.

On a donc dans tous les cas le résultat souhaité, soit

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_{p_0} < +\infty. \quad (\text{IV.52})$$

Étape 2 : Estimée de $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_\infty$. Considérons de nouveau l'inégalité (IV.43) avec $p = \infty$. Choisissons $p_0 \in]\frac{d}{2}, \frac{d}{d-2}[$ avec $d \in \{2, 3\}$ et supposons que la donnée initiale est assez petite pour avoir d'après l'étape 1 :

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_{p_0} < +\infty.$$

En utilisant le lemme A..15 avec $p = +\infty$ et $q = p_0$ on obtient les estimées suivantes du premier terme du membre de droite de (IV.43)

$$\left\| e^{\Delta t} u_0 + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} u(s) (g(u)n - b(n))(s) ds \right\|_\infty \leq C (\|u_0\|_{p_0} + \|n_0\|_1 + \sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_{p_0}).$$

Occupons nous maintenant du second terme du membre de droite de (IV.43).

Soit $p \in]1, +\infty[$. Dans le cas du problème (♣), en utilisant l'estimée (A..3) et l'inégalité de Hölder, cf. (IV.46), nous obtenons

$$\|\nabla c(t)\|_q \leq e^{-\beta t} \|\nabla c_0\|_q + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{3}{2}(\frac{1}{p} - \frac{1}{q}) - \frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_p ds. \quad (\text{IV.53})$$

La fonction $s \mapsto (t-s)^{-\frac{3}{2}(\frac{1}{p}-\frac{1}{q})-\frac{1}{2}}$ est intégrable au voisinage de t pour tout $q < \frac{dp}{d-p}$.

Dans le cas du problème (♣), on emploie la technique utilisée pour obtenir (IV.49) afin d'avoir également $\|\nabla c(t)\|_q \leq C_q$ pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$, l'injection de Sobolev ayant le bon goût d'être valable très exactement pour tout q vérifiant $q < \frac{dp}{d-p}$.

Ensuite, pour $p_1 \in]1, +\infty[$, on écrit

$$\begin{aligned} & \left\| \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) \, ds \right\|_{p_1} \\ & \leq C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{r}-\frac{1}{p_1})-\frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u \nabla \chi(c(s))\|_r \, ds \\ & \leq C \|\chi'\|_\infty \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{r}-\frac{1}{p_1})-\frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_{p_0} \|\nabla c(s)\|_q \, ds. \end{aligned} \quad (\text{IV.54})$$

avec $\frac{1}{r} = \frac{1}{p_0} + \frac{1}{q}$, c'est-à-dire $r = \frac{p_0 q}{p_0 + q}$, et $q < \frac{dp_0}{d-p_0}$. On a donc

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_{p_1} < +\infty, \quad (\text{IV.55})$$

dès lors que p_1 vérifie

$$p_1 < \frac{dr}{d-r}.$$

D'après le calcul de leurs fonctions dérivées, les fonctions $x \mapsto \frac{dx}{d-x}$ et $x \mapsto \frac{p_0 x}{p_0 + x}$ sont strictement croissantes; on a donc le résultat (IV.55) pour r tel que

$$r < \frac{p_0 \frac{dp_0}{d-p_0}}{p_0 + \frac{dp_0}{d-p_0}} = \frac{dp_0^2}{2dp_0 - p_0^2},$$

et donc

$$p_1 < \frac{d - \frac{dp_0^2}{2dp_0 - p_0^2}}{d - \frac{dp_0^2}{2dp_0 - p_0^2}} = \frac{1}{2} \frac{dp_0}{d-p_0}.$$

L'étude de la suite récurrente $(u_n)_{n \in \mathbb{N}}$ définie par

$$u_{n+1} = \frac{1}{2} \frac{du_n}{d-u_n},$$

permet de voir que si $u_0 > \frac{d}{2}$, alors la suite est strictement croissante et tend vers $+\infty$. On peut donc obtenir pour tout $p \in [1, +\infty[$:

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_p < +\infty. \quad (\text{IV.56})$$

Considérons d'abord le cas $d = 2$. En utilisant l'estimée de semi-groupe (A.3) et l'inégalité de Hölder, nous obtenons les inégalités

$$\begin{aligned} \left\| \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) \, ds \right\|_\infty & \leq C \int_0^t (t-s)^{-\frac{1}{3}-\frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u \nabla \chi(c(s))\|_3 \, ds \\ & \leq C \|\chi'\|_\infty \int_0^t (t-s)^{-\frac{5}{6}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_6 \|\nabla c(s)\|_6 \, ds, \end{aligned}$$

où le membre de droite est borné uniformément en temps.

Dans le cas $d = 3$, on calcule de même

$$\begin{aligned} \left\| \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} u(s) \nabla \chi(c(s)) \, ds \right\|_{\infty} &\leq C \int_0^t (t-s)^{-\frac{3}{2} \cdot \frac{1}{4} - \frac{1}{2}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u \nabla \chi(c(s))\|_4 \, ds \\ &\leq C \|\chi'\|_{\infty} \int_0^t (t-s)^{-\frac{7}{8}} e^{-\lambda_1(t-s)} \|u(s)\|_5 \|\nabla c(s)\|_{20} \, ds, \end{aligned}$$

où le membre de droite est uniformément borné par rapport au temps. Cela complète la démonstration de l'étape 2.

Étape 3 : Convergence exponentielle de $(u(t), c(t), n(t), w(t))$. Pour commencer, montrons que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_p = 0 \quad \text{pour tout } p \in [1, +\infty[. \quad (\text{IV.57})$$

Il suffit ici de combiner l'interpolation de normes L^p

$$\|u(t)\|_p \leq C \|u(t)\|_1^{\frac{1}{p}} \|u(t)\|_{\infty}^{1-\frac{1}{p}}, \quad (\text{IV.58})$$

avec la relation $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_1 = 0$ démontrée dans le théorème IV.8 et l'estimée $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|u(t)\|_{\infty} < +\infty$ de l'étape 2.

En utilisant la relation (IV.57) nous pouvons démontrer $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|u(t)\|_{\infty} = 0$ en utilisant le raisonnement utilisé dans l'étape 2. Ensuite, nous démontrons la décroissance exponentielle de $\|u(t)\|_1$ de la même manière que dans l'étape 2 de la preuve du théorème IV.13. Donc, en utilisant encore l'égalité (IV.58), nous obtenons la décroissance exponentielle de $\|u(t)\|_p$ pour tout $p \in [1, +\infty[$. Armé de cette convergence améliorée, on peut suivre de nouveau le raisonnement de l'étape 2 afin d'obtenir la convergence $\|u(t)\|_{\infty} \rightarrow 0$ à vitesse exponentielle lorsque $t \rightarrow +\infty$. De plus, avec l'équation (IV.4) pour (\clubsuit) ou la régularité elliptique pour (\spadesuit) , nous obtenons directement la décroissance exponentielle de $\|c(t)\|_{\infty}$.

Enfin, pour obtenir la convergence exponentielle de $n(t)$ et $w(t)$ vers un nombre n_{∞} et une fonction bornée w_{∞} , il suffit de répéter les arguments des étapes 6 et 7 de la démonstration du théorème IV.13. ■

Remarque IV.16. La norme critique pour le système de Keller-Segel standard est $L^{\frac{d}{2}}$, mais les termes de croissances rendent peut-être impossible l'amélioration du résultat que nous avons obtenu qui demande un contrôle de la norme pour L^p avec n'importe quel $p > \frac{d}{2}$. Cette question ouverte est potentiellement très difficile et nos méthodes ne sont pas appropriées pour y répondre.

Dans le cas du système parabolique-parabolique-parabolique, on peut relaxer cette hypothèse sur la norme des conditions initiales si on suppose que la fonction χ de sensibilité chimiotaxique varie peu à l'infini, ce qui signifie que l'effet du chimioattractant connaît une forme de saturation lorsque la concentration est trop forte, ce qui évite l'agrégation à l'infini des organismes en un même point. On s'inspire dans l'idée et dans la démonstration du travail de Michael Winkler dans l'article [346], en particulier le lemme 3.1.

Théorème IV.17

Supposons que $d \in \{2, 3\}$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Supposons qu'il existe des constantes $\chi_0, p \in \mathbb{R}_+^*$ telles que pour tout $s \in \mathbb{R}_+^*$,

$$0 \leq \frac{d\chi}{ds}(s) \leq \frac{\chi_0}{(1+ps)^2},$$

Faisons les hypothèses (IV.1). Alors, pour toutes conditions initiales vérifiant $u_0, n_0, w_0 \in$

$\mathcal{C}(\Omega)$ et $c_0 \in W^{1,q}(\Omega)$, où $q \in]d, +\infty]$, la solution (u, c, n, w) de (\star) est définie pour tout temps positif et vérifie $\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_\infty < +\infty$. De plus, il existe une constante positive n_∞ et une fonction $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^\infty(\Omega)$.

Démonstration : Dans les calculs suivants, nous nous inspirons de [346, lemme 3.1]. Nous allons démontrer que $\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(t)\|_2 < \infty$. Fixons $\delta > 0$ et définissons

$$\varphi(s) := e^{(1+ps)^{-\delta}}.$$

En utilisant les équations vérifiées par la solution et l'intégration par partie, nous obtenons

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx &= \int_{\Omega} u \varphi(c) \frac{\partial u}{\partial t} dx + \frac{1}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi'(c) \frac{\partial c}{\partial t} dx \\ &= \int_{\Omega} u \varphi(c) \Delta u dx - \int_{\Omega} u \varphi(c) \nabla \cdot (u \chi'(c) \nabla c) dx + \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) (g(u)n - b(n)) dx \\ &\quad + \frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi'(c) \Delta c dx - \frac{\beta}{2} \int_{\Omega} u^2 c \varphi'(c) dx + \frac{\alpha}{2} \int_{\Omega} u^3 \varphi'(c) dx \\ &= - \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx - \int_{\Omega} u \varphi'(c) \nabla u \nabla c dx + \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) (g(u)n - b(n)) dx \\ &\quad + \int_{\Omega} u \varphi(c) \chi'(c) \nabla u \nabla c dx + \int_{\Omega} u^2 \varphi'(c) \chi'(c) |\nabla c|^2 dx \\ &\quad - d_c \int_{\Omega} u \varphi'(c) \nabla u \nabla c dx - \frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi''(c) |\nabla c|^2 dx \\ &\quad - \frac{\beta}{2} \int_{\Omega} u^2 c \varphi'(c) dx + \frac{\alpha}{2} \int_{\Omega} u^3 \varphi'(c) dx \end{aligned}$$

Comme $\chi'(s) \geq 0$, $\varphi'(s) \leq 0$, et comme la fonction $(g(u)n - b(n))$ est bornée dans $\Omega \times]0, +\infty[$, nous avons

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx + \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx + \frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi''(c) |\nabla c|^2 dx \\ \leq -(1 + d_c) \int_{\Omega} u \varphi'(c) \nabla u \nabla c dx + C \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx \\ + \int_{\Omega} u \varphi(c) \chi'(c) \nabla u \nabla c dx - \frac{\beta}{2} \int_{\Omega} u^2 c \varphi'(c) dx \end{aligned} \quad (\text{IV.59})$$

pour une constante $C > 0$. En utilisant l'inégalité $2ab \leq \varepsilon a^2 + \frac{b^2}{\varepsilon}$, nous obtenons

$$\begin{aligned} -(1 + d_c) \int_{\Omega} u \varphi'(c) \nabla u \nabla c dx \leq \frac{1}{4} \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx \\ + (1 + d_c)^2 \int_{\Omega} u^2 \frac{(\varphi'(c))^2}{\varphi(c)} |\nabla c|^2 dx \end{aligned} \quad (\text{IV.60})$$

ainsi que

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} u \varphi(c) \chi'(c) \nabla u \nabla c dx \leq \frac{1}{4} \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx + \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) (\chi'(c))^2 |\nabla c|^2 dx \\ \leq \frac{1}{4} \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx + \chi_0^2 \int_{\Omega} u^2 (1 + pc)^{-4} \varphi(c) |\nabla c|^2 dx. \end{aligned} \quad (\text{IV.61})$$

De plus, d'après la définition de la fonction φ , nous avons la relation

$$-s\varphi'(s) = \delta \frac{ps}{(1+ps)^{\delta+1}} e^{(1+ps)^{-\delta}} \leq \delta e^{(1+ps)^{-\delta}} = \delta\varphi(s)$$

qui conduit à l'estimée

$$-\frac{1}{2} \int_{\Omega} u^2 c \varphi'(c) \, dx \leq \frac{\delta}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx. \quad (\text{IV.62})$$

En utilisant les estimées (IV.60)–(IV.62) dans l'inégalité (IV.59) nous obtenons

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx + \frac{1}{2} \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 \, dx + \frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi''(c) |\nabla c|^2 \, dx \\ & \leq (1+d_c)^2 \int_{\Omega} u^2 \frac{(\varphi'(c))^2}{\varphi(c)} |\nabla c|^2 \, dx + \chi_0^2 \int_{\Omega} u^2 (1+pc)^{-4} \varphi(c) |\nabla c|^2 \, dx + C \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx \end{aligned} \quad (\text{IV.63})$$

pour une constante $C > 0$.

Prouvons maintenant que les termes du membre de droite de (IV.63) contenant $|\nabla c|^2$ peuvent être compensés par $\frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi''(c) |\nabla c|^2 \, dx$. Pour ce faire, notons

$$\begin{aligned} I_1 & := (1+d_c)^2 \frac{(\varphi'(c))^2}{\varphi(c)} = (1+d_c)^2 p^2 \delta^2 (1+ps)^{-2\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}}, \\ I_2 & := \chi_0^2 (1+pc)^{-4} \varphi(c) = \chi_0^2 (1+pc)^{-4} e^{(1+ps)^{-\delta}}, \\ I_3 & := \frac{d_c}{2} \varphi''(c) = \frac{d_c}{2} p^2 \delta (\delta+1) (1+ps)^{-\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}} + \frac{d_c}{2} p^2 \delta^2 (1+ps)^{-2\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}}. \end{aligned}$$

Ensuite, on calcule :

$$\frac{I_1}{\frac{1}{2}I_3} \leq \frac{(1+d_c)^2 p^2 \delta^2 (1+ps)^{-2\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}}}{\frac{d_c}{4} p^2 \delta (\delta+1) (1+ps)^{-\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}}} = \frac{4(d_c+1)^2 \delta}{d_c(\delta+1)} (1+ps)^{-\delta} \leq \frac{4(d_c+1)^2}{d_c} \delta$$

et

$$\frac{I_2}{\frac{1}{2}I_3} \leq \frac{\chi_0^2 (1+pc)^{-4} e^{(1+ps)^{-\delta}}}{\frac{d_c}{4} p^2 \delta (\delta+1) (1+ps)^{-\delta-2} e^{(1+ps)^{-\delta}}} = \frac{4\chi_0^2}{d_c p^2 \delta (\delta+1)} (1+ps)^{\delta+2-4}.$$

Choisissons maintenant $\delta = \frac{d_c}{4(d_c+1)^2}$ et remarquons que si $\frac{p^2}{\chi_0^2}$ est assez grand, alors $\frac{\chi_0^2}{p^2} \frac{4}{\delta(\delta+1)} \leq 1$ ce qui implique

$$(1+d_c)^2 \int_{\Omega} u^2 \frac{(\varphi'(c))^2}{\varphi(c)} |\nabla c|^2 \, dx + \chi_0^2 \int_{\Omega} u^2 (1+pc)^{-4} \varphi(c) |\nabla c|^2 \, dx \leq \frac{d_c}{2} \int_{\Omega} u^2 \varphi''(c) |\nabla c|^2 \, dx$$

et par conséquent, on tire de (IV.63) l'inégalité

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx + \int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 \, dx \leq C \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx, \quad (\text{IV.64})$$

pour une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$. Ensuite, par définition de la fonction φ et en utilisant l'inégalité de Sobolev

$$\|f\|_2 \leq C \|f\|_{W^{1,2}}^a \|f\|_1^{1-a}$$

avec $a = \frac{d}{d+2} < 1$, nous obtenons

$$\int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx \leq e \|u\|_2^2 \leq C \|u\|_{W^{1,2}}^{2a} \|u\|_1^{2(1-a)} \leq C (\|\nabla u\|_2 + \|u\|_1)^{2a} \|u\|_1^{2(1-a)}, \quad (\text{IV.65})$$

comme pour tout $f \in W^{1,2}(\Omega)$ nous avons $\|f\|_{W^{1,2}} \leq C(\|\nabla f\|_2 + \|f\|_1)$. Comme $\|u(t)\|_1$ est borné (voir théorème IV.8), l'inégalité (IV.65) implique

$$\int_{\Omega} u^2 \varphi(c) \, dx \leq C(\|\nabla u\|_2^2 + 1)^a.$$

Par conséquent, nous avons

$$\|\nabla u\|_2^2 \geq C \left(\int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx \right)^{\frac{1}{a}} - 1.$$

Puisque $\varphi \geq 1$, nous obtenons

$$\int_{\Omega} \varphi(c) |\nabla u|^2 dx \geq \|\nabla u\|_2^2 \geq C \left(\int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx \right)^{\frac{1}{a}} - 1, \quad (\text{IV.66})$$

pour des constantes $C \in \mathbb{R}_+^*$ et $a = \frac{d}{d+2} < 1$. En utilisant l'estimée (IV.66) dans l'inégalité (IV.64) nous obtenons

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx \leq -C_1 \left(\int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx \right)^{\frac{1}{a}} + C_2 \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx + 1,$$

ce qui signifie que la fonction $t \mapsto y(t) = \int_{\Omega} u^2 \varphi(c) dx$ satisfait

$$y'(t) \leq -C_1 y^{\kappa}(t) + C_2 y(t) + 1,$$

pour des constantes $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$, et $\kappa \in]1, +\infty]$. La fonction $t \mapsto y(t)$ est donc bornée. Cependant, comme $\varphi(s) \geq 1$, nous obtenons $\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(t)\|_2 < +\infty$.

À partir de là, il suffit de répéter le raisonnement des étapes 2 et 3 de la démonstration du théorème IV.17. ■

2.e. Généralisation à la dimension supérieure

Théorème IV.18

Supposons que $d \geq 4$ et soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p_0 \in]\frac{d}{2}, d[$.

- Faisons les hypothèses (IV.1). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, c_0, n_0, w_0) qui satisfait les hypothèses du théorème IV.1, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_{\infty}, \|\nabla c_0\|_d) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

- Faisons les hypothèses (IV.1) et (IV.2). Il existe $\varepsilon(p_0) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (u_0, n_0) qui satisfait les hypothèses du théorème IV.4, si

$$\max(\|u_0\|_{p_0}, \|n_0\|_{\infty}) < \varepsilon(p_0),$$

alors l'unique solution du problème (♣) est globale en temps.

De plus, on a dans les deux cas

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|u(\cdot, t)\|_{\infty} < \infty.$$

Il existe en outre une constante positive $n_{\infty} \in \mathbb{R}_+$ et une fonction $w_{\infty} \in L^{\infty}(\Omega)$ telles que

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^{\infty}(\Omega)} (0, 0, n_{\infty}, w_{\infty}(\cdot)),$$

et la convergence se fait à vitesse exponentielle dans $L^{\infty}(\Omega)$.

Démonstration : Pour commencer, multiplions la première équation par u^{p-1} et intégrons sur Ω afin d'obtenir

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p(t) dx &\leq -C \int_{\Omega} |\nabla u^{\frac{p}{2}}(t)|^2 dx + C \int_{\Omega} u^{\frac{p}{2}} \nabla u^{\frac{p}{2}}(t) \cdot \nabla \chi(c(t)) dx \\ &\quad + p \int_{\Omega} u^p(t)(g(u)n - b(n))(t) dx, \end{aligned} \quad (\text{IV.67})$$

pour une constante strictement positive $C = C(p)$. Remarquons qu'avec les hypothèses (IV.1), nous avons $\inf_n b(n) = b(\|n_0\|_{\infty}) > 0$. Par conséquent, en choisissant $\|n_0\|_{\infty}$ assez petit pour avoir

$$g(u)n - b(n) \leq G_0 \|n_0\|_{\infty} - b(\|n_0\|_{\infty}) = -r < 0,$$

nous obtenons l'estimée

$$\int_{\Omega} u^p(g(u)n - b(n)) dx \leq -r \int_{\Omega} u^p dx = -r \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_2^2.$$

Nous obtenons à partir de l'équation (IV.67) l'estimée

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p(t) dx \leq -C_1 \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}^2 + C \|\chi'\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u^{\frac{p}{2}}(t)| u^{\frac{p}{2}}(t) |\nabla c(t)| dx$$

avec $C_1 = \min\{r, 4(p-1)/p\}$. De plus, nous utilisons l'inégalité de Hölder pour obtenir

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p(t) dx \leq -C_1 \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}^2 + 2(p-1) \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_{\frac{2d}{d-2}} \left\| \nabla u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_2 \|\nabla c(t)\|_d. \quad (\text{IV.68})$$

Dans le cas du problème (\star), il suffit d'estimer $\|\nabla c(t)\|_d$ en utilisant la formule de Duhamel (IV.4) et des arguments similaires à ceux de la démonstration du théorème IV.17, ce qui donne, pour tout $q \in]\frac{d}{2}, d]$, les estimées

$$\begin{aligned} \|\nabla c(t)\|_d &\leq C e^{-(\beta+\lambda_1)t} \|\nabla c_0\|_d + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{d})-\frac{1}{2}} e^{-(\beta+\lambda_1)(t-s)} \|u(s)\|_q ds \\ &\leq C e^{-(\beta+\lambda_1)t} \|\nabla c_0\|_d + C \sup_{0 \leq s \leq t} \|u(s)\|_q. \end{aligned} \quad (\text{IV.69})$$

Rappelons l'inégalité de Sobolev

$$\left\| u^{\frac{p}{2}} \right\|_{\frac{2d}{d-2}} \leq C \left\| u^{\frac{p}{2}} \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}. \quad (\text{IV.70})$$

Par conséquent, en utilisant les inégalités (IV.69) et (IV.70) dans (IV.68) et en choisissant $p = q \in]\frac{d}{2}, d]$ nous obtenons

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p(t) dx \leq \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}^2 \left(C(\|\nabla c_0\|_d + \sup_{0 \leq s \leq t} \|u(s)\|_p) - C_1 \right). \quad (\text{IV.71})$$

Remarquons maintenant que, si les normes $\|\nabla c_0\|_d$ et $\|u_0\|_p$ sont assez petites, le membre de droite de l'inégalité (IV.71) est négatif pour $t \in [0, \varepsilon]$ avec $\varepsilon > 0$ assez petit. Donc, $\|u(t)\|_p$ décroît sur $[0, \varepsilon]$. On peut répéter cet argument sur $[\varepsilon, 2\varepsilon]$ et, par récurrence, pour tout temps. Comme $\|u(t)\|_p$ est décroissante, nous avons

$$C(\|\nabla c_0\|_d + \sup_{0 \leq s \leq t} \|u(s)\|_p) - C_1 \leq C(\|\nabla c_0\|_d + \|u_0\|_p) - C_1 < 0.$$

Par conséquent, en utilisant l'inégalité

$$\left\| u^{\frac{p}{2}} \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}^2 \geq \int_{\Omega} u^p dx,$$

nous obtenons pour (IV.71) la décroissance exponentielle de $\|u(t)\|_p$ pour tout $p \in]\frac{d}{2}, d]$.

Dans le cas du système (\clubsuit), on utilise la régularité elliptique (lemme A.18) :

$$\|\nabla c(t)\|_d \leq \|u(t)\|_{\frac{d}{2}}.$$

On a alors à la place de (IV.71) l'inégalité différentielle plus simple

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p(t) \, dx \leq \left\| u^{\frac{p}{2}}(t) \right\|_{W^{1,2}(\Omega)}^2 (C \|u(t)\|_p - C_1). \quad (\text{IV.72})$$

qui permet d'aboutir à la même conclusion.

Enfin, pour démontrer la décroissance exponentielle de cette norme pour tout $p \in [1, +\infty]$, l'existence globale en temps et la convergence exponentielle de (u, c, n, w) vers $(0, n_{\infty}, w_{\infty}(\cdot))$, on applique quasiment à l'identique les étapes 2 et 3 de la démonstration du théorème IV.17, ce qui est possible grâce aux bornes uniformes que nous avons commencé par obtenir pour les normes L^p . \blacksquare

3. L'explosion en temps fini pour le modèle parabolique-elliptique-parabolique

Afin de démontrer un résultat d'explosion en temps fini pour le système (\clubsuit), nous utilisons la méthode développée par Toshitaka Nagai dans l'article [233] pour la démonstration du théorème III.11 pour le système (III.2) parabolique-elliptique avec sensibilité linéaire ($\tau = 0$, $\chi(v) = \chi_0 v$) et le système (III.6). Nous rappelons d'abord quelques notations et un lemme adaptés à partir de [233].

Soit $q \in \Omega$. Pour deux nombres r_1 et r_2 fixés qui satisfont $0 < r_1 < r_2 < \text{dist}(q, \partial\Omega)$, nous définissons la fonction $\phi \in C^1([0, +\infty[) \cap W^{2,+\infty}(]0, \infty[)$ par la formule

$$\phi(r) := \begin{cases} r^2 & \text{si } 0 \leq r \leq r_1, \\ a_1 r^2 + a_2 r + a_3 & \text{si } r_1 \leq r \leq r_2, \\ r_1 r_2 & \text{si } r > r_2, \end{cases}$$

où

$$a_1 = -\frac{r_1}{r_2 - r_1}, \quad a_2 = \frac{2r_1 r_2}{r_2 - r_1}, \quad a_3 = -\frac{r_1^2 r_2}{r_2 - r_1}.$$

Par conséquent, pour $q \in \Omega$ fixé, la fonction $x \mapsto \Phi(x) = \phi(\|x - q\|)$ satisfait $\Phi \in C^1(\mathbb{R}^2) \cap W^{2,\infty}(\mathbb{R}^2)$. De plus on calcule

$$\nabla \Phi(x) = \begin{cases} 2x & \text{si } \|x\| \leq r_1, \\ \frac{2r_1}{r_2 - r_1} (r_2 - \|x\|) \frac{x}{\|x\|} & \text{si } r_1 \leq \|x\| \leq r_2, \\ 0 & \text{si } \|x\| > r_2, \end{cases} \quad (\text{IV.73})$$

$$\|\nabla \Phi(x)\| \leq 2\sqrt{\Phi(x)}, \quad (\text{IV.74})$$

$$\Delta \Phi(x) = 4 \quad \text{pour } \|x\| \leq r_1 \quad \text{et} \quad \Delta \Phi(x) \leq 2 \quad \text{pour } \|x\| > r_1. \quad (\text{IV.75})$$

Nous rappelons une estimée qui s'adapte (aisément nonobstant les lourds calculs et la finesse de la démonstration originale) au système (\clubsuit) à partir du lemme 3.1 de l'article [233].

Lemme IV.19. Soit $q \in \Omega$, $0 < r_1 < r_2 < \text{dist}(q, \partial\Omega)$ et $\Phi(x) = \phi(\|x - q\|)$ définis comme ci-dessus. Alors il existe des constantes $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ qui ne dépendent que de $r_1, r_2, \text{dist}(q, \partial\Omega)$ et les paramètres du système, telles que $\forall t \in]0, T_{\max}[$,

$$\int_{\Omega} u(x, t) \nabla \Phi(x) \cdot \nabla c(x, t) \, dx \leq -\frac{\alpha}{2\pi} M(t)^2 + C_1 M(t) \int_{\Omega} u(x, t) \Phi(x) \, dx + C_2 M(t)^{\frac{3}{2}} \sqrt{\int_{\Omega} u(x, t) \Phi(x) \, dx}$$

Les adaptations nécessaires pour démontrer ce résultat sont mineures. Toutefois, nous présentons une démonstration détaillée dans l'annexe par soucis d'exhaustivité.

Nous sommes à présent en mesure de démontrer le résultat qui nous intéresse.

Théorème IV.20

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^2 , faisons les hypothèse (IV.1) et (IV.2). Soit $\eta \in]0, 1[$ et $(u_0, n_0) \in \mathcal{C}^{2,\eta}(\Omega)^2$ qui vérifient la condition au bord. Soit (u, c, n) l'unique solution locale de (♣) et soit T_{\max} sont temps maximal d'existence. Supposons que

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx > \frac{8\pi}{\alpha\chi_0}.$$

Alors pour tout $q \in \Omega$, il existe $\varepsilon(q) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 \, dx < \varepsilon(q),$$

la solution (u, c, n) explose en temps fini, c'est-à-dire $T_{\max} < +\infty$ et

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} \|u(t)\|_{\infty} = +\infty.$$

Démonstration : Considérons une solution positive et régulière (u, c, n) du problème (♣) sur un intervalle maximal $]0, T_{\max}[$ et notons

$$M(t) = \int_{\Omega} u(x, t) \, dx \quad \text{et} \quad I(t) = \int_{\Omega} u(x, t) \Phi(x) \, dx.$$

la masse et le moment généralisé. D'après la relation (IV.75), on a

$$\int_{\Omega} u(x, t) \Delta \Phi(x) \, dx \leq 4M(t). \tag{IV.76}$$

de plus, comme les fonctions b, g et n sont bornées et positives, nous obtenons également

$$\int_{\Omega} (g(u)n - b(u))(x, t) u(x, t) \Phi(x) \, dx \leq C_3 I(t), \tag{IV.77}$$

où $C_3 = G_0 \|n_0\|_{\infty}$.

En multipliant à présent l'équation qui régit l'évolution de u par $\Phi(x)$, en intégrant sur Ω et en utilisant les estimées (IV.76), (IV.77), nous avons

$$\frac{d}{dt} I(t) \leq 4M(t) + C_3 I(t) + \int_{\Omega} u(x, t) \nabla \Phi(x) \cdot \nabla c(x, t) \, dx$$

En appliquant le lemme IV.19 nous obtenons

$$\frac{d}{dt}I(t) \leq 4M(t) - \frac{\alpha\chi_0}{2\pi}M(t)^2 + (C_1\chi_0M(t) + C_3)I(t) + C_2\chi_0M(t)^{3/2}\sqrt{I(t)}.$$

Notons que pour tout $s \in \mathbb{R}_+^*$ et $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ nous avons l'inégalité $\sqrt{s} \leq \varepsilon + \frac{1}{4\varepsilon}s$. Donc, pour tout $\varepsilon > 0$ fixé, nous utilisons l'inégalité (IV.29) pour obtenir

$$\frac{d}{dt}I(t) \leq 4M(t) + \varepsilon - \frac{\alpha\chi_0}{2\pi}M^2(t) + C_4I(t), \quad (\text{IV.78})$$

où

$$C_4 = C_3 + C_1\chi_0(\|u_0\|_1 + \frac{1}{\gamma}\|n_0\|_1) + \frac{C_2^2\chi_0^2(\|u_0\|_1 + \frac{1}{\gamma}\|n_0\|_1)^3}{4\varepsilon}. \quad (\text{IV.79})$$

L'estimée (IV.78) implique

$$\frac{d}{dt}\left(I(t)e^{-C_4t}\right) \leq \left(4M(t) + \varepsilon - \frac{\alpha\chi_0}{2\pi}M^2(t)\right)e^{-C_4t}. \quad (\text{IV.80})$$

Ensuite, en intégrant l'équation régissant l'évolution de u sur Ω et en utilisant les inégalités $0 \leq g(u)n \leq C_3 = G_0\|n_0\|_\infty$ et $0 < b(t) \leq B_0$, nous déduisons que

$$\frac{d}{dt}M(t) \leq C_3M(t) \quad \text{et} \quad \frac{d}{dt}M(t) \geq -B_0M(t),$$

et par conséquent,

$$\forall t \in [0, T_{\max}[, \quad M(t) \leq M(0)e^{C_4t} \quad \text{et} \quad M(t) \geq M(0)e^{-B_0t}. \quad (\text{IV.81})$$

En utilisant l'estimée (IV.81) dans (IV.80) nous obtenons l'inégalité

$$\frac{d}{dt}\left(I(t)e^{-C_4t}\right) \leq 4M(0) + \varepsilon - \frac{\alpha\chi_0}{2\pi}M(0)^2e^{-(C_4+2B_0)t},$$

qui implique

$$I(t)e^{-C_4t} \leq I(0) + (4M(0) + \varepsilon)t - \frac{\alpha\chi_0}{2\pi} \frac{M(0)^2}{C_4 + 2B_0}(1 - e^{-(C_4+2B_0)t}). \quad (\text{IV.82})$$

Si le membre de droite de l'inégalité (IV.82) devient négatif au bout d'un certain temps, la solution ne peut pas exister au delà de ce temps. Par conséquent, il suffit pour conclure d'étudier la fonction

$$f(t) = A + Bt - D(1 - e^{-kt}).$$

Cette fonction admet un minimum sur $]0, +\infty[$ si et seulement si $B < kD$, ce qui est le cas dès lors que

$$\frac{\alpha\chi_0}{2\pi}M(0) \left(\frac{8\pi}{\alpha\chi_0} - M(0) \right) + \varepsilon < 0.$$

Si l'on choisit $\varepsilon = \frac{1}{4\pi}M_0(\chi_0M_0 - 8\pi)$, l'inégalité précédente est vérifiée. Le minimum de f est alors atteint pour $t = -\frac{1}{k}\ln\left(\frac{B}{kD}\right)$ et vaut

$$f_{\min} = A - \frac{B}{k}\ln\left(\frac{B}{kD}\right) - D\left(1 - \frac{B}{kD}\right).$$

Or, la fonction $g : x \mapsto \frac{B}{k}\ln(x) - D(1 - x)$ est décroissante sur $[0, \frac{B}{kD}[$, atteint un minimum absolu strictement négatif en $\frac{B}{kD}$, puis croît sur $]\frac{B}{kD}, 1[$ et converge vers 0 quand x tend vers 1. Par conséquent, si $f(0) = I(0) = A$ est assez petit, $t_{\min} < 0$ et il existe donc $t \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $f(t) < 0$.

Donc, pour un moment généralisé initial $I(0)$ assez petit, la fonction $I(t)$ devient négative en temps fini, ce qui constitue une contradiction avec la positivité de $\int_{\Omega} u(x, t)\Phi(x) dx$. Le temps maximal d'existence T_{\max} de la solution est fini et, d'après le théorème IV.4, cela implique

$$\limsup_{t \rightarrow T_{\max}} \|u(t)\|_{\infty} = 0. \quad \blacksquare$$

Remarque IV.21. On pourrait de la même manière (avec encore des efforts et une vérification rigoureuse) étendre au système (♣) le second résultat de [233] (voir la deuxième partie du théorème III.11 énoncé dans l'introduction) sur l'explosion au bord du domaine : si la masse initiale vérifie

$$\int_{\Omega} u_0(x) \, dx > \frac{4\pi}{\alpha\chi_0},$$

et si le bord $\partial\Omega$ du domaine contient un segment L , alors pour tout $q \in L \setminus \partial L$, il existe $\varepsilon(q)$ tel que si


$$\int_{\Omega} u_0(x) \|x - q\|^2 \, dx < \varepsilon(q),$$

alors la solution explose en temps fini.

V. Étude du système hyperbolique-elliptique

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
la mathématicienne
Danielle Hilhorst.

Les résultats présentés ci-dessous sont présents dans l'article [156].

OMMES nous l'avons détaillé dans l'introduction bibliographique de cette partie (section III), le système de Keller-Segel parabolique-elliptique (III.10) avec terme de croissance logistique a également été étudié par le biais de sa limite hyperbolique-parabolique (système III.12), notamment par Michael Winkler dans l'article [353] et Johannes Lankeit dans l'article [184]. Le système hyperbolique-parabolique est intéressant en lui même comme approximation d'une situation où la diffusion des organismes est négligeable (déplacement par chimiotaxie uniquement). L'article [173] de Kyungkeun Kang et Angela Stevens est dédié à l'analyse du système (III.12) et développe plusieurs méthodes intéressantes.

Dans cette section, nous nous inspirons de ces travaux afin de montrer des propriétés qualitatives pour la limite hyperbolique-elliptique-parabolique du système (♣) que nous avons étudié dans la section précédente. Plus précisément, nous nous intéressons au système

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = -\nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\text{V.1})$$

On considère également le système approché à l'ordre ε :

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \varepsilon \Delta u - \nabla \cdot (u \nabla \chi(c)) + g(u)nu - b(n)u, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ 0 = \Delta c + \alpha u - \beta c, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \partial_t n = \Delta n - \gamma g(u)nu, & x \in \Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial c}{\partial \nu} = \frac{\partial n}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t \in \mathbb{R}_+^*, \\ u(x, 0) = u_0(x), n(x, 0) = n_0(x), & x \in \Omega. \end{array} \right. \quad (\text{V.2})$$

Dans cette section, on fera sur les paramètres et fonctions des deux systèmes les hypothèses suivantes.

$$\left\{ \begin{array}{l} \bullet \alpha, \beta, \gamma \in \mathbb{R}_+^* ; \\ \bullet g \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+), g(0) = 0, \lim_{s \rightarrow +\infty} g(s) = G_0, \\ \quad g \text{ est bornée et strictement croissante sur } \mathbb{R}_+, g' \in L^\infty(\mathbb{R}_+) ; \\ \bullet b \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}_+), b(0) = B_0 > 0, \\ \quad b \text{ est positive et strictement décroissante sur } \mathbb{R}_+, b' \in L^\infty(\mathbb{R}_+) ; \\ \bullet \chi \in \mathcal{C}^3(\mathbb{R}_+), \chi' \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \chi'' \in L^\infty(\mathbb{R}_+), \chi''' \in L^\infty(\mathbb{R}_+). \end{array} \right. \quad (\text{V.3})$$

1. Estimées *a priori* uniformes pour le système approché

Afin de pouvoir construire les solutions du système hyperboliques comme limites de solutions du système parabolique-elliptique-parabolique, nous avons besoin d'estimées *a priori* uniformes par rapport au coefficient de diffusion. Nous faisons également en sorte qu'elles soient en un sens approprié uniformes par rapport aux conditions initiales afin d'obtenir pour le système V.1 des solutions à partir de données initiales moins régulières. Notre estimée uniforme et sa démonstration subséquente s'inspirent un peu des travaux de Johannes Lankeit dans [184] et beaucoup des travaux indépendants réalisés par Kyungkeun Kang et Angela Stevens dans [173] pendant la même période. À l'instar de ceux obtenus par Kang et Stevens, notre résultat requiert une hypothèse de convexité qui relève de considérations techniques et ne semble pas être reliée à la nature profonde du problème. D'autres méthodes, comme celles utilisées par Lankeit dans [184] pourraient permettre d'éviter son utilisation. Elle n'est cependant pas très restrictive pour les applications classiques en modélisation de la biologie (disques, ellipses, domaines rectangulaires,...) et elle permet la démonstration fastidieuse mais lisible d'une borne uniforme explicite pour les normes $\|u(t)\|_\infty$ et $\|\nabla u(t)\|_{W^{1,p}}$.

Théorème V.1

Supposons que Ω est un ouvert borné, lisse et convexe de \mathbb{R}^d . Faisons les hypothèses (V.3) Pour toutes données initiales positives $u_0, n_0 \in C^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, $\eta \in]0, 1[$ vérifiant la condition de Neumann homogène au bord de Ω , pour tout $p \in]1, +\infty[$, il existe un temps $T \in \mathbb{R}_+^*$ et des constantes strictement positives $M = M(T)$, $C = C(T)$ dépendant de T telles que pour tout $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$, pour toute solution régulière positive $(u_\varepsilon, c_\varepsilon, n_\varepsilon)$ de (V.2) dans $\Omega \times [0, T]$, nous avons

$$\sup_{t \in [0, T]} \|u_\varepsilon(t)\|_\infty < M(T), \quad (\text{V.4})$$

et

$$\nabla u_\varepsilon \in L^\infty(]0, T[, L^p(\Omega)), \quad (\text{V.5})$$

et pour tout $t \in [0, T]$

$$\|\nabla u_\varepsilon(t)\|_p \leq e^{\log(1+\|\nabla u_0\|_p) e^{C(T)t}}. \quad (\text{V.6})$$

De plus, le temps T (et par conséquent les constantes $M(T)$ et $C(T)$) ne dépendent que des paramètres et fonctions du système, du domaine Ω , de p et des quantités $\|n_0\|_{W^{1,\infty}}$, $\|u_0\|_\infty$ et $\|\nabla u_0\|_{W^{1,p}}$.

Démonstration : Soit $p \in]d, +\infty[$; notons qu'il y a alors injection de Sobolev : $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow L^\infty(\Omega)$, c'est-à-dire, pour tout $f \in W^{1,p}(\Omega)$,

$$\|f\|_\infty \leq C_{\infty,p} \|f\|_{W^{1,p}}, \quad (\text{V.7})$$

avec $C_{\infty,p} \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend uniquement de Ω et p . Nous n'écrivons pas les dépendances en t dans certaines formules afin d'améliorer la lisibilité de la démonstration.

Pour commencer, multiplions la première équation de (V.2) par u_ε^{p-1} et calculons

$$\begin{aligned} \frac{1}{p} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u_\varepsilon^p + \frac{4\varepsilon(p-1)}{p^2} \int_{\Omega} \left| \nabla u_\varepsilon^{\frac{p}{2}} \right|^2 \leq \\ \alpha \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} \chi'(c_\varepsilon) u_\varepsilon^{p+1} - \beta \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} \chi'(c_\varepsilon) c_\varepsilon u_\varepsilon^p + \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} \chi''(c_\varepsilon) |\nabla c_\varepsilon|^2 u_\varepsilon^p \\ + \int_{\Omega} (g(u_\varepsilon) n_\varepsilon - b(n_\varepsilon)) u_\varepsilon^p. \end{aligned} \quad (\text{V.8})$$

En utilisant (V.7), nous obtenons

$$\int_{\Omega} u_\varepsilon^{p+1} \leq \|u_\varepsilon\|_\infty \int_{\Omega} u_\varepsilon^p \leq C_{\infty,p} \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}} \|u_\varepsilon\|_p^p.$$

En utilisant la régularité elliptique (lemme A..18 dans l'annexe A.), nous obtenons

$$\int_{\Omega} \chi'(c_\varepsilon) c_\varepsilon u_\varepsilon^p \leq K_\infty \|\chi'\|_\infty \|u_\varepsilon\|_\infty \int_{\Omega} u_\varepsilon^p \leq K_\infty C_{\infty,p} \|\chi'\|_\infty \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}} \|u_\varepsilon\|_p^p,$$

et

$$\int_{\Omega} \chi''(c_\varepsilon) |\nabla c_\varepsilon|^2 u_\varepsilon^p \leq K_\infty^2 C_{\infty,p} \|\chi''\|_\infty \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}^2 \|u_\varepsilon\|_p^p,$$

Nous déduisons des résultat précédents qu'il existe une constante $C_1 \in \mathbb{R}_+^*$, dépendant des paramètres et fonctions du système, de Ω et p , indépendante de ε , telle que

$$\frac{d}{dt} \|u_\varepsilon\|_p^p \leq C_1 (1 + \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}} + \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}^2) \|u_\varepsilon\|_p^p. \quad (\text{V.9})$$

Ensuite, en notant $w_k = \frac{\partial u_\varepsilon}{\partial x_k}$ et en remarquant que

$$\begin{aligned} \nabla \cdot (u_\varepsilon \nabla \chi(c_\varepsilon)) &= \chi'(c_\varepsilon) \nabla u_\varepsilon \cdot \nabla c_\varepsilon + \chi'(c_\varepsilon) u_\varepsilon \Delta c_\varepsilon + \chi''(c_\varepsilon) u_\varepsilon \nabla c_\varepsilon \cdot \nabla c_\varepsilon \\ &= \chi'(c_\varepsilon) \nabla u_\varepsilon \cdot \nabla c_\varepsilon + \chi'(c_\varepsilon) u_\varepsilon (\beta c_\varepsilon - \alpha u_\varepsilon) + \chi''(c_\varepsilon) u_\varepsilon (\nabla c_\varepsilon)^2, \end{aligned}$$

nous pouvons calculer

$$\begin{aligned} \frac{\partial w_k}{\partial t} - \varepsilon \Delta w_k &= -\chi'(c_\varepsilon) \nabla w_k \cdot \nabla c_\varepsilon - \chi'(c_\varepsilon) \nabla u_\varepsilon \cdot \nabla \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} - \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} \chi''(c_\varepsilon) \nabla u_\varepsilon \cdot \nabla c_\varepsilon \\ &\quad - \chi''(c_\varepsilon) (\nabla c_\varepsilon)^2 w_k - 2\chi''(c_\varepsilon) u_\varepsilon \nabla \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} \cdot \nabla c_\varepsilon - \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} \chi'''(c_\varepsilon) u_\varepsilon (\nabla c_\varepsilon)^2 \\ &\quad + \left(g(u_\varepsilon) \frac{\partial n_\varepsilon}{\partial x_k} + \alpha \chi''(c_\varepsilon) u_\varepsilon - \beta \chi'(c_\varepsilon) \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} - \beta \frac{\partial c_\varepsilon}{\partial x_k} \chi''(c_\varepsilon) c_\varepsilon - b'(n_\varepsilon) \frac{\partial n_\varepsilon}{\partial x_k} \right) u_\varepsilon \\ &\quad + \left(2\alpha \chi'(c_\varepsilon) u_\varepsilon + g'(u_\varepsilon) n_\varepsilon u_\varepsilon + g(u_\varepsilon) n_\varepsilon - b(n_\varepsilon) \right) w_k. \end{aligned} \quad (\text{V.10})$$

Notons alors

$$\mathcal{A} = \frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|w_k\|_p^p - \varepsilon \int_{\Omega} |w_k|^{p-2} w_k \Delta w_k$$

En multipliant (V.10) par $|w_k|^{p-2}w_k$ et en intégrant sur Ω , nous obtenons

$$\begin{aligned}
 \mathcal{A} &= \frac{1}{p} \int_{\Omega} \left(\frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} \chi'(c_{\varepsilon}) \nabla c_{\varepsilon} + \chi'(c_{\varepsilon}) \Delta c_{\varepsilon} \right) |w_k|^p - \int_{\Omega} \chi'(c_{\varepsilon}) \nabla u_{\varepsilon} \cdot \nabla \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} |w_k|^{p-2} w_k \\
 &\quad - \int_{\Omega} \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} \chi''(c_{\varepsilon}) \nabla u_{\varepsilon} \cdot \nabla c_{\varepsilon} |w_k|^{p-2} w_k - \int_{\Omega} \chi''(c_{\varepsilon}) (\nabla c_{\varepsilon})^2 |w_k|^p \\
 &\quad - 2 \int_{\Omega} \chi''(c_{\varepsilon}) u_{\varepsilon} \nabla \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} \cdot \nabla c_{\varepsilon} |w_k|^{p-2} w_k - \int_{\Omega} \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} \chi'''(c_{\varepsilon}) u_{\varepsilon} (\nabla c_{\varepsilon})^2 |w_k|^{p-2} w_k \\
 &\quad + \int_{\Omega} \left(g(u_{\varepsilon}) \frac{\partial n_{\varepsilon}}{\partial x_k} + \alpha \chi''(c_{\varepsilon}) u_{\varepsilon} - \beta \chi'(c_{\varepsilon}) \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} - \beta \frac{\partial c_{\varepsilon}}{\partial x_k} \chi''(c_{\varepsilon}) c - b'(n_{\varepsilon}) \frac{\partial n_{\varepsilon}}{\partial x_k} \right) u_{\varepsilon} |w_k|^{p-2} w_k \\
 &\quad + \int_{\Omega} \left(2\alpha \chi'(c_{\varepsilon}) u_{\varepsilon} + g'(u_{\varepsilon}) n_{\varepsilon} u_{\varepsilon} + g(u_{\varepsilon}) n_{\varepsilon} - b(n_{\varepsilon}) \right) |w_k|^p.
 \end{aligned} \tag{V.11}$$

Obtenons maintenant une borne pour \mathcal{A} en fonction des normes L^{∞} et $W^{1,p}$ de u . Par hypothèses sur g, b, χ, u et d'après la remarque IV.5, il existe une constante $C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ assez grande telle que

$$\begin{aligned}
 \mathcal{A} &\leq \frac{C_2 \|\chi'\|_{\infty}}{p} \int_{\Omega} (|\nabla c_{\varepsilon}|^2 + |\nabla^2 c_{\varepsilon}|) |w_k|^p + C_2 \|\chi'\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_{\varepsilon}| |\nabla^2 c_{\varepsilon}| |w_k|^{p-1} \\
 &\quad + C_2 \|\chi''\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_{\varepsilon}| |\nabla c_{\varepsilon}|^2 |w_k|^{p-1} + C_2 \|\chi'''\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla c_{\varepsilon}|^3 |w_k|^{p-1} \\
 &\quad + C_2 \|\chi''\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla c_{\varepsilon}|^2 |w_k|^p + C_2 \|\chi''\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla^2 c_{\varepsilon}| |\nabla c_{\varepsilon}| |w_k|^{p-1} \\
 &\quad + C_2 \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \int_{\Omega} \left(G_0 \left| \frac{\partial n_{\varepsilon}}{\partial x_k} \right| + \|\chi''\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} + \|\chi'\|_{\infty} |\nabla c_{\varepsilon}| \right. \\
 &\quad \quad \left. + |\nabla c_{\varepsilon}| \|\chi''\|_{\infty} |c_{\varepsilon}| + \|b'\|_{\infty} \left| \frac{\partial n_{\varepsilon}}{\partial x_k} \right| \right) |w_k|^{p-1} \\
 &\quad + C_2 \left(\|\chi'\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} + \|g'\|_{\infty} \|n_0\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} + G_0 \|n_0\|_{\infty} + B_0 \right) \int_{\Omega} |w_k|^p.
 \end{aligned} \tag{V.12}$$

La fonction n vérifie les formules de Duhamel

$$n_{\varepsilon}(x, t) = e^{\Delta t} n_0(x, t) - \gamma \int_0^t e^{\Delta(t-s)} g(u_{\varepsilon}(s, t)) n_{\varepsilon}(s, t) u_{\varepsilon}(s, t) ds$$

et

$$\nabla n_{\varepsilon}(x, t) = \nabla e^{\Delta t} n_0 - \gamma \int_0^t \nabla e^{\Delta(t-s)} g(u_{\varepsilon}(s, t)) n_{\varepsilon}(s, t) u_{\varepsilon}(s, t) ds.$$

D'après le lemme A.12 et en remarquant que pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\|\nabla e^{\Delta t} n_0\|_{\infty} = \|e^{\Delta t} \nabla n_0\|_{\infty} \leq \|\nabla n_0\|_{\infty} \leq \|n_0\|_{W^{1,\infty}},$$

nous obtenons

$$\begin{aligned}
 \|\nabla n_{\varepsilon}\|_{\infty} &\leq \|n_0\|_{W^{1,\infty}} + \gamma C \int_0^t (t-s)^{-\frac{1}{2}} e^{-\frac{\lambda_1}{2}(t-s)} \|(g(u_{\varepsilon}) n_{\varepsilon} u_{\varepsilon})(\cdot, s)\|_{\infty} ds \\
 &\leq \|n_0\|_{W^{1,\infty}} + \gamma C G_0 \|n_0\|_{\infty} \int_0^t (t-s)^{-\frac{1}{2}} e^{-\frac{\lambda_1}{2}(t-s)} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} ds \\
 &\leq \|n_0\|_{W^{1,\infty}} + \gamma C G_0 \|n_0\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \int_0^t \frac{1}{\sqrt{t-s}} ds \\
 &\leq \|n_0\|_{W^{1,\infty}} + 2\gamma C G_0 \|n_0\|_{\infty} \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \sqrt{t}
 \end{aligned}$$

ce qui revient à dire qu'il existe une constante $C_3 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de $\|n_0\|_{W^{1,\infty}}, \Omega, G_0$ et γ telle que

$$\left\| \frac{\partial n_{\varepsilon}}{\partial x_k} \right\|_{\infty} \leq C_3 (1 + \|u_{\varepsilon}\|_{\infty} \sqrt{T}).$$

Par conséquent, en utilisant le lemme A..18, nous obtenons qu'il existe une constante $C_4 \in \mathbb{R}_+^*$

$$\begin{aligned} \mathcal{A} \leq C_4 & \left(1 + \|u_\varepsilon\|_\infty + \|u_\varepsilon\|_\infty^2 + \|u_\varepsilon\|_\infty^3 + \|u_\varepsilon\|_\infty^4 \right) \left(\int_\Omega (1 + |\nabla^2 c_\varepsilon|) |w_k|^p \right. \\ & + \int_\Omega |\nabla u_\varepsilon| |\nabla^2 c_\varepsilon| |w_k|^{p-1} + \int_\Omega |\nabla u_\varepsilon| |w_k|^{p-1} \\ & \left. + \int_\Omega |w_k|^p + \int_\Omega |\nabla^2 c_\varepsilon| |w_k|^{p-1} + \int_\Omega |w_k|^{p-1} \right) \quad (\text{V.13}) \end{aligned}$$

D'après les lemmes A..20 et A..21 de l'annexe A., il existe une constante $\tilde{C}_5, C_5 \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\begin{aligned} \|\nabla^2 c_\varepsilon\|_\infty & \leq \tilde{C}_5 \left(1 + \|\nabla^2 c_\varepsilon\|_{BMO} \left(1 + \log^+(\|\nabla^2 c_\varepsilon\|_{W^{1,p}}) \right) \right) \\ & \leq C_5 \left(1 + \|u_\varepsilon\|_\infty \left(1 + \log^+(\|\nabla u_\varepsilon\|_p) \right) \right). \end{aligned} \quad (\text{V.14})$$

En réunissant les estimées précédentes, nous obtenons qu'il existe une constante $C_6 \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend des paramètres du système, de p , $\|n_0\|_{W^{1,\infty}}$ et Ω , indépendante de ε , telle que

$$\sum_{k=1}^d \mathcal{A}(k) \leq C_6 \left(1 + \|u_\varepsilon\|_\infty^5 \left(1 + \log^+(\|\nabla u_\varepsilon\|_p) \right) \right) \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p.$$

De plus, par intégration par partie

$$-\varepsilon \int_\Omega |w_k|^{p-2} w_k \Delta w_k = \frac{4\varepsilon(p-1)}{p^2} \int_\Omega |\nabla |\nabla u_\varepsilon|^{p/2}|^2 - \frac{\varepsilon}{2} \int_{\partial\Omega} \frac{\partial |\nabla u_\varepsilon|^2}{\partial \nu} |\nabla u_\varepsilon|^{p-2} d\sigma,$$

Donc, il existe une constante $C_7 \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de ε , telle que

$$\begin{aligned} \frac{d \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p}{dt} + C_7 \varepsilon \int_\Omega |\nabla |\nabla u_\varepsilon|^{p/2}|^2 - C_7 \varepsilon \int_{\partial\Omega} \frac{\partial |\nabla u_\varepsilon|^2}{\partial \nu} |\nabla u_\varepsilon|^{p-2} d\sigma \leq \\ C_6 \left(1 + \|u_\varepsilon\|_\infty^5 \left(1 + \log^+(\|\nabla u_\varepsilon\|_p) \right) \right) \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p \quad (\text{V.15}) \end{aligned}$$

D'après le lemme A..8 de l'annexe A.,

$$-C_6 \varepsilon \int_{\partial\Omega} \frac{\partial |\nabla u_\varepsilon|^2}{\partial \nu} |\nabla u_\varepsilon|^{p-2} d\sigma \geq 0.$$

Puisque $W^{1,p}(\Omega)$ s'injecte dans $L^\infty(\Omega)$, il existe une constante $C_8 \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de ε telle que

$$\frac{d \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p}{dt} \leq C_8 \left(1 + \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}^5 \left(1 + \log^+(\|\nabla u_\varepsilon\|_p) \right) \right) \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p \quad (\text{V.16})$$

Nous combinons à présent les bornes (V.9) et (V.16) afin d'obtenir, pour une constante $C_9 \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de ε ,

$$\frac{d \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}}{dt} \leq C_9 \left(1 + \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}^5 \left(1 + \log^+(\|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}) \right) \right) \|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}^p. \quad (\text{V.17})$$

Aucun terme ne dépend de ε dans l'équation différentielle ordinaire précédente; la quantité $\|u_\varepsilon\|_{W^{1,p}}$ en est une sous-solution; il existe par conséquent un temps $T \in \mathbb{R}_+^*$ indépendant de ε tel que l'unique solution de cette équation différentielle ordinaire existe sur l'intervalle fermé $[0, T]$ et y est borné par une constante $C_{10} \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de ε . L'estimée uniforme

$$\forall t \in [0, T], \forall \varepsilon \in \mathbb{R}_+^* \quad \|u_\varepsilon(t)\|_{W^{1,p}} \leq C_{10},$$

est donc vérifiée pour une constante $C_{10} \in \mathbb{R}_+^*$ assez grande. En utilisant encore une fois l'injection continue de $W^{1,p}(\Omega)$ dans $L^\infty(\Omega)$, nous obtenons l'estimée ε -uniforme de la norme L^∞

$$\forall t \in [0, T], \forall \varepsilon \in \mathbb{R}_+^*, \quad \|u_\varepsilon(t)\|_\infty < M = M(T).$$

À présent, nous utilisons cette estimée dans (V.15) afin d'obtenir une inéquation améliorée pour le gradient :

$$\frac{d}{dt} \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p \leq C(T) (1 + \log^+(\|\nabla u_\varepsilon\|_p)) \|\nabla u_\varepsilon\|_p^p,$$

où la constante $C(T) \in \mathbb{R}_+^*$ dépend de M, T , des paramètres et fonctions du problème et des normes pertinentes des conditions initiales (on l'aura deviné, elle est indépendante de ε). Le temps T dépend seulement de la constante C_9 , et par conséquent il dépend seulement des paramètres et fonctions du systèmes, du domaine Ω , de p et des normes $\|n_0\|_{W^{1,\infty}}, \|u_0\|_\infty$ et $\|\nabla u_0\|_{W^{1,p}}$.

Notons $y(t) = \|\nabla u\|_p^p$; nous avons $y'(t) \leq C(T)(1 + \log^+(y(t)))y(t)$ et donc

$$y'(t) \leq C(T)(1 + \log(1 + y(t)))y(t).$$

Nous calculons

$$\frac{y'}{(1 + \log(1 + y))y} \leq C(T)$$

et nous intégrons ; il vient

$$\log\left(\frac{1 + \log(1 + y)}{1 + \log(1 + y(0))}\right) \leq C(T)t.$$

Nous obtenons donc

$$1 + \log(1 + y) \leq (1 + \log(1 + y(0)))e^{Ct}.$$

Après simplification et passage à l'exponentielle, cela donne

$$y(t) \leq e^{\log(1+y(0))e^{C(T)t}},$$

c'est-à-dire

$$\|\nabla u(t)\|_p \leq \left(e^{\log(1+\|\nabla u_0\|_p^p)e^{C(T)t}} \right)^{\frac{1}{p}} = e^{\frac{1}{p} \log(1+\|\nabla u_0\|_p^p)e^{C(T)t}}.$$

Puisque $\frac{1}{p} \log(1 + \|\nabla u_0\|_p^p) \leq \log(1 + \|\nabla u_0\|_p)$, nous obtenons (V.5) et (V.6).

Enfin, Ω étant borné, le résultat est également valide pour tout $p \in]1, d]$ par injection d'espaces de Lebesgues, ce qui achève la démonstration. ■

2. Existence de solutions pour le problème hyperbolique-elliptique-parabolique

Définissons à présent ce que nous entendons exactement par solution du problème (V.1). Nous choisissons une formation faible similaire à celle utilisée explicitement dans [353] et [184], et implicitement dans [173].

Définition V.2. Soit $T \in]0, +\infty]$. Une solution faible de (V.1) sur $[0, T[$ est un triplet (u, c, n) de fonctions telles qu'il existe $p \in [1, +\infty[$, telle que

$$\begin{aligned} u &\in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)), & c &\in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)), & n &\in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)), \\ u \nabla \chi(c) &\in L^p(]0, T[, L^p(\Omega)), \end{aligned}$$

et pour tout $\phi_1, \phi_2, \phi_3 \in \mathcal{C}_0^\infty(\bar{\Omega} \times [0, T[)$,

$$\int_{]0, T[\times \Omega} u \frac{\partial \phi_1}{\partial t} + \int_{]0, T[\times \Omega} u \nabla \chi(c) \cdot \nabla \phi_1 + \int_{]0, T[\times \Omega} (g(u)n - b(n)) u \phi_1 = - \int_{\Omega} u_0 \phi_1(\cdot, 0), \quad (\text{V.18})$$

$$\int_{]0, T[\times \Omega} \nabla c \cdot \nabla \phi_2 + \beta \int_{]0, T[\times \Omega} c \phi_2 = \alpha \int_{]0, T[\times \Omega} u \phi_2, \quad (\text{V.19})$$

$$\int_{]0, T[\times \Omega} u \frac{\partial \phi_3}{\partial t} - \int_{]0, T[\times \Omega} \nabla n \cdot \nabla \phi_3 - \gamma \int_{]0, T[\times \Omega} g(u) n u \phi_3 = - \int_{\Omega} n_0 \phi_3(\cdot, 0). \quad (\text{V.20})$$

Remarque V.3. Par argument de densité, il est équivalent de définir les solutions avec des fonctions tests $\phi \in L^1([0, T[, W^{1,q}(\Omega))$ telles que $\frac{\partial \phi}{\partial t} \in L^1([0, T[, W^{1,q}(\Omega))$, où $\frac{1}{p} + \frac{1}{q} = 1$.

Nous construisons à présent des solutions pour ce système qui s'avèrent légèrement plus régulières que ce qu'impose la définition de solution faible. Le principal ingrédient est le théorème de compacité de Aubin-Lions que nous rappelons dans l'annexe A. (théorème A.11); ce résultat, en renfort de l'estimée *a priori* que nous venons de montrer, permet de transformer une suite de solutions de (V.2) convergeant faiblement en une suite convergent fortement dans un espace "plus grand"; cette convergence forte permet de passer à la limite $\varepsilon \rightarrow 0$ dans la formulation de solution faible afin d'obtenir une solution du problème (V.1).

Théorème V.4

Supposons que Ω est un ouvert borné, lisse et convexe de \mathbb{R}^d . Supposons que pour tout $\lambda \in]1, +\infty[$, $u_0, n_0 \in W^{2,\lambda}(\Omega)$, et supposons que u_0 et n_0 sont positives. Alors, pour tout $p \in]1, +\infty[$, il existe un temps d'existence maximal $T_{max} \in]0, +\infty[$ tel que pour tout $T \in]0, T_{max}[$ il existe une unique solution faible positive (u, c, n) du problème (V.1) au sens de la définition V.2 telle que $u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \cap L^\infty(\Omega \times]0, T[)$ and $c, n \in L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega)) \cap L^\infty(\Omega \times]0, T[)$.

Démonstration : Pour des raisons de lisibilité, on supposera, sans perte de généralité $\alpha = \beta = 1$.

• *Existence :*

Soit $p \in]1, +\infty[$. Soit une suite $(\varepsilon_k)_{k \in \mathbb{N}}$ de réels strictement positifs qui tend vers 0. Pour plus de clarté, on notera également par la suite $(\varepsilon_k)_{k \in \mathbb{N}}$ toutes ses suites extraites.

Fixons $\eta \in]0, 1[$. Soit $(u_0^{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ une suite de fonctions vivant dans l'espace $\mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, vérifiant la condition de Neumann au bord, qui converge vers u_0 dans $W^{2,p}(\Omega)$ et $L^\infty(\Omega)$. Soit $(n_0^{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ une suite de fonctions vivant dans $\mathcal{C}^{2,\eta}(\bar{\Omega})$, vérifiant la condition de Neumann au bord, qui converge vers n_0 dans $W^{1,\infty}(\Omega)$. Notons $(u_{\varepsilon_k}, c_{\varepsilon_k}, n_{\varepsilon_k})$ l'unique solution régulière du système (V.2) considéré avec le paramètre de diffusion $\varepsilon = \varepsilon_k$ et la condition initiale $(u_0^{\varepsilon_k}, n_0^{\varepsilon_k})$; cette unique solution est donnée par le théorème IV.4.

D'après le théorème V.1, la suite $(u_{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ est bornée dans $L^\infty(]0, T[, L^\infty(\Omega))$ par une constante M indépendante de k et donc bornée dans $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

Toujours d'après le théorème V.1, la suite $(\nabla u_{\varepsilon_k})$ est bornée dans $L^\infty(]0, T[, L^p(\Omega))$ par la quantité

$$\exp \left(\ln(1 + \sup_{k \in \mathbb{N}} \|\nabla u_0^{\varepsilon_k}\|_p) e^{CT} \right),$$

où C est une constante indépendante de k , et cette suite est donc bornée dans $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

La suite $(u_{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ est donc bornée dans $L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega))$ qui est un espace réflexif. Il existe donc $u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega))$ tel que, à extraction près,

$$u_{\varepsilon_k} \rightharpoonup u \quad \text{faiblement dans } L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)). \quad (\text{V.21})$$

De plus, la suite $(\frac{\partial u_{\varepsilon_k}}{\partial t})_{k \in \mathbb{N}}$ est bornée dans $L^1(]0, T[, W^{-1,p}(\Omega))$ car

$$\frac{\partial u_{\varepsilon_k}}{\partial t} = \varepsilon_k \nabla \cdot \nabla u_{\varepsilon_k} - \nabla \cdot (u_{\varepsilon_k} \nabla c_{\varepsilon_k}) + g(u_{\varepsilon_k}) n_{\varepsilon_k} u_{\varepsilon_k} - b(n_{\varepsilon_k}) u_{\varepsilon_k}$$

et, pour toute fonction $\phi \in W^{1,q}(\Omega)$, avec $\frac{1}{p} + \frac{1}{q} = 1$, on a les majorations uniformes suivantes, indépendantes de ε ,

$$\begin{aligned} |\langle g(u_{\varepsilon_k}) n_{\varepsilon_k} u_{\varepsilon_k} - b(n_{\varepsilon_k}) u_{\varepsilon_k} \mid \phi \rangle| &\leq (G_0 \|n_0\|_\infty + B_0) M \|\phi\|_{W^{1,q}}; \\ |\langle \nabla \cdot (u_{\varepsilon_k} \nabla \chi(c_{\varepsilon_k})) \mid \phi \rangle| &\leq \int_\Omega u_{\varepsilon_k} |\nabla \chi(c_{\varepsilon_k}) \cdot \nabla \phi| \\ &\leq M \|\chi'\|_\infty \|\nabla c_{\varepsilon_k}\|_p \|\nabla \phi\|_q \\ &\leq M^2 \|\chi'\|_\infty \|\phi\|_{W^{1,q}}; \\ |\langle \nabla \cdot \nabla u_{\varepsilon_k} \mid \phi \rangle| &\leq \int_\Omega |\nabla u_{\varepsilon_k} \cdot \nabla \phi| \\ &\leq \|\nabla u_{\varepsilon_k}\|_p \|\nabla \phi\|_q \\ &\leq \exp\left(\ln(1 + \sup_{k \in \mathbb{N}} \|\nabla u_0^{\varepsilon_k}\|_p) e^{CT}\right) \|\phi\|_{W^{1,q}}; \end{aligned}$$

où l'on a utilisé l'intégration par parties, l'inégalité de Hölder, la régularité elliptique (théorème A..18), la condition de Neumann pour u et c et le théorème V.1.

Or, d'après le théorème de compacité de Aubin-Lions (théorème A..11) appliqué aux espaces de Banach $W^{1,p}(\Omega)$, $L^p(\Omega)$ et $W^{-1,p}(\Omega)$, le sous-espace

$$\mathcal{Y} = \left\{ u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \mid \frac{\partial u}{\partial t} \in L^1(]0, T[, W^{-1,p}(\Omega)) \right\}$$

s'injecte de manière compacte dans $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

On déduit alors de ce qui précède qu'à extraction près la suite $(u_{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ converge fortement dans $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

En outre, comme pour tout $t \in [0, T]$, $u_{\varepsilon_k}(t) \in W^{1,p}(\Omega)$ et que la suite correspondante est bornée dans $L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega))$, on a par régularité elliptique (voir théorème A..18) que $c_{\varepsilon_k}(t) \in W^{3,p}(\Omega)$ et que la suite correspondante est bornée dans $L^p(]0, T[, W^{3,p}(\Omega))$. Alors, par injection compacte de $W^{3,p}(\Omega)$ dans $W^{2,p}(\Omega)$, on a à extraction près convergence forte de la suite $(c_{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ vers une fonction c dans $L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega))$.

Par le même raisonnement, mais en remplaçant par la régularité parabolique (citer théorème ad hoc), on a à extraction près convergence de $(n_{\varepsilon_k})_{k \in \mathbb{N}}$ vers une fonction n faiblement dans $L^p(]0, T[, W^{3,p}(\Omega))$ et fortement dans $L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega))$.

Les solutions classiques vérifient aussi la formulation faible, donc on a pour toute fonction $\phi \in \mathcal{C}_0^\infty([0, T] \times \Omega)$, pour tout $k \in \mathbb{N}$ (après avoir fait toutes les extractions de suites précédentes),

$$\begin{aligned} \int_{]0, T[\times \Omega} u_{\varepsilon_k} \frac{\partial \phi_1}{\partial t} - \varepsilon_k \int_{]0, T[\times \Omega} \nabla u_{\varepsilon_k} \cdot \nabla \phi_1 + \int_{]0, T[\times \Omega} u_{\varepsilon_k} \nabla \chi(c_{\varepsilon_k}) \cdot \nabla \phi_1 \\ + \int_{]0, T[\times \Omega} (g(u_{\varepsilon_k}) n_{\varepsilon_k} - b(n_{\varepsilon_k})) u_{\varepsilon_k} \phi_1 = - \int_\Omega u_0^{\varepsilon_k} \phi_1(\cdot, 0), \end{aligned} \quad (\text{V.22})$$

$$\int_{]0, T[\times \Omega} \nabla c_{\varepsilon_k} \cdot \nabla \phi_2 + \int_{]0, T[\times \Omega} c_{\varepsilon_k} \phi = \int_{]0, T[\times \Omega} u_{\varepsilon_k} \phi_2 \quad (\text{V.23})$$

et

$$\int_{]0, T[\times \Omega} n_{\varepsilon_k} \frac{\partial \phi_3}{\partial t} - \int_{]0, T[\times \Omega} \nabla n_{\varepsilon_k} \cdot \nabla \phi_3 - \gamma \int_{]0, T[\times \Omega} g(u_{\varepsilon_k}) n_{\varepsilon_k} u_{\varepsilon_k} \phi_3 = - \int_\Omega n_0^{\varepsilon_k} \phi_3(\cdot, 0). \quad (\text{V.24})$$

En utilisant les convergences faibles et fortes que nous avons démontrées, nous obtenons

$$\int_{]0, T[\times \Omega} u \frac{\partial \phi_1}{\partial t} + \int_{]0, T[\times \Omega} u \nabla c \cdot \nabla \phi_1 + \int_{]0, T[\times \Omega} (g(u)n - b(n)) u \phi_1 = - \int_{\Omega} u_0 \phi_1(\cdot, 0), \quad (\text{V.25})$$

$$\int_{]0, T[\times \Omega} \nabla \chi(c) \cdot \nabla \phi_2 + \int_{]0, T[\times \Omega} c \phi_2 = \int_{]0, T[\times \Omega} u \phi_2 \quad (\text{V.26})$$

and

$$\int_{]0, T[\times \Omega} u \frac{\partial \phi_3}{\partial t} - \int_{]0, T[\times \Omega} \nabla n \cdot \nabla \phi_3 - \gamma \int_{]0, T[\times \Omega} g(u) n u \phi_3 = - \int_{\Omega} n_0 \phi_3(\cdot, 0). \quad (\text{V.27})$$

Et avec la régularité de u , v et n on a par intégration par partie des formules précédentes que (u, v, n) vérifie non seulement (V.1) au sens faible mais également au sens classique en espace et au sens faible en temps.

Cette solution étant une limite faible et forte d'une suite de fonctions positives, elle est également positive. De plus, comme n est une limite forte dans $L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega))$ d'une suite de fonction vérifiant pour tout $t \in]0, T[$,

$$\|n_{\varepsilon_k}(t)\|_{\infty} \leq \|n_0^{\varepsilon_k}\|_{\infty},$$

on a en passant à la limite la propriété héritée

$$\|n(t)\|_{\infty} \leq \|n_0\|_{\infty}.$$

• *Unicité :*

Supposons qu'il existe deux solutions (u_1, c_1, n_1) et (u_2, c_2, n_2) sur $\Omega \times [0, T]$. Notons $\bar{u} = u_1 - u_2$, $\bar{c} = c_1 - c_2$ et $\bar{n} = n_1 - n_2$. Le triplet $(\bar{u}, \bar{c}, \bar{n})$ est une solution de

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial t} = -\nabla \cdot (\bar{u} \nabla \chi(c_1)) + \nabla \cdot (u_2 (\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2))) + g(u_1) n_1 u_1 - g(u_2) n_2 u_2 - b(n_1) u_1 + b(n_2) u_2, \quad (\text{V.28})$$

$$0 = \Delta \bar{c} - \bar{c} + \bar{u} \quad (\text{V.29})$$

$$\frac{\partial \bar{n}}{\partial t} = \Delta \bar{n} - \gamma (g(u_1) n_1 u_1 - g(u_2) n_2 u_2), \quad (\text{V.30})$$

presque partout dans $\Omega \times [0, T]$, où les dérivées en temps sont à considérer au sens des distributions. Grâce aux propriétés de régularité de $(\bar{u}, \bar{c}, \bar{n})$, (u_1, c_1, n_1) et (u_2, c_2, n_2) nous avons

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial t}, \frac{\partial \bar{n}}{\partial t} \in L^p(]0, T[, L^p(\Omega)).$$

Par conséquent, les équations (V.28), (V.29) et (V.30) sont satisfaites dans l'espace $L^p(\Omega)$ pour presque tout t dans $[0, T]$.

Dorénavant, nous considérons implicitement ces équations sur le sous-ensemble de $[0, T]$ sur lequel elle sont pleinement définies.

En multipliant (V.29) par \bar{c} et en intégrant sur Ω , nous obtenons

$$\|\nabla \bar{c}\|_2^2 + \|\bar{c}\|_2^2 \leq \|\bar{u}\|_2 \|\bar{c}\|_2 \leq \frac{1}{2} \|\bar{u}\|_2^2 + \frac{1}{2} \|\bar{c}\|_2^2,$$

et cela implique

$$\|\nabla \bar{c}\|_2^2 + \frac{1}{2} \|\bar{c}\|_2^2 \leq \frac{1}{2} \|\bar{u}\|_2^2. \quad (\text{V.31})$$

Nous allons multiplier (V.28) par \bar{u} et intégrer. Par conséquent, nous faisons les calculs suivants. En utilisant A..18, nous obtenons

$$\begin{aligned} - \int_{\Omega} \nabla \cdot (\bar{u} \nabla \chi(c_1)) \bar{u} &= -\frac{1}{2} \int_{\Omega} |\bar{u}|^2 (\chi'(c_1) \Delta c_1 + \chi''(c_1) |\nabla c_1|^2) \\ &= -\frac{1}{2} \int_{\Omega} |\bar{u}|^2 (\chi'(c_1)(u_1 - c_1) + \chi''(c_1) |\nabla c_1|^2) \\ &\leq \frac{1}{2} \left((1 + K_{\infty}) \|\chi'\|_{\infty} \|u_1\|_{\infty} + K_{\infty}^2 \|\chi''\|_{\infty} \|u_1\|_{\infty}^2 \right) \|\bar{u}\|_2^2. \end{aligned}$$

Nous avons donc

$$\left| \int_{\Omega} \nabla \cdot (\bar{u} \nabla \chi(c_1)) \bar{u} \right| \leq K_1 \left(\|u_1\|_{\infty} + \|u_1\|_{\infty}^2 \right) \|\bar{u}\|_2^2, \quad (\text{V.32})$$

avec $K_1 = \frac{1}{2} \left((1 + K_{\infty}) \|\chi'\|_{\infty} + K_{\infty}^2 \|\chi''\|_{\infty} \right)$.

En utilisant le lemme A..18, nous obtenons

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \nabla \cdot \left(u_2 (\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)) \right) \bar{u} &= \int_{\Omega} \nabla u_2 \cdot (\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)) \bar{u} + \int_{\Omega} u_2 (\Delta \chi(c_1) - \Delta \chi(c_2)) \bar{u} \\ &\leq \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)| |\bar{u}| + \|u_2\|_{\infty} \int_{\Omega} |\Delta \chi(c_1) - \Delta \chi(c_2)| |\bar{u}| \quad (\text{V.33}) \end{aligned}$$

Nous avons besoin d'une borne pour chaque terme de cette dernière somme. Afin de majorer le second terme, nous calculons

$$\begin{aligned} |\Delta \chi(c_1) - \Delta \chi(c_2)| &\leq |\chi'(c_1) - \chi'(c_2)| |\Delta c_1| + |\chi'(c_2)| |\Delta \bar{c}| \\ &\quad + |\chi''(c_1) - \chi''(c_2)| |\nabla c_1|^2 + |\chi''(c_2)| |(\nabla c_1)^2 - (\nabla c_2)^2| \\ &\leq \|\chi''\|_{\infty} (\|c_1\|_{\infty} + \|u_1\|_{\infty}) |\bar{c}| + \|\chi'\|_{\infty} (|\bar{c}| + |\bar{u}|) \\ &\quad + \|\chi'''\|_{\infty} |\nabla c_1|^2 |\bar{c}| + \|\chi''\|_{\infty} (\|\nabla c_1\|_{\infty} + \|\nabla c_2\|_{\infty}) |\nabla \bar{c}|. \end{aligned}$$

Ensuite, nous en déduisons, d'après (V.31) et le lemme A..18,

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} |\Delta \chi(c_1) - \Delta \chi(c_2)| |\bar{u}| &\leq \|\chi''\|_{\infty} (1 + K_{\infty}) \|u_1\|_{\infty} \|\bar{u}\|_2^2 + 2 \|\chi'\|_{\infty} \|\bar{u}\|_2^2 \\ &\quad + \|\chi'''\|_{\infty} K_{\infty}^2 \|u_1\|_{\infty}^2 \|\bar{u}\|_2^2 + K_{\infty} \|\chi''\|_{\infty} (\|u_1\|_{\infty} + \|u_2\|_{\infty}) \|\bar{u}\|_2^2 \\ &\leq K_2 \left(1 + \|u_1\|_{\infty} + \|u_1\|_{\infty}^2 + \|u_2\|_{\infty} \right) \|\bar{u}\|_2^2 \quad (\text{V.34}) \end{aligned}$$

où $K_2 = 2 \|\chi'\|_{\infty} + \|\chi'''\|_{\infty} K_{\infty}^2 + 2(1 + K_{\infty} \|\chi''\|_{\infty})$.

Pour le premier terme dans (V.33), nous obtenons avec le lemme A..18,

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)| |\bar{u}| &\leq \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\chi'(c_1) - \chi'(c_2)| |\nabla c_1| |\bar{u}| + \int_{\Omega} |\chi'(c_2)| |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}| \\ &\leq \|\chi''\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla c_1| |\bar{c}| |\bar{u}| + \|\chi'\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}| \\ &\leq K_{\infty} \|\chi''\|_{\infty} \|u_1\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\bar{c}| |\bar{u}| + \|\chi'\|_{\infty} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}|. \end{aligned}$$

Il ne reste donc plus qu'à majorer les quantités

$$\int_{\Omega} |\nabla u_2| |\bar{c}| |\bar{u}| \quad \text{et} \quad \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}|.$$

Nous allons utiliser des majorations différentes suivant la dimension spatiale d .

Cas $d \geq 3$:

D'après l'injection de Sobolev de $H^1(\Omega)$ dans $L^{\frac{2d}{d-2}}(\Omega)$ et le lemme A.18, il existe des constantes $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ assez grandes telles que

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}| &\leq \|\nabla u_2\|_d \|\nabla \bar{c}\|_{\frac{2d}{d-2}} \|\bar{u}\|_2 \\ &\leq C_1 \|\nabla u_2\|_d \|\nabla \bar{c}\|_{H^1} \|\bar{u}\|_2 \\ &\leq C_2 \|\nabla u_2\|_d \|\bar{u}\|_2^2 \end{aligned}$$

La même méthode donne

$$\int_{\Omega} |\nabla u_2| |\bar{c}| |\bar{u}| \leq C_3 \|\nabla u_2\|_d \|\bar{u}\|_2^2$$

pour une constante $C_3 \in \mathbb{R}_+^*$.

On a donc

$$\int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)| |\bar{u}| \leq K_3 \|\nabla u_2\|_d \|\bar{u}\|_2^2 \quad (\text{V.35})$$

où $K_3 = K_{\infty} \|\chi''\|_{\infty} C_3 + \|\chi'\|_{\infty} C_2$.

Nous multiplions l'équation (V.28) par \bar{u} et nous intégrons sur Ω . En utilisant les inégalités (V.32), (V.33), (V.34) et (V.35), nous déduisons

$$\frac{d}{dt} \|\bar{u}\|_2^2 \leq (1 + K_1 + K_2 + K_3 + G_0 \|n_0\|_{\infty} + B_0) \left(1 + \|u_1\|_{\infty} + \|u_1\|_{\infty}^2 + \|u_2\|_{\infty} + \|\nabla u_2\|_d\right) \|\bar{u}\|_2^2.$$

La quantité

$$(1 + K_1 + K_2 + K_3 + G_0 \|n_0\|_{\infty} + B_0) \left(1 + \|u_1\|_{\infty} + \|u_1\|_{\infty}^2 + \|u_2\|_{\infty} + \|\nabla u_2\|_d\right)$$

est uniformément bornée sur $[0, T]$ par les estimées *a priori* du lemme V.1 que les convergences du début de la preuve permettent de faire passer à la limite. Comme $\|\bar{u}(0)\|_2^2 = 0$, on a d'après le lemme de Grönwall : pour presque tout temps t dans $[0, T]$, $\bar{u}(t) = 0$ dans $L^p(\Omega)$. Donc, nous avons démontré $\bar{u} = 0$ dans l'espace $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

Cas $d = 1$ or $d = 2$:

D'après l'injection de Sobolev de $H^1(\Omega)$ dans $L^4(\Omega)$ et le lemme A.18, il existe des constantes $C_4, C_5 \in \mathbb{R}_+^*$ telles que

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \bar{c}| |\bar{u}| &\leq \|\nabla u_2\|_4 \|\nabla \bar{c}\|_4 \|\bar{u}\|_2 \\ &\leq C_4 \|\nabla u_2\|_4 \|\nabla \bar{c}\|_{H^1} \|\bar{u}\|_2 \\ &\leq C_5 \|\nabla u_2\|_4 \|\bar{u}\|_2^2 \end{aligned}$$

De même,

$$\int_{\Omega} |\nabla u_2| |\bar{c}| |\bar{u}| \leq C_6 \|\nabla u_2\|_4 \|\bar{u}\|_2^2$$

pour une constante $C_6 \in \mathbb{R}_+^*$.

On a donc

$$\int_{\Omega} |\nabla u_2| |\nabla \chi(c_1) - \nabla \chi(c_2)| |\bar{u}| \leq K_3 \|\nabla u_2\|_4 \|\bar{u}\|_2^2 \quad (\text{V.36})$$

où $K_4 = K_{\infty} \|\chi''\|_{\infty} C_6 + \|\chi'\|_{\infty} C_5$. Le même raisonnement que ci-dessus, mais en remplaçant (V.35) par (V.36) permet de démontrer que $\bar{u} = 0$ dans l'espace $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$.

Dans tous les cas, $\bar{u} = 0$. Les fonctions \bar{c} et \bar{n} sont donc solutions respectives de

$$-\Delta \bar{c} + \bar{c} = 0$$

et

$$\frac{\partial \bar{n}}{\partial t} - \Delta \bar{n} = 0,$$

avec des données initiales et de bords nulles dans l'espace $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$. Par conséquent, $\bar{n} = \bar{c} = 0$ dans $L^p(]0, T[, L^p(\Omega))$, ce qui achève la démonstration. \blacksquare

3. Explosion en temps fini

Dans le cas d'une sensibilité au chimioattractant linéaire, il est possible de fournir une démonstration directe d'explosion en temps fini pour le système (V.1). Il s'agit d'une extension naturelle des résultats similaires dans [353], [184] et [173]. L'idée est d'établir une inégalité différentielle sur la norme L^p de la solution par des estimées suffisamment fines, puis de remarquer que cette inégalité différentielle explosant en temps fini, il en va nécessairement de même pour la norme L^p de la solution. Ce résultat fournit donc également une information sur la vitesse de l'explosion.

Théorème V.5

Supposons que Ω est un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d et que $\chi(c) = \chi_0 c$. Alors pour tout $p \in]1, +\infty[$. Soit (u, c, n) une solution faible de (V.1) telle que $u \in L^p(]0, T[, W^{1,p}(\Omega)) \cap L^\infty(]0, T[\times \Omega)$ et $c, n \in L^p(]0, T[, W^{2,p}(\Omega)) \cap L^\infty(]0, T[\times \Omega)$. Alors il existe une constante $C_p = C_p(\|u_0\|_1, \|n_0\|_1) \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de $\|u_0\|_1, \|n_0\|_1, p$ et Ω telle que si

$$\|u_0\|_p > C_p(\|u_0\|_1, \|n_0\|_1),$$

alors la solution u explose en temps fini dans L^p et L^∞ en un temps $T_{max} \in \mathbb{R}_+^*$:

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_p = \lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(t)\|_\infty = +\infty.$$

Démonstration : En testant la première équation de (V.1) avec la fonction test u^{p-1} , on obtient

$$\left\langle \frac{\partial u}{\partial t} \mid u^{p-1} \right\rangle_{W^{-1,p}, W^{1, \frac{p}{p-1}}} = -\chi_0 \int_{\Omega} \nabla \cdot (u \nabla c) u^{p-1} + \int_{\Omega} (g(u)n - b(n)) u^p,$$

ce qui donne après intégration par partie et simplifications d'usage

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p = -\chi_0 \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} u^p \Delta c + \int_{\Omega} (g(u)n - b(n)) u^p.$$

En utilisant la deuxième équation de (V.1), on aboutit à

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} u^p = \alpha \chi_0 \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} u^{p+1} - \beta \chi_0 \frac{p-1}{p} \int_{\Omega} c u^p + \int_{\Omega} (g(u)n - b(n)) u^p. \quad (\text{V.37})$$

Case $d \geq 2$:

D'après l'injection de Sobolev (théorème A..5) et la régularité elliptique (théorème (A..18)), il existe une constante $C_1 \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\|c\|_{p+1} \leq C_1 \|c\|_{W^{1,q}} \leq C_1 \|u\|_q,$$

où $\frac{1}{q} = \frac{1}{p+1} + \frac{1}{d}$, et par interpolation (théorème A.2),

$$\|u\|_q \leq \|u\|_1^{1-\theta} \|u\|_{p+1}^\theta,$$

où $\frac{1}{q} = \frac{1-\theta}{1} + \frac{\theta}{p+1}$, c'est-à-dire $\theta = \frac{p(d-1)-1}{pd} \in]0, 1[$.

De plus, d'après l'inégalité de Hölder appliquée avec les exposants $p+1$ et $\frac{p+1}{p}$, on a,

$$\int_{\Omega} cu^p \leq \left(\int_{\Omega} c^{p+1} \right)^{\frac{1}{p+1}} \left(\int_{\Omega} (u^p)^{\frac{p+1}{p}} \right)^{\frac{p}{p+1}} = \|c\|_{p+1} \|u\|_{p+1}^p$$

Il vient, en appliquant ces inégalités à V.37,

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|u\|_p^p \geq \alpha \chi_0 \frac{p-1}{p} \|u\|_{p+1}^{p+1} - \beta \chi_0 C_1 \frac{p-1}{p} \|u\|_1^{1-\theta} \|u\|_{p+1}^{p+\theta} - B_0 \|u\|_p^p.$$

En utilisant l'inégalité $xy \leq \frac{x^a}{\varepsilon^{\frac{a}{b}}} + \frac{\varepsilon y^b}{b}$ qui est valable pour tout $x, y, \varepsilon, a, b > 0$ tels que $\frac{1}{a} + \frac{1}{b} = 1$, avec le choix $x = \|u\|_1^{1-\theta}$, $y = \|u\|_{p+1}^{p+\theta}$, $a = \frac{p+1}{1-\theta}$ et $b = \frac{p+1}{p+\theta}$, nous obtenons

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|u\|_p^p \geq \alpha \chi_0 \frac{p-1}{2p} \|u\|_{p+1}^{p+1} - \beta \chi_0 C_2 \|u\|_1^{p+1} - B_0 \|u\|_p^p, \quad (\text{V.38})$$

où l'on a choisi ε tel que $\alpha \frac{p-1}{p} - \varepsilon \frac{p+\theta}{p+1} C_1 \beta \geq \alpha \frac{p-1}{2p}$ et posé $C_2 = \frac{p-1}{p} C_1 \frac{1-\theta}{\varepsilon^{\frac{p+\theta}{1-\theta}} (p+1)}$.

Case $d = 1$:

Nous avons encore

$$\int_{\Omega} cu^p \leq \left(\int_{\Omega} c^{p+1} \right)^{\frac{1}{p+1}} \left(\int_{\Omega} (u^p)^{\frac{p+1}{p}} \right)^{\frac{p}{p+1}} = \|c\|_{p+1} \|u\|_{p+1}^p.$$

En utilisant l'inégalité $xy \leq \frac{x^a}{\varepsilon^{\frac{a}{b}}} + \frac{\varepsilon y^b}{b}$ avec le choix $x = \|c\|_{p+1}$, $y = \|u\|_{p+1}^p$, $a = p+1$ et $b = \frac{p+1}{p}$, we have

$$\|c\|_{p+1} \|u\|_{p+1}^p \leq \frac{1}{\varepsilon^p (p+1)} \|c\|_{p+1}^{p+1} + \varepsilon \frac{p}{p+1} \|u\|_{p+1}^{p+1}$$

Soit $\eta \in \mathbb{R}_+^*$. D'après le lemme A.19 de l'annexe A. (l'hypothèse $u \in C(\bar{\Omega})$ est vérifiée grâce à l'injection de Sobolev de $W^{1,p}(\Omega)$ dans $C(\bar{\Omega})$ en dimension un), il existe une constante $C(\eta, p) \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\|c\|_{p+1}^{p+1} \leq \eta \|u\|_{p+1}^{p+1} + C(\eta, p) \|u\|_1^{p+1}.$$

Si on choisit ε et η assez petits, il existe une constante $\tilde{C}_2 > 0$ telle que l'estimée (V.38) se réécrit sous la forme

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|u\|_p^p \geq \alpha \chi_0 \frac{p-1}{2p} \|u\|_{p+1}^{p+1} - \beta \chi_0 \tilde{C}_2 \|u\|_1^{p+1} - B_0 \|u\|_p^p, \quad (\text{V.39})$$

dans le cas de la dimension un.

Considérons soit (V.39) dans le cas $d = 1$ soit (V.38) dans le cas $d \geq 2$.

On a,

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} \left(u + \frac{1}{\gamma} n \right) = - \int_{\Omega} b(n) u \leq 0,$$

donc il existe $C_3 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \|u(t, \cdot)\|_1 \leq C_3 = C_3(\|u_0\|_1, \|n_0\|_1).$$

Comme de plus il existe par injection d'espaces de Lebesgue une constante $C_4 \in \mathbb{R}_+$ dépendant de Ω et de p telle que

$$\int_{\Omega} u^{p+1} \geq C_4 \left(\int_{\Omega} u^p \right)^{\frac{p+1}{p}},$$

les inégalités (V.38) et (V.39) deviennent

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|u\|_p^p \geq C_5 \|u\|_p^{p+1} - B_0 \|u\|_p^p - C_6,$$

où $C_5, C_6 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendent de $p, \alpha, \beta, \Omega, u_0, n_0$ et des constantes précédentes ; il vient :

$$\frac{1}{p} \frac{d}{dt} \|u\|_p^p \geq \|u\|_p^p \left(C_5 \|u\|_p - B_0 \right) - C_6.$$

Par conséquent, si $\|u_0\|_p$ est assez grand, $\|u\|_p > \|u_0\|_p$ et alors $\|u\|_p^p$ est une sur-solution d'un problème de la forme

$$y'(t) = \alpha_1 y(t)^{1+\frac{1}{p}} - \alpha_2,$$

où $\alpha_1, \alpha_2 > 0$. En utilisant le lemme A.9, nous déduisons que si $\|u_0\|_p$ est assez grand, il existe $T_{max} \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(\cdot, t)\|_p = +\infty,$$

et, Ω étant borné,

$$\lim_{t \rightarrow T_{max}} \|u(\cdot, t)\|_{\infty} = +\infty. \quad \blacksquare$$

VI. Etude heuristique de l'explosion en temps fini

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
la mathématicienne et le mathématicien
Danielle Hilhorst et Hiroshi Matano.

Si les calculs et les arguments heuristiques ne constituent pas des démonstrations mathématiques, l'histoire de la recherche sur les systèmes de type Keller-Segel – dont nous avons dressé un panorama dans la section III – a montré qu'ils ont joué un rôle crucial dans la compréhension du comportement des solutions et plus particulièrement celui des solutions qui explosent en temps fini. De nombreux articles ([93], [92], [152], [151], [153], [326], [329], [327], [328], [111]...), dont plusieurs sont signés par le génie des développements asymptotiques raccordé Juan J.L. Velazquez, ont donné de précieuses indications et par là même orienté des recherches rigoureuses et fructueuses. L'explosion en temps fini étant un trait caractéristique des deux principaux modèles que nous étudions dans ce manuscrit de thèse, nous nous mettons en devoir d'utiliser ces méthodes heuristiques si fructueuses afin d'obtenir des résultats ou des indications de résultats qu'il ne nous est pas possible, faute de temps et de talent, de démontrer pendant le temps compris entre le début et la fin de notre thèse de doctorat. Les méthodes que nous utilisons dans cette section ne donnent aucun résultat vraiment surprenant, mais après en avoir vérifié la pertinence sur le système de Keller-Segel standard (on peut vérifier grâce aux nombreux résultats rigoureux existants que les méthodes heuristiques sont robustes) nous pourrions les appliquer en confiance dans la section VIII à l'explosion en temps fini dans le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire pour laquelle il n'existe encore aucun résultat sur la structure asymptotique; ces conjectures là auront une plus grande valeur.

Nous commençons donc par étudier une heuristique classique pour le système de Keller-Segel standard, puis nous l'appliquons au système parabolique-elliptique-parabolique (♣) afin de vérifier qu'il n'y a aucune raison de penser que l'ensemble des résultats asymptotiques (théorèmes III.7, III.8, III.10, III.13) valables pour l'explosion dans le système standard ne se généralise pas à ce système plus complexe.

1. Etude heuristique du système de Keller-Segel standard

Considérons un domaine ouvert circulaire $\Omega = B(0, R)$ de \mathbb{R}^2 , où $R \in \mathbb{R}_+^*$. Soit α, χ des constantes strictement positives.

Nous étudions le système

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u = \nabla \cdot (\nabla u - \chi u \nabla v) & \text{dans } \Omega, t > 0 \\ 0 = \Delta v - \beta v + \alpha u & \text{dans } \Omega, t > 0 \\ \frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0 & \text{sur } \partial\Omega, t > 0 \\ u(x, 0) = u_0(x) & \text{dans } \Omega \end{array} \right. \quad (\clubsuit)$$

Supposons qu'une solution régulière (u, v) à symétrie radiale explose en temps fini au voisinage de 0 et au temps T_{max} . Nous allons observer de près l'explosion par un changement d'échelle et montrer que ce qui subsiste de masse des solutions stationnaires en temps est exactement la valeur clef des conditions que l'on trouve dans la littérature.

1.a. Changement d'échelle

On commence par effectuer un changement d'échelle sur les solutions. C'est un changement de variable classique pour de nombreuses équations parabolique et il a été utilisé avec profit comme heuristique pour l'équation de la chaleur non-linéaire et l'équation de Keller-Segel ([154], [111],...).

Soit $\lambda \in \mathbb{R}_+^*$. Posons pour tout $(x, t) \in \Omega_\lambda \times [0, \frac{T}{\lambda^2}[$,

$$\begin{aligned} u^\lambda(x, t) &= \lambda^2 u(\lambda x, \lambda^2 t) \\ v^\lambda(x, t) &= v(\lambda x, \lambda^2 t) \end{aligned} \quad (\text{VI.1})$$

où $\Omega_\lambda = \{x \in \mathbb{R}^2, \lambda x \in \Omega\}$.

Remarquons d'abord que ce changement d'échelle conserve la masse de u :

$$\int_{\Omega_\lambda} u^\lambda(x) dx = \int_{\Omega} u(x) dx$$

Ensuite, on a, sous réserve d'être dans le domaine de définition des solutions,

$$\begin{aligned} \Delta v^\lambda(x, t) &= \lambda^2 \Delta v(\lambda x, \lambda^2 t) \\ &= \lambda^2 (\beta v(\lambda x, \lambda^2 t) - \alpha u(\lambda x, \lambda^2 t)) \\ &= \lambda^2 \beta v^\lambda(x, t) - \alpha u^\lambda(x, t), \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \partial_t u^\lambda(x, t) &= \lambda^4 \partial_t u(\lambda x, \lambda^2 t) = \lambda^4 \Delta u(\lambda x, \lambda^2 t) - \lambda^4 \nabla \cdot (\chi u \nabla v)(\lambda x, \lambda^2 t) \\ &= \nabla \cdot (\nabla u^\lambda - \chi u^\lambda \nabla v^\lambda)(x, t) \end{aligned}$$

ce qui signifie que (u^λ, v^λ) vérifie

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u^\lambda = \nabla \cdot (\nabla u^\lambda - \chi u^\lambda \nabla v^\lambda) & \text{dans } \Omega_\lambda \times [0, \frac{T}{\lambda^2}[\\ 0 = \Delta v^\lambda - \lambda^2 \beta v^\lambda + \alpha u^\lambda & \text{dans } \Omega_\lambda \times [0, \frac{T}{\lambda^2}[\\ \frac{\partial u^\lambda}{\partial n} = \frac{\partial v^\lambda}{\partial n} = 0 & \text{sur } \partial \Omega_\lambda, t \in [0, \frac{T}{\lambda^2}[\\ u^\lambda(x, 0) = \lambda^2 u_0(\lambda x) & \text{dans } \Omega_\lambda \end{array} \right. \quad (\heartsuit)$$

On voit donc que lorsque λ tend vers 0 le terme en v^λ dans la deuxième équation a de moins en moins d'influence. Posons le troisième système

$$\left\{ \begin{array}{ll} \partial_t u^0 = \nabla \cdot (\nabla u^0 - \chi u^0 \nabla v^0) & \text{dans } \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+ \\ 0 = \Delta v^0 + \alpha u^0 & \text{dans } \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+ \end{array} \right. \quad (\spadesuit)$$

Faisons quelques remarques :

- * s'il y a explosion de u en 0 au temps T , la solution u^λ explose au point 0 et au temps $\frac{T}{\lambda^2}$, c'est à dire que la fonction u^λ vit d'autant plus longtemps que λ est petit ; faire tendre λ vers 0, c'est en quelque sorte étudier un comportement en temps long ;

- * lorsque λ est très petit, on observe juste avant l'explosion que la zone où u^λ est grand (supérieur à un nombre arbitraire) est plus vaste (de mesure supérieure) que celle où u est grand ; on a donc utilisé une sorte de loupe spatio-temporelle ;
- * le terme $\lambda^2 \beta v^\lambda$ devenant très petit lorsque λ devient petit, on devine que le système (♠) décrit le même phénomène d'explosion en temps fini que les deux précédents, ce qui revient à dire que dans le premier système, le terme $-\beta v$ de la deuxième équation n'a qu'une faible influence sur l'éventuelle explosion en temps fini. Ce fait est confirmé rigoureusement par tous les résultats théoriques connus.
- * Le système (♠) est en quelque sorte une limite formelle du système (♡) quand λ tend vers 0. Le domaine d'existence des solutions de (♡), en temps comme en espace, s'accroît à mesure que λ décroît. On peut donc faire naturellement la supposition que le système limite (♠) a des solutions globales en temps définies sur \mathbb{R}^2 en espace.

1.b. Masse totale et solutions radiales

Puisque les solutions deviennent globales lorsque l'on fait tendre λ vers 0, on peut supposer que si une explosion en temps fini se produit au temps $\frac{T}{\lambda^2}$ pour tout λ strictement positif, son comportement est alors décrit dans le système limite (♠) par une solution stationnaire, c'est à dire une solution du système

$$\begin{cases} 0 = \nabla \cdot (\nabla \bar{u} - \chi \bar{u} \nabla \bar{v}) & \text{dans } \mathbb{R}^2 \\ 0 = \Delta \bar{v} + \alpha \bar{u} & \text{dans } \mathbb{R}^2 \end{cases} \quad (\diamond)$$

Les résultats d'Herrero et Velazquez (théorème III.8, III.10) et ceux de Pierre Raphael et Remy Schweyer (théorèmes III.17) sont des confirmations mathématiques que cette intuition contient une part de vérité.

Nous proposons pour finir avec le système standard une manière de calcul la masse des solutions radiales stationnaire. Nous ignorons si cette méthode est originale ou s'il s'agit d'une redécouverte. Le résultat est strictement compris dans les théorèmes beaucoup plus généraux de Renate Schaaf ([279]) et de Yoshitsugu Kabeya et Wei-Ming Ni ([172]) mais nous produisons dans ce manuscrit notre preuve dans un cas très simplifié pour l'intérêt didactique que nous lui trouvons³⁶.

Nous faisons les hypothèses suivantes :

- Il existe une solution (\bar{u}, \bar{v}) radiale non uniformément nulle définie sur \mathbb{R}^2 , telle que \bar{u} est une fonction dérivable et intégrable sur \mathbb{R}^2 , de limite nulle en l'infini et dont la dérivée est de limite nulle en l'infini.
- $\nabla \bar{u} - \chi \bar{u} \nabla \bar{v} = 0$.

On s'intéresse, pour cette solution radiale, à la masse totale de cellules à l'équilibre, car elle représente la quantité de matière qui va subsister dans le modèle limite pour un temps infini ; c'est-à-dire, eu égard à l'interprétation que nous faisons de la limite formelle sur λ et en supposant l'explosion en temps fini, la quantité de matière qui se trouve "dans" l'explosion. La masse totale dans le système limite stationnaire représente la matière qui n'a pas disparu à l'infini

³⁶Je suis également motivé par la nostalgie des agréables moments passés à torturer les tableaux du bâtiment 440 de l'université d'Orsay sous le regard imperturbable d'Hiroshi Matano que je remercie encore une fois pour ses bienveillants conseil et son intérêt enthousiaste pour mes recherches.

lorsque l'on a simultanément agrandi les alentours du point d'explosion en allant (rapidement) vers le temps d'explosion.

On pose donc,

$$\bar{M} = \int_{\mathbb{R}^2} \bar{u}(x) \, dx$$

Nous allons calculer cette masse pour une solution non nulle quelconque du système (\diamond), sous les hypothèses précédemment décrites.

On a en coordonnées polaires :

$$\forall r \in \mathbb{R}_+, \quad \frac{d\bar{u}}{dr}(r) = \chi \bar{u}(r) \frac{d\bar{v}}{dr}(r),$$

c'est à dire,

$$\forall r \in \mathbb{R}_+, \quad \frac{\frac{d\bar{u}}{dr}(r)}{\bar{u}(r)} = \chi \frac{d\bar{v}}{dr}(r),$$

ce dont on déduit,

$$\exists K \in \mathbb{R}, \forall r \in \mathbb{R}_+, \quad \ln(\bar{u}(r)) = \chi \bar{v}(r) + K,$$

que l'on peut écrire sous la forme

$$\exists K \in \mathbb{R}, \forall r \in \mathbb{R}_+, \quad \bar{u}(r) = e^{\chi \bar{v}(r) + K}.$$

Nous avons demandé pour u une limite nulle en l'infini, donc une limite nulle pour r qui tend vers l'infini. Avec l'expression ci-dessus, cela implique

$$\lim_{r \rightarrow +\infty} \bar{v}(r) = -\infty,$$

ce qui peut paraître paradoxal au premier abord. Une manière de voir les choses qui clarifie la situation est de remarquer que lorsque nous faisons le changement de variable u^λ, v^λ , nous pouvons tout aussi bien poser $v^\lambda = v(\lambda x, \lambda^2 t) - C(\lambda)$ avec $C(\lambda) > 0$ sans que cela ne change rien à l'affaire. $C(\lambda)$ peut tout aussi bien croître vers l'infini quand λ tend vers 0 si ça lui chante. Cependant, si l'on essaie de se faire une image géométrique de la limite formelle $\lambda \rightarrow 0$, on constate que u se concentre en 0 à l'approche spatio-temporelle de l'explosion, et que nécessairement v aussi se concentre et a une norme autour du point d'explosion et du temps d'explosion qui tend vers l'infini. Si $C(\lambda)$ est de l'ordre de grandeur $\|v^\lambda\|_\infty$, les valeurs de v^λ restent majorées quand λ tend vers 0, mais alors les valeurs de v en dehors du pourtour de l'explosion décroissent indéfiniment. Or, ce "pourtour de l'explosion" devient de plus en plus grand quand λ tend vers 0, à cause du λx dans le changement de variable, ce qui conduit à justifier que d'une part \bar{v} puisse prendre des valeurs négatives alors que v est strictement positif et d'autre part que la limite de \bar{v} en l'infini soit $-\infty$.

La deuxième équation s'écrit donc :

$$-\Delta \bar{v} = \alpha e^{\chi \bar{v} + K}.$$

Posons $w = \chi \bar{v} + K$, on a alors

$$\int_{\mathbb{R}^2} \bar{u}(x) \, dx = \int_{\mathbb{R}^2} e^{w(x)} \, dx,$$

et w vérifie

$$\Delta w + \alpha\chi e^w = 0$$

Intégration de la masse de \bar{u} : Réécrivons la masse totale en utilisant ce qui précède et en passant en coordonnée polaire,

$$\begin{aligned} \bar{M} &= \int_{\mathbb{R}^2} \bar{u}(x) \, dx \\ &= \int_{\mathbb{R}^2} e^{w(x)} \, dx \\ &= - \int_{\mathbb{R}^2} \frac{1}{\alpha\chi} \Delta w(x) \, dx \\ &= - \frac{1}{\alpha\chi} \int_0^{2\pi} \int_0^{+\infty} \left(\frac{d^2 w}{dr^2}(r) + \frac{1}{r} \frac{dw}{dr}(r) \right) r \, dr \, d\theta \\ &= - \frac{2\pi}{\alpha\chi} \int_0^{+\infty} \left(\frac{d^2 w}{dr^2}(r) + \frac{1}{r} \frac{dw}{dr}(r) \right) r \, dr \end{aligned}$$

Faisons alors le changement de variable

$$\phi : \begin{array}{ccc}]-\infty, +\infty[& \rightarrow &]0, +\infty[\\ x & \mapsto & e^x \end{array}$$

en remarquant au préalable qu'avec la notation

$$\tilde{w}(z) = w(e^z),$$

on a

$$\frac{d\tilde{w}}{dz}(z) = \frac{dw}{dr}(\phi(z))\phi'(z) = \frac{dw}{dr}(e^z)e^z,$$

et

$$\frac{d^2\tilde{w}}{dz^2}(z) = \frac{dw}{dr}(\phi(z))\phi''(z) + \frac{d^2w}{dr^2}(\phi(z))(\phi'(z))^2(z) = \frac{dw}{dr}(e^z)e^z + \frac{d^2w}{dr^2}(e^z)e^{2z}.$$

Cela donne :

$$\begin{aligned} \bar{M} &= - \frac{2\pi}{\alpha\chi} \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\frac{d^2 w}{dr^2}(e^z) + e^{-z} \frac{dw}{dr}(e^z) \right) e^z e^z \, dz \\ &= - \frac{2\pi}{\alpha\chi} \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\left[\frac{d^2\tilde{w}}{dz^2}(z) e^{-2z} - \frac{dw}{dr}(e^z) e^{-z} \right] + e^{-z} \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) e^{-z} \right) e^{2z} \, dz \\ &= - \frac{2\pi}{\alpha\chi} \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\frac{d^2\tilde{w}}{dz^2}(z) e^{-2z} - \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) e^{-2z} + \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) e^{-2z} \right) e^{2z} \, dz \\ &= - \frac{2\pi}{\alpha\chi} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{d^2\tilde{w}}{dz^2}(z) \, dz \\ &= - \lim_{R \rightarrow +\infty} \frac{2\pi}{\alpha\chi} \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(R) - \frac{d\tilde{w}}{dz}(-R) \right) \\ &= \frac{2\pi}{\alpha\chi} \lim_{R \rightarrow +\infty} \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(-R) - \frac{d\tilde{w}}{dz}(R) \right) \end{aligned}$$

Etude des limites de $\frac{d\tilde{w}}{dz}$: la fonction w vérifie pour tout $r \in \mathbb{R}_+$ l'équation

$$\Delta w(r) + \alpha\chi e^{w(r)} = 0,$$

donc, d'après nos calculs ci-dessus et en posant toujours $r = e^z$, on a pour tout $z \in \mathbb{R}$,

$$e^{-2z} \frac{d^2 \tilde{w}}{dz^2}(z) + \alpha \chi e^{\tilde{w}(z)} = 0,$$

c'est à dire

$$\frac{d^2 \tilde{w}}{dz^2}(z) + \alpha \chi e^{\tilde{w}(z)+2z} = 0. \quad (\text{VI.2})$$

On en déduit

$$\frac{d^2(\tilde{w} + 2z)}{dz^2}(z) \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(z) + 2 \right) + \alpha \chi e^{\tilde{w}(z)+2z} \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(z) + 2 \right) = 0,$$

ce qui en intégrant nous assure qu'il existe une constante réelle C vérifiant,

$$\frac{1}{2} \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(z) + 2 \right)^2 + \alpha \chi e^{\tilde{w}(z)+2z} = C.$$

Comme $\tilde{w}(z) = \chi \bar{v}(e^z) + K$, cela se réécrit

$$\frac{1}{2} \left(\chi e^z \frac{d\bar{v}}{dz}(e^z) + 2 \right)^2 + \alpha \chi e^{\chi \bar{v}(e^z) + K + 2z} = C,$$

ce qui donne par passage à la limite de z en $-\infty$, en supposant la classe \mathcal{C}^1 de \bar{v} en 0,

$$2 = C.$$

On a donc l'identité

$$\frac{1}{2} \left(\frac{d\tilde{w}}{dz}(z) + 2 \right)^2 + \alpha \chi e^{\tilde{w}(z)+2z} = 2. \quad (\text{VI.3})$$

Remarquons qu'en posant, pour plus de visibilité, $\omega(z) = \tilde{w}(z) + 2z$, on a d'après (VI.2)

$$\frac{d^2 \omega}{dz^2}(z) = -\alpha \chi e^{\omega(z)} < 0,$$

ce qui implique que ω est strictement concave sur \mathbb{R} . Mais surtout, cette équation que vérifie ω est une équation différentielle ordinaire d'ordre 2, donc possédant une solution unique à donnée initiale près (une valeur pour la fonction et une pour la dérivée en un même point donné). De plus, si on fait dans l'équation le changement de variable $z \mapsto -z$, on remarque que $\omega(-z)$ vérifie la même équation, et vérifiera la même condition initiale si celle-ci est en 0. Donc, d'après l'unicité dans le théorème de Cauchy-Lipschitz, à condition initiale identique, les fonctions $z \mapsto \omega(z)$ et $z \mapsto \omega(-z)$ sont les mêmes, ce qui implique que

$$\frac{d\omega}{dz}(z) = -\frac{d\omega}{dz}(-z),$$

dont on tire

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} \frac{d\omega}{dz}(z) = -\lim_{z \rightarrow +\infty} \frac{d\omega}{dz}(-z) = -\lim_{z \rightarrow -\infty} \frac{d\omega}{dz}(z)$$

En outre, d'après (VI.3),

$$\frac{1}{2} \left(\frac{d\omega}{dz}(z) \right)^2 + \alpha \chi e^{\omega} = 2,$$

et comme par continuité de \bar{v} en 0,

$$\lim_{-\infty} \omega(z) = \lim_{-\infty} \left(\chi \bar{v}(e^z) + K + 2z \right) = -\infty$$

on a

$$\frac{1}{2} \lim_{z \rightarrow -\infty} \left(\frac{d\omega}{dz}(z) \right)^2 = 2$$

c'est-à-dire il existe $\eta \in \{-1, 1\}$ tel que

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} \frac{d\omega}{dz}(z) = 2\eta$$

Enfin, comme $\frac{d\omega}{dz}(z) = \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) + 2$, on a

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) = 2\eta - 2, \quad \text{et} \quad \lim_{z \rightarrow +\infty} \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) = -2\eta - 2.$$

Or, par continuité de $\frac{d\bar{v}}{dz}$ en 0,

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) = \lim_{z \rightarrow -\infty} \chi e^z \frac{d\bar{v}}{dz}(e^z) = 0,$$

ce qui détermine que la valeur de η est 1 et entraîne

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} \frac{d\tilde{w}}{dz}(z) = -4$$

En reprenant le calcul que nous avons laissé inachevé tout à l'heure, nous obtenons le résultat final

$$\bar{M} = \frac{8\pi}{\alpha\chi}$$

qui est exactement la valeur qui revient encore et toujours dans la littérature dont nous avons fait la revue dans la section III. Bien évidemment, nous n'avons rien montré ici d'extraordinaire. Les solutions radiales sur lesquels nous avons fait tous ces calculs sont données dans de nombreux articles avec l'expression exacte

$$\bar{u}(r) = \frac{8}{\alpha\chi(1+r^2)^2}, \quad \bar{v}_\lambda(r) = -\frac{2}{\chi} \ln(1+r^2) + \lambda. \quad (\text{VI.4})$$

Notre procédure heuristique est en tout cas en parfaite adéquation avec les résultats existant et nous allons donc l'appliquer au système qui nous intéresse.

2. Application au système parabolique-elliptique-parabolique précédemment étudié

Nous tâchons à présent d'appliquer la même méthode heuristique au système

$$\begin{cases} \partial_t u &= \Delta u - \chi \nabla \cdot (u \nabla c) + g(u)nu - b(n)u, & \text{dans } \Omega, t > 0 \\ 0 &= \Delta c + \alpha u - c, & \text{dans } \Omega, t > 0 \\ \partial_t n &= \Delta n - \gamma g(u)nu, & \text{dans } \Omega, t > 0 \end{cases} \quad (\clubsuit)$$

et de même

$$\begin{aligned}
 \Delta n^\lambda(x, t) &= \lambda^4 \Delta n(\lambda x, \lambda^2 t) \\
 &= \lambda^4 \left(\partial_t n(\lambda x, \lambda^2 t) \right. \\
 &\quad \left. + g(u(\lambda x, \lambda^2 t)) n(\lambda x, \lambda^2 t) u(\lambda x, \lambda^2 t) \right) \\
 &= \lambda^4 \partial_t n(\lambda x, \lambda^2 t) \\
 &\quad + \lambda^4 g(u(\lambda x, \lambda^2 t)) n(\lambda x, \lambda^2 t) u(\lambda x, \lambda^2 t) \\
 &= \partial_t n^\lambda(x, t) + g\left(\frac{u^\lambda(x, t)}{\lambda^2}\right) n^\lambda(x, t) u^\lambda(x, t).
 \end{aligned}$$

On en déduit que $(u^\lambda, c^\lambda, n^\lambda)$ vérifie le système d'équations aux dérivées partielles

$$\begin{cases}
 \partial_t u^\lambda = \nabla \cdot (\nabla u^\lambda - \chi u^\lambda \nabla c^\lambda) + g\left(\frac{u^\lambda}{\lambda^2}\right) n^\lambda u^\lambda - \lambda^2 b\left(\frac{n^\lambda}{\lambda^2}\right) u^\lambda & \text{dans } \Omega_\lambda \times [0, \frac{T}{\lambda^2}[\\
 0 = \Delta c^\lambda - \lambda^2 c^\lambda + \alpha u^\lambda & \text{dans } \Omega_\lambda \times [0, \frac{T}{\lambda^2}[\\
 \partial_t n^\lambda = \Delta n^\lambda - \gamma g\left(\frac{u^\lambda}{\lambda^2}\right) n^\lambda u^\lambda, & \text{dans } \Omega_\lambda, t > 0
 \end{cases}$$

Nous allons, comme précédemment, faire tendre formellement λ vers 0 afin d'obtenir un système qui décrit ce qui se passe en 0 au moment de l'explosion en temps fini. Par les même arguments que tout à l'heure, les termes précédés d'un λ^2 peuvent être retirés du système limite, et ici les termes divisés par λ^2 peuvent être considéré comme tendant vers l'infini lorsque λ tend vers 0. On considère donc, eu égard aux hypothèses sur g (croissante, bornée) et b (décroissante, bornée), lors de la limite formelle, que se produisent les phénomènes suivants.

$$g\left(\frac{u^\lambda}{\lambda^2}\right) \longrightarrow G_0,$$

$$\lambda^2 b\left(\frac{n^\lambda}{\lambda^2}\right) u^\lambda \longrightarrow 0,$$

$$\lambda^2 c^\lambda \longrightarrow 0.$$

De plus, nous avons montré (remarque IV.5) que pour tout intervalle de temps $[0, T]$ sur lequel les solutions sont définies, on a

$$\forall t \in [0, T], \forall x \in \Omega, 0 \leq n(x, t) \leq \|n_0\|_\infty.$$

Cela signifie que

$$\forall (\lambda^2 t) \in [0, T]^{37}, \forall (\lambda x) \in \Omega, 0 \leq \lambda^2 n(\lambda x, \lambda^2 t) \leq \lambda^2 \|n_0\|_\infty.$$

On en déduit que lorsque λ tend formellement vers 0, la fonction n^λ tend vers la fonction nulle.

Le système vérifié par $(u^\lambda, c^\lambda, n^\lambda)$ tend donc formellement vers le système

$$\begin{cases}
 \partial_t u^0 = \nabla \cdot (\nabla u^0 - \chi u^0 \nabla c^0) & \text{dans } \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+ \\
 0 = \Delta c^0 + \alpha u^0 & \text{dans } \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+ \\
 n^0 = 0 & \text{dans } \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+
 \end{cases} \quad (\heartsuit)$$

³⁷Consterné par cette notation, le corps de Nicolas Bourbaki enterré au cimetière des fonctions aléatoires doit se retourner si vite dans sa tombe qu'en y branchant une dynamo on pourrait alimenter un pays en électricité.

On retrouve très exactement le système (♠) de tout à l'heure.

L'interprétation que nous avons faite conduit à considérer ici encore le système stationnaire (◇). On en déduit qu'il y a de fortes raisons de croire que le (♣) présente une singularité chimiotactique du même type que le système standard (ce qui n'est pas très surprenant), c'est-à-dire des solutions qui convergent au sens des mesures vers

$$\frac{8\pi}{\alpha\chi}\delta.$$

Il est donc très probablement possible d'étendre à ce système les théorèmes III.7, III.8, III.10, III.13. Rappelons que nous avons déjà étendu (rigoureusement) en partie dans ce manuscrit de thèse le théorème III.11 : voir théorème IV.20.

3. Le changement de variable d'Herrero et Velazquez

Dans cette dernière sous-section, nous allons un peu plus loin dans notre raisonnement en effectuant le même changement de variable que Herrero et Velazquez dans [154], [152], [151] et [153]. Nous obtenons alors un système équivalent qui est identique au leur à des termes d'ordre faible près, ce qui est une autre indication solide que leurs estimées asymptotiques sont toujours valables, à des modifications mineures près, pour les systèmes de type Keller-Segel avec prolifération linéaire.

On considère le système

$$\begin{cases} \partial_t u &= \Delta u - \chi \nabla \cdot (u \nabla c) + g(u)nu - b(n)u, & \text{dans } \Omega \times \mathbb{R}_+ \\ 0 &= \Delta c + \alpha u - \beta c, & \text{dans } \Omega \times \mathbb{R}_+ \\ \partial_t n &= \Delta n - \gamma g(u)nu, & \text{dans } \Omega \times \mathbb{R}_+ \end{cases} \quad (\clubsuit)$$

avec $\Omega = B(0, R)$ et on suppose que les conditions initiales et les solutions sont à symétrie radiale, ce qui revient à étudier le problème, pour des fonctions u, c et n de la variable r ,

$$\begin{cases} \partial_t u &= \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial u}{\partial r} \right) - \chi \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r u \frac{\partial c}{\partial r} \right) + g(u)nu - b(n)u \\ 0 &= \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial c}{\partial r} \right) + \alpha u - \beta c, \\ \partial_t n &= \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial n}{\partial r} \right) - \gamma g(u)nu, \end{cases}$$

3.a. Équation vérifiée par la masse

Soit (u, c, n) une solution du système définie sur $[0, T_{max}[$, $T_{max} \in \bar{\mathbb{R}}_+^*$. Posons

$$M(r, t) = \int_{\|x\| \leq r} (u(x, t) - 1) dx = 2\pi \int_0^r (u(s, t) - 1) s ds.$$

On a, d'après la deuxième équation du système

$$\forall r \in [0, R], \forall t \in [0, T], \quad \alpha \left(M(r, t) + \pi r^2 \right) - \beta 2\pi \int_0^r c(s, t) s ds = -2\pi r \frac{\partial c}{\partial r}(r, t).$$

En outre, pour tout t, r où M est définie, on a

$$\frac{\partial M}{\partial r}(r, t) = 2\pi(u(r, t) - 1)r, \quad \text{et} \quad \frac{\partial^2 M}{\partial r^2}(r, t) = 2\pi(u(r, t) - 1) + 2\pi r \frac{\partial u}{\partial r}(r, t),$$

ce qui donne

$$2\pi r \frac{\partial u}{\partial r}(r, t) = \frac{\partial^2 M}{\partial r^2}(r, t) - \frac{1}{r} \frac{\partial M}{\partial r}(r, t).$$

On obtient donc en intégrant la première équation multipliée par r :

$$\begin{aligned} \partial_t M(r, t) &= 2\pi r \frac{\partial u}{\partial r}(r, t) - 2\pi \chi r u(r, t) \frac{\partial c}{\partial r}(r, t) + \int_0^r (g(u)n - b(n))(s, t) u(s, t) s \, ds \\ &= \frac{\partial^2 M}{\partial r^2}(r, t) - \frac{1}{r} \frac{\partial M}{\partial r}(r, t) - \chi \frac{\partial M}{\partial r}(r, t) \frac{\partial c}{\partial r}(r, t) - 2\pi \chi r \frac{\partial c}{\partial r}(r, t) \\ &\quad + \int_0^r (g(u)n - b(n))(s, t) u(s, t) s \, ds. \end{aligned}$$

Posons également

$$N(r, t) = \int_{\|x\| \leq r} n(x, t) \, dx = 2\pi \int_0^r n(s, t) s \, ds.$$

Le triplet (M, v, N) vérifie

$$\begin{cases} \partial_t M &= \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} - \frac{1}{r} \frac{\partial M}{\partial r} - \chi \frac{\partial M}{\partial r} \frac{\partial c}{\partial r} - 2\pi \chi r \frac{\partial c}{\partial r} + 2\pi \int_0^r s(g(u)n - b(n)) u \, ds \\ 0 &= \alpha(M + \pi r^2) - \beta 2\pi \int_0^r c(s, t) s \, ds + 2\pi r \frac{\partial c}{\partial r} \\ \partial_t N &= \frac{\partial^2 N}{\partial r^2} - \frac{1}{r} \frac{\partial N}{\partial r} - \gamma 2\pi \int_0^r s g(u) n u \, ds. \end{cases}$$

3.b. Le pire des cas

On va se placer à présent dans le cas le plus défavorable à l'explosion en temps fini : pas de nutriment, donc un taux de naissance nul et un taux de mort maximal.

Théorème VI.1

Supposons $n = 0$, et posons d'une part les variables

$$y = \frac{r}{\sqrt{T-t}} \quad \text{et} \quad \tau = -\ln(T-t),$$

et d'autre part les fonctions définies par

$$\Phi(y, \tau) = M(r, t) \quad \text{et} \quad C(y, \tau) = c(r, t),$$

alors (Φ, C) vérifie le système

$$\begin{cases} \frac{\partial \Phi}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 \Phi}{\partial y^2} - \left(\frac{1}{y} + \frac{y}{2}\right) \frac{\partial \Phi}{\partial y} - \chi \frac{\partial \Phi}{\partial y} \frac{\partial C}{\partial y} - 2\pi \chi e^{-\tau} y \frac{\partial C}{\partial y} - B_0 e^{-\tau} (\Phi + \pi e^{-\tau} y^2) \\ 0 &= \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{1}{y} \frac{\partial C}{\partial y} + \frac{\alpha}{2\pi y} \frac{\partial \Phi}{\partial y} + e^{-\tau} (\alpha - \beta C) \end{cases}$$

Démonstration : Dans le cas $n = 0$, on a $b(n) = B_0$ et alors,

$$\begin{cases} \frac{\partial M}{\partial t} = \frac{\partial^2 M}{\partial r^2} - \frac{1}{r} \frac{\partial M}{\partial r} - \chi \frac{\partial M}{\partial r} \frac{\partial c}{\partial r} - 2\pi\chi r \frac{\partial c}{\partial r} - B_0 (M + \pi r^2) \\ 0 = \alpha \left(M + \frac{r^2}{2} \right) - \beta 2\pi \int_0^r c(s, t) s ds + 2\pi r \frac{\partial c}{\partial r} \end{cases}$$

Nous avons les dérivées partielles

$$\frac{\partial M}{\partial r} = \frac{1}{\sqrt{T-t}} \frac{\partial \Phi}{\partial y} \quad \text{et} \quad \frac{\partial c}{\partial r} = \frac{1}{\sqrt{T-t}} \frac{\partial C}{\partial y}$$

$$\frac{\partial^2 M}{\partial r^2} = \frac{1}{T-t} \frac{\partial^2 \Phi}{\partial y^2} \quad \text{et} \quad \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} = \frac{1}{T-t} \frac{\partial^2 C}{\partial y^2}$$

et

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \frac{1}{T-t} \frac{\partial \Phi}{\partial \tau} + \frac{r}{2(T-t)^{\frac{3}{2}}} \frac{\partial \Phi}{\partial y} = \frac{1}{T-t} \frac{\partial \Phi}{\partial \tau} + \frac{y}{2(T-t)} \frac{\partial \Phi}{\partial y}.$$

En dérivant la deuxième équation par rapport à r , on a

$$\begin{aligned} 0 &= \alpha \left(\frac{\partial M}{\partial r} + 2\pi r \right) - \beta 2\pi c(r, t) r + 2\pi \frac{\partial c}{\partial r} + 2\pi r \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} \\ &= \alpha \left(\frac{1}{\sqrt{T-t}} \frac{\partial \Phi}{\partial y} + 2\pi r \right) - \beta 2\pi C(y, \tau) r + 2\pi \frac{1}{\sqrt{T-t}} \frac{\partial C}{\partial y} + 2\pi y \frac{1}{\sqrt{T-t}} \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} \\ &= \alpha \left(\frac{\partial \Phi}{\partial y} + 2\pi e^{-\tau} y \right) - \beta 2\pi C(y, \tau) y e^{-\tau} + 2\pi \frac{\partial C}{\partial y} + 2\pi y \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} \end{aligned}$$

On obtient alors pour (V, Φ) les équations annoncées. ■

Le seul terme du système

$$\begin{cases} \frac{\partial \Phi}{\partial \tau} = \frac{\partial^2 \Phi}{\partial y^2} - \left(\frac{1}{y} + \frac{y}{2} \right) \frac{\partial \Phi}{\partial y} - \chi \frac{\partial \Phi}{\partial y} \frac{\partial C}{\partial y} - 2\pi\chi e^{-\tau} y \frac{\partial C}{\partial y} - B_0 e^{-\tau} \left(\Phi + \pi e^{-\tau} y^2 \right) \\ 0 = \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{1}{y} \frac{\partial C}{\partial y} + \frac{\alpha}{2\pi y} \frac{\partial \Phi}{\partial y} + e^{-\tau} \left(\alpha - \beta C \right) \end{cases}$$

qui diffère vraiment du système obtenu dans [152] par Herrero et Velazquez est le terme

$$-B_0 e^{-\tau} \left(\Phi + \pi e^{-\tau} y^2 \right),$$

qui a de moins en moins d'influence lorsque $\tau \rightarrow +\infty$ et est d'ordre un. Les auteurs de [152] indiquent eux-même dans leurs articles [151] et [153] que leur opinion est que les termes d'ordre inférieur ne changent pas le résultat ; c'est d'ailleurs l'idée principale qui les a conduits à généraliser le résultat de [152] au système parabolique-parabolique dans [153]. Nous espérons qu'il existe des solutions radiales qui explosent en temps fini et vérifient

$$u(r, t) = \left(\frac{1}{R(t)^2} \bar{u} \left(\frac{r}{R(t)} \right) \right) (1 + o(1)) + O \left(\frac{1}{r^2} e^{-\sqrt{2} |\ln(T-t)|} 1_{\{r \geq R(t)\}} \right),$$

où

$$\bar{u}(r) = \frac{8}{\alpha\chi_0(1+r^2)^2},$$

et avec

$$R(t) = C\sqrt{T-t} e^{\frac{\sqrt{2}}{2} \sqrt{|\ln(T-t)|}} |\ln(T-t)|^{\frac{1}{4\sqrt{|\ln(T-t)|}}} (1 + o(1)).$$

Malheureusement, comme le fait remarquer Winkler dans [349], le fait que la masse des systèmes de Keller-Segel avec prolifération ne soit pas constante est un écueil pour les méthodes de Herrero et Velazquez qui en rend l'application très difficile voire impossible. Il reste donc soit à prouver que la similitude de principe de notre systèmes dans les nouvelles variable est suffisante pour démontrer que les estimées asymptotiques sont toujours valables, soit trouver une autre méthode pour effectuer cette analyse, par exemple une méthode adaptée de celle de Winkler. Ces recherches feront l'objet d'une collaboration de notre part avec Danielle Hilhorst, Hiroshi Matano et d'une future collaboration avec Danielle Hilhorst, Hiroshi Matano et Hatem Zaag.

Deuxième partie

Equations de type Fokker-Planck pour la modélisation des réseaux de neurones



Partie II. Equations de type Fokker-Planck pour la modélisation des réseaux de neurones


		176
VII.	Modèles aux dérivées partielles en neurosciences	177
1.	De la physiologie des neurones à leur synchronisation	178
a.	Physiologie du neurone	178
b.	Les potentiels d'action	180
c.	Communication entre les neurones	182
d.	Plasticité fonction du temps d'occurrence des impulsions	184
e.	Plasticité homéostatique	185
f.	L'information dans un réseau de neurone : oscillation et synchronisation	188
2.	Le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire	189
a.	Obtention de l'équation	189
b.	Présentation et notion de solution	191
c.	Existence de solutions fortes	193
d.	Propriétés qualitatives des solutions faibles	197
e.	Solutions fortes stationnaires	198
f.	Convergence pour le problème linéaire	200
g.	Estimées L^2 uniformes	200
h.	Convergence des solutions pour les faibles connectivités	201
i.	Sur-solutions et estimées dans L^∞	202
j.	Période réfractaire, décharges aléatoires et solutions périodiques	203
3.	Réseaux excitateur et inhibiteur couplés	205
a.	Description du modèle et notion de solution	206
b.	Explosion en temps fini et états stationnaires	207
4.	Adjonction d'un délai de transmission	209
a.	Étude d'un modèle plus général	209
b.	Modèle avec délai pour un seul réseau : présentation et définitions	211
VIII.	Raffinement des propriétés qualitatives	213
1.	Estimées de N dans L^q et existence globale	213
a.	Estimées de N dans L^q	213
b.	Existence globale en temps lorsque le taux de décharge est contrôlé dans L^3	221

2. Explosion systématique pour b assez grand	225
3. Explosion pour deux réseaux couplés	228
4. Profil de l'explosion : une heuristique	234
a. Changement d'échelle	234
b. Quelques résultats rigoureux sur le système limite	235
c. Changement de variables auto-similaire et profil amélioré	239
<i>IX. Analyse du modèle avec délai synaptique</i>	<i>244</i>
1. Existence et unicité des solutions pour le modèle avec délai	244
a. Changements de variables et problèmes équivalents	244
b. Construction des solutions locales	248
c. Critère de maximalité	253
2. Sur-solutions et existence globale	254
3. Estimées L^2 uniformes pour N	257
4. Convergence vers les états stationnaires	260
<i>X. À la recherche des solutions périodiques</i>	<i>267</i>
1. Un résultat de non-existence	267
2. Lien heuristique avec une équation plus simple	268
3. Étude des équations approchées	271
a. Étude de l'équation associée à φ	271
b. Solutions périodiques de l'équation différentielle ordinaire avec délai	273

"La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre et indépendante... le mécanisme qui le permet est celui qui assure dans le milieu intérieur, le maintien de toutes les conditions nécessaires à la vie des éléments. Dans la vie constante, l'être vivant paraît libre et les manifestations vitales semblent produites et dirigées par un principe vital intérieur affranchi des conditions physiques ou chimiques extérieures. Cette apparence est une illusion. Tout au contraire, c'est particulièrement dans le mécanisme de la vie constante ou libre que ces relations étroites se montrent dans leur pleine évidence."

Claude Bernard *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux* (1878-1879)

VII. Modèles aux dérivées partielles en neurosciences

 D'ENDANT des millénaires, les êtres humains ont cherché à comprendre leur propre intelligence sans les outils nécessaires à l'appréhension des liens entre celle-ci et la physiologie du cerveau. Ce dernier n'était accessible que par les manifestations de sa bonne santé ou de sa maladie. Les lésions cérébrales étaient en particulier le meilleur moyen pour les médecins et les savants d'essayer de percer à jours les circonvolutions de cet étrange organe gris. Ces derniers siècles et surtout ces dernières décennies, deux révolutions ont changé à jamais le rapport de l'homme à sa propre intelligence : d'une part la découverte des neurones et la compréhension qualitative de leur comportement individuel, d'autre part l'intégration des modèles mathématiques aux neurosciences dans le but d'étudier les propriétés émergentes des réseaux de neurones en interaction.

Après la découverte du rôle et du fonctionnement des neurones, de nombreux chercheurs se sont demandé comment les divers aspects du comportement et de l'intelligence humains pouvaient se baser sur ces unités élémentaires. Depuis le modèle simpliste dit du *pandémonium*, inventé en 1958 par O. G. Selfridge (voir [283]), d'immenses progrès ont été fait dans la compréhension de l'organisation et de la communication des réseaux de neurones dans le cerveau. Les connaissances ont évolué dans toutes les directions, de l'étude de la perception visuelle dans les aires primaires jusqu'aux recherches sur les processus les plus abstraits comme la lecture ou la conscience (voir par exemple les travaux de Stanislas Dehaene³⁸ et Lionel Naccache et leur modèle dit *d'espace de*

³⁸Sanislas Dehane (1965–) est un psychologue cognitiviste et neurologue français. Membre de l'académie des sciences et professeur au collège de France, il a grandement contribué à la compréhension des mécanismes de la lecture, de la numération et de la conscience. Il dirige l'unité de neuro-imagerie cognitive Neuro-Spin en Essonne.

travail global, [110]). Le lecteur intéressé par ces sujet qui ne souhaite pas pour autant entrer trop profondément dans les arcanes de la bibliographie spécialisée consultera avec profit trois beaux livres de vulgarisation de Stanislas Dehaene portant respectivement sur les mathématiques, la lecture et la conscience : [107], [106], [108] ; le livre [85] de Jean-Pierre Changeux³⁹ est également une merveille ; enfin, on pourra lire le très récent ouvrage [109] de Stanislas Dehaene, Yann Le Cun⁴⁰ et Jacques Girardon (tous ces livres sont écrits ou traduits en langue française). Le lecteur plus spécialisé pourra consulter l'ouvrage de référence [316] de Tuckwell, ou encore [131].

Malgré la somme impressionnante de connaissances accumulées par les neurosciences, le passage du microscopique au macroscopique est encore mal compris : il est très difficile de voir les propriétés globale du cerveau dans l'embrouillamini du câblage neuronal. C'est en cela que les mathématiques ont un rôle considérable à jouer : mettre en exergue les propriétés qualitatives qui émergent de la communication entre la partie et le tout.

1. De la physiologie des neurones à leur synchronisation

Après avoir rappelés des généralités sur le fonctionnement individuel des neurones (les connaissances résumées peuvent être vérifiées et approfondies dans tout bon livre de cours, par exemple [16], ou de recherche, par exemple [316], portant sur ce sujet), nous nous intéressons à leur communication, à leur organisation dynamique et enfin aux propriétés des réseaux formés de grands ensembles de ceux-ci.

1.a. Physiologie du neurone

Dans le cerveau humain, les cent milliards neurones, pourtant dix fois moins nombreux que les cellules gliales, sont les acteurs principaux de l'encodage et de la transmission de l'information. Les neurones ont une structure particulière, fortement liée à leur fonction. Cela paraît évident aujourd'hui, mais il a fallu attendre les colorations de l'histologiste Camillo Golgi⁴¹ avant d'avoir une idée de la structure des neurones.

Le neurone se divise en une partie centrale et des prolongements, les *neurites*. Plus précisément, son organisation est la suivante.

- Le *corps cellulaire*⁴², relativement sphérique et d'une taille souvent aux alentours de 20 μm , contient le *noyau* de la cellule et les divers organites que l'on trouve dans la plupart des cellules humaines (mitochondries, appareil de Golgi, réticulum endoplasmique, etc). Ces organites baignent dans un liquide aqueux chargé en potassium : le *cytosol*. Le noyau

³⁹Jean-Pierre Changeux (1936–) est un neurobiologiste Français connu pour ses recherche en biologie et en neurosciences. Il a effectué des travaux pionniers sur le développement précoce du système nerveux et les fonctions cognitives. Ses recherches ont aussi porté sur la structure et la fonction des protéines. Son oeuvre considérable (plus de 600 articles et plusieurs livres de vulgarisation) donne à voir une conception complexe de l'homme à la fois du point de vue scientifique et philosophique.

⁴⁰Yann Le Cun (1960–) est un chercheur français en intelligence artificielle et en vision artificielle. Il est considéré comme l'un des inventeurs des réseaux de neurones informatiques et des méthodes dites d'apprentissage profond (le "*deep learning*" en anglais). Après une carrière académique, il dirige de 2013 à 2018 le laboratoire de recherche en intelligence artificielle de Facebook. En 2016, il est également titulaire d'une chaire au collège de France.

⁴¹Camillo Golgi (1843-1926), italien, fut co-lauréat du prix Nobel de physiologie en 1906, avec Santiago Ramón y Cajal, pour ses travaux sur la structure du système nerveux. Ses techniques de coloration montrèrent que les premières colorations des neurones, celles de Franz Nissl par exemple, donnaient à voir une structure incomplète, privée en particulier de l'arbre dendritique. Malheureusement, Golgi fit à partir de ses résultats l'interprétation erronée d'une continuité entre les neurones, ce qui ferait du cerveau un système comparable au système sanguin, alors qu'il n'en est rien, les neurones étant contigus seulement.

⁴²également appelé *soma* ou *périkaryon* (littéralement "autour du noyau").

mesure 5 à 10 μm de diamètre. Notons que l'appareil de Golgi des neurones est chargé de la répartition des protéines dans les différentes parties de la cellule en plus de son rôle habituel⁴³.

- L'*axone* est un neurite qui prend naissance sur le corps cellulaire, sa base étant appelée *cône axonique*. L'axone peut mesurer de moins d'un millimètre à plus d'un mètre de longueur et son diamètre varie entre 1 et 25 μm ⁴⁴. La composition protéique de l'axone est très différente de celle du corps cellulaire. En outre, l'axone contient très peu, voire pas, de ribosomes libres, ce qui signifie que toutes les protéines utiles dans l'axone doivent être produites dans le corps cellulaire et transportées (par un phénomène complexe appelé *transport axoplasmique*).

Les axones se divisent en branches multiples, qui partent fréquemment de façon orthogonale, appelées les *collatérales axoniques*. À leurs bouts, les axones se ramifient en des *terminaisons axoniques*, aussi appelées *boutons terminaux*, qui font avec d'autres neurones des points de contact appelés *synapses*.

- Les *dendrites*⁴⁵ sont des neurites qui prennent naissance sur le corps cellulaire et se ramifient considérablement. L'ensemble des dendrites est appelé *arborisation dendritique*.

La plupart des neurones ont des dendrites recouverts de formes rappelant des épines, les *épines dendritiques*, sur lesquelles les axones des autres neurones font beaucoup de synapses. Ces épines jouent un rôle très important, comme le prouvent les pathologies des individus qui ne les synthétisent pas correctement. La présence de ribosomes dans les dendrites juste sous les épines dendritiques indique un rôle particulier des synapses qui y font contact.

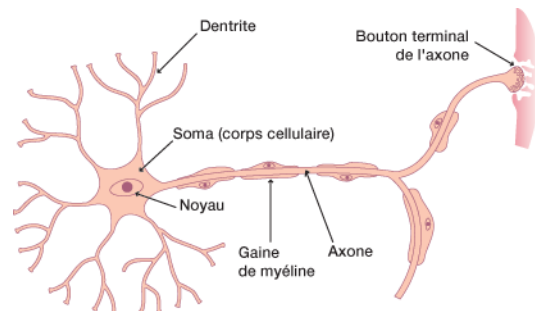


FIGURE 20 – Structure du neurone, <https://www.institut-myologie.org/schema-dun-neurone/>

Il y a de nombreux "types" de neurones, qui peuvent être classés selon divers critères, comme par exemple le nombre de neurites qui prennent naissance au niveau du corps cellulaire : neurones unipolaires à un neurite, neurones bipolaires à deux neurites et neurones multipolaires à plus

⁴³L'appareil de Golgi est un intermédiaire entre le réticulum endoplasmique et la membrane extérieure, il modifie (par glycolyse, ajout d'acides gras, etc) et transporte des protéines (vers l'extérieur de la cellule, vers la membrane, vers le réticulum endoplasmique, etc).

⁴⁴Et jusqu'à 1 mm de diamètre chez certains calmars !

⁴⁵du grec *dendron* qui signifie "arbre".

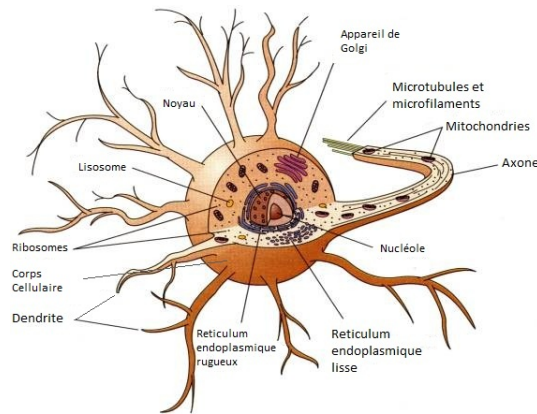


FIGURE 21 – Corps cellulaire

de deux neurites (la plupart des neurones). Mais parmi les neurones multipolaires, on trouve encore une grande variété de structures.

D'autres critères sont possibles : la forme de l'arborisation dendritique, la présence ou non d'épines dendritiques (*neurones épineux* ou *neurones non épineux*), la longueur de l'axone, la nature et le nombre des connexions... Le type de neurone que l'on rencontre peut dépendre fortement de l'endroit du cerveau que l'on observe, et donc du rôle que ces neurones sont amenés à jouer, comme nous le verrons plus loin.

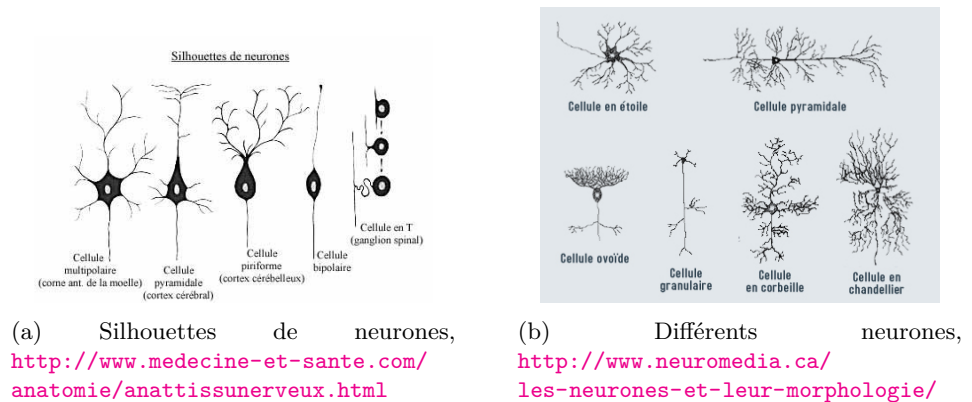


FIGURE 22 – Types de neurones

1.b. Les potentiels d'action

Si les axones des neurones rappellent des fils électriques, il n'ont pas le même fonctionnement. En effet, le cuivre des fils est isolé par l'air ou la gaine qui les entoure et transmet des électrons à la moitié de la vitesse de la lumière. Une telle prouesse est impossible pour des axones dont la conduction électrique se base sur les ions, lourds et patauds, de surcroit entourés d'un liquide électriquement chargé. Les neurones utilisent pour transmettre l'information une méthode beau-

coup plus élaborée qu'un transfert passif d'électrons : le potentiel d'action.

Deux des éléments fondamentaux du fonctionnement neuronal sont les ions et les canaux ioniques. Des ions sont naturellement présents de part et d'autre de la membrane, ils déterminent une différence de potentiel entre les milieux extracellulaire et intracellulaire : le *potentiel transmembranaire* ou plus simplement *potentiel membranaire*. Les canaux ioniques sont des assemblages de protéines qui forment une ouverture dans la membrane capable de laisser passer les ions en réaction à certains stimuli. Chaque canal ionique est spécifique à certains ions. Les principaux ions en cause dans le fonctionnement du cerveau - les ions sodium (Na^+), potassium (K^+), calcium (Ca^{2+}) et chlore (Cl^-) - ont donc leurs canaux correspondants sur la membrane des neurones : canaux sodiques, potassiques, calciques, chloriques.

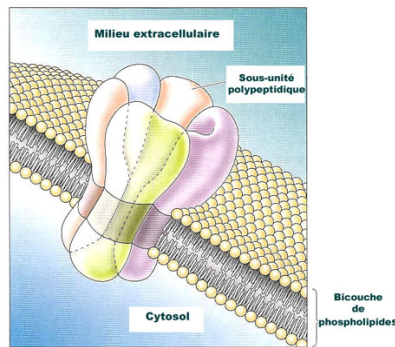


FIGURE 23 – Canal ionique, Neher et Sakmann 1981 : mise au point des techniques de patch clamp.

Lorsque les canaux ioniques sont ouverts, les ions traversent la membrane par diffusion suivant le gradient de concentration et par l'effet du potentiel électrique. La diffusion des ions à travers les canaux par gradient de concentration entraîne une différence de potentiel puis est ensuite freinée par une force électromotrice due à cette différence de potentiel ; un état d'équilibre est atteint par le phénomène. Au repos, il y a donc une différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane du neurone : le potentiel à l'intérieur est négatif par rapport à l'extérieur, une différence de 65 mV, soit un potentiel transmembranaire $V_m = -65mV$.

L'existence du gradient de concentration à travers la membrane est assurée par des pompes ioniques, situées elles aussi sur la membrane, qui utilisent de l'énergie – sous forme d'ATP – pour faire passer des ions à travers la membrane contre le gradient de concentration. Les pompes sodium-potassium et calcium sont particulièrement importantes dans le fonctionnement des neurones ; on estime que 70% de l'ATP utilisée dans le cerveau sert à faire fonctionner la pompe sodium-potassium.

Nous pouvons enfin décrire le mécanisme qu'utilisent les neurones pour communiquer : le potentiel d'action. C'est un évènement bref, de l'ordre de la milliseconde, qui se décompose en plusieurs phases :

- *phase de seuil* : un évènement extérieur provoque l'ouverture des canaux sodiques et le gradient de concentration élevé, maintenu par les pompes, cause une entrée d'ions Na^+ dans

le neurone, ce qui change le potentiel membranaire ; la membrane se retrouve dépolarisée ; le niveau critique de dépolarisation qui cause le potentiel d'action s'appelle le *seuil* ;

- *Dépolarisation* : une fois le seuil atteint, une force électromotrice provoque une entrée massive d'ions Na^+ ; le potentiel membranaire augmente brutalement ;
- *Repolarisation* : les canaux sodiques se referment et les canaux potassiques s'ouvrent ; les ions K^+ sortent massivement du neurone et le potentiel chute très vite, plus bas encore qu'au repos ; la cellule est hyperpolarisée (le potentiel de la membrane redevient négatif) ;
- *post-hyperpolarisation* : les concentrations d'ions reviennent à l'équilibre et le potentiel revient "lentement" vers le potentiel de repos ;

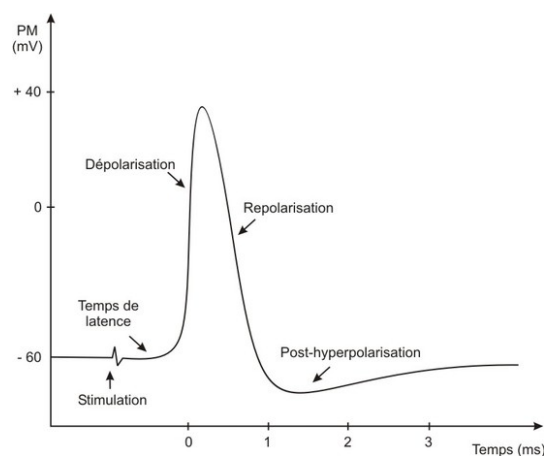


FIGURE 24 – Le potentiel d'action. Source : http://passeport.univ-lille1.fr/site/biologie/scbio/Neurone/Neurone_web.publi/web/co/03%205%20Potentiel%20d%27action.html

Après avoir émis un potentiel d'action, le neurone entre dans une *période réfractaire* durant laquelle les canaux sodiques sont inactivés jusqu'au retour à un potentiel de membrane suffisamment négatif. Les neurones sont comme "fatigués" après l'émission d'un potentiel d'action. Les potentiels d'actions peuvent parfois être émis en salve avant que le neurone n'entre dans sa période réfractaire.

Le potentiel d'action a toujours la même forme, à peu près la même durée et une amplitude d'environ 100 mV. Il code donc l'information par sa fréquence : c'est un phénomène binaire, 1 ou 0. Il reste cependant à voir comment les neurones se transmettent l'information à partir des potentiels d'action.

1.c. Communication entre les neurones

Lorsqu'un potentiel d'action est initié dans un neurone, il se propage le long de l'axone, ce que l'on peut modéliser par la progression le long de l'axone d'un quadripole électrique (voir figure 25).

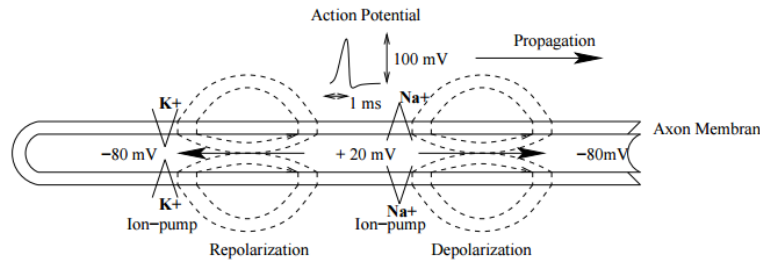


FIGURE 25 – Structure quadripolaire du potentiel d'action . Figure tirée du polycopié associé au cours de Théodore Papadopoulos et Bertrand Thirion à l'ENS Cachan, dans le cadre des masters *Mathématiques pour les Sciences du Vivant* et *Mathématiques, Vision, Apprentissage* de l'université Paris-Saclay.

Le principal moyen de communication des neurones, qui reçoit et transmet le potentiel d'action, est la synapse. Les axones font synapse sur les dendrites des autres neurones (en particulier sur les épines dendritiques) ou sur leurs corps cellulaires, ce qui connecte l'ensemble des neurones en un immense réseau. Un neurone peut recevoir de l'information en provenance de milliers de synapses et doit alors intégrer le tout en une réponse qu'il transmet par ses propres synapses à d'autres neurones.

Il existe plusieurs types de synapses, les plus "simples" étant les *synapses électriques* qui laissent le courant ionique passer directement d'une cellule à l'autre. Pour ces synapses, l'espace entre la cellule pré-synaptique et la cellule post-synaptique est de l'ordre de 3 nm. Des protéines, les connexines, s'assemblent par six pour former un *connexon*. Deux connexons (un de la cellule pré-synaptique et l'autre de la cellule post-synaptique) se joignent et forment alors un canal grâce auquel les ions passent entre les deux cellules. Cependant, ces ponts fonctionnent dans les deux sens, ce qui donne une nature particulière à la connexion entre les deux neurones. Les deux cellules sont dites *couplées électrotoniquement*. Un potentiel d'action arrivant sur une synapse électrique déclenche donc toujours ce que l'on appelle un *potentiel post-synaptique*, de l'ordre de 1 mV, et plusieurs de ces potentiels, en provenance de plusieurs synapses, peuvent s'additionner pour engendrer dans la cellule post-synaptique un potentiel d'action (une fois atteint le seuil).

D'autres synapses sont appelées *synapses chimiques*, elles sont très importantes dans le système nerveux. Pour celles-là, l'écart entre les membranes pré-synaptique et post-synaptique est beaucoup plus grand, entre 20 nm et 50 nm. La membrane de la cellule pré-synaptique contient des petites sphères appelées *vésicules synaptiques* (elles mesurent 50 nm de diamètre, mais certaines, différentes, font 100 nm de diamètre, ce sont les *granules de sécrétion*) qui contiennent des protéines messagères appelées *neurotransmetteurs*. La cellule post-synaptique contient, elle des récepteurs qui captent les neurotransmetteurs libérés, l'ensemble de ces récepteurs constitue la *densité post-synaptique*.

Les potentiels d'action de la cellule pré-synaptique, en arrivant sur la synapse chimique, causent la libération⁴⁶ de neurotransmetteurs. Ces-derniers engendrent dans la cellule post-

⁴⁶Il y a ici en jeu des mécanismes moléculaires complexes, encore liés aux ions, aux pompes et aux canaux ioniques, que nous ne décrirons pas.

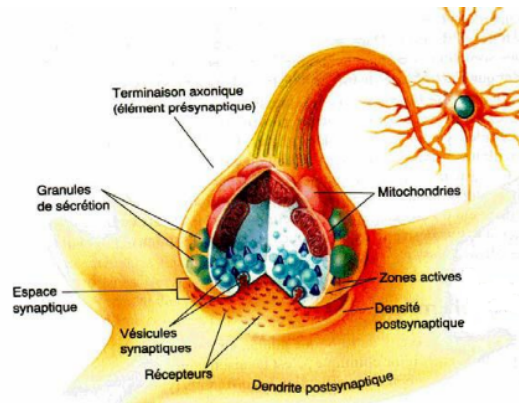


FIGURE 26 – Structure d’une synapse chimique, <http://ermitagetpe1s1.blogspot.com/2012/03/c-la-synapse.html>.

synaptique un *potentiel post-synaptique d’excitation*, PPSE en abrégé. La cellule post-synaptique somme tous les PPSE qu’elle reçoit en même temps, c’est la *sommation spatiale*, et les PPSE qui arrivent dans un bref intervalle de temps sur la même synapse, soit 5 à 15 ms, c’est la *sommation temporelle*. Ces sommations peuvent conduire à un potentiel d’action dans la cellule post-synaptique.

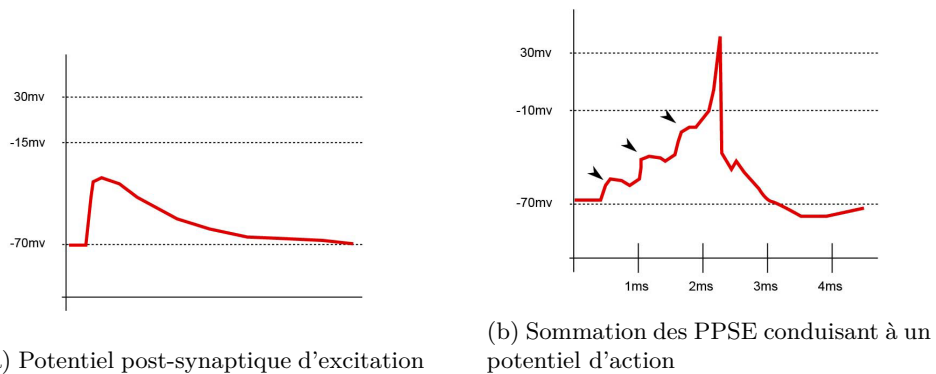


FIGURE 27 – Source : article wikipédia sur la synapse, <https://fr.wikipedia.org/wiki/Synapse>

Certaines synapses sont inhibitrices, elles n’engendrent pas dans la cellule post-synaptique un PPSE mais un *potentiel post-synaptique inhibiteur*, abrégé en PPSI. L’inhibition joue un rôle fondamental dans la régulation de l’activité des neurones.

1.d. Plasticité fonction du temps d’occurrence des impulsions

Dans un réseau de neurones les connexions évoluent de façon dynamique au cours du temps. Quoique nous ne nous intéressons pas en particulier à ces questions dans cette thèse, nous pré-

sentons brièvement le mécanisme fondamental de *plasticité fonction du temps d'occurrence des impulsions*, que nous abrègerons par le sigle anglo-saxon STDP (pour *spike timing dependent plasticity*).

Si un neurone X, dit pré-synaptique, fait synapse sur un neurone Y, dit post-synaptique, alors lorsque le neurone X émet un potentiel d'action juste avant le neurone Y, la synapse est renforcée : elle subit une LTP (*long term potentialisation*). S'il arrive l'inverse, c'est-à-dire si la cellule post-synaptique Y décharge avant la cellule pré-synaptique X la synapse est déprimée : elle subit une LTD (*long term depression*). On trouvera, par exemple, une description détaillée d'expériences où ces phénomènes sont mis en évidence dans l'article [261] de Guo-qiang Bi et Mu-ming Poo. Comme on peut le lire dans cet article, tous les neurones ne présentent pas ce phénomène ; la machinerie cellulaire qui est en cause est mal comprise et toutes les synapses n'ont pas le même fonctionnement.

Bi et Poo ont mis en évidence un rôle central des canaux ioniques Ca^{2+} , en particulier dans le phénomène de LTD qui ne peut pas se produire si les canaux sont artificiellement bloqués. Ils ont aussi montré que le phénomène ne se produit que dans une fenêtre temporelle restreinte, au sens où la LTP (respectivement la LTD) ne se produit que si la cellule post-synaptique décharge dans les 20 ms qui suivent (respectivement qui précèdent) la décharge de la cellule pré-synaptique. Au delà de 40 ms avant ou après la décharge de la cellule pré-synaptique, il ne se passe plus rien. Dans une fenêtre de 5 ms autour du temps où le neurone pré-synaptique décharge, le phénomène est sujet à de larges fluctuations, conduisant tantôt à une LTP, tantôt à une LTD. Ce phénomène de STDP est également sensible à la fréquence des décharges pré-synaptiques (des fréquences modestes sont meilleures pour avoir une potentialisation ou une dépression à long terme) et à la force initiale de la synapse considérée dans le cas d'une LTP.

1.e. Plasticité homéostatique

La modélisation d'un réseau de neurones, que ce soit avec le principe de STDP ou avec des règles plus classiques comme celle de Hebb, conduit en général soit à une explosion des synapses, soit à une extinction de la connectivité du réseau. Plusieurs manières de réguler les connexions ont été proposées dans des modèles, mais il s'agissait souvent de corrections à visée théorique, comme la règle d'Oja.

Le principe biologique sous-jacent pourrait être un ensemble de processus réunis sous le nom de plasticité homéostatique⁴⁷ (homeostatic plasticity). Cette idée, fortement développée par exemple par Gina Turrigiano et Sasha Nelson dans [319], [318] et [317], est que le mécanisme d'apprentissage purement hebbien non seulement conduit à une explosion de la connectivité, mais surtout déstabilise grandement le réseau ; une régulation doit s'opérer au fur et à mesure que la connectivité évolue afin de rendre le réseau stable sans l'empêcher d'améliorer ses performances, voire de changer de manière de fonctionner. L'effet est aussi important pour des assemblées de neurones qui se transmettent un signal que pour un réseau de neurones dont l'activité est périodique. La *fixité du milieu intérieur* de Claude Bernard implique une relative stabilité de ces deux types d'échange, au sens où dans le premier cas le réseau de neurones qui transmet son activité ne doit ni l'amplifier jusqu'à saturation ni la diminuer jusqu'à la faire s'évanouir et où dans le deuxième cas l'activité périodique ne doit pas être diffusée anarchiquement, en temps et en espace, à tout le réseau, ce qui la rendrait méconnaissable.

⁴⁷formulation paradoxale qui signifie littéralement *rester le même à travers le changement*.

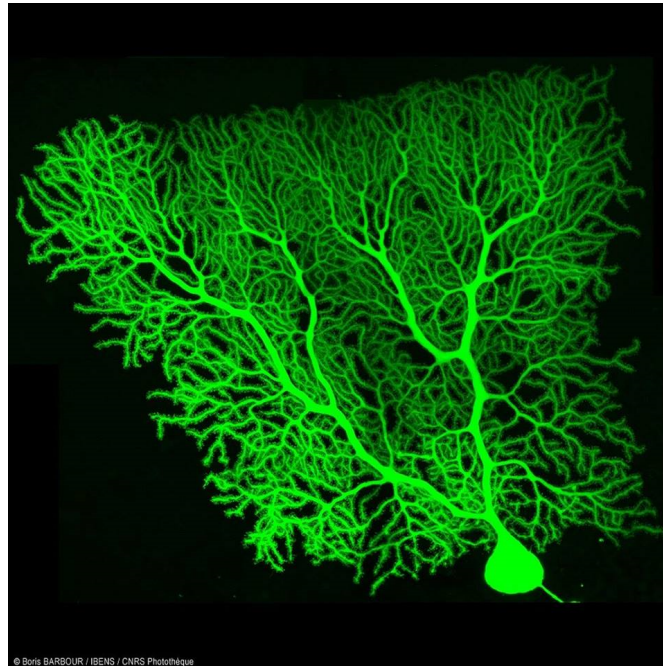


FIGURE 28 – Crédit : Boris Barbour / IBENS / CNRS Photothèque Source : <http://ift.tt/2nzUqbZ><http://ift.tt/2mETqyc>. Vue au microscope confocal d'une cellule de Purkinje de rat adulte marquée sélectivement par une molécule fluorescente, après enregistrement par patch-clamp. Le corps cellulaire (forme ronde en bas de l'image) mesure environ 25 microns de diamètre et l'arbre dendritique s'étend sur environ 200 x 200 microns, mais il est quasiment plat. Les dendrites terminales, dites "brindilles épineuses", portent de nombreuses épines dendritiques. Les cellules de Purkinje reçoivent environ 200 000 synapses, dont la modification par la plasticité synaptique permet de stocker l'information acquise au cours de l'apprentissage moteur. Ce sont les cellules principales du cortex cérébelleux. Le cervelet joue un rôle clé dans l'apprentissage, l'affinement et l'automatisation des mouvements coordonnés.

Le point clef dans cette question est la conservation d'une certaine fréquence d'activité pour les neurones et le réseau entier. Il est important, sur le court terme, que des variations importantes aient lieu, car ce sont ces variations qui contiennent et transmettent l'information, permettent la plasticité et dotent le système nerveux d'une capacité globale d'adaptation au milieu extérieur. En revanche, sur une échelle de temps plus grande, on observe que l'activité globale de nombreux circuits neuronaux (plaque motrice, neurones corticaux, hippocampe, aires visuelles primaires) reste dans une fenêtre malgré les perturbations locales, même si celles-ci se prolongent. Inhiber artificiellement l'activité d'un réseau de neurones corticaux conduit sur le court terme à une faible activité, mais malgré la persistance de l'inhibition, des changements physiologiques ont lieu sur le moyen-long terme au niveau des synapses qui en contrebalancent l'effet. Ces phénomènes d'homéostasie ne se produisent pas sur la même échelle de temps que les mécanismes de la LTD et de la LTP et ont un effet contraire.

Les mécanismes cellulaires et moléculaires derrière la plasticité homéostatique sont complexes et encore très mal compris, ne serait-ce que concernant la question de savoir s'ils dépendent

toujours d'une réaction des deux cellules (pré- et post-synaptique) en même temps ou pas. De solides arguments existent pour plusieurs formes de régulations homéostatiques, quoique on ne sache souvent pas lesquelles opèrent et en quelles proportions :

- l'augmentation ou la diminution du nombre de synapses ;
- l'augmentation ou la diminution des récepteurs synaptiques de la cellule post-synaptique en fonction de l'activité, induisant une compétition synaptique qui n'apparaît pas dans la règle de STDP ;
- l'augmentation de la probabilité de libération des neurotransmetteurs pour la cellule pré-synaptique ;
- l'augmentation de la taille des synapses, ce qui leur permet d'accueillir plus de récepteurs synaptiques ;
- le réglage fin des interactions d'excitation et d'inhibition entre des neurones aux fonctions différentes, comme montré sur la figure 29.

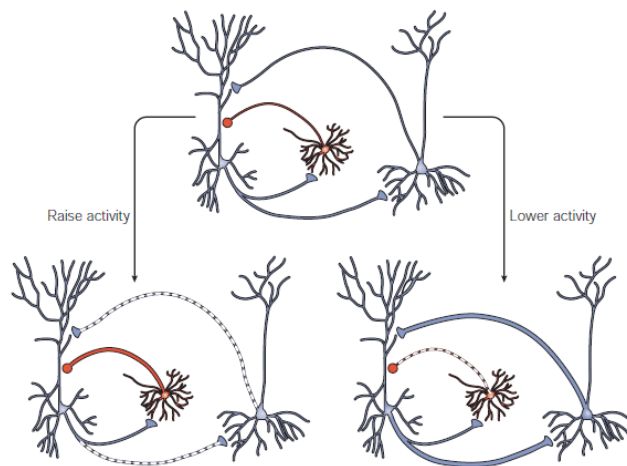


FIGURE 29 – Régulation par l'excitation-inhibition, Turrigiano et Nelson [319]. Les neurones pyramidaux bleus sont excitateurs et l'interneurone rouge est inhibiteur ; lorsque l'activité est maintenue haute, l'inhibition produite par le neurone rouge est renforcée et l'excitation des neurones bleus affaiblie. Dans le cas contraire, on observe l'inverse.

Un résultat expérimental surprenant est que la régulation homéostatique, quand elle concerne le nombre et la force des synapses, peut se faire, suivant les cas, de façon additive ou multiplicative, les deux cas de figure ayant un impact radicalement différent sur le réseau et son activité. Des principes comme l'augmentation à l'échelle de la cellule post-synaptique du nombre de récepteurs synaptiques tendent à avoir un effet multiplicatif qui conserve la différence relative entre l'efficacité des différentes synapses qui touchent la cellule et donc préserve l'information que cette différence relative encode. *A contrario*, une modification additive peut avoir un effet destructeur sur les synapses déjà faibles et ne pas beaucoup changer l'efficacité relative des synapses déjà fortes ([217], [324], [292], [174]). La balance entre ces deux formes de régulations synaptiques est mal comprise.

Des expériences *in vivo* sur les aires visuelles et auditives des rongeurs, présentées dans [319],

ont aussi montré que le stade de développement de l'animal avait un impact fort sur les formes que prend la plasticité homéostatique et que toutes les aires du cerveau ne réagissaient pas de la même manière à un certain stade du développement.

1.f. L'information dans un réseau de neurone : oscillation et synchronisation

Par soucis de concision⁴⁸, nous n'aborderons pas la description des différentes aires du cerveau ni l'organisation entre les zones spécialisées du cerveau. Notre limite en terme d'échelle sera dans cette thèse la création, le maintien et la propagation d'une information à l'échelle mésoscopique, c'est-à-dire pour un vaste ensemble de neurones interconnectés. Cette information se manifeste par la décharge conjointe d'une partie significative du réseau (synchronisation) ou par une activité périodique dans le réseau (oscillation).

Les oscillations dans les réseaux de neurones sont étudiées depuis des décennies, comme l'atteste cette revue de 1985 sur les connaissances de l'époque sur le sujet : [284]. Une somme colossale de travaux a été conduite sur les mécanismes élémentaires qui donnent lieu à des oscillations et sur le rôle qu'elles jouent dans le système nerveux ([122], [252], [95], [62], [251], [168], [243], [138], [61], [297],...).

Un cas particulier a retenu l'attention d'une partie des chercheurs et a donné naissance au modèle que nous étudions dans cette thèse : les oscillations rapides dans des réseaux inhibiteurs où les neurones ont un taux de décharge individuel faible. Des réseaux présentant des oscillations rapides (fréquence gamma, > 30 Hz) ont été trouvés dans les aires visuelles ([139], [119], [181]), olfactives ([190]) et dans l'hippocampe ([49], [105], [97], [96]). Ces oscillations rapides peuvent être le fait d'un sous-ensemble de neurones synchronisés dont le taux de décharge est très rapide ([140], [295], [129]) ou au contraire d'un ensemble de neurones dont les mesures individuelles montrent des potentiels d'actions irréguliers à un rythme faible comparé à celui de l'oscillation globale du réseau ([119], [104], [125]).

Ces réseaux peuvent se synchroniser ainsi pour plusieurs raisons, mais il est frappant de constater que cela arrive même lorsque les neurones considérés n'oscillent pas de façon intrinsèque. De nombreux régimes oscillatoires ont été trouvés (tant expérimentalement que numériquement *via* des modèles mathématiques), avec synchronisation totale ou partielle du réseau ou de sous-parties du réseau (voir [136] et [325] pour des exemples de synchronisation de sous-réseaux).

Certains phénomènes de synchronisation sont dus à des couplages de neurones excitateurs et inhibiteurs, mais l'inhibition joue un rôle central dans la génération d'oscillations dans les réseaux de neurones ([201], [343]), et, plus curieux, des oscillations peuvent apparaître dans des réseaux composés uniquement de neurones inhibiteurs. Cela est dû au bruit intrinsèque de l'activité neuronale. Ce phénomène de foule émergent est très difficile à comprendre sans l'aide de modèles mathématiques. De nombreuses simulations numériques ont confirmé ce phénomène dans les réseaux inhibiteurs ([344], [132], [336], [313]). Cependant, peu de modèles donnaient une explication qualitative de ces phénomènes.

En se basant sur des travaux théoriques similaires ([1], [276], [303], [314]), Daniel Amit et Nicolas Brunel dans [10] et [9] en 1997, puis Nicolas Brunel et Vincent Hakim dans [57] en 1999 et enfin Nicolas Brunel dans [56] en 2000 proposent de modéliser ces phénomènes par une équation de type Fokker-Planck, qui représente le champ moyen d'un processus stochastique sous-jacent⁴⁹.

⁴⁸Le lecteur taquin pourra se gausser grassement de voir apparaître le mot "concision" dans ce document.

⁴⁹Notons que ce type d'idée était présent dès 1943 dans les travaux du célèbre Chandrasekhar, dont nous avons déjà fait l'éloge dans une autre note de bas de page; [83]

Cette partie de la thèse porte sur l'analyse mathématiques de modèles dérivés de ces travaux de Brunel et Hakim.

2. Le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire

2.a. Obtention de l'équation

Nous présentons ici les arguments historiques, heuristiques et de probabilité qui conduisent à établir l'équation Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire (NNLIF en anglais pour *Nonlinear Noisy Leaky Integrate & Fire*, ou, dans certains articles, *Network Noisy Leaky Integrate & Fire*). Le contenu de cette introduction s'inspire de celles des articles fondateurs de l'étude du modèle auquel nous nous intéressons, c'est-à-dire [57] (1999) de Nicolas Brunel et Vincent Hakim, [56] (2000) de Nicolas Brunel et [64] (2011) de María José Caceres, José Antonio Carrillo de la Plata et Benoît Perthame.

Considérons pour commencer le modèle de Lapicque⁵⁰ pour la décharge des neurones. Datant de 1907 et publié dans l'article (écrit en langue française et traduit en anglais pour le centenaire de sa parution!) [187], ce modèle de type "Intègre et tire" (souvent noté par son acronyme anglais IF, pour *Integrate & Fire*) a eu une influence considérable sur les neurosciences computationnelles. Il est toujours couramment utilisé, en particulier sous la forme suivante, qui décrit l'évolution du potentiel transmembranaire d'un neurone faisant partie d'un réseau (voir [57], [56], [268] [99], [299], [246], ou encore le livre très général [131] du renommé Wulfram Gerstner) :

$$C_m \frac{dV}{dt} = -g_L(V - V_L) + I(t), \quad (\text{VII.1})$$

où C_m est la capacité électrique de la membrane, g_L la conductance de fuite (en général considérée comme constante) et V_L le potentiel de fuite. Le temps caractéristique de relaxation $\tau_m = \frac{g_L}{C_m}$ est de l'ordre de $2ms$ et $V_L \simeq -70mV$. Le courant synaptique est un processus stochastique de la forme

$$I(t) = J_E \sum_{i=1}^{C_E} \sum_{j \in \mathbb{N}} \delta(t - t_{E_j}^i) + J_I \sum_{i=1}^{C_I} \sum_{j \in \mathbb{N}} \delta(t - t_{I_j}^i), \quad (\text{VII.2})$$

où δ est la mesure de Dirac en zéro, J_E et J_I sont les forces des synapses excitatrices et inhibitrice, C_E et C_I sont les nombres de neurones pré-synaptiques excitateurs et inhibiteurs, et $t_{E_j}^i$ et $t_{I_j}^i$ sont les temps des $j^{\text{ème}}$ décharges en provenance du $i^{\text{ème}}$ neurone pré-synaptique excitateur ou inhibiteur ; ces dernières valeurs sont aléatoires.

Lorsqu'un neurone atteint le potentiel de décharge $V_F \simeq -50mV$, il émet un potentiel d'action puis retourne immédiatement au potentiel $V_R \simeq -60mV$ de remise à zéro. On a en particulier $V_L < V_R < V_F$.

Chaque neurone décharge suivant une loi de Poisson stationnaire d'intensité ν ; ces lois sont supposées indépendantes. Avec ces hypothèses, on peut montrer que la moyenne de $I(t)$ vaut

⁵⁰Louis Édouard Lapicque (1866-1952) est un médecin, neuroscientifique et anthropologue français. Outre son impact considérable sur l'histoire de la science, en particulier en raison de son modèle dit Intègre et tire, Lapicque défendit toute sa vie les idées socialistes, la liberté de culte et de pensée, la laïcité et les droits des femmes. Il participa également à la franc-maçonnerie. Il s'engagea comme médecin pendant la Première guerre mondiale et sera pendant la Seconde guerre mondiale un des fondateur du réseau de résistance appelé *Comité d'action maçonnique* qui faisait partie du réseau *Patriam Recuperare*.

$\mu_C = b\nu$ où

$$b = C_E J_E - C_I J_I,$$

est la connectivité globale du réseau. Si $b < 0$ on dit que le réseau est globalement inhibiteur, si $b > 0$ on dit qu'il est globalement excitateur. La variance de $I(t)$ est donnée par

$$\sigma_C^2 = (C_E J_E^2 + C_I J_I^2)\nu.$$

Le processus (VII.2) est difficile à étudier. Plusieurs auteurs ont adopté une approximation diffusive pour un grand nombre de neurones ([57], [56], [268], [299], [246], [207]) ce qui consiste à remplacer le processus discret par un processus stochastique d'Orstein-Uhlenbeck de même moyenne et variance. On fait donc l'approximation diffusive

$$I(t) dt \simeq \mu_c dt + \sigma_C dB_t,$$

où B_t est le mouvement Brownien standard.

Nous choisissons dorénavant nos unité de voltage et de temps de sorte que $C_m = g_L = 1$ et nous obtenons l'équation

$$dV = (-V + V_L + \mu_C) dt + \sigma_C dB_t, \quad V < V_F \quad (\text{VII.3})$$

avec le processus de saut

$$\limsup_{t \rightarrow t_0^-} V(t) = V_F \implies \liminf_{t \rightarrow t_0^+} V(t) = V_R,$$

et l'intensité de décharge

$$\nu = \nu_{ext} + N(t),$$

où $N(t)$ est le flux de neurones qui traversent le potentiel de décharge V_F .

Dans l'équation (VII.3), on peut par des arguments heuristiques utilisant la formule d'Itô (voir [57], [56], [268], [299], [246], [207], [270]) donner une équation aux dérivées partielles de type Fokker-Planck (aussi dite de Kolmogorov rétrograde) pour la densité de probabilité $(v, t) \mapsto p(v, t)$ de trouver au temps $t \in \mathbb{R}_+$ un neurone au potentiel $v \in]-\infty, V_F]$:

$$\frac{\partial p}{\partial t}(v, t) + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p(v, t)] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) = \delta_{v=V_R} N(t), \quad (\text{VII.4})$$

avec $h(v, N(t)) = -v + V_L + \mu_C$, $a(N(t)) = \frac{\sigma_C^2}{2}$, $p(V_F, t) = p(-\infty, t) = 0$ et

$$N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t).$$

Cette dernière expression signifie que le taux de décharge $N(t)$ est le flux de neurones qui traversent le potentiel V_F . Ces neurones sont remis au potentiel de remise à zéro V_R *via* la distribution de Dirac au point V_R dans le second membre de l'équation. Le comportement de l'équation dépendra aussi de l'état initial du réseau :

$$p(v, 0) = p^0(v).$$

Pour plus de commodité, on change une dernière fois les variables de temps et de voltage (translation de v d'une valeur $V_L + b\nu_{ext}$) afin d'avoir

$$h(v, N) = -v + bN \quad \text{et} \quad a(N) = a_0 + a_1 N.$$

2.b. Présentation et notion de solution

Soit $V_R, V_F \in \mathbb{R}$ tels que $V_R < V_F$. On étudiera dans cette thèse le système et les variantes du système

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N(t), \\ N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad p(V_F, t) &= 0, \quad p(-\infty, t) = 0, \\ p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv &= 1. \end{aligned} \quad (\text{VII.5})$$

On posera le plus souvent

$$h(v, N) = -v + bN \quad \text{et} \quad a(N) = a,$$

avec $b \in \mathbb{R}$ et $a \in \mathbb{R}_+^*$, ou parfois la version plus générale

$$h(v, N) = -v + b_0 + bN \quad \text{et} \quad a(N) = a_1 N + a_0,$$

avec $b_0, b \in \mathbb{R}$, $a_0 \in \mathbb{R}_+^*$ et $a_1 \in \mathbb{R}_+$.

Ces choix seront soit précisés comme hypothèses dans les théorèmes, soit supposés en début d'une section et donc supposés, sauf mention contraire, dans tous les résultats de ladite section.

Avant de présenter nos propres contributions (développées avec nos co-autrices et co-auteurs), nous allons passer en revue les différents résultats mathématiques déjà démontrés sur ce type de modèles.

Pour ce système, on peut définir des solutions dites fortes.

Définition VII.1. *On appelle solution forte (à décroissance rapide), ou solution régulière, ou solution classique du système (VII.5) sur $[0, T[$, $T \in \mathbb{R}_+^* \cap \{+\infty\}$ tout couple de fonctions (p, N) tel que*

- $p \in \mathcal{C}^0(]-\infty, V_F]) \times [0, T[\cap \mathcal{C}^{2,1}((]-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]) \times [0, T[) \cap L^\infty([0, T[, L^1(]-\infty, V_F])$) et $N \in \mathcal{C}^0([0, T[)$;
- $\forall Q \in \mathbb{R}[X]$, $\lim_{v \rightarrow -\infty} Q(v)p(v) = 0$ et $\lim_{v \rightarrow -\infty} Q(v) \frac{\partial p}{\partial v}(v) = 0$ (décroissance rapide) ;
- Les fonctions p et N vérifient (VII.5) au sens classique sur $] -\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]$ et au sens des distributions sur $] -\infty, V_F]$.

On peut montrer par le calcul et la théorie élémentaire des distributions que vérifier (VII.5) au sens classique sur $] -\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]$ et au sens des distributions sur $] -\infty, V_F]$ est équivalent à vérifier l'équation au sens classique de part et d'autre de V_R et à demander pour tout temps t à la fonction $\partial_v p(\cdot, t)$ d'avoir des limites à gauche et à droite en V_R et un saut de taille $\frac{N(t)}{a(N(t))}$, au point V_R , c'est-à-dire

$$\forall t \in [0, T[, \quad \lim_{v \rightarrow V_R^-} \left(\frac{\partial p}{\partial v}(v, t) \right) - \lim_{v \rightarrow V_R^+} \left(\frac{\partial p}{\partial v}(v, t) \right) = \frac{N(t)}{a(N(t))}.$$

On notera également que cette définition de solution forte suppose le fait d'être à décroissance rapide. On trouve souvent dans la littérature des hypothèses de décroissance uniquement sur la

condition initiale p^0 . Il s'avère – on peut le vérifier manuellement lors de la construction de solutions fortes – que les hypothèses de décroissance sur la condition initiale se propagent dans une large mesure à toute la solution ; il est équivalent de l'inclure dans la définition ou de le demander pour la condition initiale ; nous y reviendrons.

Remarquons également que dans le cas où $a(N)$ n'est pas constant, une obstruction à l'existence de solutions en temps long peut être l'absence de solution au problème de point fixe

$$N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t),$$

ou au contraire l'existence de solutions multiples.

Il est également possible de donner une notion plus faible de solution. Cette définition a été introduite dans l'article [64] de María José Cáceres, José Antonio Carrillo de la Plata et Benoît Perthame dont nous allons parler plus en détails.

Définition VII.2. Soit $T^* \in \mathbb{R}_+ \cap \{+\infty\}$. Soit $p \in L^\infty([0, T^*[, L^1_+(\cdot) - \infty, V_F])$ et $N \in L^1_{loc,+}([0, T^*[)$. Le couple (p, N) est une solution faible du système (VII.5) si pour tout $T \in]0, T^*[$ et pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(\cdot) - \infty, V_F] \times [0, T]$ telle que pour presque tout $t \in [0, T]$,

$$\left(\phi(\cdot, t)p(\cdot, t), \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(\cdot, t)p(\cdot, t), h(\cdot, N(t)) \frac{\partial \phi}{\partial v}(\cdot, t)p(\cdot, t) \right) \in \left(L^1(\cdot) - \infty, V_F \right)^3, \quad (\text{VII.6})$$

on a

$$\begin{aligned} & \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} \left[-\frac{\partial \phi}{\partial t} + h(v, N(t)) \frac{\partial \phi}{\partial v} + a(N(t)) \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] p(v, t) dv dt \\ &= \int_0^T N(t) \left(\phi(V_R, t) - \phi(V_F, t) \right) dt \\ & \quad + \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) \phi(0, v) dv + \int_{-\infty}^{V_F} p(v, T) \phi(T, v) dv \quad (\text{VII.7}) \end{aligned}$$

Une solution faible est dite à décroissance rapide si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(\cdot) - \infty, V_F]$, si il existe un polynôme de deux variables réelles P vérifiant $\forall t \in [0, T], \forall v \in]-\infty, V_F], \phi(v, t) \leq P(v, t)$, alors, pour presque tout $t \in \mathbb{R}_+$, (VII.6) est vraie.

En raison de la densité de l'algèbre engendrée par les fonctions à variables séparées dans l'espace des fonctions indéfiniment dérivables sur un produit cartésien d'intervalles réels compacts et du théorème de convergence dominée, on peut écrire la définition équivalente suivante de solution faible.

Définition VII.3 (Bis). Soit $T^* \in \mathbb{R}_+ \cap \{+\infty\}$. Soit $p \in L^\infty([0, T^*[, L^1_+(\cdot) - \infty, V_F])$ et $N \in L^1_{loc,+}([0, T^*[)$. Le couple (p, N) est une solution faible du système (VII.5) si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(\cdot) - \infty, V_F]$ telle que pour presque tout $t \in [0, T^*[$,

$$\left(\phi(\cdot)p(\cdot, t), \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(\cdot)p(\cdot, t), h(\cdot, N(t)) \frac{\partial \phi}{\partial v}(\cdot)p(\cdot, t) \right) \in \left(L^1(\cdot) - \infty, V_F \right)^3, \quad (\text{VII.8})$$

on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) \phi(v) dv &= \int_{-\infty}^{V_F} \left[(-v + bN(t)) \frac{\partial \phi}{\partial v} + a(N(t)) \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] p(v, t) dv \\ & \quad + N(t) \left(\phi(V_R) - \phi(V_F) \right), \quad (\text{VII.9}) \end{aligned}$$

où la dérivée en temps est prise au sens des distributions et où l'on suppose $\lim_{t \rightarrow 0} \|p(\cdot, t) - p^0(\cdot)\|_{L^1} = 0$.

Une solution faible est dite à décroissance rapide si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(]-\infty, V_F])$, si il existe un polynôme P vérifiant $\forall v \in]-\infty, V_F]$, $\phi(v) \leq P(v)$, alors, pour presque tout $t \in [0, T^*[$, (VII.8) est vraie.

Théorème VII.4

Toute solution forte à décroissance rapide de (VII.5) est une solution faible à décroissance rapide de (VII.5).

Démonstration : Étant donnée une solution forte à décroissance rapide définie en temps sur $[0, T^*$, on peut multiplier la première équation de (VII.5), prise au sens classique sans le second membre singulier, par une fonction test indéfiniment dérivable à croissance polynomiale et intégrer par partie une ou deux fois suivant les termes. ■

Remarque VII.5. Si l'on prend la fonction test constante $\phi = 1$, on a la loi de conservation pour les solutions faibles

$$\frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = 0,$$

c'est à dire

$$\int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1.$$

Toute solution forte étant faible, on a la même loi de conservation de la masse pour les solutions fortes.

2.c. Existence de solutions fortes

Quoique nous commençons notre exposition des propriétés du système (VII.5) par l'existence des solutions fortes, cet aspect n'a été traité rigoureusement que relativement tard, en 2013, dans l'article [76] de José Antonio Carrillo de la Plata, María del Mar González, Maria Pia Gualdani et Maria Elena Schonbeck.

Dans toute cette sous-sous-section, on suppose que la fonction a est une constante strictement positive, encore appelée a .

L'auteur et les autrices de [76] commencent par remarquer le fait simple suivant, dont nous produisons une démonstration par soucis d'exhaustivité.

Théorème VII.6

Soit (p, N) une solution forte de (VII.5) pour les paramètres $a \in \mathbb{R}_+^*$, $b \in \mathbb{R}$, $V_F \in \mathbb{R}$, $V_R \in \mathbb{R}$, et $h : (v, N) \mapsto -v + bN$. Soit $\alpha, \beta \in \mathbb{R}_+^*$, $\gamma \in \mathbb{R}$. Posons

$$\bar{p}(v, t) = \alpha p(\beta v + \gamma, t), \quad \bar{N}(t) = -\frac{\alpha}{\beta} N(t),$$

alors (\bar{p}, \bar{N}) est solution forte de (VII.5) pour les paramètres

$$\bar{b}_0 = \frac{\gamma}{\beta}, \quad \bar{b} = \frac{ab}{\alpha\beta^2}, \quad \bar{a} = \frac{a}{\beta^2}, \quad \bar{V}_R = \frac{V_R - \gamma}{\beta}, \quad \bar{V}_F = V_F - \gamma,$$

$$\boxed{\text{et } h : (v, N) \mapsto -v + \bar{b}_0 + \bar{b}N.}$$

Démonstration : On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(v, t) &= \alpha \beta \frac{\partial p}{\partial v}(\beta v + \gamma, t), \\ \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) &= \alpha \beta^2 \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(\beta v + \gamma, t), \\ \bar{N}(t) &= -\frac{a}{\beta^2} \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(V_F - \gamma, t) = -\frac{\alpha}{\beta} a \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t) = \frac{\alpha}{\beta} N(t), \end{aligned}$$

On calcule alors, sachant que au sens des distributions, pour tout $k \in \mathbb{R}$, $\delta(kx) = \frac{1}{k} \delta(x)$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{p}}{\partial t}(v, t) &= \alpha \frac{\partial p}{\partial t}(\beta v + \gamma, t) \\ &= \alpha \left(-bN(t) \frac{\partial p}{\partial v}(\beta v + \gamma, t) + p(\beta v + \gamma, t) + (\beta v + \gamma) \frac{\partial p}{\partial v}(\beta v + \gamma, t) \right. \\ &\quad \left. + a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(\beta v + \gamma, t) + N(t) \delta(\beta v + \gamma - V_R) \right) \\ &= -\frac{b}{\beta} N(t) \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(v, t) + \bar{p}(v, t) + \left(v + \frac{\gamma}{\beta} \right) \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(v, t) \\ &\quad + \frac{a}{\beta^2} \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) + \frac{\alpha}{\beta} N(t) \delta\left(v - \frac{V_R - \gamma}{\beta}\right) \\ &= \frac{\partial}{\partial v} \left[\left(v - \frac{\gamma}{\beta} - \frac{b}{\beta} N(t) \right) \bar{p} \right](v, t) + \frac{a}{\beta^2} \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) + \frac{\alpha}{\beta} N(t) \delta\left(v - \frac{V_R - \gamma}{\beta}\right) \\ &= \frac{\partial}{\partial v} \left[\left(v - \frac{\gamma}{\beta} + \frac{ab}{\beta} \frac{\partial p}{\partial v}(\gamma, t) \right) \bar{p} \right](v, t) + \frac{a}{\beta^2} \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) + \bar{N}(t) \delta\left(v - \frac{V_R - \gamma}{\beta}\right) \\ &= \frac{\partial}{\partial v} \left[\left(v - \frac{\gamma}{\beta} - \frac{ab}{\alpha \gamma^2} \bar{N}(t) \right) \bar{p} \right](v, t) + \frac{a}{\beta^2} \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) + \bar{N}(t) \delta\left(v - \frac{V_R - \gamma}{\beta}\right). \end{aligned}$$

Si l'on pose,

$$\bar{b}_0 = \frac{\gamma}{\beta}, \quad \bar{b} = \frac{ab}{\alpha \beta^2}, \quad \bar{a} = \frac{a}{\beta^2}, \quad \bar{V}_R = \frac{V_R - \gamma}{\beta}, \quad \text{et} \quad \bar{V}_F = V_F - \gamma$$

on obtient

$$\frac{\partial \bar{p}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} \left[\left(-v + \bar{b}_0 + \bar{b} \bar{N}(t) \right) \bar{p} \right] - \bar{a} \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2} = \bar{N}(t) \delta_{\bar{V}_R}(v), \quad \blacksquare$$

Ce résultat permet de démontrer sans perte de généralité l'existence des solutions fortes dans le cas plus simple $V_F = 0$ et $a = 1$. C'est ce que fait l'article [76].

Leur méthode consiste à faire des changements de variables afin de transformer le problème initial en un problème de type Stefan à frontière libre. Ce problème est alors directement résolu à l'aide d'un théorème de point fixe et on récupère une solution régulière du problème initial. Ces changements de variables ont été étudié plus en détail dans l'article [80] de José Carrillo et Giuseppe Toscani.

On commence par faire le changement de variables

$$y = e^t v \quad \text{et} \quad \tau = \frac{1}{2}(e^{2t} - 1),$$

que l'on peut écrire également sous la forme

$$v = \frac{y}{\sqrt{2\tau + 1}} \quad \text{et} \quad t = \frac{1}{2} \ln(2\tau + 1),$$

qui permet de rendre équivalent le système (VII.5) à un problème de Stefan à frontière libre. On pose alors,

$$w(y, \tau) = \alpha(\tau)p\left(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))\right),$$

ou de manière équivalente

$$p(v, t) = e^t w(e^t v, \frac{1}{2}(e^{2t} - 1)),$$

où

$$\alpha(\tau) = \frac{1}{\sqrt{2\tau + 1}}.$$

On définit ensuite la quantité

$$M(\tau) = \alpha(\tau)^2 N(t) = -\frac{dw}{dy}(0, \tau),$$

puis on pose

$$x = y - b_0(\sqrt{1 + 2\tau} - 1) - b \int_0^\tau \frac{M(s)}{\alpha(s)} ds.$$

et

$$u(x, \tau) = w(y, \tau).$$

Le couple (u, M) est alors solution du problème à frontière libre de type Stefan suivant.

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau}(x, \tau) = \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(x, \tau) + M(\tau)\delta_{s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}}(x) & x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in \mathbb{R}_+ \\ M(\tau) = -\frac{\partial u}{\partial x}(s(\tau), \tau) & \tau \in \mathbb{R}_+ \\ s(\tau) = s(0) - b_0(\sqrt{1 + 2\tau} - 1) - b \int_0^\tau \frac{M(s)}{\alpha(s)} ds & \tau \in \mathbb{R}_+ \\ u(-\infty, \tau) = u(s(\tau), \tau) = 0 & \tau \in \mathbb{R}_+ \\ u(x, 0) = u^0(x) & x \in]-\infty, s(0)]. \end{cases} \quad (\text{VII.10})$$

Pour ce système, nous donnons la définition suivante de solution classique, donnée presque à l'identique dans [76].

Définition VII.7 (Solutions du problème de type Stefan). *Soit $u^0(x)$ une fonction positive dans $C^0((-\infty, 0]) \cap C^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0]) \cap L^1(]-\infty, 0])$ telle que $u^0(0) = 0$. Supposons que $\frac{du^0}{dx}$ tend (rapidement⁵¹) vers 0 en $-\infty$ et admet des limites finies à droite et à gauche en V_R . On dit que u est une solution classique de (VII.10) avec donnée initiale u^0 sur l'intervalle $J = [0, T[$ ou $J = [0, T]$, pour un temps $T > 0$ si :*

1. M est une fonction continue sur J ,
2. u est continue dans le domaine $\{(x, \tau) : -\infty < x \leq s(\tau), \tau \in J\}$ et pour tout $\tau \in J$, $u \in L^1((-\infty, s(\tau)))$,
3. Si nous notons $s_1(\tau) := s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}$, $\partial_{xx}u$ et $\partial_\tau u$ sont continues dans le domaine $\{(x, \tau) : -\infty < x < s_1(\tau), t \in J \setminus \{0\}\} \cup \{(x, \tau) : s_1(\tau) < x < s(\tau), \tau \in J \setminus \{0\}\}$,
4. Les valeurs $\partial_x u(s_1(\tau)^-, \tau)$, $\partial_x u(s_1(\tau)^+, \tau)$, $\partial_x u(s(\tau)^-, t)$ sont bien définies et finies,

⁵¹Plus vite que toute fraction rationnelle.

5. $\partial_x u$ décroît (rapidement) à $-\infty$,
6. Les équations (VII.10) sont vérifiées.

Il est possible de prouver l'existence de solutions à partir d'un argument de point fixe et du noyau de la chaleur. Posons

$$G(x, \tau, \xi, \eta) = \frac{1}{(4\pi(\tau - \eta))^{\frac{1}{2}}} e^{-\frac{(x - \xi)^2}{4(\tau - \eta)}}.$$

On a alors pour des solutions régulières l'égalité

$$\begin{aligned} M(\tau) = & -2 \int_{-\infty}^0 G(s(\tau), \tau, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \\ & + 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \\ & - 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \quad (\text{VII.11}) \end{aligned}$$

et la formule de Duhamel

$$\begin{aligned} u(x, \tau) = & \int_{-\infty}^0 G(x, \tau, \xi, 0) u^0(\xi) d\xi - \int_0^\tau M(\eta) G(x, \tau, s(\eta), \eta) d\eta \\ & + \int_0^\tau M(\eta) G(x, \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta. \quad (\text{VII.12}) \end{aligned}$$

Cela permet, par un argument de point fixe sur M de démontrer l'existence de solutions au problème (VII.10) :

Théorème VII.8 (Carrillo, Gonzalez, Gualdani, Schonbek)

Soit $u^0 \in \mathcal{C}^0(\cdot - \infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(\cdot - \infty, V_R[\cup]V_R, 0])$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R . Alors il existe une unique solution classique maximale au problème (VII.10) au sens de la définition VII.7.

L'article [76] donne un critère utile pour continuer les solutions de (VII.10) dans le temps :

Théorème VII.9 (Carrillo, Gonzalez, Gualdani, Schonbek)

Soit $u^0 \in \mathcal{C}^0(\cdot - \infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(\cdot - \infty, V_R[\cup]V_R, 0])$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R . Soit (u, M) une solution de (VII.10) au sens de la définition VII.7 définie sur $[0, T[$. Supposons que

$$U_0 = \sup_{x \in]-\infty, s(\tau_0 - \varepsilon)]} \left| \frac{\partial u}{\partial x}(x, \tau_0 - \varepsilon) \right| < +\infty$$

et

$$M^* = \sup_{\tau \in [\tau_0 - \varepsilon, \tau_0[} M(\tau) < +\infty$$

alors il existe une constante K dépendant uniquement de U_0 et M^* telle que

$$\sup \left\{ \frac{\partial u}{\partial x}(x, \tau) \mid x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in [\tau_0 - \varepsilon, \tau_0[\right\} \leq K.$$

Ce théorème permet de donner un critère d'explosion en temps fini pour les solutions de (VII.10) :

Théorème VII.10 (Carrillo, Gonzalez, Gualdani, Schonbek)

Soit $u^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0])$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R . Le temps d'existence maximal T^* de l'unique solution classique de (VII.10) vérifie

$$T^* = \sup\{\tau \in \mathbb{R}_+ \mid M(\tau) < +\infty\}.$$

On peut aussi, avec le théorème VII.9 démontrer l'existence globale dans le cas inhibiteur

Théorème VII.11 (Carrillo, Gonzalez, Gualdani, Schonbek)

Soit $u^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0])$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R . Si $b < 0$, il existe une unique solution classique maximale au problème (VII.10) au sens de la définition VII.7 et elle est globale en temps.

Grâce au changement de variables, ces résultats ont des équivalents pour les solutions de (VII.5) :

Théorème VII.12 (Carrillo, Gonzalez, Gualdani, Schonbek)

Soit $p^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0])$. Supposons que p^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{dp^0}{dv}$ admet une dérivée à gauche et à droite en V_R . Il existe une unique solution maximale forte à décroissance rapide (p, N) de (VII.5) et son temps d'existence maximal T^* vérifie

$$T^* = \sup\{t \in \mathbb{R}_+ \mid N(t) < +\infty\}.$$

Si de plus $b < 0$, on a $T^* = +\infty$.

2.d. Propriétés qualitatives des solutions faibles

Revenons un peu en arrière. En 2011 est publié le premier article qui étudiait rigoureusement les propriétés mathématiques du système (VII.5). Après avoir introduit dans [64] la notion de solution faible que nous avons rappelée, María José Cáceres, José Antonio Carrillo de la Plata et Benoît Perthame s'intéressent aux propriétés qualitatives de ces solutions. Ils montre pour commencer un résultat d'explosion en temps fini.

Théorème VII.13 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Supposons que pour tout $v \in]-\infty, V_F]$ et tout $N \in \mathbb{R}_+$,

$$h(v, N) \geq -v + bN \quad \text{et} \quad a(N) \geq a_m > 0,$$

et que $b \in \mathbb{R}_+^*$. Soit $\mu > \max(\frac{V_F}{a_m}, \frac{1}{b})$ un réel positif. Si

$$\int_{-\infty}^{V_F} e^{\mu v} p^0(v) dv$$

est assez proche de $e^{\mu V_F}$, il n'y a aucune solution faible globale au problème (VII.5).

Ce qui se résume à dire que pour tout b strictement positif, les solutions dont la condition initiale est assez concentrée au voisinage de V_F explosent en temps fini. Ce théorème se démontre en raisonnant par l'absurde à partir d'une fonction test exponentielle. Il ne donne pas d'information sur la raison de la non-existence, mais d'après l'article ultérieur [76] dont nous avons rappelé les résultats, dès lors que ces solutions sont régulières on sait qu'il s'agit d'une divergence du taux de décharge :

$$\lim_{t \rightarrow T^*} N(t) = +\infty.$$

L'autrice et les auteurs de [64] montrent aussi que la masse ne peut pas se "perdre à l'infini". En effet, on a l'estimée *a priori* suivante.

Théorème VII.14 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Supposons $h(v, N) = -v + bN$, $b \in \mathbb{R}$ et $a(N) = a_1 N + a_0$, $a_0 \in \mathbb{R}_+^*$, $a_1 \in \mathbb{R}_+$. Soit (p, N) une solution faible à décroissance rapide de (VII.5) définie sur $[0, T^*[$. On a alors, pour tout $T \in [0, T^*[$,

- Si $b \geq V_F - V_R$, alors $\forall t \in [0, T]$

$$\int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p(v, t) dv \leq \max\left(V_F, \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p^0(v) dv\right)$$

et

$$(b - V_F + V_R) \int_0^T N(t) dt \leq V_F T + \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p^0(v) dv.$$

- Si $b < V_F - V_R$, alors $\forall t \in [0, T]$

$$\int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p(v, t) dv \geq \min\left(V_F, \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p^0(v) dv\right)$$

Si de plus $a(N) = a_0 \in \mathbb{R}_+^*$, il existe une constante C dépendant de V_F, V_R, a_0, p^0 telle que

$$\int_0^T N(t) dt \leq (1 + T)C.$$

2.e. Solutions fortes stationnaires

L'article [64] caractérise également les états stationnaires réguliers de l'équation, c'est-à-dire les solutions fortes qui ne dépendent pas du temps. D'abord, on peut donner une expression implicite à ces états stationnaires réguliers pour des paramètres assez généraux, comme le montre le résultat suivant.

Théorème VII.15 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Supposons $h(v, N) = -v + V_0(N)$ pour une fonction V_0 quelconque. Soit (p_∞, N_∞) un état stationnaire régulier de (VII.5), alors il s'écrit

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a(N_\infty)} e^{-\frac{(v-V_0(N_\infty))^2}{2a(N_\infty)}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{\frac{(w-V_0(N_\infty))^2}{2a(N_\infty)}} dw.$$

où N_∞ vérifie

$$\frac{1}{N_\infty} = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-\frac{s^2}{2}}}{s} \left(e^{s \frac{V_F - V_0(N_\infty)}{\sqrt{a(N_\infty)}}} - e^{s \frac{V_R - V_0(N_\infty)}{\sqrt{a(N_\infty)}}} \right) ds.$$

Ensuite, pour des cas particuliers des formes de h et a , on a des résultats d'existence précis, que voici :

Théorème VII.16 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Supposons $h(v, N) = -v + bN$ et $a(N) = a_0$. Alors,

- pour $b < 0$ ou $b > 0$ assez petit, il existe un unique état stationnaire pour l'équation (VII.5).

- Si

$$0 < b < V_F - V_R \quad \text{ou} \quad 0 < 2a_0b < (V_F - V_R)^2 V_R,$$

il existe au moins un état stationnaire régulier pour l'équation (VII.5).

- Si

$$b > V_F - V_R \quad \text{et} \quad 0 < 2a_0b < (V_F - V_R)^2 V_R,$$

il existe au moins deux états stationnaires réguliers pour l'équation (VII.5).

- Si,

$$b > \max \left(2(V_F - V_R), 2V_F \int_0^{+\infty} e^{-\frac{s^2}{2}} \frac{e^{\frac{sV_F}{\sqrt{a_0}}} - e^{\frac{sV_R}{\sqrt{a_0}}}}{s} ds \right),$$

il n'y a aucun état stationnaire régulier pour l'équation (VII.5).

et

Théorème VII.17 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Supposons $h(v, N) = -v + bN$ et $a(N) = a_0 + a_1N$. Alors,

- Si

$$b < V_F - V_R \quad \text{ou} \quad \left(2a_0b + 2a_1V_R < (V_F - V_R)^2 V_R \quad \text{et} \quad b > 0 \right),$$

il existe au moins un état stationnaire régulier pour l'équation (VII.5).

- Si

$$b > V_F - V_R \quad \text{et} \quad 2a_0b + 2a_1V_R < (V_F - V_R)^2 V_R,$$

il existe au moins deux états stationnaires réguliers pour l'équation (VII.5).

- Si,

$$b > \max \left(2(V_F - V_R), 2V_F \int_0^{+\infty} e^{-\frac{s^2}{2}} \frac{e^{\frac{sV_F}{\sqrt{a_0}}} - e^{\frac{sV_R}{\sqrt{a_0}}}}{s} ds \right),$$

il n'y a aucun état stationnaire régulier pour l'équation (VII.5).

2.f. Convergence pour le problème linéaire

On suppose dans cette sous-sous-section $h(v, N) = -v$ et $a(N) = a \in \mathbb{R}_+^*$. Le problème devient alors linéaire. On peut écrire plus simplement l'unique état stationnaire :

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a} e^{-\frac{v^2}{2a}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{\frac{w^2}{2a}} dw.$$

L'article [64] démontre le résultat suivant.

Théorème VII.18 (Carrillo, Cáceres, Perthame)

Pour toute solution forte (à décroissance rapide) telle qu'il existe $C \in \mathbb{R}_+$ tel que pour tout $t \in \mathbb{R}_+$, $p(v, t) < Cp_\infty(v)$, il existe $\nu \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-2\nu t} \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv$$

La démonstration de ce résultat utilise deux résultats techniques que l'on peut trouver dans l'annexe B. (théorème B.1 et théorème B.5). Il est à noter que l'article [64] invite à vérifier que l'hypothèse $p(v, t) < Cp_\infty(v)$ peut être remplacée par $p^0 \leq Cp_\infty$ grâce à des méthodes d'entropie relative générale présentées dans l'article [216]. On peut également, comme nous le faisons dans le cas non-linéaire, utiliser la formule de Duhamel pour p afin de montrer que l'hypothèse $p^0 \leq Cp_\infty$ implique $p(v, t) < C(t)p_\infty(v)$, ce qui est suffisant.

La méthode d'entropie relative utilisée pour démontrer le résultat consiste à étudier la quantité

$$\mathcal{E}[p](t) = \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv,$$

à calculer sa dissipation et à montrer, grâce à l'inégalité de Poincaré, l'inégalité

$$\frac{d\mathcal{E}[p]}{dt}(t) \leq -2\nu\mathcal{E}[p](t).$$

Cette inégalité donne directement le résultat.

2.g. Estimées L^2 uniformes

Dans le cas du système non-linéaire, la méthode d'entropie est plus délicate à utiliser. Dans l'article [75], publié en 2015, José Antonio Carrillo de la Plata, Benoît Perthame, Delphine Salort et Didier Smets trouvent des estimées uniformes dans L^2 du taux de décharge N pour des connectivités b négative ou faiblement positives.

Étant donné un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé au paramètre b_1 , et une solution (p, N) associée au paramètre b et à la condition initiale (p^0, N^0) , notons

$$H(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_\infty^1(v)} \quad \text{et} \quad W(v, t) = p_\infty^1(v)H(v, t)^2 = \frac{p(v, t)^2}{p_\infty^1(v)}$$

et

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad \gamma(v) = \mathbf{1}_{v > \alpha} e^{\frac{-1}{\beta - (V_F - v)^2}},$$

où $\beta = (V_F - \alpha)^2$ et $\alpha \in]-\infty, V_F[$.

En comparant les solutions à cet état stationnaire fixe (p_∞^1, N_∞^1) , l'autrice et les auteurs de [75] obtiennent une inégalité différentielle sur la quantité

$$I(t) = \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) \, dv,$$

ce qui leur permet de démontrer le résultat suivant.

Théorème VII.19 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{(p^0(v))^2}{p_\infty^1(v)} \, dv.$$

Pour toute condition initiale p^0 telle que $S(b_1, V_M) < +\infty$,

- Il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de $S(b_1, V_M)$ et $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M)$ tel que pour tout intervalle $I \subset]T, +\infty[$ et pour tout $b \in]-\infty, 0]$,

$$\int_I N(t)^2 \, dt \leq C(1 + |I|).$$

- Soit $b \in \mathbb{R}_+^*$. Si b est assez petit relativement à $S(b_1, V_M)$ et V_M , il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que pour tout intervalle $I \subset \mathbb{R}_+$,

$$\int_I N(t)^2 \, dt \leq C(1 + |I|).$$

2.h. Convergence des solutions pour les faibles connectivités

Pour les faibles connectivités, on peut obtenir sans trop d'effort la dissipation d'entropie utilisée dans le cas linéaire. La démonstration de cette extension ne comporte pas de difficulté conceptuelle supplémentaire par rapport au cas linéaire et était laissée au lecteur dans [75] et ses successeurs. On peut trouver la démonstration rigoureuse de cette généralisation, avec en plus le cas d'un délai positif ou nul, dans notre annexe (théorème B.1) et dans notre article [66] avec María José Cáceres, Delphine Salort et Ricarda Schneider.

En utilisant une généralisation de la méthode d'entropie utilisée dans le cas linéaire, l'article [75] montre.

Théorème VII.20 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Supposons que $|b|$ est assez petit, il existe une constante $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ telle que si

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq \frac{1}{2|b|},$$

alors

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v,t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-\mu t} \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv.$$

En utilisant également les estimées L^2 uniformes, l'article [75] démontre également le résultat suivant, valable pour une large classe de conditions initiales :

Théorème VII.21 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{(p^0(v))^2}{p_\infty^1(v)} dv.$$

Pour toute condition initiale p^0 telle que $S(b_1, V_M) < +\infty$,

- Il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de $S(b_1, V_M)$ et V_M et une constante $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ telles que pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$ et tout $b \in [0, C]$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v,t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-\mu t} \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv.$$

- Il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de $S(b_1, V_M)$, une constante $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M)$ et une constante $\mu^i n \mathbb{R}_+^*$ tels que pour tout $t \in [T + 1, +\infty[$ et pour tout $b \in] - C, 0]$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v,t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-\mu(t-T)} \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v,T) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv.$$

2.i. Sur-solutions et estimées dans L^∞

L'article [75] montre également comment obtenir des estimées pour la norme de la convergence uniforme à l'aide d'une notion adaptée de sur-solution. En effet, considérons la définition suivante.

Définition VII.22. Soit $b \in \mathbb{R}_-$, $V_0 \in]-\infty, V_F[$ et $T \in \mathbb{R}_+^*$. On appelle sur-solution universelle (classique) sur $[V_0, V_F] \times [0, T]$ un couple (\bar{p}, \bar{N}) tel que

$$\frac{\partial \bar{p}}{\partial t}(v, t) - \frac{\partial}{\partial v} \left(v \bar{p}(v, t) \right) - a \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) \geq \bar{N}(t) \delta_{V_R}(v),$$

sur $]V_0, V_F[\times]0, T[$ au sens des distributions et sur $(V_0, V_F \setminus \{V_R\}) \times]0, T[$ au sens classique, avec $\bar{N}(t) = -a \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(V_F, t) \geq 0$ et $\bar{p}(\cdot, t)$ décroissant sur $[V_0, V_F]$ pour tout $t \in [0, T]$.

On a alors le théorème de comparaison suivant.

Théorème VII.23 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Soit $b \in \mathbb{R}_-$, $V_0 \in [-\infty, V_F[$ et $T \in \mathbb{R}_+^*$. Soit \bar{p} une sur-solution universelle classique et p une solution classique sur $[V_0, V_F] \times [0, T]$, et supposons

$$\forall v \in [V_0, V_F], \quad \bar{p}(v, 0) \geq p^0(v) \quad \text{et} \quad \forall t \in [0, T], \quad \bar{p}(V_0, t) \geq p(V_0, t).$$

Alors $\bar{p} \geq p$ sur $[V_0, V_F] \times [0, T]$ et si $\bar{p}(\cdot, 0) - p^0$ n'est pas identiquement nulle alors $\bar{p} > p$ sur $[V_0, V_F] \times]0, T]$.

Carrillo, Perthame, Salort et Smets donnent alors dans un premier temps le cas particulier de sur-solution que voici :

$$P(v, t) = \begin{cases} e^t & v \in [V_R, V_F] \\ e^t \frac{V_F - v}{V_F - V_R} & v \in]-\infty, V_R[, \end{cases}$$

qui permet de démontrer d'une autre manière que dans l'article [76] l'existence en temps long dans le cas inhibiteur.

Ce n'est cependant pas suffisant pour démontrer des estimées uniformes. Il faut alors considérer une autre sur-solution, constante en temps : la fonction Q qui est égale à Q_1 sur $[V_R, V_F]$ et à Q_2 sur $]0, V_R[$, où

$$\begin{cases} -aQ'_1 - vQ_1 = a & \text{sur }]V_R, V_F[, & Q_1(V_F) = 0, \\ -aQ'_2 - vQ_2 = 0 & \text{sur }]0, V_R[, & Q_2(V_R) = Q_1(V_R). \end{cases}$$

On peut alors démontrer le théorème suivant.

Théorème VII.24 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Soit $b \in \mathbb{R}_-$ et $p_0 \in L^1_+ \cap L^\infty(-\infty, V_F] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_F]$ tel que $p^0(V_F) = 0$. Pour toute solution classique p associée à p^0 ,

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \|p(\cdot, t)\|_\infty < +\infty \quad \text{et} \quad \sup_{t \in \mathbb{R}_+} N(t) < +\infty.$$

2.j. Période réfractaire, décharges aléatoires et solutions périodiques

Afin de compléter la compréhension mathématique rigoureuses des travaux de Nicolas Brunel et Vincent Hakim dans [57] et de Nicolas Brunel dans [56], María José Cáceres et Benoît Perthame étudient dans l'article [65], en 2014, le système Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire avec une période réfractaire R qui modélise le temps de repos nécessaire au neurones après une

décharge. Leur système s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} = \delta_{v=V_R} M(t), \\ N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \\ \frac{dR}{dt}(t) = N(t) - M(t), \\ p(V_F, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0, \\ \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv + R^0 = 1, \quad p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \quad R(0) = R^0 \geq 0. \end{cases} \quad (\text{VII.13})$$

où le modèle étudié par Brunel dans [56] s'écrit avec $M(t) = N(t - \tau)$. Cáceres et Perthame font l'étude mathématique du modèle (VII.13) avec le choix

$$M(t) = \frac{R(t)}{\tau}, \quad h(v, N) = -v + bN, \quad a(N) = a \in \mathbb{R}_+^*.$$

Leur étude montre que dans le cas $b > 0$, le théorème VII.13 est toujours valable et les états stationnaires ont la même forme que sans la période réfractaire, avec $R_\infty = \tau N_\infty$. De plus,

Théorème VII.25 (Cáceres, Perthame)

Considérons le système (VII.13) avec $M(t) = \frac{R(t)}{\tau}$, $h(v, N) = -v + bN$, $a(N) = a \in \mathbb{R}_+^*$, alors

- si $b \leq 0$ il y a un unique état stationnaire ;
- si $b > 0$ il y a un nombre impair d'état stationnaire.

Une différence frappante apparait avec le modèle sans période réfractaire : il y a toujours au moins un état stationnaire, même pour les très grandes connectivités positives.

Dans le cas linéaire, l'article démontre la convergence exponentielle vers l'état stationnaire, résultat qui sera amélioré dans le cas faiblement non-linéaire dans [68] (voir théorème VII.32 ci-dessous).

Le modèle avec une période réfractaire ne permettant pas lui non plus de générer des simulations numériques de solutions périodiques, Cáceres et Perthame proposent également dans [65] un second type de modèle. Ils partent du principe que l'explosion en temps fini dans le modèle (VII.5) avec $b > 0$ est une manière grossière de modéliser la synchronisation d'un ensemble de neurones. Ils remplacent donc la décharge des neurones qui dépassent le potentiel réel par des décharges "aléatoires" vue du point de vue macroscopique comme une disparition des neurones partout dans l'espace, mais surtout aux alentours de V_F (ils déchargent aléatoirement avec une forte probabilité aux alentours de V_F) qui sont alors réintroduits au point V_R . Le modèle, défini cette fois sur \mathbb{R} entier en espace, s'écrit, sans période réfractaire

$$\begin{cases} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} + \phi_\varepsilon(v)p = N(t)\delta_{v=V_R}, \\ N(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} \phi_\varepsilon(v)p(v, t) dv, \\ p(+\infty, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0, \\ \int_{-\infty}^{+\infty} p^0(v) dv = 1, \quad p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \end{cases} \quad (\text{VII.14})$$

et avec la période réfractaire

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} + \phi_\varepsilon(v)p = \frac{R(t)}{\tau} \delta_{v=V_R}, \\ N(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} \phi_\varepsilon(v)p(v, t) dv, \\ \frac{dR}{dt}(t) = N(t) - \frac{R(t)}{\tau}, \\ p(+\infty, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0, \\ \int_{-\infty}^{+\infty} p^0(v) dv + R^0 = 1, \quad p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \quad R(0) = R^0 \geq 0. \end{array} \right. \quad (\text{VII.15})$$

L'article propose le choix de taux de décharge

$$\phi_\varepsilon(v) = \frac{1}{\varepsilon} (v - V_F)_+.$$

Pour ces deux modèles, l'article [65] démontre que le taux de décharge ne peut pas diverger en temps fini. En effet :

Théorème VII.26 (Cáceres, Perthame)

Supposons $h(v, N) = -v + bN$, $a(N) \leq a_0 + a_2 N^2$, $\phi_\varepsilon(v) = \frac{1}{\varepsilon} (v - V_F)_+$ et

$$\int_{-\infty}^{+\infty} (1 + |v|^3) p^0(v) dv < +\infty.$$

Alors, il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que toute solution faible de (VII.14) ou de (VII.15) vérifie

$$N(t) \leq \frac{1}{\varepsilon} \max \left(C, \int_{-\infty}^{+\infty} (1 + |v|^3) p^0(v) dv \right) e^{\frac{C}{3\varepsilon} t}.$$

Pour le choix de fonction ϕ_ε discontinue définie par

$$\phi_\varepsilon(v) = \frac{1}{\varepsilon} \mathbf{1}_{v > V_F},$$

qui correspond à une probabilité uniforme de décharger après avoir passé le seuil V_F , on a l'estimée améliorée

$$N(t) \leq \frac{1}{\varepsilon}.$$

Pour ces modèles, l'article [65] présente enfin des exemple numériques de solutions périodiques, qui correspondent à la formation d'oscillations spontanées dans le réseau de neurones et rejoignent donc les travaux antérieurs des biologistes et physiciens sur le sujet.

3. Réseaux excitateur et inhibiteur couplés

Dans l'article [56], en 2000, Nicolas Brunel pose les fondations de l'étude de deux réseaux couplés composés respectivement de neurones excitateurs et inhibiteurs, chacun étant modélisé par l'équation Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire. Il fait une analyse heuristique – par des calculs d'états stationnaires et de stabilité linéaire – et numérique du système afin de donner des

indications sur la dynamique des réseaux excitateur-inhibiteur faiblement interconnectés. Cet article fondateur, cité plus de mille deux cent fois, a eu un impact considérable sur les neurosciences et l'intelligence artificielle.

3.a. Description du modèle et notion de solution

La première étude mathématique rigoureuse du modèle excitateur-inhibiteur est due à María José Cáceres et Ricarda Schneider en 2017 dans [67]. Elles considèrent deux populations de neurones interconnectés, l'une excitatrice et l'autre inhibitrice, et notent $p_I(v, t)$ (respectivement $p_E(v, t)$) la probabilité au temps t de trouver un neurone de potentiel transmembranaire v dans la population inhibitrice (respectivement excitatrice); cela donne

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial p_I}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h^I(v, N_E, N_I)p_I] - a_I(N_E, N_I) \frac{\partial^2 p_I}{\partial v^2} = N_I(t)\delta_{V_R}, \\ \frac{\partial p_E}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [h^E(v, N_E, N_I)p_E] - a_E(N_E, N_I) \frac{\partial^2 p_E}{\partial v^2} = N_E(t)\delta_{V_R}, \\ N_\alpha(t) = -a_\alpha(N_E(t), N_I(t)) \frac{\partial p_\alpha}{\partial v}(V_F, t), \quad \alpha = E, I \\ p_\alpha(V_F, t) = 0, \quad p_\alpha(-\infty, t) = 0, \quad p_\alpha(v, 0) = p_\alpha^0(v), \quad \alpha = E, I \\ \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha^0(v) dv = 1, \quad \alpha = E, I \end{array} \right. \quad (\text{VII.16})$$

On considérera dans la plupart des cas que

$$\begin{aligned} h^\alpha(v, N_E, N_I) &= -v + b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I, \\ a_\alpha(N_E, N_I) &= a_0^\alpha + a_E^\alpha N_E + a_I^\alpha N_I, \quad \alpha = E, I \end{aligned}$$

où $b_E^E, b_E^I, b_I^E, b_I^I, a_E^E, a_E^I, a_I^E, a_I^I, a_0^E$ et a_0^I sont des constantes réelles positives ou nulles.

Elles donnent une définition de solution faible semblable à celle utilisée dans [64].

Définition VII.27. *On appelle solution faible de (VII.16) tout quadruplet (p_E, p_I, N_E, N_I) tel que, pour $\alpha \in \{E, I\}$, $p_\alpha \in L^\infty(\mathbb{R}_+, L_+^1(\cdot - \infty, V_F))$, $N_\alpha \in L_{loc,+}^1(\mathbb{R}_+)$ et pour toute fonction test*

$$\phi \in \mathcal{C}^\infty(\cdot - \infty, V_F] \times [0, T],$$

vérifiant $v \frac{\partial \phi}{\partial v}, \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \in L^\infty(\cdot - \infty, V_F] \times [0, T]$, on a

$$\begin{aligned} & \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha(v, t) \left[-\frac{\partial \phi}{\partial t} - \frac{\partial \phi}{\partial v} h^\alpha(v, N_E(t), N_I(t)) - a_\alpha(N_E(t), N_I(t)) \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] dv dt = \\ & \int_0^T N_\alpha(t) [\phi(V_R, t) - \phi(V_F, t)] dt + \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha^0(v) \phi(v, 0) dv - \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha(v, T) \phi(v, T) dv, \end{aligned} \quad (\text{VII.17})$$

On pourra aussi considérer des fonctions tests de la forme $\phi(v)\psi(t)$, ce qui donne pour définition des solutions faibles : pour toute fonction test

$$\phi \in \mathcal{C}^\infty(\cdot - \infty, V_F] \text{ telle que } v \frac{\partial \phi}{\partial v}, \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \in L^\infty(\cdot - \infty, V_F],$$

on a,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_\alpha(v, t) dv &= N_\alpha(t) \left(\phi(V_R) - \phi(V_F) \right) \\ &+ \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha(v, t) \left[\frac{\partial \phi}{\partial v} h^\alpha(v, N_E(t), N_I(t)) + a_\alpha(N_E(t), N_I(t)) \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] dv. \end{aligned} \quad (\text{VII.18})$$

Remarque VII.28. Si l'on applique la définition avec la fonction test $\phi = 1$, on obtient pour $\alpha = E, I$, et pour tout $t \in \mathbb{R}_+$

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha(v, t) dv = \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha^0(v) dv = 1$$

3.b. Explosion en temps fini et états stationnaires

Cáceres et Schneider démontrent dans l'article [67] le théorème suivant (sous une forme un peu plus générale).

Théorème VII.29 (Cáceres, Schneider)

Supposons $a_0^E, a_0^I \in \mathbb{R}_+^*$, et

$$\exists M \in \mathbb{R}_+^*, \forall t \in \mathbb{R}_+^*, \int_0^t N_I(s) ds \leq Mt,$$

Alors

- * pour tout p_E^0 fixé il existe $A \in \mathbb{R}_+$ tel que si $b_E^E > A$ la solution du système (VII.16) ne peut pas être globale en temps,
- * pour tout $b_E^E \in \mathbb{R}_+^*$, il existe une condition initiale p_E^0 telle que la solution ne peut pas être globale.

Notons que dans ce résultat, la dépendance de A par rapport à M n'est pas étudiée. Puisque M dépend de la dynamique inhibitrice pour tout temps et en particulier de la condition initiale inhibitrice, le phénomène de l'explosion dans les réseaux couplés est encore assez mal compris. Nous tâchons dans la section suivante d'apporter des éléments de réponses à cette question difficile qui demeure, même après nos effort, un problème largement ouvert.

Les autrices de [67] étudient ensuite les états stationnaires réguliers du modèle couplé. En notant

$$V_{0,\alpha}(N_E, N_I) = b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I + (b_E^\alpha - b_E^E) \nu_{E,ext},$$

elles trouvent, pour $\alpha = E, I$,

$$p_{\alpha,\infty}(v) = \frac{N_{\alpha,\infty}}{a_\alpha(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})} e^{-\frac{(v - V_{0,\alpha}(N_{E,\infty}, N_{I,\infty}))^2}{2a_\alpha(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{-\frac{(w - V_{0,\alpha}(N_{E,\infty}, N_{I,\infty}))^2}{2a_\alpha(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}} dw.$$

où $N_{\alpha,\infty}$ vérifie

$$\frac{1}{N_\alpha} = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-\frac{s^2}{2}}}{s} \left(e^{s \frac{V_F - V_{0,\alpha}(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}{\sqrt{a_\alpha(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}}} - e^{s \frac{V_R - V_{0,\alpha}(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}{\sqrt{a_\alpha(N_{E,\infty}, N_{I,\infty})}}} \right) ds.$$

Un résultat est ensuite énoncé sur le nombre de ces états stationnaires.

Théorème VII.30 (Cáceres, Schneider)

Supposons $b_I^E, b_E^I \in \mathbb{R}_+^*$, que les fonctions a_E et a_I sont constantes et strictement positives et que pour $\alpha = E, I$ on a $h^\alpha(v, N_E, N_I) = -v + V_{0,\alpha}(N_E, N_I)$ avec $V_{0,\alpha}(N_E, N_I) = b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I + (b_E^\alpha - b_E^E)\nu_{E,ext}$. Alors, pour $\alpha = E, I$, on a

- si

$$(V_F - V_R)^2 < (V_F - V_R)(b_E^E - b_I^I) + b_E^E b_I^I - b_I^E b_E^E,$$

alors soit il n'y a aucun état stationnaires pour le système (VII.16) soit il y en a un nombre pair ; si b_E^E est assez grand par rapport aux autres paramètres, il n'y a aucun état stationnaire ;

- si

$$(V_F - V_R)(b_E^E - b_I^I) + b_E^E b_I^I - b_I^E b_E^E < (V_F - V_R)^2,$$

il y a un nombre impair d'états stationnaires ; si b_E^E est assez petit par rapport aux autres paramètres, il existe un unique état stationnaire pour le système (VII.16).

Elles identifient également un cas dans lequel il existe au moins deux états stationnaires.

En utilisant la méthode d'entropie utilisée dans [64] et [75], Cáceres et Schneider démontrent enfin la convergence vers les états stationnaires au sens du théorème VII.20, c'est-à-dire qu'elles introduisent la quantité

$$\mathcal{E}[p_E, p_I](t) = \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p_E(v, t) - p_{E,\infty}(v)}{p_{E,\infty}(v)} \right)^2 p_{E,\infty}(v) dv + \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p_I(v, t) - p_{I,\infty}(v)}{p_{I,\infty}(v)} \right)^2 p_{I,\infty}(v) dv,$$

et montrent

Théorème VII.31 (Cáceres, Schneider)

Supposons que les paramètres $b_E^E, b_E^I, b_I^E, b_I^I$ sont tous assez petits, que les fonctions a_E et a_I sont constantes et strictement positives et que pour $\alpha = E, I$ on a $h^\alpha(v, N_E, N_I) = -v + V_{0,\alpha}(N_E, N_I)$ avec $V_{0,\alpha}(N_E, N_I) = b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I + (b_E^\alpha - b_E^E)\nu_{E,ext}$; pour toute condition initiale adéquate, si

$$\mathcal{E}[p_E, p_I](0) \leq \frac{1}{2 \max(b_E^E + b_I^E, b_E^I + b_I^I)},$$

alors pour toute solution forte à décroissance rapide de (VII.16), il existe une constante $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \mathcal{E}[p_E, p_I](t) \leq e^{-\mu t} \mathcal{E}[p_E, p_I](0).$$

Des simulations numériques pour ce modèle couplé sont également proposées dans [67]. Le schéma numérique utilisé est un schéma de type WENO (*Weighted Essentially Non-Oscillatory*, voir [294]) d'ordre cinq pour le terme d'advection, un schéma aux différences finies centré pour le terme de diffusion et un schéma TVD (*Total Variation Diminishing*) explicite d'ordre trois de type Runge-Kutta pour l'évolution en temps, le tout calculé en parallèle sur deux cœurs, chacun calculant une des deux équations ; excusez du peu. Malgré cette artillerie lourde, aucune solution périodique n'a présenté sa reddition. Cela a motivé l'étude par les mêmes autrices d'un modèle plus général.

4. Adjonction d'un délai de transmission

4.a. Étude d'un modèle plus général

Dans l'article [68] publié en 2018, María José Cáceres et Ricarda Schneider s'intéressent à un modèle plus complexe de deux réseaux excitateur et inhibiteur couplés. En plus du couplage et des différents paramètres de connexion, elles introduisent des délais de transmissions pour les deux réseaux (les décharges mettent du temps à aller du neurone émetteur au neurone récepteur) et une période réfractaire $R_E(t), R_I(t)$ (après avoir déchargé, les neurones sont incapables de décharger pendant une courte période). Ce modèle rejoint les travaux fondateurs de Nicolas Brunel dans [56] et s'écrit, pour $\alpha = E, I$,

$$\begin{cases} \frac{\partial p_\alpha}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} \left[h^\alpha(v, N_E(t - d_E^\alpha), N_I(t - d_I^\alpha)) p_\alpha \right] \\ \quad - a_\alpha(N_E(t - d_E^\alpha), N_I(t - d_I^\alpha)) \frac{\partial^2 p_\alpha}{\partial v^2} = M_\alpha(t) \delta_{V_R}, \\ N_\alpha(t) = -a_\alpha(N_E(t - d_E^\alpha), N_I(t - d_I^\alpha)) \frac{\partial p_\alpha}{\partial v}(V_F, t), \\ \frac{dR}{dt}(t) = N_\alpha(t) - M_\alpha(t), \\ p_\alpha(V_F, t) = 0, \quad p_\alpha(-\infty, t) = 0, \quad p_\alpha(v, 0) = p_\alpha^0(v), \quad R_\alpha(0) = R_\alpha^0 \end{cases} \quad (\text{VII.19})$$

où on choisira en général

$$M_\alpha(t) = \frac{R_\alpha(t)}{\tau_\alpha}, \quad \text{ou} \quad M_\alpha(t) = N_\alpha(t - \tau_\alpha),$$

où $\tau_E, \tau_I \in \mathbb{R}_+^*$.

Ce système vérifie la loi de conservation, pour $\alpha = E, I$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha(v, t) dv + R_\alpha(t) = \int_{-\infty}^{V_F} p_\alpha^0(v) dv + R_\alpha^0 = 1,$$

où la valeur 1 dans l'égalité précédente est une convention.

Cáceres et Schneider reproduisent l'étude des états stationnaires et trouvent comme dans [65] dans le cas d'un seul réseau que le nombre d'états stationnaires est toujours impair, et donc qu'il y a toujours des états stationnaires du fait de la période réfractaire. De plus, si b_E^E est assez petit, il existe un unique état stationnaire.

Dans le cas où les délais sont enlevés, c'est-à-dire $d_E^E = d_E^I = d_I^E = d_I^I = 0$, les autrices de [68] démontrent la convergence exponentielle vers l'unique état stationnaires dans les régimes de faible connectivité pour le système couplé avec période réfractaire. Elles introduisent l'entropie adéquate

$$\begin{aligned} \mathcal{E}[p_E, p_I](t) = & \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p_E(v, t) - p_{E,\infty}(v)}{p_{E,\infty}(v)} \right)^2 p_{E,\infty}(v) dv + \left(\frac{R(t) - R_{E,\infty}}{R_{E,\infty}} \right)^2 R_{E,\infty} \\ & + \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p_I(v, t) - p_{I,\infty}(v)}{p_{I,\infty}(v)} \right)^2 p_{I,\infty}(v) dv + \left(\frac{R(t) - R_{I,\infty}}{R_{I,\infty}} \right)^2 R_{I,\infty}. \end{aligned} \quad (\text{VII.20})$$

Théorème VII.32 (Cáceres, Schneider)

Considérons le problème (VII.19) avec $d_E^E = d_E^I = d_I^E = d_I^I = 0$. Supposons que les paramètres $b_E^E, b_E^I, b_I^E, b_I^I$ sont tous assez petits, que les fonctions a_E et a_I sont constantes et strictement positives et que pour $\alpha = E, I$ on a $h^\alpha(v, N_E, N_I) = -v + V_{0,\alpha}(N_E, N_I)$ avec $V_{0,\alpha}(N_E, N_I) = b_E^\alpha N_E - b_I^\alpha N_I + (b_E^\alpha - b_E^E)\nu_{E,ext}$; pour toute condition initiale adéquate, si

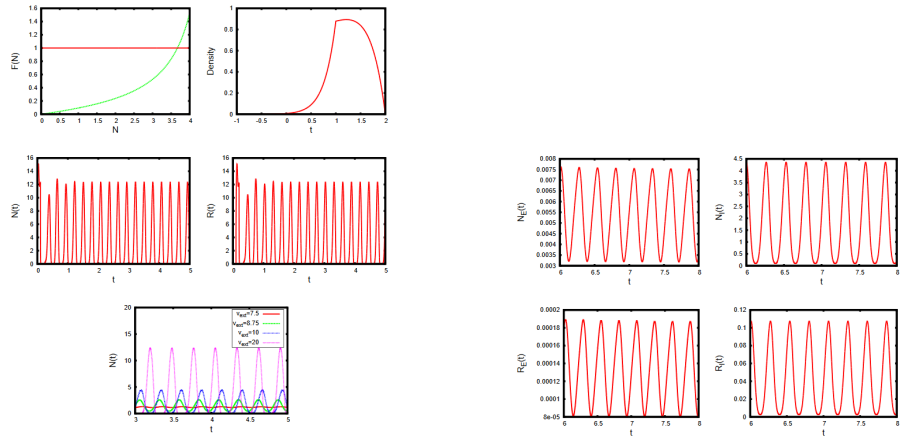
$$\mathcal{E}[p_E, p_I](0) \leq \frac{1}{2 \max(b_E^E + b_E^I, b_I^E + b_I^I)},$$

alors pour toute solution forte à décroissance rapide de (VII.16), il existe une constante $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \mathcal{E}[p_E, p_I](t) \leq e^{-\mu t} \mathcal{E}[p_E, p_I](0).$$

Remarquons que ce résultat induit un résultat de convergence pour le modèle (VII.13) étudié dans [65].

Les autrices de [68] proposent également des simulations numériques dans le cas où le délai est non-nul. Des solutions périodiques sont alors observées à la fois pour un réseau isolé et pour deux réseaux couplés; ces solutions périodiques sont stables et attirent les solutions (voir figure 30).



(a) Solutions périodiques pour une seule population inhibitrice. Avec $b = -4$; $d = 0, 1$; $\nu_{ext} = 20$; $\tau = 0, 025$; $R(0) = 0, 091725$; $N^0 = 3, 669$.

(b) Solutions périodiques pour deux populations couplées. Avec $b_E^E = 0, 5$; $b_I^E = 0, 75$; $b_I^I = 4$; $b_E^I = 1$; $\tau_\alpha = 0, 025$; $\nu_{ext} = 20$.

FIGURE 30 – Simulations numériques du modèle (VII.19) dans [68], María José Cáceres et Ricarda Schneider. Schéma WENO d'ordre cinq pour le terme d'advection, différences finies centré pour la diffusion, un schéma TVD Runge-Kutta pour l'évolution en temps.

4.b. Modèle avec délai pour un seul réseau : présentation et définitions

Dans cette thèse, nous nous intéressons tout particulièrement au modèle (VII.5) standard dans son expression la plus simple, auquel on ajoute un délai de transmission. Nous présentons donc dans cette sous-section ce modèle et les notions de solutions pertinentes.

Soit $V_R, V_F \in \mathbb{R}$ tels que $V_R < V_F$. Soit $a \in \mathbb{R}_+^*$, $b \in \mathbb{R}$ et $d \in \mathbb{R}_+^*$. On étudie le système

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} \left[(-v + bN(t-d)) \right] - a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N(t), \\ N(t) = -a \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad t \in \mathbb{R}_+, \quad N(t) = N^0(t) \geq 0, \quad t \in [-d, 0], \\ p(v, 0) = p^0(v) \geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv &= 1, \quad p(V_F, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0. \end{aligned} \quad (\text{VII.21})$$

On donne pour commencer les définitions de solutions forte et faible, qui sont peu ou prou les mêmes que dans le cas du système (VII.5). On définit les solutions forte par

Définition VII.33. *On appelle solution forte (à décroissance rapide), ou solution régulière, ou solution classique du système (VII.21) sur $[0, T[$, $T \in \mathbb{R}_+^* \cap \{+\infty\}$ tout couple de fonctions (p, N) tel que*

- $p \in \mathcal{C}^0([-\infty, V_F] \times [0, T[) \cap \mathcal{C}^{2,1}([-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F] \times [0, T[) \cap L^\infty([0, T[, L^1([-\infty, V_F]))$ et $N \in \mathcal{C}^0([-d, T[)$;
- $\forall Q \in \mathbb{R}[X]$, $\lim_{v \rightarrow -\infty} Q(v)p(v) = 0$ et $\lim_{v \rightarrow -\infty} Q(v) \frac{\partial p}{\partial v}(v) = 0$ (décroissance rapide);
- Les fonctions p et N vérifient (VII.21) au sens classique sur $] -\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]$ et au sens des distributions sur $] -\infty, V_F]$.

Notons que la continuité de N en 0 impose la condition

$$N^0(0) = -a \frac{dp^0}{dv}(V_F).$$

On définit ensuite les solutions faibles par :

Définition VII.34. *Soit $T^* \in \mathbb{R}_+ \cap \{+\infty\}$. Soit $p \in L^\infty([0, T^*[, L^1_+([-\infty, V_F]))$ et $N \in L^1_{loc,+}([-d, T^*])$. Le couple (p, N) est une solution faible du système (VII.21) si $N|_{[-d, 0]} = N^0$ et si pour tout $T \in]0, T^*[$ et pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty([-\infty, V_F] \times [0, T])$ telle que pour presque tout $t \in [0, T]$,*

$$\left(\phi(\cdot, t)p(\cdot, t), \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(\cdot, t)p(\cdot, t), (-\cdot + bN(t-d)) \frac{\partial \phi}{\partial v}(\cdot, t)p(\cdot, t) \right) \in \left(L^1([-\infty, V_F]) \right)^3, \quad (\text{VII.22})$$

on a

$$\begin{aligned} \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} \left[-\frac{\partial \phi}{\partial t} + (-v + bN(t-d)) \frac{\partial \phi}{\partial v} + a \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] p(v, t) dv dt \\ = \int_0^T N(t) \left(\phi(V_R, t) - \phi(V_F, t) \right) dt \\ + \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) \phi(0, v) dv + \int_{-\infty}^{V_F} p(v, T) \phi(T, v) dv \quad (\text{VII.23}) \end{aligned}$$

Une solution faible est dite à décroissance rapide si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(]-\infty, V_F])$, si il existe un polynôme de deux variables réelles P vérifiant $\forall t \in [0, T], \forall v \in]-\infty, V_F]$, $\phi(v, t) \leq P(v, t)$, alors, pour presque tout $t \in \mathbb{R}_+$, (VII.22) est vraie.

On utilisera encore une fois la définition plus simple suivante.

Définition VII.35 (Bis). Soit $T^* \in \mathbb{R}_+ \cap \{+\infty\}$. Soit $p \in L^\infty([0, T^*[, L^1_+(]-\infty, V_F[)])$ et $N \in L^1_{loc,+}([-d, T^*[)$. Le couple (p, N) est une solution faible du système (VII.21) si $N|_{[-d, 0]} = N^0$ et si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(]-\infty, V_F])$ telle que pour presque tout $t \in [0, T^*[$,

$$\left(\phi(\cdot)p(\cdot, t), \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(\cdot)p(\cdot, t), (\cdot + bN(t-d)) \frac{\partial \phi}{\partial v}(\cdot, t)p(\cdot, t) \right) \in \left(L^1(]-\infty, V_F[) \right)^3, \quad (\text{VII.24})$$

on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) \phi(v) dv &= \int_{-\infty}^{V_F} \left[(-v + bN(t)) \frac{\partial \phi}{\partial v} + a \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] p(v, t) dv \\ &\quad + N(t) \left(\phi(V_R) - \phi(V_F) \right), \end{aligned} \quad (\text{VII.25})$$

où la dérivée en temps est prise au sens des distributions et où l'on suppose $\lim_{t \rightarrow 0} \|p(\cdot, t) - p^0(\cdot)\|_{L^1} = 0$.

Une solution faible est dite à décroissance rapide si pour toute fonction test $\phi \in \mathcal{C}^\infty(]-\infty, V_F])$, si il existe un polynôme P vérifiant $\forall v \in]-\infty, V_F]$, $\phi(v) \leq P(v)$, alors, pour presque tout $t \in [0, T^*[$, (VII.24) est vraie.

Les solutions fortes à décroissance rapide sont bien sûr des solutions faibles à décroissance rapide et on a la conservation de la masse

$$\int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1.$$

Nous démontrons des propriétés mathématiques du modèle (VII.21) dans la section IX.

VIII. Raffinement des propriétés qualitatives

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
la mathématicienne
Delphine Salort.

Les résultats présentés ci-dessous sont présents dans l'article [273].

NOUS nous intéressons dans cette section au raffinement de certaines propriétés qualitatives connues pour le système ITBF non-linéaire standard que nous avons rappelées dans la section précédentes. Dans le cas excitateur $b > 0$, le seul cas où l'existence globale est connue est celui, pour une assez faible connectivité, où la solution converge vers un état stationnaire. À l'inverse, une contrainte sur la condition initiale est donnée pour avoir explosion en temps fini de la solution. Nous montrons ici à la fois un résultat d'existence globale qui ne correspond pas nécessairement à la convergence vers un état stationnaire et des résultats d'explosions plus généraux. Le cas de l'explosion pour les systèmes couplés excitateur-inhibiteur est également étudié à partir du résultat qu'avaient obtenu les autrices de [67].

1. Estimées de N dans L^q et existence globale

Dans cette section, nous noterons, étant donné un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé au paramètre b_1 , et une solution (p, N) associée au paramètre b et à la condition initiale (p^0, N^0) ,

$$H(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_\infty^1(v)} \quad \text{et} \quad W(v, t) = p_\infty^1(v) H(v, t)^q = \frac{p(v, t)^q}{p_\infty^1(v)^{q-1}}.$$

On utilisera également la fonction γ introduite dans [75] et définie par

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad \gamma(v) = \mathbb{1}_{[\alpha, V_F]}(v) e^{\frac{-1}{\beta - (V_F - v)^2}},$$

où $\beta = (V_F - \alpha)^2$ et $\alpha \in]-\infty, V_F[$. La fonction γ possède de nombreuses propriétés utiles que nous rappelons dans l'annexe B., sous-section 3., lemme B.6.

1.a. Estimées de N dans L^q

Nous allons commencer par généraliser les estimées uniformes dans L^2 du taux de décharge N obtenues dans [75] (théorème VII.19) afin d'avoir des estimées dans L^q pour tout entier $q \geq 2$. Nous écrivons certains résultats en autorisant un délai positif ou nul afin de pouvoir les utiliser dans la section suivante dans le cas $d > 0$ et $q = 2$.

Lemme VIII.1. *Soit $d \in \mathbb{R}_+$. Soit (p, N) une solution forte à décroissance rapide de (VII.5) ou de (VII.21) pour un paramètre $b \in \mathbb{R}$ et soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire*

(p_∞^1, N_∞^1) pour (VII.5). Alors, avec les notations ci-dessus,

$$\begin{aligned}
 \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv &\leq \int_{-\infty}^{V_F} (-v + bN(t-d)) W(v, t) \gamma'(v) dv \\
 &+ a \frac{\partial W}{\partial v}(V_F, t) \gamma(V_F) - a W(V_F, t) \gamma'(V_F) \\
 &- aq(q-1) \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty^1(v) H(v, t)^{q-2} \left(\frac{\partial H}{\partial v}(v, t) \right)^2 \gamma(v) dv \\
 &+ a \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma''(v) dv \\
 &- (q-1)(bN(t-d) - b_1 N_\infty^1) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v}(v) H(v, t)^q \gamma(v) dv.
 \end{aligned} \tag{VIII.1}$$

Démonstration : On calcule les dérivées partielles de W :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial W}{\partial t} &= qH^{q-1} \frac{\partial p}{\partial t} \\
 &= -qH^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))p] + aqH^{q-1} \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} + qH^{q-1} N(t) \delta_{V_R},
 \end{aligned} \tag{VIII.2}$$

et

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial H}{\partial v} &= \frac{1}{p_\infty^1} \left(\frac{\partial p}{\partial v} - H \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v} \right), \\
 \frac{\partial W}{\partial v} &= qH^{q-1} \frac{\partial p}{\partial v} - (q-1)H^q \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v}, \\
 \frac{\partial^2 W}{\partial v^2} &= q(q-1) \frac{\partial H}{\partial v} H^{q-2} \frac{\partial p}{\partial v} + qH^{q-1} \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} - q(q-1)H^{q-1} \frac{\partial H}{\partial v} \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v} - (q-1)H^q \frac{\partial^2 p_\infty^1}{\partial v^2}.
 \end{aligned}$$

On a donc, en utilisant ce qui précède et l'équation vérifiée par p_∞^1 ,

$$\begin{aligned}
 aqH^{q-1} \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= a \frac{\partial^2 W}{\partial v^2} - aq(q-1)p_\infty^1 H^{q-2} \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \\
 &+ (q-1)H^q \left((-v + b_1 N_\infty^1) \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v} - p_\infty^1 - N_\infty^1 \delta_{V_R} \right)
 \end{aligned} \tag{VIII.3}$$

De plus,

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))W] &= \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))pH^{q-1}] \\
 &= H^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))p] + (-v + bN(t-d))pH^{q-2} \frac{\partial H}{\partial v} \\
 &= H^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))p] + (q-1)H^{q-1} (-v + bN(t-d)) \frac{\partial p}{\partial v} \\
 &\quad - (q-1)H^q (-v + bN(t-d)) \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v},
 \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned}
 -qH^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))p] &= -\frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))W] \\
 &- (q-1)H^q \left((-v + bN(t-d)) \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v} - p_\infty^1 \right).
 \end{aligned} \tag{VIII.4}$$

En injectant (VIII.3) et (VIII.4) dans (VIII.2), on obtient enfin

$$\begin{aligned} \frac{\partial W}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} \left[(-v + bN(t-d))W \right] - a \frac{\partial^2 W}{\partial v^2} + aq(q-1)p_\infty^1 H^{q-2} \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \\ + (q-1)(bN(t-d) - b_1 N_\infty^1) H^q \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v} = N_\infty^1 \left(q \frac{N(t)}{N_\infty^1} - (q-1)H \right) H^{q-1} \delta_{V_R} \quad (\text{VIII.5}) \end{aligned}$$

On multiplie ensuite cette identité par la fonction lisse γ et on intègre par rapport à la variable v , en tenant compte du fait que le support de γ est inclus dans $[\alpha, V_F]$, $\alpha > V_R > 0$, et on obtient, par intégration par parties, le résultat ■

Théorème VIII.2

Soit $\alpha \in]V_R, V_F[$. Soit $d \in \mathbb{R}_+$. Soit (p, N) une solution forte à décroissance rapide de (VII.5) ou de (VII.21) pour un paramètre $b \in \mathbb{R}$ et soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) pour (VII.5). Alors, avec les notations ci-dessus, si α est assez proche de V_F ,

- Si $b \leq 0$, il existe des constantes $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant seulement de α, V_F, q, b_1 et a telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv \leq - \frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^{1-q-1}} N(t)^q \\ + (q-1)(bN(t-d) - C_1) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv + C_2 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-2} p_\infty^1(v) dv \quad (\text{VIII.6}) \end{aligned}$$

- Si $b > 0$, il existe des constantes $C_3, C_4, C_5, C_6, C_7 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant seulement de α, V_F, q, b_1 et a telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv \leq - \frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^{1-q-1}} N(t)^q \\ + b^q N(t-d)^q \left(C_3 + C_4 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv + C_5 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-2} p_\infty^1(v) dv \right) \\ + C_6 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-2} p_\infty^1(v) dv - C_7 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv. \quad (\text{VIII.7}) \end{aligned}$$

Démonstration : • Cas inhibiteur :

D'après l'expression implicite de p_∞^1 , si α est assez proche de V_F , p_∞^1 est de classe \mathcal{C}^∞ sur $[\alpha, V_F]$ et on a

$$\forall v \in [\alpha, V_F], \quad \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v}(v) \leq -p_\infty^1(v).$$

Comme $b \leq 0$, on a

$$\begin{aligned} - (bN(t-d) - b_1 N_\infty^1) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v}(v) H(v, t)^q \gamma(v) dv \\ \leq (bN(t-d) - b_1 N_\infty^1) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv. \quad (\text{VIII.8}) \end{aligned}$$

De plus, comme γ est croissante, b est négatif et α est strictement positif, on a

$$\int_{-\infty}^{V_F} (-v + bN(t-d))W(v,t)\gamma'(v) dv \leq 0. \quad (\text{VIII.9})$$

Enfin, d'après les conditions de bord et la règle de l'Hôpital, on a

$$W(V_F, t) = 0 \quad \text{et} \quad -a \frac{\partial W}{\partial v}(V_F, t) = \frac{N(t)^q}{N_\infty^{1-q-1}}. \quad (\text{VIII.10})$$

La fonction γ étant positive et sa dérivée seconde étant négative sur un intervalle $[\eta, V_F]$, on déduit de (VIII.1), (VIII.8), (VIII.9) et (VIII.10) l'inégalité

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v,t)\gamma(v) dv &\leq -\frac{N(t)^p}{N_\infty^{1-p-1}}\gamma(V_F) \\ &\quad -aq(q-1) \int_{-\infty}^{V_F} H(v,t)^{q-2} p_\infty^1(v) \left(\frac{\partial H}{\partial v}(v,t) \right)^2 \gamma(v) dv \\ &\quad + a \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma''(v) dv \\ &\quad + (q-1)(bN(t-d) - b_1 N_\infty^1) \int_{-\infty}^{V_F} W(v,t)\gamma(v) dv. \end{aligned} \quad (\text{VIII.11})$$

Nous allons à présent contrôler le terme qui contient γ'' .

On calcule, en utilisant l'intégration par partie et le fait que $\gamma(\eta) = 0$,

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma''(v) dv &= \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} \left(\int_{-\infty}^v p(w,t) dw \right) \gamma''(v) dv \\ &= - \int_{-\infty}^{\eta} \frac{\partial H^{q-1}}{\partial v} \left(\int_{-\infty}^v p(w,t) dw \right) \gamma''(v) dv \\ &\quad - \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-1} \left(\int_{-\infty}^v p(w,t) dw \right) \gamma'''(v) dv \\ &= -(q-1) \int_{-\infty}^{\eta} \frac{\partial H}{\partial v} H^{q-2} \left(\int_{-\infty}^v p(w,t) dw \right) \gamma''(v) dv \\ &\quad - \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-1} \left(\int_{-\infty}^v p(w,t) dw \right) \gamma'''(v) dv \end{aligned}$$

De plus, comme p est une densité de probabilité,

$$\left| \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma''(v) dv \right| \leq (q-1) \int_{-\infty}^{\eta} \left| \frac{\partial H}{\partial v} \right| H^{q-2} |\gamma''(v)| dv + \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-1} |\gamma'''(v)| dv.$$

Si α est assez proche de V_F , il existe une constante $\tilde{C} \in \mathbb{R}_+^*$ telle que $p_\infty^1 \geq \tilde{C}$ sur $[\alpha, \eta]$, et avec l'inégalité Pierre et Paul on obtient

$$\begin{aligned} \left| \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma''(v) dv \right| &\leq \varepsilon \tilde{C}(q-1) \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-2} \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 p_\infty^1 |\gamma''|^2 dv + \frac{\tilde{C}(q-1)}{\varepsilon} \int_{\alpha}^{\eta} H^{q-2} p_\infty^1 dv \\ &\quad + \varepsilon \tilde{C} \int_{-\infty}^{\eta} H^q p_\infty^1 |\gamma'''|^2 dv + \frac{\tilde{C}(q-1)}{\varepsilon} \int_{\alpha}^{\eta} H^{q-2} p_\infty^1 dv. \end{aligned}$$

Il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que $\gamma''^2 \leq C\gamma$ et $\gamma'''^2 \leq C\gamma$, donc il existe une constante $\bar{C} \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\begin{aligned} \left| \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma''(v) dv \right| &\leq \varepsilon \bar{C}(q-1) \int_{-\infty}^{\eta} H^{q-2}(v,t) p_\infty^1(v) \left(\frac{\partial H}{\partial v}(v,t) \right)^2 \gamma(v) dv \\ &\quad + \varepsilon \bar{C} \int_{-\infty}^{\eta} W(v,t)\gamma(v) dv + \frac{2\bar{C}(q-1)}{\varepsilon} \int_{\alpha}^{\eta} H^{q-2}(v,t) p_\infty^1(v) dv. \end{aligned}$$

On a enfin

$$\begin{aligned} \left| \int_{-\infty}^{\alpha} W(v, t) \gamma''(v) dv \right| &\leq \varepsilon \bar{C}(q-1) \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-2}(v, t) p_{\infty}^1(v) \left(\frac{\partial H}{\partial v}(v, t) \right)^2 \gamma(v) dv \\ &\quad + \varepsilon \bar{C} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv + \frac{2\bar{C}(q-1)}{\varepsilon} \int_{\alpha}^{V_F} H^{q-2}(v, t) p_{\infty}^1(v) dv. \end{aligned} \quad (\text{VIII.12})$$

En combinant (VIII.11) et (VIII.12), et en choisissant ε assez petit, on obtient qu'il existe des constantes positives $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de γ , de q , de a et de b_1 telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv &\leq -\frac{\gamma(V_F)}{N_{\infty}^{1/q-1}} N(t)^q + (q-1)(bN(t-d) - C_1) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv \\ &\quad + C_2 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-2} p_{\infty}^1(v) dv. \end{aligned} \quad (\text{VIII.13})$$

• **Cas excitateur :**

Comme dans le cas précédent, nous avons

$$\int_{-\infty}^{V_F} -v W(v, t) \gamma'(v) dv \leq 0$$

et, pour α assez proche de V_F ,

$$b_1 N_{\infty}^1 \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_{\infty}^1}{\partial v}(v) H(v, t)^q \gamma(v) dv \leq -b_1 N_{\infty}^1 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv.$$

Le terme contenant γ'' peut être traité de la même manière que précédemment.

Il reste à traiter les termes

$$J_1(t) = bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) dv \quad \text{et} \quad J_2(t) = -bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_{\infty}^1}{\partial v}(v) H(v, t)^q \gamma(v) dv.$$

Pour majorer J_1 , on fait une partition de l'unité : d'après le lemme B.6 de l'annexe B., il existe $\omega \in]\alpha, V_F[$ tel que $\gamma' \leq \gamma$ sur $]\omega, V_F[$; on choisit deux fonctions $\gamma_1, \gamma_2 \in \mathcal{C}^{\infty}(]-\infty, V_F])$ et un réel $\varepsilon_1 \in \mathbb{R}_+^*$ assez petit tels que $\gamma_1 + \gamma_2 = 1$ et

- la fonction γ_1 est décroissante sur $]-\infty, V_F]$ et nulle sur $[\omega + \varepsilon_1, V_F]$;
- la fonction γ_2 est croissante sur $]-\infty, V_F]$ et nulle sur $[-\infty, \omega]$.

On a alors

$$\int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) dv = \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv + \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_2(v) dv.$$

Comme γ_2 est nulle sur $[-\infty, \omega]$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_2(v) dv \leq \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv.$$

En utilisant l'inégalité $jk \leq \frac{\varepsilon}{q} j^q + \frac{q-1}{q\varepsilon} k^{\frac{q}{q-1}}$, on obtient pour tout $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$

$$bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_2(v) dv \leq \left(\frac{(q-1)\varepsilon^{\frac{1}{q-1}}}{q} + \frac{b^q N(t-d)^q}{q\varepsilon} \right) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv.$$

On traite ensuite le terme en γ_1 comme précédemment le terme en γ'' , ce qui conduit à

$$\begin{aligned}
 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv &= \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} \frac{\partial}{\partial v} \left(\int_{-\infty}^v p(w, t) dw \right) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv \\
 &= - \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial H^{q-1}}{\partial v} \left(\int_{-\infty}^v p(w, t) dw \right) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv \\
 &\quad - \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} \left(\int_{-\infty}^v p(w, t) dw \right) (\gamma' \gamma_1)'(v) dv \\
 &= -(q-1) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial H}{\partial v} H^{q-2} \left(\int_{-\infty}^v p(w, t) dw \right) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv \\
 &\quad - \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} \left(\int_{-\infty}^v p(w, t) dw \right) (\gamma' \gamma_1)'(v) dv.
 \end{aligned}$$

De plus, comme p est une densité de probabilité,

$$\left| \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \gamma_1(v) dv \right| \leq (q-1) \int_{-\infty}^{V_F} \left| \frac{\partial H}{\partial v} \right| H^{q-2} |\gamma'(v) \gamma_1(v)| dv + \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} |(\gamma' \gamma_1)'(v)| dv.$$

Si α est assez proche de V_F , il existe comme précédemment C_ω tel que $p_\infty^1 > C_\omega$ sur $[\alpha, \omega + \varepsilon_1]$, et $\gamma'(v)^2 \leq C\gamma(v)$. Il existe donc $\bar{C}_2 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que, par l'inégalité Pierre et Paul,

$$\begin{aligned}
 bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} \left| \frac{\partial H}{\partial v} \right| H^{q-2} |\gamma' \gamma_1| dv &\leq \bar{C}_2 \varepsilon \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \gamma dv \\
 &\quad + \frac{\bar{C}_2}{\varepsilon} b^2 N(t-d)^2 \int_{\alpha}^{\omega + \varepsilon_1} H^{q-2} p_\infty^1 dv. \quad (\text{VIII.14})
 \end{aligned}$$

On obtient encore, en réappliquant l'inégalité $jk \leq \frac{\varepsilon}{q} j^q + \frac{q-1}{q\varepsilon} k^{\frac{q}{q-1}}$, qu'il existe $\bar{C}_3, s \in \mathbb{R}_+^*$ tels que

$$\begin{aligned}
 bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} \left| \frac{\partial H}{\partial v} \right| H^{q-2} |\gamma' \gamma_1| dv &\leq \bar{C}_2 \varepsilon \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \gamma dv \\
 &\quad + \frac{\bar{C}_2}{\varepsilon} (\bar{C}_3 \varepsilon^s + \frac{2}{q} b^q N(t-d)^q) \int_{\alpha}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 dv. \quad (\text{VIII.15})
 \end{aligned}$$

D'autre part, en utilisant les propriétés de γ et γ_1 , on fait les majorations suivantes

$$\begin{aligned}
 |(\gamma' \gamma_1)'(v)|^2 &\leq (|\gamma''(v) \gamma_1(v)| + |\gamma'(v) \gamma_1'(v)|)^2 \\
 &\leq \gamma''(v)^2 \gamma_1^2 + 2|\gamma''(v) \gamma_1(v) \gamma'(v) \gamma_1'(v)| + \gamma'(v)^2 \gamma_1'(v)^2 \\
 &\leq \gamma''(v)^2 \gamma_1^2 + (\gamma''(v)^2 + \gamma'(v)^2) |\gamma_1|_\infty + \gamma'(v)^2 |\gamma_1'|_\infty \\
 &\leq C(1 + 2|\gamma_1|_\infty + |\gamma_1'|_\infty) \gamma(v). \quad (\text{VIII.16})
 \end{aligned}$$

On obtient par la même méthode que pour démontrer (VIII.15) et en utilisant (VIII.16) qu'il existe $\bar{C}_4, \bar{C}_5, \bar{C}_6, s_3, s_4 \in \mathbb{R}_+^*$ tels que

$$\begin{aligned}
 bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} |(\gamma' \gamma_1)'(v)| dv &\leq \bar{C}_4 \varepsilon \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma dv \\
 &\quad + \left(\bar{C}_5 \varepsilon^{s_3} + \frac{\bar{C}_6}{\varepsilon^{s_4}} b^q N(t-d)^q \right) \int_{\alpha}^{\omega + \varepsilon_1} H^{q-2} p_\infty^1 dv. \quad (\text{VIII.17})
 \end{aligned}$$

On obtient, en réunissant les résultats précédents, la majoration pour J_1 : il existe $\bar{C}_7, \bar{C}_8, \bar{C}_9, s_5, s_6 \in \mathbb{R}_+^*$ tels que

$$\begin{aligned} J_1(t) \leq & \varepsilon \bar{C}_7 \left(\int_{-\infty}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \gamma \, dv + \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma \, dv \right) \\ & + \frac{\bar{C}_8 b^q N(t-d)^q}{\varepsilon^{s_5}} \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma \, dv \\ & + \frac{\bar{C}_9 (1 + b^q N(t-d)^q)}{\varepsilon^{s_6}} \int_{\alpha}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \, dv. \quad (\text{VIII.18}) \end{aligned}$$

Majorons maintenant J_2 .

Par intégration par partie,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty^1}{\partial v}(v) H(v, t)^q \gamma(v) \, dv = - \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \, dv - q \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial H}{\partial v} H^{q-1} p_\infty^1 \gamma \, dv.$$

Le terme

$$bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma'(v) \, dv$$

peut être contrôlé par l'inégalité (VIII.18).

Le terme

$$bN(t-d)q \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial H}{\partial v} H^{q-1} p_\infty^1 \gamma \, dv$$

peut être majoré, grâce à l'inégalité Pierre et Paul, ce qui donne

$$bN(t-d)q \int_{-\infty}^{V_F} \left| \frac{\partial H}{\partial v} \right| H^{q-1} p_\infty^1 \gamma \, dv \leq \bar{C}_{10} \int_{-\infty}^{V_F} H^{q-1} \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 p_\infty^1 \gamma \, dv + \frac{\bar{C}_{11} b^2 N(t-d)^2}{\varepsilon} \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma \, dv,$$

avec $C_{10}, C_{11} \in \mathbb{R}_+^*$. On obtient enfin par la méthode précédente la majoration pour J_2 : il existe $\bar{C}_{12}, \bar{C}_{13}, \bar{C}_{14}, s_7, s_8 \in \mathbb{R}_+^*$ tels que

$$\begin{aligned} J_1(t) \leq & \varepsilon \bar{C}_{12} \left(\int_{-\infty}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \left(\frac{\partial H}{\partial v} \right)^2 \gamma \, dv + \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma \, dv \right) \\ & + \frac{\bar{C}_{13} b^q N(t-d)^q}{\varepsilon^{s_7}} \int_{-\infty}^{V_F} W \gamma \, dv \\ & + \frac{\bar{C}_{14} (1 + b^q N(t-d)^q)}{\varepsilon^{s_8}} \int_{\alpha}^{V_F} H^{q-2} p_\infty^1 \, dv. \quad (\text{VIII.19}) \end{aligned}$$

En combinant (VIII.1), (VIII.18) et (VIII.19), et en choisissant ε assez petit, on obtient qu'il existe des constantes $C_3, C_4, C_5, C_6, C_7 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant seulement de γ, q, b_1, a et N_∞^1 telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) \, dv \leq & - \frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^{1, q-1}} N(t)^q \\ & + b^q N(t-d)^q \left(C_3 + C_4 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) \, dv + C_5 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-1} p_\infty^1(v) \, dv \right) \\ & + C_6 \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-1} p_\infty^1(v) \, dv - C_7 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) \, dv. \quad (\text{VIII.20}) \quad \blacksquare \end{aligned}$$

Le résultat suivant est écrit pour $d = 0$; en effet, sa démonstration ne couvre que ce cas là. Cependant, nous démontrons dans la section suivante le théorème IX.20 pour le cas $d > 0$ et $q = 2$.

Théorème VIII.3

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M, q) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^q}{p_\infty^1(v)^{q-1}} dv.$$

Pour tout exposant $q \in \mathbb{N}$, $q \geq 2$, pour toute condition initiale p^0 telle que $S(b_1, V_M, q) < +\infty$, pour toute solution forte de (VII.5) issue de p^0 ,

- Il existe une constante $C_q \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de V_F, q, b_1 et a (donc indépendante de $S(b_1, V_M)$) et une constante $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M)$ telles que pour tout intervalle $I \subset]T, +\infty[$ et pour tout $b \in]-\infty, 0]$,

$$\int_I N(t)^q dt \leq C(1 + |I|).$$

- Soit $b \in \mathbb{R}_+^*$. Si b est assez petit relativement à $S(b_1, V_M)$ et V_M , il existe une constante $C_q \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant uniquement de V_F, q, b_1, a et $S(b_1, V_M)$ telle que pour tout intervalle $I \subset \mathbb{R}_+$,

$$\int_I N(t)^q dt \leq C(1 + |I|).$$

Démonstration : Nous allons utiliser le théorème (VIII.2). Notons pour plus de lisibilité

$$H(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_\infty^1(v)} \quad \text{et} \quad W(q; v, t) = p_\infty^1(v) H(v, t)^q = \frac{p(v, t)^q}{p_\infty^1(v)^{q-1}},$$

$$\gamma(\alpha; v) = \mathbf{1}_{[\alpha, V_F]}(v) e^{\frac{-1}{\beta - (V_F - v)}}$$

et

$$I_{q, \alpha}(t) = \int_{-\infty}^{V_F} W(q; v, t) \gamma(\alpha; v) dv.$$

Supposons que pour un entier naturel $q \geq 2$ et un réel $\alpha \in]V_R, V_F[$ assez proche de V_F pour appliquer le théorème VIII.2 on a qu'il existe une constante K_{q-2} telle que

$$\int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^{q-2} p_\infty^1(v) dv \leq K_{q-2}. \tag{VIII.21}$$

Alors le théorème (VIII.2) se réduit dans le cas inhibiteur à

$$\frac{d}{dt} I_{q, \alpha}(t) \leq -\frac{\gamma(\alpha; V_F)}{N_\infty^1{}^{q-1}} N(t)^q + (q-1)(bN(t) - C_1) I_{q, \alpha}(t) + C_2 \tag{VIII.22}$$

et dans le cas exciteur à

$$\frac{d}{dt} I_{q, \alpha}(t) \leq N(t)^q \left(b^q C_3 + b^q C_4 I_{q, \alpha}(t) - \frac{\gamma(\alpha; V_F)}{N_\infty^1{}^{q-1}} \right) + C_6 - C_7 I_{q, \alpha}(t). \tag{VIII.23}$$

On peut alors conclure en suivant ligne à ligne la fin de la démonstration du théorème VII.19 dans l'article [75]. Cette démonstration donne au passage qu'il existe une constante \bar{K}_q telle que

$$\int_{\alpha}^{V_F} W(q; v, t) \gamma(\alpha; v) dv = \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^q p_{\infty}^1(v) \gamma(\alpha; v) dv \leq \bar{K}_q. \quad (\text{VIII.24})$$

En choisissant une nouvelle valeur $\bar{\alpha} \in]V_R, V_F[$ telle que $\alpha < \bar{\alpha}$, on a la propriété (VIII.21) pour ce nouvel α car il existe une constante C telle que

$$\int_{\alpha_1}^{V_F} H(v, t)^q p_{\infty}^1(v) dv \leq C \int_{\alpha}^{V_F} H(v, t)^q p_{\infty}^1(v) \gamma(\alpha; v) dv \leq C \bar{K}_q =: K_q$$

On démontre alors aisément le résultat (VIII.21) par récurrence :

Pour $q = 0$, le résultat est immédiat puisque

$$\int_{\alpha}^{V_F} p_{\infty}^1(v) dv \leq \int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty}^1(v) dv = 1,$$

Pour $q = 1$, le résultat est contenu dans les estimées *a priori* du théorème VII.14 de l'article [64]. Ensuite la récurrence est évidente d'après ce qui précède en choisissant une suite croissante de valeurs $\alpha_q < V_F$. ■

1.b. Existence globale en temps lorsque le taux de décharge est contrôlé dans L^3

Grâce à une estimée uniforme L^3 plutôt que L^2 , nous allons pouvoir démontrer l'existence globale directement, sans passer par une démonstration de convergence vers un état stationnaire, et ce en exploitant la formulation implicite associée à la solution. Remarquons que nous n'avons donc besoin de supposer que ce qu'il faut pour avoir une estimée L^3 , et non de faire comme dans la démonstration des théorèmes de convergence vers un état stationnaire des hypothèses supplémentaires sur la grandeur b . L'intérêt principal du résultat réside justement dans le fait que plusieurs états stationnaires peuvent coexister, rendant impossible la méthode de démonstration utilisée pour les très faibles connectivités, pour lesquelles l'état stationnaire est unique.

Théorème VIII.4

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe au moins un état stationnaire $(p_{\infty}^1, N_{\infty}^1)$ associé. Soit $V_M \in]V_R, V_F[$ et notons

$$S(b_1, V_M) = \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^3}{p_{\infty}^1(v)^2} dv.$$

Soit $p^0 \in \mathcal{C}^0(]-\infty, V_F]) \cap \mathcal{C}^1(]-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F]) \cap L^1(]-\infty, V_F])$ telle que $p^0(V_F) = 0$ et $S(b_1, V_M) < +\infty$. Supposons que $\frac{dp^0}{dv}$ admet des limites à gauche et à droite en V_R et que $\lim_{v \rightarrow -\infty} \frac{dp^0}{dv} = 0$.

Soit $b \in \mathbb{R}$. Si $b \leq 0$ ou si $b > 0$ est assez petit relativement à $S(b_1, V_M)$ et V_M , il existe une unique solution forte (p, N) de (VII.5) issue de p^0 ; cette solution est globale en temps.

Démonstration : Nous nous inspirons de la preuve de l'existence globale dans le cas inhibiteur, faite dans l'article [76] (théorèmes 4.3 et 4.4). Après avoir fait les changements de variables rappelés

dans la section VII, nous supposons que la solution du problème équivalent (VII.10) existe sur un intervalle de temps $[0, \tau_0[$. Il existe alors une valeur $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ assez petite telle que

$$U_{\tau_0-\varepsilon} = \sup_{x \in]-\infty, s(\tau_0-\varepsilon)]} \left| \frac{du}{dx}(x, \tau_0 - \varepsilon) \right| < +\infty.$$

On va alors montrer qu'il existe une constante $K \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\sup_{\tau \in [\tau_0-\varepsilon, \tau_0]} M(\tau) < K.$$

On a alors d'après les théorèmes VII.9 et VII.10 l'existence de la solution sur $[0, \tau_0 + \varepsilon]$. Si ε ne dépend pas de $U_{\tau_0-\varepsilon}$, on peut répéter l'argument et on a l'existence globale de la solution.

Afin d'alléger les notations, supposons sans perte de généralité que $\tau_0 - \varepsilon = 0$. On va alors trouver une borne pour M sur $[0, \tau_0[$ en fonction de τ_0 , pour τ_0 assez petit.

Rappelons pour commencer les expressions suivantes,

$$\alpha(\tau) = \frac{1}{\sqrt{2\tau+1}} \quad \text{et} \quad G(x, \tau, \xi, \eta) = \frac{1}{\left(4\pi(\tau-\eta)\right)^{\frac{1}{2}}} e^{-\frac{(x-\xi)^2}{4(\tau-\eta)}}.$$

D'après l'article [76], sections 2 et 3, la fonction M définie par

$$M(\tau) = \alpha(\tau)^2 N(\tau) = e^{-2\tau} N(\tau)$$

vérifie pour tout $\tau \in \mathbb{R}_+^*$

$$\begin{aligned} M(\tau) = & -2 \int_{-\infty}^{s(0)} G(s(\tau), \tau, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \\ & + 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \\ & - 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \quad (\text{VIII.25}) \end{aligned}$$

Notons, comme dans [76],

$$\Phi(\tau) = \sup_{s \in [0, \tau]} M(s).$$

- On a pour commencer, eu égard à l'expression de G ,

$$\left| 2 \int_{-\infty}^{s(0)} G(s(\tau), \tau, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \right| \leq 2 \left\| \frac{du^0}{dx} \right\|_\infty. \quad (\text{VIII.26})$$

En appliquant l'inégalité de Hölder, on obtient également

$$\begin{aligned} & 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \\ & \leq 2 \left(\int_0^\tau M(\eta)^3 d\eta \right)^{\frac{1}{3}} \left(\int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right|^{\frac{3}{2}} d\eta \right)^{\frac{2}{3}}, \quad (\text{VIII.27}) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} & 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \\ & \leq 2 \left(\int_0^\tau M(\eta)^3 d\eta \right)^{\frac{1}{3}} \left(\int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) \right|^{\frac{3}{2}} d\eta \right)^{\frac{2}{3}}. \quad (\text{VIII.28}) \end{aligned}$$

- Ensuite, d'après le théorème VIII.3, il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que

$$\begin{aligned} \int_0^\tau M(\eta)^3 d\eta &= \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-6s} N(s)^3 ds \\ &\leq C(1 + \frac{1}{2}(e^{2t}-1)) \\ &= C(1 + \tau), \end{aligned} \quad (\text{VIII.29})$$

ce qui donne

$$\left(\int_0^\tau M(\eta)^3 d\eta \right)^{\frac{1}{3}} \leq C^{\frac{1}{3}}(1 + \tau_0)^{\frac{1}{3}}. \quad (\text{VIII.30})$$

- Poursuivons à présent la majoration (VIII.27). On a

$$s(\tau) = s(0) - b_0(\sqrt{2\tau+1} - 1) - b \int_0^\tau \frac{M(s)}{\alpha(s)} ds.$$

Comme α^{-1} est 1-lipschitzienne,

$$\begin{aligned} |s(\tau) - s(\eta)| &\leq |b_0|(\sqrt{2\tau+1} - \sqrt{2\eta+1}) + b \int_\eta^\tau M(s)\sqrt{2s+1} ds \\ &\leq |b_0||\tau - \eta| + b\sqrt{2\tau_0+1}\Phi(\tau)|\tau - \eta| \\ &\leq (|b_0| + b\sqrt{2\tau_0+1}\Phi(\tau))|\tau - \eta| \end{aligned}$$

En outre, on calcule

$$\frac{\partial}{\partial x} G(x, \tau, \xi, \eta) = -\frac{1}{2\sqrt{4\pi}} \frac{(x-\xi)}{(\tau-\eta)^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{(x-\xi)^2}{4(\tau-\eta)}},$$

et en combinant avec la majoration précédente,

$$\begin{aligned} \int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right|^{\frac{3}{2}} d\eta &= \frac{1}{8\pi^{\frac{3}{4}}} \int_0^\tau \frac{(s(\tau) - s(\eta))^{\frac{3}{2}}}{(\tau - \eta)^{\frac{9}{4}}} e^{-\frac{3(s(\tau) - s(\eta))^2}{8(\tau - \eta)}} d\eta \\ &\leq \frac{|b_0| + b\sqrt{2\tau_0+1}\Phi(\tau)}{8\pi^{\frac{3}{4}}} \int_0^\tau \frac{1}{|\tau - \eta|^{\frac{3}{4}}} d\eta \\ &= \frac{|b_0| + b\sqrt{2\tau_0+1}\Phi(\tau)}{6\pi^{\frac{3}{4}}} \tau^{\frac{1}{4}} \end{aligned} \quad (\text{VIII.31})$$

On a donc

$$\left| 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \right| \leq 2 \frac{(|b_0| + b\sqrt{2\tau_0+1}\Phi(\tau))^{\frac{2}{3}}}{6^{\frac{2}{3}} \pi^{\frac{1}{2}}} \tau_0^{\frac{1}{6}}.$$

ce qui devient en utilisant l'inégalité $(a_1 + a_2)^{\frac{2}{3}} \leq 2^{\frac{1}{3}}|a_1|^{\frac{2}{3}} + 2^{\frac{1}{3}}|a_2|^{\frac{2}{3}}$:

$$\left| 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \right| \leq \frac{2^{\frac{2}{3}}|b_0|^{\frac{2}{3}}}{3^{\frac{2}{3}} \pi^{\frac{1}{2}}} \tau_0^{\frac{1}{6}} + \frac{2^{\frac{2}{3}}b^{\frac{2}{3}}(2\tau_0+1)^{\frac{1}{3}}}{3^{\frac{2}{3}} \pi^{\frac{1}{2}}} \tau_0^{\frac{1}{6}} \Phi(\tau)^{\frac{2}{3}}. \quad (\text{VIII.32})$$

- De même, on poursuit la majoration (VIII.28). En utilisant (VIII.30) et l'inégalité de Hölder, on a

$$\begin{aligned} |s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\tau)}| &\geq \left| \frac{V_R}{\alpha(\tau)} - |s(\tau) - s(\eta)| \right| \\ &\geq |V_R| - b_0\tau_0 - b \int_\eta^\tau \frac{M(s)}{\alpha(s)} ds \\ &\geq |V_R| - b_0\tau_0 - bC^{\frac{1}{3}}(1 + \tau_0)^{\frac{1}{3}}(2\tau_0 + 1)^{\frac{1}{3}}\tau_0^{\frac{2}{3}}. \end{aligned} \quad (\text{VIII.33})$$

Si b est assez petit par rapport à C et τ_0 assez petit par rapport à b_0 et C , on a $|V_R| - b_0\tau_0 - bC^{\frac{1}{3}}(1 + \tau_0)^{\frac{1}{3}}(2\tau_0 + 1)^{\frac{1}{3}}\tau_0^{\frac{2}{3}} > 0$. Notons alors $K(\tau_0) = |V_R| - b_0\tau_0 - bC^{\frac{1}{3}}(1 + \tau_0)^{\frac{1}{3}}(2\tau_0 + 1)^{\frac{1}{3}}\tau_0^{\frac{2}{3}}$. Comme dans [76] (démonstration du théorème 3.2), on utilise l'inégalité $ye^{-y^2} \leq e^{-\frac{y^2}{2}}$ pour obtenir

$$\left| \frac{\partial}{\partial x} G(x, \tau, \xi, \eta) \right| \leq \frac{1}{\sqrt{4\pi(\tau - \eta)}} e^{-\frac{|x - \xi|^2}{8(\tau - \eta)}}. \quad (\text{VIII.34})$$

On majore ensuite et on utilise le changement de variable $z = \frac{\sqrt{3}K(\varepsilon)}{4\sqrt{\tau - \eta}}$:

$$\begin{aligned} \int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) \right|^{\frac{2}{3}} d\eta &\leq \frac{1}{(4\pi)^{\frac{3}{4}}} \int_0^\tau \frac{1}{(\tau - \eta)^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{3|s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\eta)}|^2}{16(\tau - \eta)}} d\eta \\ &\leq \frac{1}{(4\pi)^{\frac{3}{4}}} \int_0^\tau \frac{1}{(\tau - \eta)^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{3K(\tau_0)^2}{16(\tau - \eta)}} d\eta \\ &= \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{3}(\pi)^{\frac{3}{4}} K(\tau_0)} \int_{\frac{\sqrt{3}K(\tau_0)}{4\sqrt{\tau}}}^{+\infty} e^{-z^2} dz \end{aligned}$$

On a donc,

$$2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \leq \frac{2^{\frac{1}{3}}}{3^{\frac{1}{3}} \sqrt{\pi} K(\tau_0)^{\frac{2}{3}}} \left(\int_{\frac{\sqrt{3}K(\tau_0)}{4\sqrt{\tau}}}^{+\infty} e^{-z^2} dz \right)^{\frac{2}{3}} \quad (\text{VIII.35})$$

• En combinant les inégalités (VIII.26), (VIII.32) et (VIII.35), on obtient la borne suivante pour M :

$\forall \tau \in [0, \tau_0[$,

$$\begin{aligned} M(\tau) \leq 2 \left\| \frac{du^0}{dx} \right\|_\infty + \frac{2^{\frac{2}{3}} |b_0|^{\frac{2}{3}}}{3^{\frac{2}{3}} \pi^{\frac{1}{2}}} \tau_0^{\frac{1}{6}} + \frac{2^{\frac{2}{3}} b^{\frac{2}{3}} (2\tau_0 + 1)^{\frac{1}{3}}}{3^{\frac{2}{3}} \pi^{\frac{1}{2}}} \tau_0^{\frac{1}{6}} \Phi(\tau)^{\frac{2}{3}} \\ + \frac{2^{\frac{1}{3}}}{3^{\frac{1}{3}} \sqrt{\pi} K(\tau_0)^{\frac{2}{3}}} \left(\int_{\frac{\sqrt{3}K(\tau_0)}{4\sqrt{\tau}}}^{+\infty} e^{-z^2} dz \right)^{\frac{2}{3}}, \quad (\text{VIII.36}) \end{aligned}$$

Par conséquent, il existe $\Lambda \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend de b_0 , b , $\frac{d}{dx}u^0$ et V_R tels que, si τ_0 est choisit assez petit par rapport à b ,

$$M(\tau) \leq \Lambda + \frac{1}{2} \Phi(\tau)^{\frac{2}{3}}$$

Notons $\Psi(\tau) = \max(\Phi(\tau), 1)$; on a $\Phi(\tau)^{\frac{2}{3}} \leq \Psi(\tau)^{\frac{2}{3}} \leq \Psi(\tau)$. En passant au suprémum des deux côtés de l'inégalité et en prenant des deux côtés le maximum avec 1, on obtient $\Psi(\tau) \leq 2\Lambda$, ce qui implique

$$M(\tau) \leq 2\Lambda. \quad (\text{VIII.37}) \quad \blacksquare$$

Remarque VIII.5. Il était nécessaire d'utiliser une estimée de N dans L^3 pour obtenir ce résultat; l'estimée L^2 démontrée dans l'article [75] ne suffisait pas. En effet, l'intégrale

$$\int_0^\tau \frac{(s(\tau) - s(\eta))^2}{(\tau - \eta)^3} e^{-\frac{(s(\tau) - s(\eta))^2}{4(\tau - \eta)}} d\eta,$$

que donnerait une inégalité L^2 sur N , ne peut pas être contrôlée avec la méthode utilisée ci-dessus.

Remarque VIII.6. Le théorème VII.21 démontré dans [75] à partir des inégalité L^2 sur N donne en sous-produit l'existence globale. Cependant, il fait plusieurs autres hypothèses restrictives sur b : la non-linéarité doit être faible afin d'appliquer la méthode d'entropie et l'inégalité de Poincaré. Ici, on demande simplement à b d'être petit relativement à la masse proche du taux de décharge. Il y a donc bien un gain sur les hypothèses dans ce résultat par rapport au théorème VII.21 de [75].

2. Explosion systématique pour b assez grand

Théorème VIII.7

Supposons $a(N) > a_m > 0$.

- Si $V_F \leq 0$, alors si $b \geq V_F - V_R$, aucune solution faible à décroissance rapide n'est globale en temps.
- Si $V_F > 0$, alors si

$$b > \max \left(\inf_{y \in [1, \sqrt{1 + \frac{a_m}{4}}]} \left(\frac{V_F}{4} (1+y)^2 \left(1 - e^{-4 \frac{V_F - V_R}{V_F} \frac{1}{y^2 - 1}} \right) e^{\frac{2}{y-1}} \right), V_F - V_R \right),$$

aucune solution faible à décroissance rapide n'est globale en temps.

Démonstration : Soit (p, N) un solution faible à décroissance rapide que nous supposons, en raisonnant par l'absurde, globale en temps.

Notons

$$M_\phi(t) = \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p(v, t) dv$$

et écrivons la définition de solution faible pour la fonction test à croissance lente définie par $\phi(v) = V_F - v$; cela donne

$$\frac{d}{dt} M_\phi(t) = V_F - M_\phi(t) + N(t)(V_F - V_R - b).$$

Si $b \geq V_F - V_R$,

$$\frac{d}{dt} M_\phi(t) \leq V_F - M_\phi(t),$$

ou encore

$$\frac{d}{dt} (M_\phi(t) - V_F) \leq -(M_\phi(t) - V_F).$$

On en déduit par le lemme de Gronwall l'inégalité

$$M_\phi(t) - V_F \leq (M_\phi(0) - V_F) e^{-t}.$$

Si $M_\phi(0) \leq V_F$, alors $M_\phi(t) \leq V_F$ pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$ et sinon on a convergence exponentielle de $M_\phi(t)$ vers V_F . On en déduit l'énoncé suivant :

$$\forall \varepsilon \in \mathbb{R}_+^*, \exists t_0 \in \mathbb{R}_+^*, \forall t \in \mathbb{R}_+^*, t \geq t_0 \implies M_\phi(t) \leq V_F + \varepsilon.$$

- Supposons $V_F < 0$:

Il existe $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ assez petit tel que $V_F + \varepsilon < 0$ et alors la quantité $M_\phi(t)$ devient négative à partir du temps t_0 , ce qui est une contradiction. Aucune solution à décroissance rapide ne peut

être globale.

• Supposons $V_F \geq 0$:

On a pour tout $\eta \in \mathbb{R}_+^*$

$\forall t \in [t_0, +\infty]$,

$$\eta \int_{-\infty}^{V_F - \eta} p(v, t) dv \leq \int_{-\infty}^{V_F - \eta} (V_F - v)p(v, t) dv \leq M_\phi(t) \leq V_F + \varepsilon,$$

d'où l'on déduit en choisissant $\eta = (V_F + \varepsilon)\xi$ avec $\xi \in]1, +\infty[$ quelconque.

$$\forall t \in [t_0, +\infty], \quad \int_{-\infty}^{V_F - \eta} p(v, t) dv \leq \frac{V_F + \varepsilon}{\eta} < \frac{1}{\xi}.$$

Sachant que l'intégrale de $p(v, t)$ sur $] - \infty, V_F[$ vaut 1, on obtient enfin,

$$\int_{V_F - \eta}^{V_F} p(v, t) dv \geq \frac{\xi - 1}{\xi}$$

Prenons à présent la fonction test définie par $\psi(v) = e^{\mu v}$. On pose

$$M_\mu(t) = \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) e^{\mu v} dv.$$

On a d'après ce qui précède,

$$\forall t \in [t_0, +\infty], \quad M_\mu(t) \geq \int_{V_F - \eta}^{V_F} e^{\mu v} p(v, t) dt \geq e^{\mu(V_F - \eta)} \int_{V_F - \eta}^{V_F} p(v, t) dt \geq \frac{\xi - 1}{\xi} e^{\mu(V_F - \eta)}.$$

Écrivons à présent la définition de solution faible pour ψ ,

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) = \mu \int_{-\infty}^{V_F} (-v + bN(t)) e^{\mu v} p(v, t) dv + a(N(t))\mu^2 M_\mu(t) + N(t)(e^{\mu V_R} - e^{\mu V_F}),$$

ce qui donne la majoration, pour $t > t_0$,

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq -V_F \mu M_\mu(t) + \mu b N(t) M_\mu(t) + a_m \mu^2 M_\mu(t) + N(t)(e^{\mu V_R} - e^{\mu V_F}),$$

qui se réécrit

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq N(t) \left(b \mu M_\mu(t) + e^{\mu V_R} - e^{\mu V_F} \right) + \mu (a_m \mu - V_F) M_\mu(t).$$

On a donc, d'après ce qui précède,

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq N(t) \left(\mu b \frac{\xi - 1}{\xi} e^{\mu(V_F - \eta)} + e^{\mu V_R} - e^{\mu V_F} \right) + \mu (a_m \mu - V_F) M_\mu(t).$$

Si b vérifie

$$b > \frac{\xi}{\xi - 1} \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{\mu e^{\mu(V_F - \eta)}},$$

on a alors

$$\forall t \in [t_0, +\infty[, \quad \frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq \mu (a_m \mu - V_F) M_\mu(t).$$

Si l'on suppose également $\mu > \frac{V_F}{a_m}$, on a d'après le lemme de Gronwall et étant donné que $M_\mu(t_0) > 0$ (car l'intégrale de $p(v, t_0)$ sur $] - \infty, V_F[$ vaut 1),

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} M_\mu(t) = +\infty,$$

ce qui est en contradiction avec l'inégalité immédiate suivante

$$\forall t \in \mathbb{R}_+^*, \quad M_\mu(t) < e^{\mu V_F} \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = e^{\mu V_F}.$$

Donc la solution (quelconque) ne peut pas être globale.

La condition est valable pour tout $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$, donc aucune solution faible à décroissance rapide n'est globale dès lors que

$$b > \frac{\xi}{\xi - 1} \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{\mu e^{\mu V_F}} e^{\mu V_F \xi},$$

Considérons maintenant la fonction dérivable $f :]1, +\infty[\rightarrow \mathbb{R}_+^*$ définie par

$$f(\xi) = \frac{\xi}{\xi - 1} \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{\mu e^{\mu V_F}} e^{\mu V_F \xi}.$$

Si $V_F = 0$, le minimum de cette fonction est $\frac{1}{\mu}(1 - e^{\mu V_R})$, $V_R < 0$, et cette quantité tend vers 0 lorsque μ tend vers l'infini, d'où le résultat annoncé dans ce cas. Sinon, on calcule

$$f'(\xi) = \frac{e^{\mu V_F \xi}}{\xi - 1} \left[\mu V_F \xi - \frac{1}{\xi - 1} \right]$$

La dérivée est donc strictement négative sur $]1, \bar{\xi}[$ et strictement positive sur $]\bar{\xi}, +\infty[$, où

$$\bar{\xi} = \frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right),$$

et f atteint son minimum global en $\bar{\xi}$, et ce minimum vaut

$$\begin{aligned} J(\mu) &= \frac{\frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)}{\frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right) - 1} \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{\mu e^{\mu V_F}} e^{\mu V_F \frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)} \\ &= \frac{\mu V_F}{4} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)^2 \frac{1}{\mu} \left(1 - e^{\mu(V_R - V_F)} \right) e^{\frac{\mu V_F}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)} \\ &= \frac{V_F}{4} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)^2 \left(1 - e^{V_F \mu \frac{V_R - V_F}{V_F}} \right) e^{\frac{\mu V_F}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\mu V_F}} \right)}. \end{aligned}$$

En posant $x = \frac{V_F \mu}{4}$ et en retirant la constante, cela revient à chercher le minimum pour x dans $[\frac{4}{a_m}, +\infty[$ de

$$K(x) = \left(1 + \sqrt{1 + \frac{1}{x}} \right)^2 \left(1 - e^{-4 \frac{V_F - V_R}{V_F} x} \right) e^{2x \left(1 + \sqrt{1 + \frac{1}{x}} \right)}.$$

En posant $y = \sqrt{1 + \frac{1}{x}}$, cela revient à chercher le minimum pour y dans $[1, \sqrt{1 + \frac{a_m}{4}}]$ de

$$L(y) = (1 + y)^2 \left(1 - e^{-4 \frac{V_F - V_R}{V_F} \frac{1}{y^2 - 1}} \right) e^{\frac{2}{y - 1}}. \quad \blacksquare$$

Remarque VIII.8. La borne dans le cas V_F négatif est optimale; en effet, d'après le théorème VII.16 de [64], il existe au moins un état stationnaire dès lors que $b < V_F - V_R$. Dans le cas V_F strictement positif, la borne optimale peut être strictement supérieure à $V_F - V_R$ car d'après le théorème VII.16, il existe des cas pour $b > V_F - V_R$ où il y a des états stationnaires.

3. Explosion pour deux réseaux couplés

Nous allons nous intéresser plus en détail à la dynamique de l'explosion en temps fini pour deux réseaux excitateur et inhibiteur couplés. Le seul résultat connu est le théorème VII.29 démontré par Caceres et Schneider dans [67]. Ce théorème requiert l'hypothèse technique

$$\exists M \in \mathbb{R}_+^*, \forall t \in \mathbb{R}_+^*, \int_0^t N_I(s) ds \leq Mt,$$

qui porte sur le comportement de la solution pour tout temps.

En nous inspirant de la démonstration du théorème VII.29 et celles d'estimées *a priori* démontrées dans l'article [64], nous démontrons ici un raffinement, certes plus restreint, du résultat qui a l'avantage de ne faire des hypothèses que sur des paramètres et non sur la solution au delà du temps zéro. Nous verrons ensuite à travers des cas particulier pourquoi ce résultat rend mieux compte de la dynamique subtile qui semble se jouer dans les réseaux coupler et que les méthodes actuelles ne sont pas encore capable de complètement expliciter et expliquer.

Théorème VIII.9

Supposons $a_E = a_0^E, a_I = a_0^I, a_0^E, a_0^I \in \mathbb{R}_+^*$, et

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

Alors,

- * il existe des conditions initiales (p_E^0, p_I^0) telles qu'aucune solution faible associée ne peut être globale en temps ;
- * pour toute condition initiale (p_E^0, p_I^0) fixée, si b_E^E est assez grand relativement à cette condition et aux autres paramètres, alors aucune solution faible associée ne peut être globale en temps ;
- * pour toute condition initiale inhibitrice p_I^0 fixée, si b_E^E est assez petit relativement à cette condition et aux autres paramètres, alors il existe des conditions initiales excitatrices telle qu'aucune solution faible associée ne peut être globale en temps.

Démonstration :

- *Obtention d'une estimée a priori :*

Procédons par l'absurde et supposant l'existence d'une solution globale en temps (p_E, p_I, N_E, N_I) issue de la condition initiale (p_E^0, p_I^0) .

Nous allons utiliser la famille de fonctions test $\phi_\varepsilon \in \mathcal{C}^\infty(]-\infty, V_F])$, $\varepsilon \in]0, 1]$ introduites dans la démonstration du lemme 2.3 de l'article [64] ; ces fonctions vérifient les propriétés suivantes.

- $\forall \varepsilon \in]0, 1[, \phi_\varepsilon(V_F) = 1$
- $\forall \varepsilon \in]0, 1[, \forall v \in]-\infty, V_R], \phi_\varepsilon(v) = 0$
- $\forall \varepsilon \in]0, 1[, \forall v \in]-\infty, V_R], \phi'_\varepsilon(v) \geq 0, \phi''_\varepsilon(v) \geq 0$
- $\forall \varepsilon \in]0, 1[, \forall v \notin]V_R, V_R + \varepsilon], \phi''_\varepsilon(v) = 0$
- $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \sup_{v \in]V_R, V_F]} \left(\phi'_\varepsilon(v) - \frac{1}{V_F - V_R} \right) = 0$

De telles fonctions existent et on a alors

$$\forall \varepsilon \in]0, 1[, \phi_\varepsilon'' \in L^\infty(]-\infty, V_F]).$$

Ces fonctions vérifient également les hypothèses pour être des fonctions test pour la formulation faible et on a :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon(v) p_I(v, t) dv + N_I(t) &= a_0^I \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon''(v) p_I(v, t) dv \\ &+ \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon'(v) (-v + b_E^I N_E(t) - b_I^I N_I(t)) p_I(v, t) dv. \end{aligned} \quad (\text{VIII.38})$$

D'après les propriétés supposées pour ϕ_ε' (croissante et positive notamment), on a pour tout $\tilde{\varepsilon} \in \mathbb{R}_+^*$ qu'il existe $\varepsilon_0 \in]0, 1[$ tel que pour tout $\varepsilon \in [0, \varepsilon_0]$,

$$\begin{aligned} \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon'(v) (-v + b_E^I N_E(t) - b_I^I N_I(t)) p_I(v, t) dv \\ \leq \phi_\varepsilon'(V_F) \left(\max(|V_R|, |V_F|) + b_E^I N_E(t) \right) - b_I^I N_I(t) \inf_{t \in \mathbb{R}_+} \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon'(v) p_I(v, t) dv \\ \leq \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} \left(\max(|V_R|, |V_F|) + b_E^I N_E(t) \right) \end{aligned} \quad (\text{VIII.39})$$

L'égalité (VIII.38) donne donc, pour ε_0 bien choisi et $\varepsilon \in]0, \varepsilon_0]$,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon(v) p_I(v, t) dv + N_I(t) \\ \leq \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I N_E(t) + \frac{(1 + \tilde{\varepsilon}) \max(|V_F|, |V_R|)}{V_F - V_R} + a_0^I \|\phi_\varepsilon''\|_{L^\infty(]V_R, V_F])} \end{aligned} \quad (\text{VIII.40})$$

En intégrant par rapport au temps et en retirant les termes négatifs à droite dans la majoration, on obtient

$$\begin{aligned} \int_0^t N_I(s) ds \leq \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon(v) p_I^0(v) dv + \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \int_0^t N_E(s) ds \\ + \left(\frac{(1 + \tilde{\varepsilon}) \max(|V_R|, |V_F|)}{V_F - V_R} + a_0^I \|\phi_\varepsilon''\|_{L^\infty(]V_R, V_F])} \right) t \end{aligned} \quad (\text{VIII.41})$$

Posons

$$\lambda_\varepsilon^1 = \frac{(1 + \tilde{\varepsilon}) \max(|V_R|, |V_F|)}{V_F - V_R} + a_0^I \|\phi_\varepsilon''\|_{L^\infty(]V_R, V_F])},$$

et

$$\lambda_\varepsilon^0(p_I^0) = \int_{V_R}^{V_F} \phi_\varepsilon(v) p_I^0(v) dv.$$

On peut alors écrire

$$\int_0^t N_I(s) ds \leq \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) + \lambda_\varepsilon^1 t + \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \int_0^t N_E(s) ds \quad (\text{VIII.42})$$

• *Non-existence en temps long :*

Soit $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ et ϕ la fonction définie par $\phi(v) = e^{\mu v}$. On a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_E(v, t) dv = \\ \int_{-\infty}^{V_F} p_E(v, t) \left[\mu \phi(v) h^E(v, N_E(t), N_I(t)) + a_E \mu \phi(v) \right] dv + N_E(t) (\phi(V_R) - \phi(V_F)). \end{aligned} \quad (\text{VIII.43})$$

Il vient,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_E(v, t) dv \geq \\ \mu \left[b_E^E N_E(t) - b_I^E N_I(t) - V_F + \mu a_E \right] \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_E(v, t) dv - N_E(t) \phi(V_F). \end{aligned} \quad (\text{VIII.44})$$

Posons

$$M_\mu(t) = \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_E(v, t) dv \quad \text{et} \quad f(s) = b_E^E N_E(t) - b_I^E N_I(t) - V_F + \mu a_E.$$

On a alors, d'après le lemme de Gronwall,

$$M_\mu(t) \geq e^{\mu \int_0^t f(s) ds} \left[M_\mu(0) - \phi(V_F) \int_0^t N_E(s) e^{-\mu \int_0^s f(u) du} ds \right].$$

Si $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$, alors d'après (VIII.42),

$$\begin{aligned} \mu \int_0^s f(u) du \geq \\ \mu \int_0^s \left(b_E^E N_E(u) + \mu a_E - V_F - b_I^E \lambda_\varepsilon^1 - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I N_E(u) \right) du - \mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E \\ \geq \mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right) \int_0^s N_E(u) du - \mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E \end{aligned} \quad (\text{VIII.45})$$

Le réel strictement positif $\tilde{\varepsilon}$ est pour l'instant quelconque dans $]0, 1[$ et par hypothèse $b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$. Il est donc possible de choisir $\tilde{\varepsilon}$ assez petit pour que

$$b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I > 0.$$

On peut alors effectuer la majoration suivante

$$\begin{aligned} \int_0^t N_E(s) e^{-\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right) \int_0^s N_E(u) du + \mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E} = \\ \left[\frac{e^{\mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E}}{\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right)} e^{-\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right) \int_0^s N_E(u) du} \right]_0^t \\ \leq \frac{e^{\mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E}}{\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right)}. \end{aligned} \quad (\text{VIII.46})$$

Cela nous donne, en résumant,

$$M_\mu(t) \geq e^{\mu \int_0^t f(s) ds} \left[M_\mu(0) - \phi(V_F) \frac{e^{\mu \lambda_\varepsilon^0 (p_I^0) b_I^E}}{\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_E^I \right)} \right].$$

On a alors, en notant

$$K = M_\mu(0) - \phi(V_F) \frac{e^{\mu \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) b_I^E}}{\mu \left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_I^E \right)},$$

les inégalités suivantes, pour tout $t \in \mathbb{R}_+$,

$$\phi(V_F) \geq \int_{-\infty}^{V_F} \phi(v) p_E(v, t) dv \geq K e^\mu \int_0^t f(s) ds$$

Et comme d'après ce qui précède,

$$\mu \int_0^t f(s) ds \geq \mu(\mu a_E - V_F - b_I^E \lambda_\varepsilon^1) t - \mu \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) b_I^E,$$

et que nous avons supposé $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$, nous pouvons écrire

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \phi(V_F) \geq K e^{\mu(\mu a_E - V_F - b_I^E \lambda_\varepsilon^1) t - \mu \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) b_I^E},$$

ce qui constitue une contradiction dès lors que K est strictement positif puisqu'alors le membre de droite tend vers $+\infty$.

• *Conclusion* : Il ne reste plus qu'à montrer sous les bonnes conditions la propriété $K > 0$ pour achever la démonstration.

We now how to prove $K > 0$ to finish the proof.

Si μ est choisi assez grand pour vérifier $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$ et

$$\mu > \frac{e^{\mu \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) b_I^E}}{\left(b_E^E - b_I^E \frac{1 + \tilde{\varepsilon}}{V_F - V_R} b_I^E \right)}, \quad (\text{VIII.47})$$

alors le problème est équivalent à trouver p_E^0 qui vérifie

$$M_\mu(0) > \phi(V_F).$$

L'ensemble des fonctions qui vérifient cette propriété est non-vide car il contient des approximations lisses de la masse de Dirac centrée en V_F .

La dernière question à résoudre est celle de l'existence d'une constante strictement positive μ qui vérifie à la fois (VIII.47) et $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$; notons que la quantité

$$e^{\mu \lambda_\varepsilon^0(p_I^0) b_I^E},$$

dépend de μ et en est une fonction croissante et – pire – une exponentielle.

- * Il est possible de choisir p_I^0 telle que $\lambda_\varepsilon^0(p_I^0)$ est assez petit; alors il existe μ qui vérifie (VIII.47) et $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$.
- * Si p_I^0 et p_E^0 sont fixés, on peut choisir μ tel que $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$ et ensuite choisir b_E^E assez grand pour que la constante K soit strictement positive.
- * Si p_I^0 est fixée, on peut choisir b_I^E assez petit par rapport à $\lambda_\varepsilon^0(p_I^0)$; alors il existe une constante μ qui vérifie (VIII.47) et $\mu > \frac{V_F + b_I^E \lambda_\varepsilon^1}{a_E}$.



La méthode que nous utilisons pour les estimées *a priori* ne peut pas donner de meilleur résultat pour la condition

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R},$$

même avec les fonctions les plus judicieusement choisies ; la suite d'approximations $(\phi_\varepsilon)_{\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*}$ introduite par Caceres, Carrillo de la Plata et Perthame dans [64] est optimale dans ce cadre de démonstration.

En effet, pour toute fonction test ϕ vérifiant $\phi > 0$, $\phi' > 0$ et $\phi', v\phi', \phi'' \in L^\infty(]-\infty, V_F])$, cette méthode donnerait une estimée *a priori* de la forme

$$\int_0^t N_I(s) ds \leq \int_{-\infty}^{V_F} \phi_\varepsilon(v) p_I^0(v) dv + \frac{\|\phi'\|_\infty}{\phi(V_F) - \phi(V_R)} b_E^I \int_0^t N_E(s) ds + \frac{\|v\phi'\|_\infty + a_0^I \|\phi''\|_\infty}{\phi(V_F) - \phi(V_R)} t.$$

Cependant, en appliquant le théorème des accroissements finis⁵², nous obtenons,

$$\frac{\|\phi'\|_\infty}{\phi(V_F) - \phi(V_R)} \geq \frac{1}{V_F - V_R}.$$

Cependant, il est toujours possible d'utiliser le terme b_I^I de façon à affiner encore un peu les majorations, mais il faudrait alors changer la façon de traiter le terme N_I ; le résultat serait du reste hasardeux.

Les conditions que nous donnons sur p_I^0 dans le théorème sont d'une grande importance ; en effet, pour toute donnée excitatrice p_E^0 régulière et pour toute valeur du paramètre $b_E^E > 0$, on peut choisir p_I^0 , b_E^I et b_I^E tels qu'aucune solution forte issue de (p_E^0, p_I^0) ne peut exploser en temps fini. De plus, si B_E^E n'est pas trop grand, on peut dans le même temps faire en sorte que la condition

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R} \tag{VIII.48}$$

soit vérifiée.

Pour montrer cela, nous pouvons supposer, pour b_E^E et p_E^0 , que $b_E := b_E^E = b_E^I$, $b_I := b_I^E = b_I^I$, $a := a_E = a_I$ et $p^0 := p_E^0 = p_I^0$. Les équations pour p_E et p_I sont alors égales en tout point et en tout temps. En notant

$$b = b_E - b_I,$$

nous avons pour $\alpha = E, I$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial p_\alpha}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN_\alpha(t))p_\alpha] - a \frac{\partial^2 p_E}{\partial v^2} = N_\alpha(t) \delta_{V_R}, \\ N_\alpha(t) = -a \frac{\partial p_\alpha}{\partial v}(V_F, t), \\ p_\alpha(V_F, t) = 0, \quad p_\alpha(-\infty, t) = 0, \quad p_\alpha(v, 0) = p^0(v), \\ \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1, \end{array} \right. \tag{VIII.49}$$

⁵²L'émotion m'étreint à l'idée d'accueillir avec une telle simplicité ce théorème jupitérien du panthéon taupinal de ma jeunesse. Mon professeur de mathématique spéciale avait coutume de dire : "moi, je ne retiens que les axiomes de Peano et le théorème des accroissements finis"

Alors,

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad p_E(v, t) = p_I(v, t).$$

Si $b < 0$, le système couplé inhibiteur-excitateur est globalement inhibiteur et il existe une unique solution forte globale en temps.

Avec nos hypothèses sur les paramètres, (VIII.48) devient

$$1 > \frac{b_I}{V_F - V_R}.$$

Or, $b_E < b_I$ car $b < 0$. Cela revient donc à demander $b_E < V_F - V_R$ afin de satisfaire (VIII.48). Cet exemple de solution globale en temps qui vérifie (VIII.48) n'est valide que pour les connexion excitatrices suffisamment faibles.

Dans la même veine, il y a des cas de solutions qui explosent en temps fini qui ne satisfont pas la condition $b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$: si $b > 0$, il existe une donnée initiale $p^0 := p_E^0 = p_I^0$ telle que les deux équations identitiques explosent en même temps (théorème VII.13 en provenance de [64]). On peut en outre choisir b_I tel que

$$1 > \frac{b_I}{V_F - V_R},$$

et $b_I < b_E$. Vérifier (VIII.48) implique alors $b_I < V_F - V_R$. Cet exemple ne fonctionne donc que pour des connexions inhibitrice suffisamment faibles.

On peut résumer les exemples et les raisonnements précédents par le théorème suivant.

Théorème VIII.10

Supposons $a := a_E = a_I$. Alors,

- * pour tout $b_E^E \in \mathbb{R}_+^*$, pour toute condition initiale excitatrice p_E^0 , il existe des paramètres b_I^E, b_E^I et b_I^I et une condition initiale inhibitrice p_I^0 telle qu'aucune solutions forte à décroissance rapide issue de (p_E^0, p_I^0) n'est globale en temps ;

- * supposons

$$b_E^E < V_F - V_R ;$$

pour toute condition initiale excitatrice p_E^0 , il existe des paramètres b_I^E, b_E^I et b_I^I et une condition initiale inhibitrice p_I^0 tels que

$$b_E^E > \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

et toute solution forte à décroissance rapide issue de (p_E^0, p_I^0) est globale en temps ;

- * supposons

$$b_I^E < V_F - V_R ;$$

il existe des paramètres b_E^E, b_I^E, b_E^I et b_I^I , et il existe des conditions initiales (p_E^0, p_I^0) telles que

$$b_E^E < \frac{b_I^E b_E^I}{V_F - V_R}$$

et aucune solution faible issue de (p_E^0, p_I^0) ne peut être globale en temps.

Démonstration : Outre la discussion qui précède le théorème, les principaux ingrédients sont les théorèmes d'existence de l'article [76] que nous avons énoncés dans l'introduction pour l'existence globale et le théorème 2.2 dans [64] (théorème VII.13 dans notre introduction) pour l'explosion en temps fini des solutions faibles. ■

4. Profil de l'explosion : une heuristique

Comme nous l'avons vu dans la première partie de cette thèse, les méthodes heuristiques et les conjectures ont eu une grande importance dans l'appréhension et la compréhension de la singularité chimiotactique des systèmes de type Keller-Segel. Les recherches sur le sujet ont été grandement motivées par les travaux précurseurs de Childress et Percuss ([93], [92]), puis par les travaux à la fois heuristiques et rigoureux de Herrero et Velazquez ([154], [152], [151], [153], [326], [329], [327], [328]) ; enfin, le travail en partie heuristique de Dijak, Egli, Lushnikov et Sigal dans [111] a été l'annonciateur de l'impressionnant résultat rigoureux de Raphaël et Schweyer dans [266].

L'explosion en temps fini pour les modèles de type Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire est un problème largement ouvert. On sait en fait seulement deux choses : pour toute solution régulière qui explose en temps fini au temps T^* , on a d'après l'article [76]

$$\lim_{t \rightarrow T^*} N(t) = +\infty ;$$

ensuite l'estimée *a priori* du théorème VII.14 de l'article [64] nous dit qu'il existe une constante C telle que

$$\int_0^{T^*} N(s) ds \leq C(1 + T^*),$$

et la singularité est donc intégrable au voisinage du temps d'explosion T^* .

Nous allons donc, comme dans la section VI, utiliser des calculs non-rigoureux et des arguments heuristique pour tenter d'y voir plus clair et formuler des conjectures.

Dans toute cette sous-section, on suppose $b > 0$. On suppose également dans cette sous-section $V_F = 0$ sans perte de généralité afin de simplifier les calculs et l'exposition.

4.a. Changement d'échelle

On effectue comme dans la section VI pour le modèle de Keller-Segel, un changement d'échelle sur les solutions qui permet de regarder ce qui se passe au point $(0, T^*)$ de l'explosion. On dilate pour cela l'espace et le temps en introduisant une disymétrie entre les deux : l'idée est de chercher, eu égard aux informations dont nous disposons, une explosion qui se fait à une vitesse de l'ordre de

$$\frac{1}{\sqrt{T^* - t}}.$$

Soit $\lambda \in \mathbb{R}_+^*$. Soit (p, N) une solution qui explose en temps fini au temps T^* . Posons pour tout $(v, t) \in]-\infty, 0] \times [0, \frac{T^*}{\lambda^2}[$,

$$\begin{aligned} p^\lambda(v, t) &= p(\lambda v, \lambda^2 t) \\ N^\lambda(t) &= \lambda N(\lambda^2 t) \end{aligned}$$

Ce changement d'échelle ne conserve pas la masse de p qui augmente lorsque λ diminue :

$$\int_{-\infty}^0 p^\lambda(v, t) dv = \frac{1}{\lambda} \int_{-\infty}^0 p(v, \lambda^2 t) dv = \frac{1}{\lambda} \xrightarrow{\lambda \rightarrow 0} +\infty. \quad (\text{VIII.50})$$

On a,

$$N^\lambda(t) = -a\lambda \frac{\partial p}{\partial v}(0, \lambda^2 t) = -a \frac{\partial p^\lambda}{\partial v}(0, t).$$

De plus, sachant qu'au sens des distributions $\delta_{v_R}(\lambda v) = \frac{1}{\lambda} \delta(v)$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial p^\lambda}{\partial t}(v, t) &= \lambda^2 \left(-(-\lambda v + bN(\lambda^2 t)) \frac{\partial p}{\partial v}(\lambda v, \lambda^2 t) + p(\lambda v, \lambda^2 t) + a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(\lambda v, \lambda^2 t) + \frac{1}{\lambda} \delta_{\frac{v_R}{\lambda}}(v) N(\lambda^2 t) \right) \\ &= -(-\lambda^2 v + b\lambda N(\lambda^2 t)) \frac{\partial p^\lambda}{\partial v}(v, t) + \lambda^2 p^\lambda(v, t) + a \frac{\partial^2 p^\lambda}{\partial v^2}(v, t) + \lambda \delta_{\frac{v_R}{\lambda}}(v) N(\lambda^2 t) \end{aligned}$$

Le couple (p^λ, N^λ) est donc solution du système

$$\begin{aligned} \frac{\partial p^\lambda}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-\lambda^2 v + bN^\lambda(t)) p^\lambda] - a \frac{\partial^2 p^\lambda}{\partial v^2} &= \delta_{\frac{v_R}{\lambda}}(v) N^\lambda(t) \\ N^\lambda(t) &= -a \frac{\partial p^\lambda}{\partial v}(0, t) \\ p^\lambda(0, t) &= p^\lambda(-\infty, t) = 0. \end{aligned} \quad (\text{VIII.51})$$

Si la solution (p, N) explose en temps fini au temps T^* , alors (p^λ, N^λ) explose en temps fini au temps $\frac{T^*}{\lambda^2}$.

Si on fait formellement tendre λ vers 0, on obtient le système limite

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{p}}{\partial t} + b\bar{N}(t) \frac{\partial \bar{p}}{\partial v} - a \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2} &= 0 \\ \bar{N}(t) &= -a \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(0, t), \quad \bar{p}(0, t) = 0. \end{aligned} \quad (\text{VIII.52})$$

L'explosion est envoyée à $t = +\infty$. On s'intéresse donc aux solutions globales, et surtout stationnaires, de ce système. Nous n'avons pas conservé la condition aux limites en $-\infty$ qui perd son sens lors du passage à la limite $\lambda \rightarrow 0$. En effet, le point de remise à zéro des neurones, V_R/λ , est envoyé à l'infini par la procédure et il n'y a pas de raison de fixer une valeur pour la solution à ce point.

4.b. Quelques résultats rigoureux sur le système limite

Montrons quelques résultats sur le système limite (VIII.52) afin d'avoir des informations sur le profil asymptotique de p au moment de l'explosion.

États stationnaires du systèmes limites :

Les états stationnaires de ce système sont de la forme

$$\bar{p}_\infty(v) = P_0 e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a} v} + P_1,$$

pour $P_0, P_1 \in \mathbb{R}$, avec la contrainte

$$\bar{N}_\infty = -P_0 b \bar{N}_\infty.$$

On a d'une part $P_0 = -\frac{1}{b}$ et d'autre part, avec la condition de bord en zéro, $P_1 = -P_0$. Il y a donc une famille d'états stationnaires pour ce système :

$$\left(\bar{p}_\infty : v \mapsto \frac{1}{b} (1 - e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v}) \right)_{N_\infty \in \mathbb{R}_+} \quad (\text{VIII.53})$$

Notons que ces états stationnaires ont tous une intégrale infinie sur $] -\infty, 0]$, ce qui est cohérent avec (VIII.50) et la limite formelle $\lambda \rightarrow 0$.

Solutions globales explicites sans la condition de bord :

On peut démontrer pour ces états stationnaires une forme de stabilité. En effet, en relâchant la condition de bord en 0, on peut trouver des solutions explicites qui convergent vers ces états stationnaires. Considérons le système

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{p}}{\partial t} + b\bar{N}(t) \frac{\partial \bar{p}}{\partial v} - a \frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2} &= 0 \\ \bar{N}(t) &= -a \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(0, t). \end{aligned} \quad (\text{VIII.54})$$

On fixe $N_\infty > 0$ et on pose

$$\bar{p}(v, t) = \frac{1}{b} \left(1 - \frac{\bar{N}(t)}{N_\infty} e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v} \right). \quad (\text{VIII.55})$$

On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{p}}{\partial t}(v, t) &= -\frac{1}{bN_\infty} \frac{d\bar{N}(t)}{dt} e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v}, \\ \frac{\partial \bar{p}}{\partial v}(v, t) &= -\frac{1}{a} \bar{N}(t) e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v}, \end{aligned}$$

et

$$\frac{\partial^2 \bar{p}}{\partial v^2}(v, t) = -\frac{b\bar{N}_\infty}{a^2} \bar{N}(t) e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v}.$$

Le système est vérifié si et seulement si

$$\frac{d\bar{N}(t)}{dt} = \frac{b\bar{N}_\infty}{a} b\bar{N}(t) (\bar{N}_\infty - \bar{N}(t)). \quad (\text{VIII.56})$$

Pour toute condition initiale $N^0 \in]0, N_\infty]$, cette équation différentielle ordinaire a une unique solution qui converge vers N_∞ .

On a donc en résumé le résultat suivant.

Théorème VIII.11

Pour tout $\bar{N}_\infty \in \mathbb{R}_+$, pour tout $\bar{N}^0 \in]0, N_\infty]$, le système (VIII.54) admet la solution

$$\bar{p}(v, t) = \frac{1}{b} \left(1 - \frac{\bar{N}(t)}{N_\infty} e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}v} \right), \quad (\text{VIII.57})$$

où

$$\bar{N}(t) = \frac{\bar{N}_\infty}{1 + \left(\frac{\bar{N}_\infty}{\bar{N}^0} - 1\right) e^{-\frac{b^2 \bar{N}_\infty^2}{a} t}} \quad (\text{VIII.58})$$

On a alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\bar{p}(\cdot, t) - \bar{p}_\infty(\cdot)\|_\infty = 0, \quad (\text{VIII.59})$$

où

$$\bar{p}_\infty : v \mapsto \frac{1}{b} (1 - e^{-\frac{b \bar{N}_\infty}{a} v})$$

est l'état stationnaire associé à \bar{N}_∞ .

On montre de même que le système (VIII.52) admet d'autres familles de solutions qui convergent vers ces mêmes états stationnaires.

Théorème VIII.12

Soit $\bar{N}_\infty^1, \dots, \bar{N}_\infty^n \in \mathbb{R}_+$, pour tout $\bar{N}_1^0, \dots, \bar{N}_n^0 \in \mathbb{R}_+$ tels que pour tout $i \in \{1, \dots, n\}$, $\bar{N}_i^0 \leq \bar{N}_\infty^i$, pour tout $\lambda_1, \dots, \lambda_n \in \mathbb{R}_+$ tels que $\sum_{i=1}^n \lambda_i = 1$, le système (VIII.54) admet la solution

$$\bar{p}(v, t) = \frac{1}{b} \left(1 - \sum_{i=1}^n \lambda_i \frac{\bar{N}_i(t)}{\bar{N}_\infty^i} e^{-\frac{b \bar{N}_\infty^i}{a} v} \right), \quad (\text{VIII.60})$$

où les fonctions $\bar{N}_1, \dots, \bar{N}_n$ sont solutions du système d'équations différentielles ordinaires :

$\forall i \in \{1, \dots, n\}$,

$$\frac{d\bar{N}_i}{dt}(t) = \frac{b^2 \bar{N}_\infty^i}{a} \bar{N}_i(t) \left(\bar{N}_\infty^i - \sum_{i=1}^n \lambda_i \bar{N}_i(t) \right), \quad \bar{N}_i(0) = \bar{N}_i^0. \quad (\text{VIII.61})$$

De plus, il existe $j \in \{1, \dots, n\}$ tel que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\bar{p}(\cdot, t) - \bar{p}_\infty^j(\cdot)\|_\infty = 0, \quad (\text{VIII.62})$$

où

$$\bar{p}_\infty^j : v \mapsto \frac{1}{b} (1 - e^{-\frac{b \bar{N}_\infty^j}{a} v})$$

est l'état stationnaire associé à \bar{N}_∞^j .

Démonstration : Même méthode que précédemment et étudier le système d'EDO de type Lotka-Volterra compétitif. Les paramètres entraînent une exclusion compétitive et l'un des états stationnaires gagne sur les autres en temps long. ■

On peut aller plus loin et trouver des solutions qui expriment la concurrence de tous les états stationnaires à la fois.

Théorème VIII.13

Soit $K \in L_x^1(]0, +\infty[)$ une fonction positive et intégrable telle que $\|K\|_1 = 1$. Soit $\bar{N}^0(x) \in L_{loc}^\infty(]0, +\infty[)$ une fonction vérifiant presque partout $\bar{N}^0(x) < x$. Le

système (VIII.54) admet la solution

$$\bar{p}(v, t) = \frac{1}{b} \left(1 - \int_0^{+\infty} K(x) \frac{\bar{N}(t, x)}{x} e^{\frac{bx}{a}v} dx \right), \quad (\text{VIII.63})$$

où la fonction $(t, x) \mapsto \bar{N}(t, x)$ vérifie l'équation intégrale-différentielle $\forall x \in]0, +\infty[$,

$$\frac{d\bar{N}}{dt}(t, x) = \frac{b^2x}{a} \bar{N}(t, x) \left(x - \int_0^{+\infty} K(y) \bar{N}(t, y) dy \right), \quad \bar{N}(0, x) = \bar{N}^0(x). \quad (\text{VIII.64})$$

Explosion pour le système limite :

Il existe également des conditions initiales telles qu'aucune solution faible du système (VIII.52) ne peut être globale. En effet :

Théorème VIII.14

Soit $\mu \in \mathbb{R}_+^*$. Soit \bar{p}^0 une condition initiale telle que $\bar{p}^0 e^{-\mu v} \in L^1(]-\infty, 0])$. Si

$$\int_{-\infty}^0 \bar{p}^0(v) e^{\mu v} dv > \frac{1}{b\mu}, \quad (\text{VIII.65})$$

alors aucune solution faible de (VIII.52) ne peut être globale en temps.

Démonstration : Supposons que (\bar{p}, \bar{N}) est une solution globale en temps issue de \bar{p}^0 . On teste l'équation avec la fonction définie par $\phi(v) = e^{\mu v}$. En notant

$$M_\phi(t) = \int_{-\infty}^0 \bar{p}(v, t) \phi(v) dv,$$

on a

$$\frac{dM_\phi}{dt}(t) = \mu b \bar{N}(t) M_\phi(t) + \mu^2 a M_\phi(t) - \bar{N}(t) \phi(0). \quad (\text{VIII.66})$$

On a donc

$$\frac{dM_\phi}{dt}(t) \geq \bar{N}(t) (\mu b M_\phi(t) - 1).$$

D'après cette inégalité différentielle et l'hypothèse (VIII.65), on a

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, M_\phi(t) > 1.$$

En utilisant ce résultat dans (VIII.66), on obtient

$$\frac{dM_\phi}{dt}(t) \geq \mu^2 a M_\phi(t),$$

soit d'après le lemme de Grönwall :

$$M_\phi(t) \geq M_\phi(0) e^{\mu^2 a t}.$$

Or, la masse de la solution ne peut que décroître. En effet, avec la fonction test constante égale à 1, on obtient

$$\frac{d}{dt} \int_{-\infty}^0 \bar{p}(v, t) dv = -\bar{N}(t).$$

Par conséquent,

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, M_\phi(t) \leq \int_{-\infty}^0 \bar{p}^0(v) dv.$$

Cela constitue une contradiction, la solution ne peut donc pas être globale en temps. ■

4.c. Changement de variables auto-similaire et profil amélioré

Nous allons appliquer l'idée générale utilisée par Herrero et Velazquez dans [152], [151] et [153] afin d'avoir des informations plus précises sur l'explosions que les informations à l'ordre un données par notre premier changement de variable.

Posons d'une part les variables

$$y = \frac{v}{\sqrt{T-t}} \quad \text{et} \quad \tau = -\ln(T-t),$$

On a alors

$$v = e^{-\frac{\tau}{2}} y \quad \text{et} \quad t = T - e^{-\tau}.$$

On calcule ensuite

$$\frac{\partial q}{\partial y} = e^{-\frac{\tau}{2}} \frac{\partial p}{\partial v},$$

$$\frac{\partial^2 q}{\partial y^2} = e^{-\tau} \frac{\partial^2 p}{\partial v^2},$$

$$\bar{N}(\tau) := -a \frac{\partial q}{\partial y}(0, \tau) = e^{-\frac{\tau}{2}} \frac{\partial p}{\partial v}(0, t) = e^{-\frac{\tau}{2}} N(t),$$

puis, en remarquant qu'au sens des distribution on a $\delta_{V_R}(e^{-\frac{\tau}{2}} y) = e^{-\frac{\tau}{2}} \delta_{e^{\frac{\tau}{2}} V_R}(y)$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial q}{\partial \tau} &= -\frac{y}{2} e^{-\frac{\tau}{2}} \frac{\partial p}{\partial v} + e^{-\tau} \frac{\partial p}{\partial t} \\ &= -\frac{y}{2} \frac{\partial q}{\partial y} + e^{-\tau} \left(-(-e^{-\frac{\tau}{2}} y + bN(t)) \frac{\partial p}{\partial v} + p + a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} + \delta_{V_R}(e^{-\frac{\tau}{2}} y) N(t), \right) \\ &= -\frac{y}{2} \frac{\partial q}{\partial y} - (-e^{-\tau} y + b\bar{N}(\tau)) \frac{\partial q}{\partial y} + q + a \frac{\partial^2 q}{\partial y^2} + \delta_{e^{\frac{\tau}{2}} V_R}(y) \bar{N}(\tau). \end{aligned}$$

Cela donne le système équivalent

$$\begin{cases} \frac{\partial q}{\partial \tau} + \frac{\partial}{\partial y} [(-y e^{-\tau} + b\bar{N}(\tau))q] + \frac{y}{2} \frac{\partial q}{\partial y} - a \frac{\partial^2 q}{\partial y^2} = \delta_{e^{\frac{\tau}{2}} V_R}(y) \bar{N}(\tau), \\ \bar{N}(\tau) = -a \frac{\partial q}{\partial y}(0, \tau), \quad q(0, \tau) = q(-\infty, \tau) = 0. \end{cases} \quad (\text{VIII.67})$$

Nous avons donc démontré le résultat rigoureux suivant.

Théorème VIII.15 (Système équivalent dans les variables auto-similaires)

Supposons $V_F = 0$ et $b \in \mathbb{R}_+^*$. Posons d'une part les variables

$$y = \frac{v}{\sqrt{T-t}} \quad \text{et} \quad \tau = -\ln(T-t),$$

et d'autre part les fonctions définies par

$$q(y, \tau) = p(v, t) \quad \text{et} \quad \bar{N}(\tau) = \sqrt{T-t} N(t),$$

alors pour toute solution forte à décroissance rapide (p, N) du problème (VII.5), le couple (q, \bar{N}) vérifie le système (VIII.67).

Ce système nous donne un outil pour étudier plus précisément le profil asymptotique lors d'une explosion en temps fini. En effet, si une solution (p, N) de (VII.5) explose en temps fini au temps T , la solution de (VIII.67) est globale en temps et on peut s'attendre alors qu'elle converge vers un état stationnaire.

Un état stationnaire régulier ϕ du système, atteint asymptotiquement lorsque $\tau \rightarrow +\infty$, vérifie

$$\begin{cases} \left(\frac{y}{2} + b\bar{N}_\infty\right) \phi'(v) = a\phi''(v), \\ \phi(0) = 0, \quad \phi'(0) = -\frac{\bar{N}_\infty}{a}. \end{cases} \quad (\text{VIII.68})$$

La solution de cette équation différentielle ordinaire rétrograde s'écrit

$$\phi'(y) = -\frac{\bar{N}_\infty}{a} e^{\frac{y^2}{4a} + \frac{b\bar{N}_\infty}{a}y}.$$

Cela donne pour ϕ l'expression

$$\phi(y) = \frac{\bar{N}_\infty}{a} \int_y^0 e^{\frac{w^2}{4a} + \frac{b\bar{N}_\infty}{a}w} dw,$$

que l'on peut mettre sous la forme

$$\phi(y) = \frac{\bar{N}_\infty}{a} e^{-\frac{b^2\bar{N}_\infty^2}{a}} \int_y^0 e^{\frac{(w+2b\bar{N}_\infty)^2}{4a}} dw.$$

Remarquons pour commencer que ce profil ϕ est cohérent avec le profil stationnaire (VIII.53) donné précédemment par le changement de variable naïf $\tilde{x} = \lambda x, \tilde{t} = \lambda^2 t$. En effet, si l'on retire dans

$$\frac{1}{4a}y^2 + \frac{b\bar{N}_\infty}{a}y$$

le terme en y^2 qui devient négligeable par rapport au terme en y au voisinage de 0, on obtient :

$$\phi(y) \simeq \frac{\bar{N}_\infty}{a} \int_y^0 e^{\frac{b\bar{N}_\infty}{a}w} dw = \frac{1}{b} \left(1 - e^{-\frac{b\bar{N}_\infty}{a}y}\right),$$

c'est à dire très exactement un état stationnaire de (VIII.52) qui a le même taux de décharge \bar{N}_∞ .

Si l'on trouve une solution q de (VIII.67) qui converge vers le profil stationnaire ϕ uniformément sur tout compact lorsque $t \rightarrow +\infty$, on aura trouvé le profil explicite de l'explosion en temps fini. Si on est capable de montrer que pour toute donnée initiale q^0 il y a convergence vers un profil stationnaire de la forme ϕ pour une certaine valeur \bar{N}_∞ , on obtient alors un profil universel pour l'explosion.

Nous ne pouvons à l'heure actuelle pas produire dans ce document une démonstration rigoureuse de l'existence d'une telle solution, aussi nous contentons-nous d'apporter des arguments heuristiques pour soutenir au moins l'idée de l'existence d'une solution particulière qui vérifie ce résultat.

Posons

$$\varphi(y) = \phi(\max(y, V_R e^{\frac{\tau}{2}})),$$

et

$$q(y, \tau) = \psi(y, \tau)\varphi(y). \quad (\text{VIII.69})$$

Remarquons pour commencer que si l'on impose

$$\psi(0, \tau) = 1,$$

on a alors

$$\bar{N}(\tau) = -a \left(\frac{\partial \psi}{\partial y}(0, \tau) \varphi(0) + \psi(0, \tau) \frac{\partial \varphi}{\partial y}(0, \tau) \right) = \bar{N}_\infty.$$

Une telle solution a un taux de décharge constant \bar{N}_∞ , ce qui simplifie le problème et en retire l'aspect non-linéaire. De plus, ϕ décrit alors bien le profil asymptotique au voisinage de $V_F = 0$.

Supposons que la fonction ψ est de classe \mathcal{C}^1 sur R_- . À droite de $V_R e^{\frac{\tau}{2}}$, c'est-à-dire en $(V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+$, on a

$$\frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+, \tau) = \frac{\partial q}{\partial \psi}(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) \varphi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) + \psi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) \frac{\partial \varphi}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+, \tau)$$

et à gauche, c'est-à-dire en $(V_R e^{\frac{\tau}{2}})^-$, on a

$$\frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^-, \tau) = \frac{\partial q}{\partial \psi}(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) \varphi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau).$$

Cela donne

$$\frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^-, \tau) - \frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+, \tau) = \psi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) \frac{\bar{N}_\infty}{a} e^{-\frac{V_R^2}{4a} e^{-\tau} + \frac{b\bar{N}_\infty V_R}{a} e^{\frac{\tau}{2}}}.$$

Par conséquent, si l'on impose

$$\psi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) = e^{-\frac{V_R^2}{4a} e^{-\tau} - \frac{b\bar{N}_\infty V_R}{a} e^{\frac{\tau}{2}}},$$

on vérifie la condition de raccord imposée par la masse de Dirac dans (VIII.67) :

$$\frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^-, \tau) - \frac{\partial q}{\partial y}((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+, \tau) = \frac{\bar{N}_\infty}{a}.$$

On peut donc à présent s'intéresser à l'équation en dehors du point $V_R e^{\frac{\tau}{2}}$ et sans la singularité dans le second membre. En injectant la formulation (VIII.69) dans (VIII.67) et en utilisant l'équation vérifiée par ϕ et donc par φ , on obtient l'équation pour ψ

$$\begin{aligned} & \left(\frac{\partial \psi}{\partial \tau} + (-y e^{-\tau} + \frac{y}{2} + b\bar{N}_\infty) \frac{\partial \psi}{\partial y} - a \frac{\partial^2 \psi}{\partial y^2} \right) \varphi \\ & + \left(\frac{\partial \varphi}{\partial \tau} - y e^{-\tau} \frac{\partial \varphi}{\partial y} - e^{-\tau} \varphi \right) \psi - a \frac{\partial \psi}{\partial y} \frac{\partial \varphi}{\partial y} = 0. \end{aligned} \quad (\text{VIII.70})$$

• Pour $y < V_R e^{\frac{\tau}{2}}$, φ est constante en espace et strictement positive, l'équation précédente devient alors le système à frontière mobile

$$\begin{cases} \frac{\partial \psi}{\partial \tau} - \psi e^{-\tau} + \left(-y e^{-\tau} + \frac{y}{2} + b\bar{N}_\infty \right) \frac{\partial \psi}{\partial y} - a \frac{\partial^2 \psi}{\partial y^2} = -\frac{\partial_\tau \varphi}{\varphi}, \\ \psi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) = e^{-\frac{V_R^2}{4a} e^{-\tau} - \frac{b\bar{N}_\infty V_R}{a} e^{\frac{\tau}{2}}}, \\ \psi(-\infty, \tau) = 0. \end{cases} \quad (\text{VIII.71})$$

On peut raisonnablement s'attendre à ce que la solution de cette équation tendent uniformément vers 0 en un sens adapté à la mobilité de la frontière lorsque $\tau \rightarrow +\infty$.

- Pour $V_R e^{\frac{\tau}{2}} < y < 0$, $\varphi = \phi$ et l'équation pour ψ devient

$$\begin{cases} \frac{\partial \psi}{\partial \tau} - \left(y \frac{\partial \varphi}{\partial y} + \phi \right) e^{-\tau} \psi + \left(-y e^{-\tau} + \frac{y}{2} + b\bar{N}_\infty - a \frac{\partial_y \phi}{\phi} \right) \frac{\partial \psi}{\partial y} - a \frac{\partial^2 \psi}{\partial y^2} = 0, \\ \psi(0, \tau) = 1, \\ \psi(V_R e^{\frac{\tau}{2}}, \tau) = e^{-\frac{V_R^2}{4a}} e^{-\tau} - \frac{b\bar{N}_\infty V_R}{a} e^{\frac{\tau}{2}}. \end{cases} \quad (\text{VIII.72})$$

La fonction constante égale à 1 sur \mathbb{R}_- est un état stationnaire, car la condition de bord à gauche disparaît à l'infini quand $\tau \rightarrow +\infty$. On peut donc raisonnablement s'attendre à ce que la solution ψ tende uniformément vers 1 lorsque $\tau \rightarrow +\infty$ sur tout compact de \mathbb{R}_- .

- Le seul point qui semble pouvoir poser problème est le raccord de la dérivée de ψ en $V_R e^{\frac{\tau}{2}}$. L'espoir est permis que le paramètre \bar{N}_∞ qui est pour l'instant arbitraire permet de vérifier la condition de continuité de la dérivée de ψ , soit

$$\frac{\partial \psi}{\partial y} \left((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^-, \tau \right) = \frac{\partial \psi}{\partial y} \left((V_R e^{\frac{\tau}{2}})^+, \tau \right).$$

Nos conjectures sur l'explosion en temps fini :

Démontrer ces trois points rigoureusement suffit à construire une solution (q, \bar{N}) du problème (VIII.67) de la forme

$$q(y, \tau) = \frac{\bar{N}_\infty}{a} e^{-\frac{b^2 \bar{N}_\infty^2}{a}} \psi(y, \tau) \int_{\max(y, V_R e^{\frac{\tau}{2}})}^0 e^{\frac{(w+2b\bar{N}_\infty)^2}{4a}} dw,$$

avec

$$\bar{N}(\tau) = \bar{N}_\infty,$$

c'est-à-dire un solution (p, N) du problème initial (VII.5) qui explose en temps fini en T et vérifie

$$p(v, t) = \frac{\bar{N}_\infty}{a} \psi \left(\frac{v}{\sqrt{T-t}}, -\ln(T-t) \right) e^{-\frac{b^2 \bar{N}_\infty^2}{a}} \int_{\max(\frac{v}{\sqrt{T-t}}, V_R)}^{V_F} e^{\frac{(w+2b\bar{N}_\infty)^2}{4a}} dw,$$

avec

$$N(t) = \frac{\bar{N}_\infty}{\sqrt{T-t}}.$$

et où la quantité

$$\psi \left(\frac{v}{\sqrt{T-t}}, -\ln(T-t) \right)$$

vérifie

$$\psi(V_R, -\ln(T-t)) = e^{-\frac{V_R^2}{4(T-t)a} - \frac{b\bar{N}_\infty V_R}{a\sqrt{T-t}}}, \quad \psi(V_F, -\ln(T-t)) = 1,$$

et converge vers 0 sur tout compact de $]V_R, V_F[$ et sur tout compact de $] -\infty, V_R[$ lorsque t tend vers T .

Une interprétation importante du profil asymptotique ϕ lorsque t tend vers T et v tend vers V_F est celle du comportement de p en ce temps et en ce point. Comme on l'a vu, au voisinage de

V_F le profil asymptotique ϕ est proche de l'état stationnaire (VIII.53) du problème limite "naif" (VIII.52), ce qui signifie un profil asymptotique en

$$p(v, t) \simeq \frac{1}{b} \left(1 - e^{\frac{bN_\infty}{\sqrt{T-t}} v} \right), \quad t \rightarrow T, v \rightarrow V_F,$$

c'est à dire qu'au temps limite $t = T$ de l'explosion, la condition de bord $p(V_F, 0) = 0$ n'est plus satisfaite. L'onde qui s'écrase contre le bord de façon singulière a une hauteur qui est nécessairement de $1/b$, indépendamment du taux de décharge N_∞ . Cela peut s'expliquer par le fait que plus b est grand, plus la portion de masse qui suffit à créer un événement mésoscopique de synchronisation est petite : pour une forte connectivité, une petite partie du réseau suffit, en déchargeant à l'unisson, à créer une synchronie, et donc à représenter une information.

Une question semble rester complètement ouverte : celle de la divergence de la norme $\|p(\cdot, t)\|_\infty$ quand t tend vers T .

Notons pour conclure deux choses.

- On peut penser en première approche qu'il y a une contradiction entre la convergence de ψ vers 0 sur $]V_R, V_F[$ dans les variables (v, t) et vers 1 dans les variables (y, τ) . C'est en fait parfaitement compatible si la vitesse de convergence vers 1 est inférieure à $\sqrt{T-t}$: ψ converge vers 0 au voisinage de $V_R e^{\frac{\tau}{2}}$ dans les variables (y, τ) , et dans ces variables $V_R e^{\frac{\tau}{2}}$ part vers $-\infty$, d'où une convergence globale vers 1. En revanche, dans les variables originelle, c'est l'inverse qui se produit. Le voisinage de 0 se rétrécit et nous gageons qu'il est possible de montrer que c'est vers 0 que tend ψ sur $]V_R, V_F[$ (sinon on perdrait la conservation de la masse pour p).
- Notre méthode ne voit pas les explosions qui se concentrent en une masse de Dirac. Nous ne percevons que le cas limite auto-similaire. Des simulations numériques effectuées par Zhennan Zhou et auxquelles nous avons eu accès lors d'un échange informel ont confirmé l'existence d'un profil qui s'écrase à la hauteur $\frac{1}{b}$, mais ont également indiquée l'existence d'autres types d'explosion en temps fini qui, elles, concentrent la masse.

IX. Analyse du modèle avec délai synaptique

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
les mathématiciennes

María José Caceres, Delphine Salort et Ricarda Schneider.

Les résultats présentés ci-dessous sont présents dans l'article [66].

AUCUN résultat analytique n'a été pour l'instant démontré pour le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite affublé d'un délai synaptique d strictement positif. L'article [68] de María José Caceres et Ricarda Schneider dans lequel ce modèle a été introduit ne présente que des simulations numériques et des propriétés pour le cas $d = 0$; les simulations montrent des comportements intéressants – des solutions périodiques, l'absence d'explosion en temps fini, des explosions en temps infini – qui n'ont jamais été observées dans le système sans délai.

Dans cette section et la suivante, nous faisons l'analyse qualitative du modèle Intègre et tire avec bruit, fuite et délai. Plus précisément, nous nous intéressons au problème

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))] - a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N(t), \\ N(t) &= -a \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad t \in \mathbb{R}_+, \quad N(t) = N^0(t) \geq 0, \quad t \in [-d, 0], \\ p(v, 0) &= p^0(v) \geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1, \quad p(V_F, t) = 0, \quad p(-\infty, t) = 0. \end{aligned} \tag{IX.1}$$

Remarque IX.1. Les équations ci-dessus requièrent à la fois $N(0) = N^0(0)$ et $N(0) = -a \frac{\partial p^0}{\partial v}(V_F)$, ce qui impose pour les solutions régulières la condition de compatibilité

$$N^0(0) = -a \frac{dp^0}{dv}(V_F).$$

1. Existence et unicité des solutions pour le modèle avec délai

Comme dans le cas du modèle ITBFR sans délai (voir [76]), nous utilisons des changements de variables pour réécrire le système comme un problème de type Stefan avec frontière libre.

1.a. Changements de variables et problèmes équivalents

Supposons sans perte de généralité que $V_F = 0$ et $a = 1$.

Premier changement de variables

Notons $\mu(t) = \bar{b} + bN(t - d)$.
Posons le changement de variable

$$y = e^t v \quad \text{et} \quad \tau = \frac{1}{2}(e^{2t} - 1),$$

que l'on peut écrire également sous la forme

$$v = \frac{y}{\sqrt{2\tau + 1}} \quad \text{et} \quad t = \frac{1}{2} \ln(2\tau + 1).$$

On pose également partout où cette quantité est bien définie et pour toute solution p ,

$$w(y, \tau) = \alpha(\tau)p(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))),$$

où

$$\alpha(\tau) = \frac{1}{\sqrt{2\tau + 1}}.$$

On fait les calcul suivants :

$$\begin{aligned} \frac{\partial w}{\partial \tau}(y, \tau) &= \alpha'(\tau)p(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) + y\alpha'(\tau)\alpha(\tau)\frac{\partial p}{\partial v}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) \\ &\quad - \alpha'(\tau)\frac{\partial p}{\partial t}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))), \end{aligned} \quad (\text{IX.2})$$

et

$$\frac{\partial w}{\partial y}(y, \tau) = \alpha(\tau)^2 \frac{\partial p}{\partial v}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))),$$

et

$$\frac{\partial^2 w}{\partial y^2}(y, \tau) = \alpha(\tau)^3 \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))).$$

On a d'après l'équation vérifiée par p ,

$$\begin{aligned} -\alpha'(\tau)\frac{\partial p}{\partial t}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) &= -\alpha'(\tau)\left(y\alpha(\tau)\frac{\partial p}{\partial v}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau)))\right. \\ &\quad \left.+ p(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) - \mu(-\ln(\alpha(\tau)) - d)\frac{\partial p}{\partial v}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau)))\right. \\ &\quad \left.+ \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) + N(-\ln(\alpha(\tau)))\delta_{V_R}(y\alpha(\tau))\right). \end{aligned} \quad (\text{IX.3})$$

Donc, sachant que l'on a $-\alpha'(\tau) = \alpha(\tau)^3$,

$$\begin{aligned} -\alpha'(\tau)\frac{\partial p}{\partial t}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) &= -y\alpha'(\tau)\alpha(\tau)\frac{\partial p}{\partial v}(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) \\ &\quad - \alpha'(\tau)p(y\alpha(\tau), -\ln(\alpha(\tau))) - \mu(-\ln(\alpha(\tau)) - d)\alpha(\tau)\frac{\partial w}{\partial y}(y, \tau) \\ &\quad + \frac{\partial^2 w}{\partial y^2}(y, \tau) - \alpha'(\tau)N(-\ln(\alpha(\tau)))\delta_{\frac{V_R}{\alpha(\tau)}}(y) \end{aligned} \quad (\text{IX.4})$$

De plus,

$$N(-\ln(\alpha(\tau))) = -\frac{\partial p}{\partial v}(0, -\ln(\alpha(\tau))) = -\frac{1}{\alpha(\tau)^2} \frac{\partial w}{\partial y}(0, \tau).$$

Cela donne en injectant (IX.4) dans (IX.2),

$$\frac{\partial w}{\partial \tau}(y, \tau) = \frac{\partial^2 w}{\partial y^2}(y, \tau) - \mu \left(-\ln(\alpha(\tau)) - d \right) \alpha(\tau) \frac{\partial w}{\partial y}(y, \tau) - \alpha(\tau) \frac{\partial w}{\partial y}(0, \tau) \delta_{\frac{v_R}{\alpha(\tau)}}(y).$$

Posons

$$M(\tau) = -\frac{\partial w}{\partial y}(0, \tau) = \alpha^2(\tau)N(\tau).$$

La fonction w est alors solution du système

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau}(y, \tau) = \frac{\partial^2 w}{\partial y^2}(y, \tau) - \alpha(\tau)\mu(t-d) \frac{\partial w}{\partial y}(y, \tau) + M(\tau)\delta_{\frac{v_R}{\alpha(\tau)}}(y) & y \in]-\infty, 0], \quad \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = -\frac{\partial w}{\partial y}(0, \tau) & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ w(-\infty, \tau) = w(0, \tau) = 0 & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ w(y, 0) = w_I(y) & y \in]-\infty, 0]. \end{cases}$$

Second changement de variables

Notons $t_\omega = -\log(\alpha(\omega))$. On fait le deuxième changement de variable

$$x = y - \int_0^\tau \mu(t_\omega - D) \alpha(\omega) d\omega = y - \int_0^\tau \mu(-\log(\alpha(\omega)) - D) \alpha(\omega) d\omega, \quad (\text{IX.5})$$

et on définit pour $\tau \in \mathbb{R}_+$

$$s(\tau) := - \int_0^\tau \mu(-\log(\alpha(\omega)) - d) \alpha(\omega) d\omega.$$

La fonction u définie par $u(x, \tau) = w(y, \tau)$ est solution du système

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau}(x, \tau) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x, \tau) + M(\tau)\delta_{s(\tau)+\frac{v_R}{\alpha(\tau)}}(x) & x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in \mathbb{R}_+, \\ s(\tau) = - \int_0^\tau \mu(-\log(\alpha(\omega)) - d) \alpha(\omega) d\omega & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = -\frac{\partial u}{\partial x}(s(\tau), \tau) & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(-\infty, \tau) = u(s(\tau), \tau) = 0 & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(x, 0) = u^0(x) & x \in]-\infty, 0]. \end{cases} \quad (\text{IX.6})$$

Autre formulation du problème

Dans le système (IX.6), le terme $\mu(-\log(\alpha(\omega)) - d) = \mu(t-d)$ dépend d'un temps $t-d$ qu'il n'est pas facile d'exprimer en fonction de τ et, surtout, de $M(\tau)$. Si l'on souhaite utiliser un système qui ne fait intervenir que $M(\tau)$ et non $M(\tau)$ et $M(t-d)$, on peut faire un changement de variable dans l'intégrale de la formulation de $s(\tau)$.

En effet, puisque $\tau = \frac{1}{2}(e^{2t} - 1)$, on peut associer à la quantité $t-d$ une valeur $\tau_d = \frac{1}{2}(e^{2(t-d)} - 1)$. Posons alors

$$\bar{d} = (1 - e^{-2d}) > 0.$$

On a alors $\tau_d = \tau(1 - \bar{d}) - \frac{\bar{d}}{2}$ et :

$$N(t-d) = \alpha^{-2}(\tau_d)M(\tau_d) = \alpha^{-2} \left((1 - \bar{d})\tau - \frac{1}{2}\bar{d} \right) M \left((1 - \bar{d})\tau - \frac{1}{2}\bar{d} \right). \quad (\text{IX.7})$$

On peut alors écrire $s(\tau)$ en fonction de τ et du nouveau délai \bar{d} de la façon suivante

$$\begin{aligned} s(\tau) &= -\bar{b}(\sqrt{2\tau+1}-1) - b \int_0^\tau N(t_\omega - d)\alpha(\omega) d\omega \\ &= -\bar{b}(\sqrt{2\tau+1}-1) - b \int_0^\tau \alpha^{-2} \left((1-\bar{d})\omega - \frac{1}{2}\bar{d} \right) M \left((1-\bar{d})\omega - \frac{1}{2}\bar{d} \right) \alpha(\omega) d\omega, \end{aligned} \quad (\text{IX.8})$$

puis avec le changement de variable $z = (1-\bar{d})\omega - \frac{1}{2}\bar{d}$,

$$s(\tau) = -\bar{b}(\sqrt{2\tau+1}-1) - \frac{b}{\sqrt{1-\bar{d}}} \int_{-\frac{1}{2}\bar{d}}^{(1-\bar{d})\tau - \frac{1}{2}\bar{d}} M(z)\alpha^{-1}(z) dz. \quad (\text{IX.9})$$

En notant $M^0(\tau) = \alpha^2(\tau)N^0(\frac{1}{2}\log(2\tau+1))$, on aboutit au système équivalent à frontière libre

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{\partial u}{\partial \tau}(x, \tau) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x, \tau) + M(\tau)\delta_{s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}}(x), & x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in \mathbb{R}_+, \\ s(\tau) = -\bar{b}(\sqrt{2\tau+1}-1) - \frac{b}{\sqrt{1-\bar{d}}} \int_{-\frac{1}{2}\bar{d}}^{(1-\bar{d})\tau - \frac{1}{2}\bar{d}} M(z)\alpha^{-1}(z) dz, & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = -\frac{\partial u}{\partial x}(s(\tau), \tau), & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = M^0(\tau) > 0, & \tau \in]-\frac{\bar{d}}{2}, 0], \\ u(-\infty, \tau) = u(s(\tau), \tau) = 0, & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(x, 0) = u_I(x), & x \in]-\infty, 0]. \end{array} \right. \quad (\text{IX.10})$$

Lorsque $\bar{d} = 0$ on retrouve le problème (VII.10) étudié dans [76].

Définition des solutions

Nous donnons pour les deux systèmes équivalents (IX.6) et (IX.10) une définition semblable à celle que donnent les auteurs de [76] pour le système (VII.10) (définition VII.7 ci-dessus) :

Définition IX.2 (Solutions fortes pour le problème de Stefan). *Soit $u^0(x)$ une fonction positive de $\mathcal{C}(-\infty, 0] \cap C^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0] \cap L^1(-\infty, 0[)$ telle que $u^0(0) = 0$. Supposons que $\frac{du^0}{dx}$ tend vers 0 en $-\infty$ et admet des limites à droite et à gauche de V_R . On dit que u est une solution forte de (IX.6) (de manière équivalente de (IX.10)) pour la donnée initiale u^0 sur l'intervalle $J = [0, T[$ ou $J = [0, T]$, pour $T \in \mathbb{R}_+^*$ donné, si :*

1. la fonction M est continue sur J ;
2. la fonction u est continue dans $\{(x, \tau) : -\infty < x \leq s(\tau), \tau \in J\}$ et pour tout $\tau \in J$, $u(\tau) \in L^1(-\infty, s(\tau)[)$;
3. si on note $s_1(\tau) := s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}$, alors $\partial_{xx}u$ et $\partial_\tau u$ sont continues dans $\{(x, \tau) : x \in (-\infty, s(\tau)) \setminus \{s_1(\tau)\}, \tau \in J \setminus \{0\}\}$;
4. les quantités $\partial_x u(s_1(\tau)^-, \tau)$, $\partial_x u(s_1(\tau)^+, \tau)$, $\partial_x u(s(\tau)^-, t)$ sont bien définies ;
5. la fonction $\partial_x u$ tend vers 0 en $-\infty$;
6. Les équations (IX.6) (respectivement (IX.10)) sont satisfaites au sens des distributions dans $\{(x, \tau) : -\infty < x \leq s(\tau), \tau \in J\}$ et au sens classique dans $\{(x, \tau) : x \in (-\infty, s(\tau)) \setminus \{s_1(\tau)\}, \tau \in J \setminus \{0\}\}$.

Rappelons que "satisfaites au sens des distribution" équivaut ici au fait que u présente en $x = s_1(\tau)$ un saut de taille $M(\tau)$. En effet, le lemme suivant de [76] s'étend trivialement au système (IX.6) car sa démonstration ne fait pas intervenir l'expression de $s(\tau)$.

Lemme IX.3 (Propriétés *a priori*). *Soit u une solution de (IX.6) au sens de la définition IX.2. Alors :*

1. *la masse est conservée : $\forall \tau \in \mathbb{R}_+, \int_{-\infty}^{s(\tau)} u(x, \tau) dx = \int_{-\infty}^0 u^0(x) dx$;*
2. *Le flux à travers le point $s_1(\tau) := s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}$ est exactement l'intensité du terme source :*

$$M(\tau) := -\partial_x u(s(\tau), \tau) = \partial_x u(s_1(\tau)^-, \tau) - \partial_x u(s_1(\tau)^+, \tau) ;$$

3. *si $\bar{b} \leq 0$ et $b < 0$ (respectivement $\bar{b} \geq 0$ et $b > 0$), la frontière libre $\tau \mapsto s(\tau)$ est une fonction strictement croissante (respectivement strictement décroissante).*

1.b. Construction des solutions locales

À l'instar de l'auteur et des autrices de [76] dont nous avons rappelé la méthode dans la section VII, nous allons écrire M comme solution d'un problème de point fixe afin de déduire l'existence et l'unicité d'une solution M sur un court intervalle de temps. Ensuite, nous récupérerons u grâce à une formule de Duhamel en fonction de M et du noyau de la chaleur. À toutes fins utiles, rappelons ce dernier :

$$G(x, \tau, \xi, \eta) = \frac{1}{\left(4\pi(\tau - \eta)\right)^{\frac{1}{2}}} e^{-\frac{(x - \xi)^2}{4(\tau - \eta)}} .$$

L'adjonction d'un délai de transmission d dans le modèle le rend linéaire sur l'intervalle de temps $[0, d]$ dans les variables d'origine puisque le terme non-linéaire ne dépend alors que de la condition initiale N^0 , c'est-à-dire dans les nouvelles variables pour $\tau \leq \frac{1}{2}(e^{2d} - 1) = \frac{\bar{d}}{2(1-d)}$. Le problème n'est donc plus vraiment à frontière libre sur des courtes périodes de temps et nous allons exploiter cet aspect pour simplifier la démonstration.

Plus précisément, sur tout intervalle de temps de taille au plus $\frac{1}{2}(e^{2d} - 1) = \frac{\bar{d}}{2(1-d)}$, les systèmes (IX.6) et (IX.10) sont équivalents au système linéaire

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial \tau}(x, \tau) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x, \tau) + M(\tau) \delta_{s(\tau) + \frac{V_R}{\alpha(\tau)}}(x) & x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in \mathbb{R}_+, \\ s(\tau) = -\int_0^\tau I(\omega) d\omega & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(-\infty, \tau) = u(s(\tau), \tau) = 0 & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ M(\tau) = -\frac{\partial u}{\partial x}(s(\tau), \tau) & \tau \in \mathbb{R}_+, \\ u(x, 0) = u_I(x), & x \in]-\infty, 0]. \end{cases} \quad (\text{IX.11})$$

où $I \in \mathcal{C}([0, +\infty[)$ est une donnée du problème. Pour revenir aux systèmes précédents, il suffit de poser

$$I(\omega) = \mu(-\log(\alpha(\omega)) - d) \alpha(\omega).$$

Ensuite, la démonstration de l'équation (VII.11) pour M dans le cas du système (VII.10) dans l'article [76] ne dépend pas de l'expression de $s(\tau)$ et le résultat est donc valable avec la même démonstration :

Théorème IX.4

Si la fonction u est une solution de (IX.11) au sens de la définition IX.2, alors la fonction continue M vérifie

$$\begin{aligned} M(\tau) = & -2 \int_{-\infty}^0 G(s(\tau), \tau, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \\ & + 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) d\eta \\ & - 2 \int_0^\tau M(\eta) \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \quad (\text{IX.12}) \end{aligned}$$

Démonstration : La démonstration étant identique à celle de [76], nous n'en faisons qu'un résumé. L'idée principale est d'utiliser l'identité de Green :

$$\frac{\partial}{\partial \xi} \left(G \frac{\partial u}{\partial \xi} - u \frac{\partial G}{\partial \xi} \right) - \frac{\partial}{\partial \tau} (Gu) = 0.$$

On intègre cette identité dans les régions

$$\{\xi \in (-\infty, s(\eta) + V_R \alpha(\eta)^{-1}), \eta \in (0, \tau)\}$$

et

$$\{\xi \in (s(\tau) + V_R \alpha(\tau)^{-1}, s(\tau)), \eta \in (0, \tau)\}$$

et on additionne les résultats. On fait ensuite des calculs sur les différents termes obtenus afin de les exprimer en fonction de M , G , $\partial_x G$ et u^0 sous des intégrales. ■

Grâce à cette formulation de M comme un problème de point fixe, on peut démontrer l'existence de solutions locales.

Théorème IX.5

Soit $u^0 \in \mathcal{C}([-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1([-\infty, V_R[\cup]V_R, 0])$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Alors il existe $T \in \mathbb{R}_+$ et une unique fonction $M \in \mathcal{C}([0, T])$ qui vérifie (IX.12) sur $[0, T]$.

Démonstration : Soit $\sigma, m \in \mathbb{R}_+$. Soit l'espace

$$C_{\sigma, m} = \{M \in \mathcal{C}([0, \sigma]) \mid \|M\|_\infty \leq m\},$$

où

$$\|M\|_\infty = \sup_{\tau \in [0, \sigma]} |M(\tau)|,$$

est également la norme sur $C_{\sigma, m}$.

Soit l'application

$$\begin{aligned} \mathcal{T} : M(\cdot) \mapsto & -2 \int_{-\infty}^0 G(s(\cdot), \cdot, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \\ & + 2 \int_0^\cdot M(\eta) \frac{\partial G}{\partial x}(s(\cdot), \cdot, s(\eta), \eta) d\eta \\ & - 2 \int_0^\cdot M(\eta) \frac{\partial G}{\partial x}(s(\cdot), \cdot, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta. \quad (\text{IX.13}) \end{aligned}$$

Posons

$$m = 1 + 2 \sup_{x \in]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0]} \left| \frac{du^0}{dx}(x) \right|.$$

• Montrons que pour σ assez petit, $\mathcal{T} : C_{\sigma, m} \rightarrow C_{\sigma, m}$.

D'une part,

$$\begin{aligned} \left\| 2 \int_{-\infty}^0 G(s(\cdot), \cdot, \xi, 0) \frac{du^0}{dx}(\xi) d\xi \right\|_{\infty} &= 2 \left\| \int_{-\infty}^0 G(s(\cdot), \cdot, \xi, 0) d\xi \right\|_{\infty} \sup_{x \in]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0]} \left| \frac{du^0}{dx}(x) \right| \\ &= 2 \sup_{x \in]-\infty, V_R[\cup]V_R, 0]} \left| \frac{du^0}{dx}(x) \right|. \end{aligned}$$

D'autre part, les applications à valeurs positives

$$\phi_1 : \tau \mapsto 2m \int_0^{\tau} \left| \frac{\partial G}{\partial x}(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right| d\eta,$$

et

$$\phi_2 : \tau \mapsto 2m \int_0^{\tau} \left| \frac{\partial G}{\partial x}(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) \right| d\eta,$$

sont continues sur $]0, \sigma]$ par les théorèmes généraux sur les intégrales à paramètres.

On calcule

$$\left| \frac{\partial G}{\partial x}(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right| = \frac{1}{2\sqrt{4\pi}} \frac{|s(\tau) - s(\eta)|}{|\tau - \eta|^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{(s(\tau) - s(\eta))^2}{4(\tau - \eta)}}.$$

La fonction continue I étant bornée sur tout compact, on note $I_{\sigma} = \sup_{\omega \in [0, \sigma]} |I(\omega)|$, et on a alors

$$|s(\tau) - s(\eta)| = \left| \int_{\eta}^{\tau} I(\omega) d\omega \right| \leq I_{\sigma} |\tau - \eta|.$$

Cela entraîne

$$\phi_1(\tau) \leq \frac{mI_{\sigma}}{\sqrt{4\pi}} \int_0^{\tau} \frac{1}{\sqrt{\tau - \eta}} d\eta = \frac{mI_{\sigma}}{\sqrt{4\pi}} \sqrt{\tau}.$$

On a alors $\lim_{\tau \rightarrow 0} \phi_1(\tau) = 0$ et la fonction ϕ_1 est continue sur $[0, \sigma]$, avec $\phi_1(0) = 0$.

De la même manière, on remarque que

$$|s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\tau)}| \geq |V_R| - I_{\sigma} |\tau - \eta| \geq |V_R| - I_{\sigma} \tau,$$

ce qui permet en utilisant l'inégalité $ze^{-z^2} \leq e^{-\frac{z^2}{2}}$, d'écrire

$$\phi_2(\tau) = \frac{1}{2\sqrt{4\pi}} \int_0^{\tau} \frac{|s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\eta)}|}{|\tau - \eta|^{\frac{3}{2}}} e^{-\frac{(s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\tau)})^2}{4(\tau - \eta)}} d\eta.$$

On a alors

$$\phi_2(\tau) \leq \frac{1}{\sqrt{4\pi}} \int_0^{\tau} \frac{1}{\tau - \eta} e^{-\frac{(s(\tau) - s(\eta) - \frac{V_R}{\alpha(\tau)})^2}{8(\tau - \eta)}} d\eta \leq \frac{1}{\sqrt{4\pi}} \int_0^{\tau} \frac{1}{\tau - \eta} e^{-\frac{(|V_R| - I_{\sigma}\tau)^2}{8(\tau - \eta)}} d\eta.$$

Quand τ est assez petit, $|V_R| - I_\sigma \tau \geq \frac{1}{2}|V_R|$ et on a en faisant le changement de variables $z = \frac{|V_R|}{2\sqrt{8(\tau-\eta)}}$,

$$\begin{aligned} \phi_2(\tau) &\leq \frac{1}{\sqrt{4\pi}} \int_0^\tau \frac{1}{\tau-\eta} e^{-\frac{(|V_R| - I_\sigma \tau)^2}{8(\tau-\eta)}} d\eta \leq \frac{1}{\sqrt{4\pi}} \int_0^\tau \frac{1}{\tau-\eta} e^{-\frac{V_R^2}{32(\tau-\eta)}} d\eta \\ &= \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_{\frac{|V_R|}{2\sqrt{8\tau}}}^{+\infty} \frac{1}{z} e^{-z^2} dz. \end{aligned}$$

On obtient donc $\lim_{\tau \rightarrow 0} \phi_2(\tau) = 0$ et la fonction ϕ_2 est continue sur $[0, \sigma]$, avec $\phi_2(0) = 0$.

Il existe donc par continuité un intervalle $[0, \zeta] \subset [0, \sigma]$ tel que

$$\sup_{\tau \in [0, \zeta]} |\phi_1(\tau)| < \frac{1}{2} \quad \text{et} \quad \sup_{\tau \in [0, \zeta]} |\phi_2(\tau)| < \frac{1}{2}.$$

Donc, nous avons, pour ce $\zeta \in \mathbb{R}_+$, pour tout $M \in C_{\zeta, m}$,

$$\left\| 2 \int_0^\cdot M(\eta) \frac{\partial G}{\partial x}(s(\cdot), \cdot, s(\eta), \eta) d\eta \right\|_\infty \leq \sup_{\tau \in [0, \zeta]} 2m \int_0^\tau \left| \frac{\partial G}{\partial x}(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right| d\eta < \frac{1}{2},$$

et de même

$$\left\| 2 \int_0^\cdot M(\eta) \frac{\partial G}{\partial x}(s(\cdot), \cdot, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta \right\|_\infty < \frac{1}{2}.$$

En réunissant les bornes obtenues, on obtient que pour σ assez petit et ne dépendant que de m et g , et donc que de $\frac{du^0}{dx}$ et g , l'application \mathcal{T} est bien définie comme application de $C_{\sigma, m}$ dans $C_{\sigma, m}$.

• Enfin, pour ce choix de σ , on a pour tout $M, N \in C_{\sigma, m}$, pour tout $\tau \in [0, \sigma]$,

$$\begin{aligned} |\mathcal{T}(M)(\tau) - \mathcal{T}(N)(\tau)| &\leq \frac{1}{m} \|M - N\|_\infty \left(2m \int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta), \eta) \right| d\eta \right. \\ &\quad \left. + 2m \int_0^\tau \left| \frac{\partial}{\partial x} G(s(\tau), \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) \right| d\eta \right) \\ &\leq \frac{1}{m} \left(\sup_{\tau \in [0, \sigma]} |\phi_1(\tau)| + \sup_{\tau \in [0, \sigma]} |\phi_2(\tau)| \right) \|M - N\|_\infty. \quad (\text{IX.14}) \end{aligned}$$

Or, $m \geq 1$, donc

$$\frac{1}{m} \left(\sup_{\tau \in [0, \sigma]} |\phi_1(\tau)| + 2 \sup_{\tau \in [0, \sigma]} |\phi_2(\tau)| \right) < \frac{1}{2m} + \frac{1}{2m} = \frac{1}{m} \leq 1.$$

Donc l'application \mathcal{T} est contractante sur l'espace métrique complet $C_{\sigma, m}$. Elle admet donc un unique point fixe M dans cet espace. ■

Lemme IX.6. Soit $I \in \mathcal{C}([0, T_0])$. Soit $u^0 \in \mathcal{C}(-\infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ une donnée initiale telle que $u^0(0) = 0$. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Alors il existe une unique solution forte maximale au problème (IX.11) au sens de la définition IX.2.

Démonstration : Soit M l'unique fonction obtenue par le théorème précédent sur un intervalle $[0, T]$.

Posons la fonction u définie par

$$u(x, \tau) = \int_{-\infty}^0 G(x, \tau, \xi, 0) u^0(\xi) d\xi - \int_0^\tau M(\eta) G(x, \tau, s(\eta), \eta) d\eta + \int_0^\tau M(\eta) G(x, \tau, s(\eta) + \frac{V_R}{\alpha(\eta)}, \eta) d\eta. \quad (\text{IX.15})$$

On vérifie par un calcul direct que c'est bien une solution. La régularité et la décroissance nécessaire sont des conséquence de l'expression de u , des propriétés du noyau de la chaleur G et de celles de l'intégrale. Par existence et unicité locale de M , cette solution est unique et se prolonge en une solution maximale en temps. ■

On déduit ensuite facilement le résultat suivant.

Théorème IX.7 (Existence locale pour le problème de type Stefan)

Soit $u^0 \in \mathcal{C}(\cdot - \infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(\cdot - \infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ une donnée initiale telle que $u^0(0) = 0$. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Alors il existe une unique solution forte maximale aux problèmes (IX.6) et (IX.10) au sens de la définition IX.2.

Démonstration : Comme nous l'avions annoncé, les systèmes (IX.6) et (IX.10) peuvent s'écrire sous la forme du système (IX.11) avec le choix $I(\omega) = \mu(-\log(\alpha(\omega)) - D)\alpha(\omega)$, sur tout intervalle de temps de longueur au plus $\frac{1}{2}(e^{2D} - 1) = \frac{\bar{D}}{2(1-\bar{D})}$. Par conséquent, pour tout temps $\tau \in [0, \frac{1}{2}(e^{2D} - 1)]$ (respectivement $\tau \in [0, \frac{\bar{D}}{2(1-\bar{D})}]$), il existe $T_1 \in]0, \tau]$ et une unique solution forte aux systèmes (IX.6) et (IX.10) définies en temps sur $[0, T_1]$.

Si $T_1 = \frac{1}{2}(e^{2D} - 1)$, alors on utilise $u(\cdot, T_1)$ et les valeurs de M sur l'intervalle $[0, \frac{1}{2}(e^{2D} - 1)]$ comme conditions initiales et paramètres pour le système (IX.11) de façon à avoir une solution sur un intervalle $[0, T_2]$, $T_2 \leq e^{2D} - 1$.

On répète cette procédure jusqu'à obtenir le temps d'existence maximal pour la solution. La solution est unique par construction et par unicité pour le problème (IX.11). ■

On récupère enfin une solution forte maximale pour le problème initial.

Théorème IX.8

Soit $p^0 \in \mathcal{C}((-\infty, V_F]) \cap \mathcal{C}^1(\cdot - \infty, V_R[\cup]V_R, V_F]) \cap L^1(\cdot - \infty, V_F[)$ et $N^0 \in \mathcal{C}([-d, 0])$ des fonctions positives telles que $p^0(V_F) = 0$, $N^0(0) = -a\frac{dp^0}{dv}(V_F)$, p^0 est à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$, et $\frac{dp^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Alors il existe un temps maximal $T^* \in]0, +\infty]$ et une unique solution forte maximale au problème (IX.1) sur l'intervalle de temps $[0, T^*[$.

Démonstration : On fait à l'envers les changements de variables afin d'obtenir la solution au problème initial. ■

Remarque IX.9. En utilisant la formule de Duhamel pour u et en revenant à p , on montre que si p^0 est à décroissance rapide en $-\infty$, alors $p(\cdot, t)$ est à décroissance rapide à $-\infty$ pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+^*$. Nous utiliserons cette propriété naturelle par la suite, souvent de façon implicite.

Remarque IX.10. La démonstration que nous avons faites donne également des solutions maximales fortes pour le modèle couplé inhibiteur-excitateur auquel on ajoute un délai, c'est-à-dire le modèle étudié dans l'article [68] de María José Caceres et Ricarda Schneider ; en effet, pour les temps inférieur au délai, les deux équations se découplent et notre méthode résout alors chacune d'entre elle indépendamment.

1.c. Critère de maximalité

Plusieurs résultats obtenus par l'auteur et les autrices de [76] pour le système sans délai synaptiques s'étendent naturellement et sans démonstration aux problèmes (IX.6) et (IX.10). En effet, leurs démonstrations reposent sur des aspects du système qui ne changent pas avec l'adjonction du délai. Il s'agit des théorèmes VII.9, VII.10, VII.11 et VII.12.

Par soucis d'exhaustivité, nous les réécrivons ici pour le problème avec délai⁵³.

Lemme IX.11. Soit $u^0 \in \mathcal{C}(-\infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Soit (u, M) une solution de (IX.6) au sens de la définition IX.2 définie sur $[0, T[$. Supposons que

$$U_0 = \sup_{x \in]-\infty, s(\tau_0 - \varepsilon)]} \left| \frac{\partial u}{\partial x}(x, \tau_0 - \varepsilon) \right| < +\infty$$

et

$$M^* = \sup_{\tau \in [\tau_0 - \varepsilon, \tau_0[} M(\tau) < +\infty$$

alors il existe une constante K dépendant uniquement de U_0 et M^* telle que

$$\sup \left\{ \frac{\partial u}{\partial x}(x, \tau) \mid x \in]-\infty, s(\tau)], \tau \in [\tau_0 - \varepsilon, \tau_0[\right\} \leq K.$$

Comme pour le problème initial, ce lemme implique le résultat suivant.

Théorème IX.12

Soit $u^0 \in \mathcal{C}(-\infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Le temps d'existence maximal T^* de l'unique solution classique de (IX.6) vérifie

$$T^* = \sup\{\tau \in \mathbb{R}_+ \mid M(\tau) < +\infty\}.$$

On peut alors procéder comme dans [76] pour démontrer l'existence globale pour le problème de Stefan dans le cas inhibiteur.

Théorème IX.13

Soit $u^0 \in \mathcal{C}(-\infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ une donnée initiale. Supposons que u^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{du^0}{dx}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Si $b < 0$, il existe une unique solution classique maximale au problème (IX.6) au sens de la définition IX.2 et elle est globale en temps.

⁵³Qu'on ne voit nullement ici une tentative d'appropriation de ces beaux résultats !

Les résultats précédents permettent de montrer le théorème d'existence local dans le cas excitateur et global dans le cas inhibiteur en faisant à l'envers les changements de variables :

Théorème IX.14

Soit $p^0 \in \mathcal{C}(-\infty, 0] \cap \mathcal{C}^1(-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[)$ et $N^0 \in \mathcal{C}([-d, 0], \mathbb{R}_+)$ tels que $p^0(0) = 0$ et $N^0(0) = -a \frac{dp^0}{dv}(V_F)$. Supposons que p^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{dp^0}{dv}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . Alors il existe une unique solution maximale forte à décroissance rapide (p, N) de (IX.1) et son temps d'existence maximal T^* vérifie

$$T^* = \sup\{t \in \mathbb{R}_+ \mid N(t) < +\infty\}.$$

Si de plus $b < 0$, on a $T^* = +\infty$.

2. Sur-solutions et existence globale

Afin de démontrer l'existence globale dans le cas excitateur, nous généralisons la méthode des sur-solutions universelles utilisée dans l'article [75] et que nous avons rappelée en détail dans l'introduction (voir définition VII.22 et théorème VII.23). Nous utilisons une sur-solution particulière afin d'avoir une borne sur le taux de décharge N , ce qui suffit à garantir l'existence en temps.

Nous commençons par définir notre notion de sur-solutions.

Définition IX.15. Soit $T \in \mathbb{R}_+^*$ et $d \in \mathbb{R}_+^*$. Le couple (\bar{p}, \bar{N}) est une sur-solution forte de (IX.1) sur $]-\infty, V_F] \times [0, T]$ si pour tout $t \in [0, T]$ on a $\bar{p}(V_F, t) = 0$ et

$$\partial_t \bar{p} + \partial_v [(-v + b\bar{N}(t-d))\bar{p}] - a\partial_{vv}\bar{p} \geq \delta_{v=V_R}\bar{N}(t), \quad \bar{N}(t) = -a\partial_v \bar{p}(V_F, t), \quad (\text{IX.16})$$

sur $(-\infty, V_F] \times [0, T]$ au sens des distributions et sur $((-\infty, V_F] \setminus V_R) \times [0, T]$ au sens classique, avec des valeurs arbitraire pour \bar{N} sur $[-d, 0[$.

Notons que pour une solution dans $\mathcal{C}^{2,1}(-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F] \times [0, T]) \cap \mathcal{C}(-\infty, V_R] \times [0, T]$, la condition dans la définition revient à vérifier la propriété au sens classique sur $]-\infty, V_R[\cup]V_R, V_F] \times [0, T]$ et à avoir une discontinuité décroissante de type "saut" pour la dérivée au point V_R dont la taille est au moins $\frac{1}{a}\bar{N}$.

Remarquons aussi que lorsque $T < d$, $\bar{N}(t-d)$ est une donnée initiale arbitraire et que par conséquent, si l'on trouve une sur-solution \bar{p} , alors pour toute constante $\alpha \in \mathbb{R}_+^*$, la fonction $\alpha\bar{p}$ est également une sur-solution.

Commençons par montrer un principe de comparaison pour les sur-solutions que nous avons définies. Son cadre d'application est un peu plus restrictif que le cadre de la définition, mais il suffira pour nos besoins.

Théorème IX.16

Soit $d \in \mathbb{R}_+^*$, soit $T \in]0, d[$. Soit (p, N) une solution forte de (IX.1) sur $]-\infty, V_F] \times [0, T]$ pour la condition initiale (p^0, N^0) et soit (\bar{p}, \bar{N}) une sur-solution forte de (IX.1) sur $]-\infty, V_F] \times [0, T]$. Supposons que

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad \bar{p}(v, 0) \geq p^0(v) \quad \text{et} \quad \forall t \in [-d, 0[, \quad \bar{N}(t) = N^0(t).$$

Alors,

$$\forall (v, t) \in]-\infty, V_F] \times [0, T], \quad \bar{p}(v, t) \geq p(v, t) \quad \text{et} \quad \forall t \in [0, T], \quad \bar{N}(t) \geq N(t).$$

Démonstration : Montrons d'abord que si $\bar{p}(v, t) \geq p(v, t)$ alors $\bar{N}(t) \geq N(t)$.

La condition de Dirichlet au bord pour p et la définition de sur-solution impliquent $p(V_F, t) = \bar{p}(V_F, t) = 0$ sur $[0, T]$. Par conséquent, tant que $\bar{p}(v, t) \geq p(v, t)$ est vrai, on a

$$-a \frac{\bar{p}(V_F, t) - \bar{p}(v, t)}{V_F - v} \geq -a \frac{p(V_F, t) - p(v, t)}{V_F - v}.$$

En prenant la limite $v \rightarrow V_F$ on obtient

$$\forall t \in [0, T], \quad \bar{N}(t) \geq N(t).$$

Ensuite, en notant $w = \bar{p} - p$, on a pour tout $(v, t) \in]-\infty, V_F] \times [0, T]$,

$$\partial_t w + \partial_v(-vw) + b\bar{N}(t-d)\partial_v \bar{p} - bN(t-d)\partial_v p - a\partial_{vv}w \geq \delta_{v=V_R}(\bar{N}(t) - N(t)).$$

Avec l'hypothèse $T < d$ on a $\bar{N}(t-d) = N^0(t-d)$ pour tout $t \in [0, T]$. Donc, tant que $w \geq 0$ est vrai, alors sachant que $\bar{N}(t) \geq N(t)$, on a

$$\partial_t w + \partial_v[(-v + bN^0(t))w] - a\partial_{vv}w \geq 0.$$

Comme $w(\cdot, 0) \geq 0$, on a d'après le principe du maximum pour les équations paraboliques $\forall t \in [0, T]$, $w(\cdot, t) \geq 0$, ce qui termine la démonstration. \blacksquare

À présent, pour une fonction continue N^0 fixée et le choix $\bar{N}(t) = N^0(t)$ dans $[-d, 0]$, nous allons construire une sur-solution sur $[0, d]$ de la forme

$$\bar{p}(v, t) = e^{\xi t} f(v), \tag{IX.17}$$

où $\xi \in \mathbb{R}_+^*$ est une constante assez grande et f une fonction judicieusement choisie, de sorte que la fonction \bar{p} satisfait (IX.16), c'est-à-dire

$$(\xi - 1)f + (-v + bN^0(t))f' - af'' \geq \delta_{v=V_R}\hat{N}(t), \quad \hat{N}(t) = -af'(V_F). \tag{IX.18}$$

Montrons que la fonction

$$f : \begin{array}{l}]-\infty, V_F] \rightarrow \mathbb{R}_+ \\ v \mapsto \begin{cases} 1 & \text{sur }]-\infty, V_R] \\ e^{V_R-v}\psi(v) + \frac{1}{\delta}(1-\psi(v))(1-e^{\delta(v-V_F)}) & \text{sur }]V_R, V_F] \end{cases} \end{array}$$

vérifie (IX.18) pour les bons choix de ψ et δ .

Complétons la définitions de f :

1. pour $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ assez petit pour avoir $\frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon < V_F$, on considère $\psi \in C_b^\infty(\mathbb{R})$ telle que $0 \leq \psi \leq 1$ et

$$\psi \equiv 1 \text{ sur }]-\infty, \frac{V_F+V_R}{2} \left[\text{ et } \psi \equiv 0 \text{ sur } \left] \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon, +\infty \right[.$$

2. pour $B \in \mathbb{R}_+^*$, tel que $|-v + bN^0(t)| \leq B, \forall t \in [-d, 0[, \forall v \in (V_R, V_F)$, on choisit $\delta \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $a\delta - B \geq 0$.

Notons que f étant la somme de deux fonctions continues et positives qui ne s'annulent jamais au même point, on a

$$\inf_{v \in]V_R, \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon[} f(v) > 0.$$

Avec les choix précédemment décrits, $\bar{p}(v, t)$ est une sur-solution sur $[0, d]$ pour ξ assez grand ; en effet :

- sur $] -\infty, V_R[$, \bar{p} ne dépend pas de v , donc la définition est satisfaite si et seulement si $\xi \geq 1$;
- au voisinage du point V_R l'inégalité (IX.18) doit être vérifiée au sens des distributions, ce qui signifie dans notre cas

$$f'(V_R^+) - f'(V_R^-) \leq f'(V_F)$$

Cette inégalité est vérifiée car $f'(V_R^-) = 0$, $f'(V_R^+) = -1$ et $f'(V_F) = -1$;

- sur $]V_R, \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon[$, on choisit ξ tel que

$$(\xi - 1) \inf_{v \in]V_R, \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon[} f(v) \geq \sup_{v \in]V_R, \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon[} (B|f'(v)| + a|f''(v)|),$$

ce qui est possible car $\inf_{v \in]V_R, \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon[} f(v) > 0$; donc l'inégalité (IX.18) est satisfaite ;

- sur $] \frac{V_F+V_R}{2} + \varepsilon, V_F[$, l'inégalité (IX.18) est satisfaite car

$$(-v + bN^0(t))f' - af'' = e^{\delta(V_F-v)} [a\delta - (-v + bN^0(t))] \geq e^{\delta(V_F-v)} [a\delta - B] \geq 0.$$

Grâce à cette sur-solution sur $[0, d]$ valable pour toute fonction continue N^0 , nous allons pouvoir montrer l'existence globale des solutions.

Théorème IX.17 (Existence globale de solutions)

Soit $d \in \mathbb{R}_+^*$. Soit $p^0 \in \mathcal{C}([-\infty, 0]) \cap \mathcal{C}^1([-\infty, V_R[\cup]V_R, 0[))$ et $N^0 \in \mathcal{C}([-d, 0], \mathbb{R}_+)$ tels que $p^0(0) = 0$ et $N^0(0) = -a \frac{dp^0}{dv}(V_F)$. Supposons que p^0 est positive, à décroissance rapide en $-\infty$, de dérivée à décroissance rapide en $-\infty$ et que $\frac{dp^0}{dv}$ admet une limite à gauche et à droite en V_R . L'unique solution forte (p, N) de (IX.1) est globale en temps, c'est à dire définie sur $[0, T^*[$ avec $T^* = +\infty$.

Démonstration : Supposons que le temps maximal d'existence T^* est fini, ce qui implique d'après le théorème IX.14, que le taux de décharge N diverge lorsque $t \rightarrow T^*$. Nous procédons par l'absurde en utilisant le fait que \bar{p} donnée par (IX.17) est une sur-solution.

Comme la solution est unique, nous pouvons supposer sans perte de généralité que $T^* = \frac{d}{2} < d$ en utilisant la nouvelle condition initiale

$$\tilde{p}^0(v) = p(v, T^* - \frac{d}{2}) \quad \forall v \in] -\infty, V_F[\quad \text{et} \quad \tilde{N}^0(\tilde{t}) = N\left(T^* - \frac{d}{2} + \tilde{t}\right), \quad \tilde{t} \in [-d, 0[.$$

Comme \tilde{p}^0 est continue et tend vers 0 en V_F et $-\infty$, elle est dans $L^\infty([-\infty, V_F])$ et il existe donc $\alpha \in \mathbb{R}_+^*$ tel que la sur-solution \bar{p} que nous avons construite vérifie $\alpha \bar{p}(v, 0) \geq \tilde{p}^0(v)$, pour tout $v \in] -\infty, V_F[$, où nous avons utilisé le fait que \bar{p} ne s'annule jamais sur $] -\infty, V_F[$. Alors, d'après le théorème IX.16, nous avons

$$N\left(T^* - \frac{d}{2} + \tilde{t}\right) = \tilde{N}(\tilde{t}) \leq \bar{N}(\tilde{t}) = ae^{\xi \tilde{t}} \quad \forall \tilde{t} \in \left[0, \frac{d}{2}\right[.$$

Donc, $N(t) \leq ae^{\xi(t-T^*+\frac{d}{2})}$ pour tout $t \in [T^* - \frac{d}{2}, T^*[$. Par conséquent, par continuité, il ne peut pas y avoir de divergence du taux de décharge N lorsque $t \rightarrow T^*$, et donc d'après le théorème IX.14 nous avons atteint une contradiction. ■

Remarque IX.18. Comme nous l'avons remarqué pour l'existence locale, notre résultat d'existence globale s'applique au modèle couplé excitateur-inhibiteur avec délai étudié dans [68].

3. Estimées L^2 uniformes pour N .

Les états stationnaires du modèle avec retard sont exactement les mêmes que ceux du modèle sans retard. Pour b petit en valeur absolue, on a alors un unique état stationnaire et on peut se poser la question de sa stabilité locale. Nous allons montrer un résultat avec des méthodes très similaires à celles développées dans [64], [65], [75] et [68]. Ces états stationnaires vérifient donc l'équation

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN_\infty)p_\infty] - a \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2} &= \delta_{v=V_R} N_\infty, \\ N_\infty &= -a \frac{\partial p_\infty}{\partial v}(V_F), \quad p_\infty(V_F) = 0, \quad p_\infty(-\infty) = 0, \\ p_\infty(v) &\geq 0, \quad \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) dv = 1. \end{aligned}$$

et sont de la forme

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a} e^{-\frac{(v-bN_\infty)^2}{2a}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{\frac{(w-bN_\infty)^2}{2a}} dw.$$

À l'instar des auteurs et de l'autrice de l'article [75], nous commençons par obtenir une estimée L^2 uniforme pour N en adaptant leur méthode, pour ensuite pouvoir démontrer un résultat de convergence vers les états stationnaires.

Dans le reste de la section, nous noterons, étant donné un état stationnaire (p_∞^1, N_∞^1) associé au paramètre b_1 , et une solution (p, N) associée au paramètre b et à la condition initiale (p^0, N^0) ,

$$H(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_\infty^1(v)} \quad \text{et} \quad W(v, t) = p_\infty^1(v) H(v, t)^2 = \frac{p(v, t)^2}{p_\infty^1(v)}$$

On utilisera également la fonction γ introduite dans [75] et définie par

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad \gamma(v) = \mathbf{1}_{v > \alpha} e^{\frac{-1}{\beta - (V_F - v)}},$$

où $\beta = (V_F - \alpha)^2$ et $\alpha \in]-\infty, V_F[$. La fonction γ possède de nombreuses propriétés utiles que nous rappelons dans le théorème B.6 de l'annexe B.

Dans le cas $q = 2$ et $d > 0$, le théorème VIII.2 que nous avons montré dans la section précédente s'écrit

Lemme IX.19. Soit $d \in \mathbb{R}_+^*$. Soit $\alpha \in]V_R, V_F[$. Si α est assez proche de V_F ,

- Si $b \leq 0$, il existe des constantes $C_1, C_2 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant seulement de α, V_F, b_1 et a telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv &\leq -\frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^1} N(t)^2 \\ &+ (bN(t-d) - C_1) \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv + C_2 \quad (\text{IX.19}) \end{aligned}$$

- Si $b > 0$, il existe des constantes $C_3, C_4, C_5, C_6 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant seulement de α, V_F, b_1 et a telles que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv &\leq -\frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^1} N(t)^2 \\ &+ b^2 N(t-d)^2 \left(C_3 + C_4 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv \right) \\ &+ C_5 - C_6 \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv. \quad (\text{IX.20}) \end{aligned}$$

Ce lemme permet de démontrer une inégalité l'estimée L^2 uniforme qui nous intéresse :

Théorème IX.20

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire, noté (p_∞^1, N_∞^1) . Soit $V_M \in]V_R, V_F[$, (p^0, N^0) une condition initiale suffisamment régulière ; notons

$$S(b_1, V_M, p^0) := \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^2}{p_\infty^1(v)} dv,$$

et supposons $S(b_1, V_M, p^0) < +\infty$. Alors :

- pour tout $b \in \mathbb{R}_-$ il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ indépendante de $S(b_1, V_M, p^0)$ et il existe un temps $T \in \mathbb{R}_+$ qui dépend uniquement de V_M et $S(b_1, V_M, p^0)$, tel que pour tout intervalle $J \subset]T, +\infty[$:

$$\int_J N(t)^2 dt \leq C(1 + |J|); \quad (\text{IX.21})$$

- il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de $S(b_1, V_M, p^0)$, de N^0 , du délai d et de V_M , tel que pour tout $b \in]0, \eta[$ il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$:

$$\int_0^t N(t)^2 dt \leq C(1 + t). \quad (\text{IX.22})$$

Démonstration :

- *Cas inhibiteur*

Suposons $b \leq 0$. Notons

$$I(t) = \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv.$$

L'inégalité (IX.19) du lemme IX.19 ci-dessus s'écrit, pour des constantes $C_1, C_2, C_3 \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\frac{d}{dt} I(t) \leq -C_1 N(t)^2 + C_2 + (bN(t-D) - C_3) I(t). \quad (\text{IX.23})$$

On a alors, puisque par hypothèse $I(0) < +\infty$ et $b \leq 0$,

$$\frac{dI}{dt}(t) \leq C_2 - C_3 I(t),$$

Ce qui implique pour des valeurs assez grandes de t relativement à la valeur de $I(0)$, par exemple au delà d'un temps $T \in \mathbb{R}_+$ dépendant de $I(0)$,

$$I(t) \leq 2 \frac{C_2}{C_3}.$$

On obtient alors le résultat en intégrant l'inégalité différentielle sur tout intervalle $J \subset [T, +\infty[$.

• *Cas exciteur*

Notons encore $I(t) = \int_{-\infty}^{V_F} W(v, t) \gamma(v) dv$. L'inégalité (IX.20) du lemme IX.19 ci-dessus s'écrit, pour des constantes $C_1, C_2, C_3, C_4 \in \mathbb{R}_+^*$ et $C_5 = \frac{\gamma(V_F)}{N_\infty^1}$ ne dépendant que de γ et p_∞^1 tels que pour tout temps t positif

$$\frac{d}{dt} I(t) \leq \left(-C_4 + C_2 b^2 N(t-D)^2 \right) I(t) + C_1 b^2 N(t-D)^2 - C_5 N(t)^2 + C_3. \quad (\text{IX.24})$$

Notons

$$\bar{M} = \max \left(I(0), \frac{C_3}{C_4} \right).$$

Comme $I(0)$ est inférieur strictement à $2\bar{M}$, il existe par continuité de I un intervalle fermé $[0, \eta]$ sur lequel I est inférieur à $2\bar{M}$. Soit alors $[0, \bar{B}]$ ($[0, \bar{B}[$ si $\bar{B} = +\infty$) le plus grand intervalle fermé de temps sur lequel I est inférieur à $2\bar{M}$. Supposons \bar{B} fini. Sur cet intervalle $[0, \bar{B}]$, on a

$$\frac{dI}{dt}(t) \leq -C_4 I(t) + \left(C_1 + 2C_2 \bar{M} \right) b^2 N(t-d)^2 - C_5 N(t)^2 + C_3.$$

Posons $C_6 = C_1 + 2C_2 \bar{M}$. Comme $C_3 - C_4 \bar{M} \leq 0$, on a

$$\frac{d(I - \bar{M})}{dt}(t) \leq -C_4 (I - \bar{M})(t) + C_6 b^2 N(t-d)^2 - C_5 N(t)^2.$$

Les résultats sur les sous-solutions d'équations différentielles donnent, pour tout $t \in [0, \eta]$,

$$I(t) - \bar{M} \leq e^{-C_4 t} (I(0) - \bar{M}) + e^{-C_4 t} \int_0^t \left(C_6 b^2 N(s-d)^2 - C_5 N(s)^2 \right) e^{C_4 s} ds \quad (\text{IX.25})$$

On peut alors écrire, pour b assez petit,

$$\begin{aligned} & \int_0^t \left(C_6 b^2 N(s-d)^2 - C_5 N(s)^2 \right) e^{C_4 s} ds \\ &= C_6 b^2 \int_0^t N(s-d)^2 e^{C_4 s} ds - C_5 \int_0^t N(s)^2 e^{C_4 s} ds \\ &\leq C_6 b^2 \int_{-d}^0 N(s)^2 e^{C_4 s + C_4 d} ds \\ &\leq C_6 e^{C_4 d} b^2 \int_{-d}^0 N(s)^2 e^{C_4 s} ds. \\ &\leq C_6 e^{C_4 d} b^2 \int_{-d}^0 N^0(s)^2 ds. \end{aligned}$$

Il vient alors,

$$I(t) \leq \bar{M} + e^{-C_4 t} C_6 e^{C_4 d} b^2 \int_{-d}^0 N^0(s)^2 ds$$

Pour b assez petit,

$$\bar{M} + e^{-C_4 t} C_6 e^{C_4 d} b^2 \int_{-d}^0 N^0(s)^2 ds < 2\bar{M},$$

donc $I(\bar{B}) < 2\bar{M}$ et par continuité de I il existe $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ tel que I est strictement inférieur à $2\bar{M}$ sur $[\bar{B}, \bar{B} + \varepsilon]$. Cela contredit la maximalité de \bar{B} . Donc $\bar{B} = +\infty$ et

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad I(t) \leq 2\bar{M}.$$

En utilisant cette inégalité et en intégrant (IX.24) entre 0 et t on obtient

$$-I(0) \leq \left(C_1 + 2C_2\bar{M} \right) \int_{-d}^{t-d} N(s)^2 ds - C_5 \int_0^t N(s)^2 ds + C_3t,$$

soit pour b assez petit,

$$\frac{C_5}{2} \int_0^t N(s)^2 ds \leq I(0) + \left(C_1 + 2C_2\bar{M} \right) b^2 \int_{-d}^0 N^0(s)^2 ds + C_3t,$$

d'où le résultat. ■

4. Convergence vers les états stationnaires

Comme dans le cas sans délai, nous allons appliquer la méthode de l'entropie relative : grâce à l'estimation d'entropie (théorème B.1) et à l'inégalité de type Poincaré (théorème B.5) énoncées dans l'annexe B., nous pouvons montrer la convergence vers les états stationnaires pour certaines valeurs (assez petites) du paramètre b , et ce pour une large classe de conditions initiale.

Dans le théorème suivant, qui est un avatar du théorème VII.21, nous n'incluons pas le cas linéaire ($b = 0$) qui est déjà traité de façon optimale dans le théorème VII.18 énoncé dans la première section de la partie.

Théorème IX.21

Soit $b_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel qu'il existe un état stationnaire, noté (p_∞^1, N_∞^1) . Soit $V_M \in]V_R, V_F[$, (p^0, N^0) une condition initiale assez régulière et

$$S(b_1, V_M, p^0) := \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^2}{p_\infty^1(v)} dv.$$

Si il existe $C_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $p^0(\cdot) \leq C_0 p_\infty^1(\cdot)$, alors :

- si $b > 0$, il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de N^0 , $S(b_1, V_M, p^0)$, V_M et du délai d tel que si $0 < b < \eta$, alors il existe $A_0, \mu, \gamma \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépendent uniquement de (p^0, N^0) tels que pour toute solution forte (p, N) ,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v, t) dv \leq A_0 e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\gamma(s+d) - \int_{-d}^0 (N(u) - N_\infty)^2 du} ds \right];$$

- Si $b < 0$, il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ indépendant de N^0 et $S(b_1, V_M, p^0)$ tel que si $-\eta < b < 0$, alors il existe $T, \mu, \gamma \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépendent uniquement de (p^0, N^0) tels que pour toute solution forte (p, N) , il existe $B_0 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant des

valeurs de p et N sur $[0, T]$, et tels que pour tout $t \in]T, +\infty[$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty} \left(\frac{p - p_{\infty}}{p_{\infty}} \right)^2 (v, t) dv \leq B_0 e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty} \left(\frac{p^0 - p_{\infty}}{p_{\infty}} \right)^2 (v) dv + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_{\infty})^2 e^{\gamma(s+d) - \int_{-d}^0 (N(u) - N_{\infty})^2 du} ds \right]. \quad (\text{IX.26})$$

Démonstration : Soit $G : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction convexe de classe \mathcal{C}^2 . Notons pour commencer que comme $p^0(\cdot) \leq C_0 p_{\infty}^1(\cdot)$ et sachant que le rythme de décroissance est asymptotiquement le même en $-\infty$ et 0 pour tous les états stationnaires, il existe pour tout $b \in \mathbb{R}$ une constante \tilde{C}_0 telle que $p^0(\cdot) \leq \tilde{C}_0 p_{\infty}^b(\cdot)$. On peut donc appliquer le théorème B.1 de l'annexe B. pour obtenir la dissipation d'entropie

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty} G \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) dv &= -a \int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty} \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) \right]^2 G'' \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) dv \\ &\quad - N_{\infty} \left[G \left(\frac{N}{N_{\infty}} \right) - G \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) - \left(\frac{N}{N_{\infty}} - \frac{p}{p_{\infty}} \right) G' \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) \right] \Big|_{v=V_R} \\ &\quad + b(N(t-d) - N_{\infty}) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_{\infty}}{\partial v} \left[G \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) - \frac{p}{p_{\infty}} G' \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) \right] dv. \end{aligned}$$

Dans toute la suite, on suppose que b est assez petit pour pouvoir appliquer l'inégalité de type Poincaré (théorème B.5) présente dans l'annexe B. ; on notera ν la constante de Poincaré associée. Posons à présent

$$q(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_{\infty}(v)} \quad \text{et} \quad F(t) = \frac{N(t)}{N_{\infty}} \quad \text{et} \quad G(x) = (x - 1)^2.$$

• *Majoration des termes appliqués en V_R .*

On a $G(x) = (x - 1)^2$. Il vient alors, pour tout $\varepsilon \in]0, \frac{1}{2}[$,

$$\begin{aligned} G(F(t)) - G(q(V_R, t)) - (F(t) - q(V_R, t)) G'(q(V_R, t)) &= (F(t) - q(V_R, t))^2 \\ &\geq \varepsilon (F(t) - 1)^2 - 2\varepsilon (q(V_R, t) - 1)^2. \quad (\text{IX.27}) \end{aligned}$$

Ensuite, d'après l'expression de p_{∞} , l'inégalité de type Poincaré (théorème B.5 dans l'annexe B.) et l'injection de Sobolev de $H^1(I)$ dans $L^\infty(I)$ pour un voisinage I de V_R assez petit, il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$|q(V_R, t) - 1|^2 \leq C \int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty}(v) \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 (v, t) dv.$$

On obtient que pour ε vérifiant $2CN_{\infty}\varepsilon \leq \frac{a}{2}$

$$\begin{aligned} -N_{\infty} \left[G \left(\frac{N}{N_{\infty}} \right) - G \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) - \left(\frac{N}{N_{\infty}} - \frac{p}{p_{\infty}} \right) G' \left(\frac{p}{p_{\infty}} \right) \right] \Big|_{v=V_R} \\ \leq -N_{\infty}\varepsilon G \left(\frac{N(t)}{N_{\infty}} \right) + \frac{a}{2} \int_{-\infty}^{V_F} p_{\infty} \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 (v, t) dv. \quad (\text{IX.28}) \end{aligned}$$

- *Majoration du terme contenant b .*

Comme $G(x) - xG'(x) = 1 - x^2$, on a par intégration par partie

$$b(N(t-d) - N_\infty) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} [G(q) - qG'(q)] dv = 2b(N(t-d) - N_\infty) \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty q \frac{\partial q}{\partial v} dv.$$

En utilisant l'inégalité $cd \leq \varepsilon c^2 + \frac{1}{\varepsilon} d^2$ avec $\varepsilon = \frac{a}{2}$, $c = \sqrt{p_\infty} \frac{\partial q}{\partial v}$ et $d = 2b(N(t-d) - N_\infty) \sqrt{p_\infty} q$, on obtient,

$$\begin{aligned} b(N(t-d) - N_\infty) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} [G(q) - qG'(q)] dv \\ \leq \frac{a}{2} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty q^2 dv \\ \leq \frac{a}{2} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \\ + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty (q-1)^2 dv. \quad (\text{IX.29}) \end{aligned}$$

- *Contrôle de la dérivée de l'énergie.*

En réunissant les majorations (IX.28) et (IX.29) et le théorème B.1, on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) G(q(v,t)) dv \\ \leq -N_\infty \varepsilon G \left(\frac{N(t)}{N_\infty} \right) + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) G(q(v,t)) dv \\ - a \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \end{aligned}$$

En utilisant l'inégalité de type Poincaré (théorème B.5 dans l'annexe B.) et la forme choisie pour G , cela donne

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) G(q(v,t)) dv \\ \leq -\frac{\varepsilon}{N_\infty} (N(t) - N_\infty)^2 + \frac{8b^2}{a} (N(t-d) - N_\infty)^2 \\ + \left(-\nu a + \frac{8}{a} |b(N(t-d) - N_\infty)|^2 \right) \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) G(q(v,t)) dv. \end{aligned}$$

- *Décroissance exponentielle de l'énergie.*

Avec l'inégalité précédente, si l'on note

$$\mathcal{E}[p](t) = \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) G(q(v,t)) dv,$$

et

$$\phi(t) = -\nu a t + \frac{8b^2}{a} \int_0^t (N(s-d) - N_\infty)^2 ds,$$

on obtient d'après les résultats généraux sur les sous-solutions d'équations différentielles

$$\begin{aligned} \mathcal{E}[p](t) &\leq e^{\phi(t)} \mathcal{E}[p](0) + \frac{8b^2}{a} e^{\phi(t)} \int_0^t (N(s-d) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s)} ds \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{\phi(t)} \int_0^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{\phi(s)} ds \\ &\leq e^{\phi(t)} \mathcal{E}[p](0) + \frac{8b^2}{a} e^{\phi(t)} \int_{-d}^{t-d} (N(s) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s+d)} ds \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{\phi(t)} \int_0^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s)} ds. \end{aligned}$$

Or, pour $s > 0$,

$$-\phi(s+d) = \nu as + \nu ad - \frac{8b^2}{a} \int_0^{s+d} (N(u-d) - N_\infty)^2 du \leq -\phi(s) + \nu ad.$$

La constante de Poincaré ν étant indépendante de b et N_∞^b étant bornée et strictement positive au voisinage de $b = 0$, on peut choisir b assez petit pour avoir

$$\frac{8b^2 e^{\nu ad}}{a} N_\infty^b \leq \varepsilon.$$

On peut alors écrire

$$\begin{aligned} \mathcal{E}[p](t) &\leq e^{\phi(t)} \mathcal{E}[p](0) + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N(s) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s+d)} ds e^{\phi(t)} \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{\phi(t)} \int_{t-d}^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s)} ds \\ &\leq e^{\phi(t)} \left(\mathcal{E}[p](0) + \frac{8b^2}{a} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{-\phi(s+d)} ds \right). \end{aligned}$$

Si $b > 0$:

D'après le théorème IX.20, il existe des constantes $\beta_1, \beta_2 \in \mathbb{R}_+$ telles que

$$\phi(t) \leq -\nu at + \frac{8b^2}{a} (\beta_1 + \beta_2 t).$$

Donc pour b assez petit,

$$e^{\phi(t)} \leq A_0 e^{-\mu t},$$

avec A_0, μ des réels strictement positifs.

Si $b \leq 0$:

D'après le théorème IX.20, il existe T et il existe des constantes $\beta_1, \beta_2 \in \mathbb{R}_+$ telles que

$$\forall t \geq T, \quad \phi(t) \leq -\nu at + \frac{8b^2}{a} (\beta_1 + \beta_2(t-T)).$$

Donc pour b assez petit et t assez grand,

$$e^{\phi(t)} \leq B_0 e^{-\mu t},$$

avec B_0, μ des réels strictement positifs et B_0 qui dépend des valeurs de N entre 0 et T . ■

Nous pouvons également généraliser le théorème VII.20 de [75] que nous avons rappelé précédemment. Cette démonstration, semblable à la précédente, n'utilise pas les estimées L^2 uniformes sur N et nécessite donc une hypothèse supplémentaire sur la condition initiale.

Théorème IX.22

Il existe $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend du délai d et de a tel que pour tout $b \in]-\eta, \eta[$ il existe $\mu \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute condition initiale (p^0, N^0) assez régulière telle qu'il existe $C_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $p^0(\cdot) \leq C_0 p_\infty(\cdot)$ et vérifiant

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds < \frac{1}{2|b|},$$

on a pour toute solution forte (p, N) associée et pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv \leq e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \right]. \quad (\text{IX.30})$$

Démonstration : Soit $G : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction convexe de classe \mathcal{C}^2 . On applique le théorème B.1 de l'annexe B. pour obtenir la dissipation d'entropie

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) dv &= -a \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]^2 G'' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) dv \\ &\quad - N_\infty \left[G \left(\frac{N}{N_\infty} \right) - G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - \left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] \Big|_{v=V_R} \\ &\quad + b(N(t-d) - N_\infty) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \left[G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - \frac{p}{p_\infty} G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] dv. \end{aligned}$$

Dans toute la suite, on suppose que b est assez petit pour pouvoir appliquer l'inégalité de type Poincaré (théorème B..5) présente dans l'annexe B. ; on notera ν la constante de Poincaré associée. Posons

$$q(v, t) = \frac{p(v, t)}{p_\infty(v)} \quad \text{et} \quad F(t) = \frac{N(t)}{N_\infty}.$$

• **Majoration des termes appliqués en V_R .**

On pose $G(x) = (x - 1)^2$. Il vient alors, pour tout $\varepsilon \in]0, \frac{1}{2}[$,

$$\begin{aligned} G(F(t)) - G(q(V_R, t)) - (F(t) - q(V_R, t)) G'(q(V_R, t)) &= (F(t) - q(V_R, t))^2 \\ &\geq \varepsilon (F(t) - 1)^2 - 2\varepsilon (q(V_R, t) - 1)^2. \end{aligned} \quad (\text{IX.31})$$

Ensuite, d'après l'expression de p_∞ , l'inégalité de Poincaré et l'injection de $H^1(I)$ dans $L^\infty(I)$ pour un voisinage I de V_R assez petit, il existe $C \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$|q(V_R, t) - 1|^2 \leq C \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 (v, t) dv.$$

En choisissant ε tel que $2CN_\infty\varepsilon \leq \frac{a}{2}$, on obtient

$$\begin{aligned} -N_\infty \left[G \left(\frac{N}{N_\infty} \right) - G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - \left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] \Big|_{v=V_R} \\ \leq -\varepsilon N_\infty G \left(\frac{N(t)}{N_\infty} \right) + \frac{a}{2} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 (v, t) dv. \end{aligned} \quad (\text{IX.32})$$

• *Majoration du terme associé à b.*

Comme $G(x) - xG'(x) = 1 - x^2$, on a par intégration par parties et conditions de Dirichlet

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} (G(q) - qG'(q)) dv &= -2 \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \frac{\partial q}{\partial v} q dv \\ &= -2 \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} (q-1) + \frac{\partial q}{\partial v} \right) dv. \end{aligned}$$

En outre, d'après l'inégalité de Cauchy-Schwarz,

$$\begin{aligned} 2|b||N(t-d) - N_\infty| \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \frac{\partial q}{\partial v} (q-1) dv \\ \leq \frac{2|b|}{a} (N(t-d) - N_\infty)^2 + \frac{a}{2}|b| \left(\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \frac{\partial q}{\partial v} (q-1) dv \right)^2 \\ \leq \frac{2|b|}{a} (N(t-d) - N_\infty)^2 + \frac{a}{2}|b| \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty (q-1)^2 dv, \end{aligned}$$

et comme $p_\infty(v) dv$ est une mesure de probabilité, le même procédé donne

$$\begin{aligned} 2|b||N(t-d) - N_\infty| \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \frac{\partial q}{\partial v} dv \\ \leq \frac{2b^2}{a} (N(t-d) - N_\infty)^2 + \frac{a}{2}|b| \left(\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \frac{\partial q}{\partial v} dv \right)^2 \\ \leq \frac{2b^2}{a} (N(t-d) - N_\infty)^2 + \frac{a}{2}|b| \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv. \end{aligned}$$

• *Conclusion.*

En réunissant les inégalités précédentes dans le résultat du théorème B.1, et en notant

$$\mathcal{E}[p](t) = \int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p(v,t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv,$$

on obtient

$$\begin{aligned} \frac{d\mathcal{E}[p]}{dt}(t) &\leq -\frac{\varepsilon}{N_\infty} (N(t) - N_\infty)^2 + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) (N(t-d) - N_\infty)^2 \\ &\quad - a \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{\partial q}{\partial v} \right)^2 dv \left(1 - |b|\mathcal{E}[p](t) \right) \end{aligned}$$

Par hypothèse $1 - |b|\mathcal{E}[p](0) > \frac{1}{2}$, donc par continuité, il existe un intervalle de temps maximal $[0, T]$ ou $[0, T[$, $T \in]0, +\infty]$, tel que pour tout $t \in [0, T[$, $1 - |b|\mathcal{E}[p](t) > \frac{1}{2}$. Donc, d'après l'inégalité de Poincaré, on a pour tout $t \in [0, T[$,

$$\frac{d\mathcal{E}[p]}{dt}(t) + \frac{a\gamma}{2} \mathcal{E}[p](t) \leq -\frac{\varepsilon}{N_\infty} (N(t) - N_\infty)^2 + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) (N(t-d) - N_\infty)^2$$

En posant $\mu = \frac{a\gamma}{2}$, on a d'après les résultats sur les sous-solutions d'équations différentielles,

$$\begin{aligned} \mathcal{E}[p](t) &\leq e^{-\mu t} \mathcal{E}[p](0) + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{-\mu t} \int_0^t (N(s-d) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{-\mu t} \int_0^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \\ &\leq e^{-\mu t} \mathcal{E}[p](0) + \frac{4}{a} (b^2 + |b|) e^{\mu d} e^{-\mu t} \int_{-d}^{t-d} (N(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{-\mu t} \int_0^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \end{aligned}$$

Donc, si b est tel que (assez petit)

$$\frac{4}{a}(b^2 + |b|) e^{\mu d} N_\infty^b \leq \varepsilon,$$

on peut écrire

$$\begin{aligned} \mathcal{E}[p](t) &\leq e^{-\mu t} \mathcal{E}[p](0) + \frac{4}{a}(b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds e^{-\mu t} \\ &\quad - \frac{\varepsilon}{N_\infty} e^{-\mu t} \int_{t-d}^t (N(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \\ &\leq e^{-\mu t} \left(\mathcal{E}[p](0) + \frac{4}{a}(b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \right) < \frac{e^{-\mu t}}{2|b|} < \frac{1}{2|b|}, \end{aligned}$$

On a donc nécessairement $T = +\infty$. Le résultat ci-dessus donne donc également la décroissance exponentielle de $\mathcal{E}[p](t)$ quand t tend vers $+\infty$. ■

Remarque IX.23. Dans ces deux résultats, notons d'une part que la condition initiale N^0 joue un rôle important : dans le premier résultats les constantes dépendent dans le cas exciteur de N^0 et elle est présente dans le résultat final, dans le second résultat, elle figure dans l'hypothèse puisqu'on demande à la quantité

$$\frac{4}{a}(b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds$$

d'être assez petite relativement à b ; cela revient "physiquement" à demander que l'effet de la condition initiale N^0 sur le système ne perturbe pas trop l'équilibre initial associé à la condition p^0 , et il est rassurant que le paramètre de connectivité b soit en facteur, que le paramètre de diffusion a soit au dénominateur et que la quantité impliquée soit une différence au sens L^2 avec le taux de décharge stationnaire.

D'autre part, il est remarquable que ces résultats dépendent autant de la valeur du délai d , et même d'une exponentielle de d : on aurait pu s'attendre à des estimées uniformes en d ; cela ouvre sur des questions générales plus profondes, comme celle des solutions périodiques et de leur dépendance au délai.

X. À la recherche des solutions périodiques

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
les mathématiciens et la mathématicienne
Kota Ikeda, Delphine Salort, Didier Smetz.

Le théorème X.1 a été écrit en collaboration avec María Cáceres, Delphine Salort, Ricarda Schneider et figure dans l'article [66].

IL semble manifeste dans plusieurs études heuristiques et numériques ([57], [68],...) que dans le cas des connectivités très négatives $b \ll 0$, les solutions du modèle Intègre et tire avec bruit, fuite et délai synaptique (VII.21) convergent vers une solution périodique non-triviale (c'est-à-dire qui n'est pas un état stationnaire). Dans [57], Nicolas Brunel et Vincent Hakim interprètent ce phénomène comme une bifurcation de Hopf autour de l'unique état stationnaire (p_∞, N_∞) lorsque $b < 0$ et lorsque $|b|$ et d deviennent assez grand. L'état stationnaire passe alors d'attracteur global à point répulsif et un cycle limite périodique apparaît vers lequel convergent les solutions.

Aucune étude rigoureuse n'a permis de démontrer qu'il existait une solution périodique non-triviale de (VII.21). Nous ne sommes pas (encore ?) parvenu à démontrer ce fait, mais nous avons poursuivi les travaux à la fois heuristiques et rigoureux de nos prédécesseurs afin d'essayer d'affiner le profil d'une telle solution et de donner des éléments de démonstration de son existence. Nous présentons dans cette section plusieurs idées et résultats partiels.

1. Un résultat de non-existence

Dans le cas particulier $V_F \leq 0$, on sait avec le théorème VIII.7 que pour $b > V_F - V_R$ toutes les solutions du problème sans délai (VII.5) explosent en temps fini. Les solutions du modèle avec délai ne pouvant pas exploser, on peut légitimement se demander si elle peuvent produire ou non des solutions périodiques. La réponse est négative, comme le montre le résultat suivant.

Théorème X.1

Supposons $V_F \leq 0$ et $b \geq V_F - V_R$. Il n'existe aucune solution faible à décroissance rapide périodique en temps du problème (VII.21).

Démonstration : Supposons qu'il existe une solution faible à décroissance rapide (p, N) périodique en temps de période T de (VII.21). Notons

$$M_\phi(t) = \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p(v, t) dv,$$

et écrivons la définition de solution faible pour la fonction test à croissance lente définie par $\phi(v) = V_F - v$; cela donne

$$\frac{d}{dt}M_\phi(t) + M_\phi(t) = V_F - bN(t-d) + (V_F - V_R)N(t).$$

La quantité M_ϕ est elle aussi périodique et

$$\int_0^T N(t) dt = \int_0^T N(t-d) dt.$$

En intégrant sur $[0, T]$ on obtient donc

$$\int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} (V_F - v)p(v, t) dv dt = V_F T + (V_F - V_R - b) \int_0^T N(s) ds.$$

Le membre de gauche est nécessairement strictement positif, celui de droite est négatif ou nul car $V_F \leq 0$ et $V_F - V_R - b \leq 0$. Il y a donc contradiction. ■

On peut déduire de ce résultat une légère amélioration des résultat de [64] sur les états stationnaires.

Corollaire X.2. *Soit $V_F \in \mathbb{R}$. Si $b \geq V_F - V_R + \frac{V_F}{N_\infty^b}$, il n'existe aucun état stationnaire pour le problème (VII.5).*

Démonstration: La démonstration ci-dessus et le fait que les états stationnaires sont des cas particuliers de solutions périodiques pour une période quelconque. ■

Remarque X.3. Ce corollaire améliore bien la classification du nombre d'états stationnaire dans [64], article dans lequel le théorème VII.16 nous disais qu'il n'y avait aucun état stationnaire dès lors que

$$b > \max \left(2(V_F - V_R), 2V_F \int_0^{+\infty} e^{-\frac{s^2}{2}} \frac{e^{\frac{sV_F}{\sqrt{a_0}}} - e^{\frac{sV_R}{\sqrt{a_0}}}}{s} ds \right), \quad (\text{X.1})$$

et qu'il y en avait deux lorsque $b > V_F - V_R$ et $0 < 2a_0b < (V_F - V_R)^2 V_R$. Le cas $b > V_F - V_R$ et $V_F \leq 0$ n'était pas couvert avec autant de précision par leur résultat et le notre est optimal puisque il existe au moins un état stationnaire dès lors que $b < V_F - V_R$. Évidemment, le théorème VIII.7 sur l'explosion pour toutes les données initiale produisait exactement la même amélioration. Ce sont deux façons équivalentes de voir les choses. De même, dans le cas $V_F > 0$ on a un nouveau critère pour la non-existence des états stationnaires qui est potentiellement meilleur que (X.1).

2. Lien heuristique avec une équation plus simple

Remarquons pour commencer que lorsque la connectivité est très inhibitrice ($b < 0$ et $1 \ll |b|$), le taux de décharge stationnaire N_∞^b est très faible (voir figure 31).

Lemme X.4. *Pour tout $b \in \mathbb{R}_-$, notons N_∞^b le taux de décharge de l'unique état stationnaire associé à b . Alors $b \mapsto N_\infty^b$ est une fonction strictement croissante sur \mathbb{R}_- et*

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} N_\infty^b = 0.$$

Démonstration : On a d'après le théorème VII.16 que dès lors que $b \leq 0$ il existe un unique état stationnaire de (VII.5). D'après le théorème VII.15 (voir [64]) appliqué avec $V_0(N) = bN$, on a également

$$\frac{1}{N_\infty^b} = \int_0^{+\infty} \frac{e^{-\frac{s^2}{2}}}{s} e^{-\frac{bN_\infty^b}{\sqrt{a}}s} \left(e^{s\frac{V_F}{\sqrt{a}}} - e^{s\frac{V_B}{\sqrt{a}}} \right) ds.$$

Définissons les fonctions I et J par

$$I : (b, N) \mapsto \int_0^{+\infty} \frac{e^{-\frac{s^2}{2}}}{s} e^{-\frac{bN}{\sqrt{a}}s} \left(e^{s\frac{V_F}{\sqrt{a}}} - e^{s\frac{V_B}{\sqrt{a}}} \right) ds.$$

Notons également

$$J : (b, N) \mapsto I(b, N) - \frac{1}{N}.$$

Pour tout b strictement négatif, l'équation $J(b, N) = 0$ a une unique solution. La fonction J est de classe \mathcal{C}^∞ sur $\mathbb{R}_-^* \times \mathbb{R}_+^*$ et pour tout $(b, N) \in \mathbb{R}_-^* \times \mathbb{R}_+^*$,

$$\frac{\partial J}{\partial N}(b, N) = -\frac{b}{\sqrt{a}}I(b, N) + \frac{1}{N^2} > 0,$$

et

$$\frac{\partial J}{\partial b}(b, N) = -\frac{N}{\sqrt{a}}I(b, N) < 0.$$

Donc, d'après le théorème des fonctions implicites appliquée $J(b, N) = 0$, la fonction $b \mapsto N_\infty^b$ a pour dérivée

$$b \mapsto -\frac{\frac{\partial J}{\partial b}(b, N)}{\frac{\partial J}{\partial N}(b, N)} > 0.$$

La fonction $b \mapsto N_\infty^b$ est donc strictement croissante sur \mathbb{R}_-^* .

Ensuite, remarquons que pour tout $N \in \mathbb{R}_+^*$, la fonction $b \mapsto I(b, N)$ est décroissante et

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} I_N(b) = +\infty.$$

La fonction $b \mapsto N_\infty^b$ étant continue, minorée par 0 et strictement croissante, elle a une limite $N_\infty^* \in \mathbb{R}_+$ quand b tend vers $-\infty$. Supposons par l'absurde que $N_\infty^* > 0$. On a alors

$$0 = \lim_{b \rightarrow -\infty} J(b, N_\infty^*) = \lim_{b \rightarrow -\infty} I(b, N_\infty^*) - \frac{1}{N_\infty^*} = +\infty,$$

ce qui constitue une contradiction. On a donc

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} N_\infty^b = 0. \quad \blacksquare$$

Pour les faibles connectivités ($|b| \ll 1$), nous avons montré dans le théorème IX.22 que si

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{4}{a}(b^2 + |b|)e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds < \frac{1}{2|b|},$$

alors

$$\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v, t) dv \leq e^{-\mu t} \left[\int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left(\frac{p^0 - p_\infty}{p_\infty} \right)^2 (v) dv + \frac{4}{a}(b^2 + |b|)e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds \right]. \quad (\text{X.2})$$

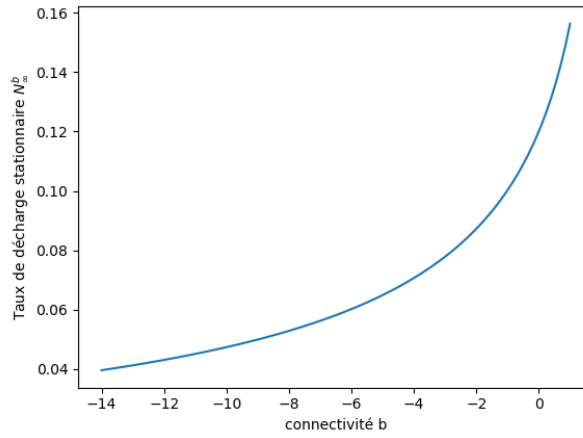


FIGURE 31 – Taux de décharge stationnaire N_∞^b en fonction de b ; $a = 1$, $V_R = 1$, $V_F = 2$; simulation numérique avec python, résolution de l'équation de point fixe avec la fonction `scipy.optimize.ridder()`.

Eu regard à ce phénomène, nous faisons la conjecture suivante :

Conjecture :

Il existe $C \in \mathbb{R}_+$ tel que pour tout $b \in \mathbb{R}_-$, il existe $\varepsilon(b) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que si

$$\int_{-\infty}^{V_F} \left(\frac{p^0(v) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 p_\infty(v) dv + \frac{4}{a}(b^2 + |b|) e^{\mu d} \int_{-d}^0 (N^0(s) - N_\infty)^2 e^{\mu s} ds < \varepsilon(b),$$

alors il existe $T \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\forall t \in]T, +\infty[, \quad N_\infty^b - \frac{C}{|b|} \leq N(t) \leq N_\infty^b + \frac{C}{|b|}.$$

Remarquons à présent que l'équation (VII.21) peut se réécrire sur \mathbb{R} entier sous la forme

$$\frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))p] - a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} = \delta_{V_R} N(t) - \delta_{V_F} N(t),$$

$$N(t) = -a \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t),$$

$$p(-\infty, t) = p(+\infty, t) = 0, \quad p^0(v) \geq 0.$$

Remarquons que si

$$\forall v \in [V_F, +\infty[, \quad p^0(v) = 0,$$

alors

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \forall v \in [V_F, +\infty[, \quad p(v, t) = 0.$$

Cherchons une solution périodique qui peut s'écrire comme la somme d'un soliton ϕ défini sur \mathbb{R} et d'un reste R : pour tout $(v, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+$, on écrit donc

$$p(v, t) = \phi(v - c(t)) + R(v, t).$$

D'après notre conjecture, le taux de décharge d'une solution périodique est très faible et le terme

$$\delta_{V_R} N(t) - \delta_{V_F} N(t)$$

dans l'équation est d'une moindre importance. On peut donc chercher $\varphi : (v, t) \mapsto \phi(v - c(t))$ comme solution de l'équation

$$\begin{cases} \frac{\partial \varphi}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))\varphi] - a \frac{\partial^2 \varphi}{\partial v^2} = 0, & v \in \mathbb{R}, \\ N(t) = \frac{\partial \varphi}{\partial v}(V_F, t), \\ \varphi(-\infty, t) = \varphi(+\infty, t) = 0, \end{cases} \quad (\text{X.3})$$

et le reste $R : (v, t) \mapsto R(v, t)$ comme solution de

$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial v} [(-v + bN(t-d))R] - a \frac{\partial^2 R}{\partial v^2} = \delta_{V_R} N(t), & v \in]-\infty, V_F], \\ R(V_F, t) = -\varphi(V_F, t), & \frac{\partial R}{\partial v}(V_F, t) = 0, \\ R(-\infty, t) = 0. \end{cases} \quad (\text{X.4})$$

Les équations pour R dépendent de la fonction φ mais les équations pour φ sont indépendantes ; on s'intéresse donc à celles-ci.

3. Étude des équations approchées

Nous avons donc décomposé de façon heuristique le problème de la recherche de solutions périodiques en deux parties : l'étude du soliton périodique φ et l'étude d'un reste qui en dépend et permet de satisfaire les conditions de bord et de remise à zéro. Nous allons dans cette dernière sous-section donner des arguments rigoureux pour soutenir la pertinence d'une telle décomposition et donner des intuitions sur ce que peut être une solution périodique du système (VII.21) complet.

Dans cette sous-section, nous supposons $V_F > V_R > 0$.

3.a. Étude de l'équation associée à φ

Intéressons-nous donc plus précisément à l'équation (X.3). On a pour commencer le résultat suivant

Théorème X.5

Soit la fonction $\phi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ définie par

$$\phi(v) = C e^{-\frac{v^2}{2a}},$$

avec $C \in \mathbb{R}_+^*$. Soit $c : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ une solution de l'équation différentielle ordinaire avec

délat

$$c'(t) + c(t) = b(V_F - c(t - d)) e^{-\frac{(V_F - c(t-d))^2}{2a}}.$$

Alors la fonction φ définie par

$$\varphi(v, t) = \phi(v - c(t)),$$

est solution du système (X.3).

Démonstration : Si l'on injecte l'expression $\varphi(v, t) = \phi(v - c(t))$ dans (X.3), on obtient pour tout $v \in \mathbb{R}$,

$$-\phi(v - c(t)) - (v + c(t) + c'(t) - bN(t - d))\phi'(v - c(t)) - a\phi''(v - c(t)) = 0,$$

et par conséquent, par changement de variable,

$$-\phi(v) - (v + c'(t) + c(t) - bN(t - d))\phi'(v) - a\phi''(v) = 0.$$

Supposons que la fonction c vérifie

$$c'(t) + c(t) = bN(t - d).$$

On a alors

$$-\phi(v) - v\phi'(v) - a\phi''(v) = 0,$$

c'est-à-dire

$$-(v\phi(v))' = a\phi''(v).$$

En intégrant et en utilisant les conditions au bord, on obtient

$$\phi'(v) = -\frac{v}{a}\phi(v),$$

et l'unique solution de cette équation est de la forme

$$\phi(v) = C e^{-\frac{v^2}{2a}},$$

où $C \in \mathbb{R}_+^*$ est une constante quelconque. On a alors

$$N(t) = (V_F - c(t)) e^{-\frac{(V_F - c(t))^2}{2a}},$$

d'où le résultat. ■

Remarque X.6. Il est important de remarquer que pour une telle solution, on a en particulier

$$c'(t) + c(t) = bN(t - d). \quad (\text{X.5})$$

Dès lors que c est périodique en temps, la fonction φ est également périodique en temps et représente un soliton qui se déplace sans déformation à la vitesse $c(t)$ et dont le mouvement est périodique.

Remarque X.7. Dans le cas $b = 0$, on a

$$c(t) = e^{-t},$$

ce qui est cohérent avec la convergence exponentielle (théorème VII.18) vers l'état stationnaire défini par

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a} e^{-\frac{v^2}{2a}} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{\frac{w^2}{2a}} dw.$$

On peut choisir la constante

$$C = \frac{aN_\infty}{V_F},$$

de sorte que pour tout $v \in]-\infty, V_R[$, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \phi(v - c(t)) = \left(\frac{V_F}{a^2} \int_{V_R}^{V_F} e^{\frac{w^2}{2a}} dw \right) p_\infty(v),$$

et pour tout $v \in]-\infty, V_F]$,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} R(v, t) = N_\infty \left(\frac{1}{a} \int_{\max(v, V_R)}^{V_F} e^{\frac{w^2}{2a}} dw - \frac{a}{V_F} \int_{V_R}^{V_F} e^{\frac{w^2}{2a}} dw \right) e^{-\frac{v^2}{2a}}.$$

3.b. Solutions périodiques de l'équation différentielle ordinaire avec délai

Intéressons-nous à présent à l'équation différentielle avec délai

$$c'(t) + c(t) = bN(c(t-d)), \tag{X.6}$$

où la fonction N est définie par

$$N(c) = (V_F - c(t)) e^{-\frac{(V_F - c(t))^2}{2a}}, \quad V_F > 0.$$

Afin que la solution soit cohérente avec le problème (X.3), nous devons trouver des solutions telles que

$$\forall t \in \mathbb{R}, \quad c(t) < V_F. \tag{X.7}$$

Les solutions périodiques pour des équations différentielles avec retard ont été étudiées dans l'article [143] de Karl-Peter Hadeler et Jürgen Tomiuk. On pourra aussi se référer à des livres généraux sur les équations différentielles de ce type ([259], [18]). L'idée de la méthode de [143] est de montrer que l'état stationnaire $c(t) = bN_\infty$ est, sous certaines conditions, expulsif au sens de la définition suivante.

Définition X.8. Soit E un espace de Banach et D une partie fermée de E . Soit $\mathcal{F} : D \rightarrow D$ une application continue. Un point fixe \bar{x} de \mathcal{F} est dit expulsif s'il existe un voisinage $U \subset D$ de \bar{x} dans D tel que

$$\forall x \in U \setminus \{\bar{x}\}, \exists n \in \mathbb{N}^*, \quad \mathcal{F}^n(x) \notin U.$$

On utilise ensuite le théorème suivant dû à Felix Browder⁵⁴ (voir [55]).

Théorème X.9 (Browder)

Soit D une partie fermée, bornée, convexe d'un espace de Banach de dimension infinie et soit $\mathcal{F} : D \rightarrow D$ une application continue et compacte. Alors \mathcal{F} admet au moins un point fixe qui n'est pas expulsif.

⁵⁴Felix Earl Browder (1927-2016) est un mathématicien américain qui a notamment contribué à l'analyse fonctionnelle non-linéaire, aux équations aux dérivées partielles et à la théorie des semi-groupes. Ce prodige de l'analyse non-linéaire, docteur en mathématiques dès ses vingt ans, laissait à sa mort, outre deux frères, deux fils et cinq petits-enfants, une bibliothèque de plus de 30000 livres sur divers sujets (mathématiques, physique, histoires, philosophie, religion, littérature,...) qu'il aurait, d'après sa famille, tous lus.

Si on construit une fonctionnelle \mathcal{F} dont les points fixes sont les solutions périodiques de (X.6) (en particulier les états stationnaires sont des points fixes) et que l'on montre que les états stationnaires sont expulsifs, alors il existera nécessairement un autre point fixe, qui sera une solution périodique (et qui ne sera pas expulsif, ce qui indique sa stabilité).

On commence donc par étudier les états stationnaires de (X.6).

Théorème X.10

Soit $d \in \mathbb{R}_+^*$ et supposons que $V_F > 0$. Pour tout $b \in \mathbb{R}_-^*$, il existe un unique état stationnaire $c^*(b)$ de (X.6) qui vérifie $c^*(b) \in]-\infty, 0[$. La fonction $b \mapsto c^*(b)$ est de classe \mathcal{C}^1 , strictement croissante et vérifie

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} c^*(b) = -\infty \quad \text{et} \quad \lim_{b \rightarrow -\infty} \frac{c^*(b)}{b} = 0.$$

De plus, il existe $b_0 \in \mathbb{R}_-^*$ tel que

$$\forall b \in]-\infty, b_0[, \quad bN'(c^*(b)) < -1.$$

Démonstration : Soit F la fonction de classe \mathcal{C}^∞ définie sur $]-\infty, V_F[\times]-\infty, 0[$ par

$$F(c, b) = c - bN(c).$$

On a pour tout $b \in \mathbb{R}_-^*$, $\lim_{c \rightarrow -\infty} F(c, b) = -\infty$ et $F(0, b) = -bN(0) > 0$. Il existe donc au moins une valeur $c^*(b) \in]-\infty, 0[$ telle que $F(c^*(b), b) = 0$.

Montrons que cette valeur est unique. On a

$$N'(c^*) = \frac{(V_F - c^*)^2 - a}{a} e^{-\frac{(V_F - c^*)^2}{2a}} = \frac{c^*}{b} \left(\frac{V_F - c^*}{a} - \frac{1}{V_F - c^*} \right), \quad (\text{X.8})$$

et par conséquent

$$\frac{\partial F}{\partial c}(c^*, b) = 1 - bN'(c^*) = \frac{aV_F - c^*(V_F - c^*)^2}{a(V_F - c^*)} > 0.$$

Il ne peut donc pas y avoir deux valeurs distinctes c^* dans $]-\infty, 0[$ qui annulent $F(\cdot, b)$ car sinon il y en aurait nécessairement une troisième entre les deux qui vérifierait

$$\frac{\partial F}{\partial c}(c^*, b) \leq 0,$$

ce qui constituerait une contradiction.

Puisque la dérivée partielle précédente est non-nulle lorsque $F(c, b) = 0$ et d'après le théorème des fonctions implicites, l'application $c \mapsto c^*(b)$ est de classe \mathcal{C}^1 et on a

$$\frac{dc^*}{db}(b) = -\frac{\frac{\partial F}{\partial b}(c^*(b), b)}{\frac{\partial F}{\partial c}(c^*(b), b)} = -\frac{-N(c^*(b))}{\frac{\partial F}{\partial c}(c^*(b), b)} > 0.$$

Supposons par l'absurde qu'il existe une suite décroissante $(b_n)_{n \in \mathbb{N}}$ qui tend vers $-\infty$ telle que la suite $(c^*(b_n))_{n \in \mathbb{N}}$ correspondante est minorée; cette seconde suite étant décroissante, elle converge vers une valeur $c_\infty^* \in \mathbb{R}_-^*$. Cette suite converge vers 0 et on a par continuité $N(c_\infty^*) = 0$, et par conséquent

$$0 > c_\infty^* = V_F > 0,$$

ce qui constitue une contradiction. Donc $\lim_{b \rightarrow +\infty} c^*(b) = -\infty$.

On a

$$\frac{c^*(b)}{b} = N(c^*(b)) \longrightarrow 0, \quad b \rightarrow -\infty.$$

Enfin, on a en utilisant (X.8) :

$$\lim_{b \rightarrow -\infty} bN'(c^*(b)) = -\infty,$$

ce qui donne le dernier résultat. ■

Nous allons à présent poser la fonction auxiliaire $x : t \mapsto x(t)$ qui vérifie

$$c(t) = c^* + x\left(\frac{t}{d}\right).$$

En faisant le changement de variable $t \mapsto \frac{t}{d}$, on obtient l'équation différentielle avec délai

$$x'(t) + dx(t) = bd\left(N(c^* + x(t-1)) - N(c^*)\right). \quad (\text{X.9})$$

Lorsqu'on linéarise en $x = 0$ l'équation (X.9), une équation caractéristique lui est naturellement associée ([143]) :

$$\lambda + d - bdN'(c^*)e^{-\lambda} = 0, \quad \lambda \in \mathbb{C}. \quad (\text{X.10})$$

Définition X.11. On appelle valeur propre de (X.9) toute valeur $\lambda \in \mathbb{C}$ qui vérifie (X.10). Une telle valeur propre est dite instable si sa partie réelle vérifie $\Re(\lambda) > 0$ et stable si $\Re(\lambda) < 0$.

De façon évidente, si λ est une valeur propre, son conjugué $\bar{\lambda}$ est également une valeur propre.

Dans le lemme suivant, nous excluons des cas qui ne sont pas intéressants ou qui ne peuvent pas advenir.

Lemme X.12. Il n'existe pas de solution réelle positive $\lambda \in \mathbb{R}_+$ de (X.10). De plus, si

$$bN'(c^*) \geq -1,$$

alors il n'existe aucune valeur propre instable. Dans le cas contraire, pour toute valeur propre instable λ , si on note r le reste de la division euclidienne de sa partie imaginaire $\Im(\lambda)$ par 2π , alors $r \in]\frac{\pi}{2}, \pi[$.

Démonstration : Puisque

$$1 - bN'(c^*) = \frac{aV_F - c^*(V_F - c^*)^2}{a(V_F - c^*)} > 0, \quad (\text{X.11})$$

il ne peut pas exister de valeur propre dans \mathbb{R}_+ .

Soit λ une valeur propre instable de partie imaginaire non-nulle : $\Im(\lambda) \neq 0$. Écrivons $\lambda = \mu + i\gamma$, avec $\mu \in \mathbb{R}_+, \gamma \in \mathbb{R}_+$. On a par définition

$$\mu + d = bdN'(c^*)e^{-\mu} \cos(\gamma), \quad \gamma = -bdN'(c^*)e^{-\mu} \sin(\gamma). \quad (\text{X.12})$$

Par conséquent

$$b^2 d^2 N'(c^*)^2 e^{-2\mu} = (\mu + d)^2 + \gamma^2 > d^2.$$

Puisque μ est positif, on a

$$b^2 N'(c^*)^2 > e^{2\mu} > 1.$$

On en déduit d'après (X.11) :

$$bN'(c^*) < -1.$$

On montre la propriété sur r par la même méthode que dans [143], lemme 3. ■

Nous pouvons donc nous focaliser sur le cas où b est assez négatif pour avoir

$$bN'(c^*) < -1.$$

On démontre dans ce cas

Théorème X.13

Supposons $bN'(c^*) < -1$. Il existe $d^* \in \mathbb{R}_+^*$ tel que : il existe une valeur propre instable de (X.10) vérifiant $\frac{\pi}{2} < \Im(\lambda) < \pi$ si et seulement si $d^* < d$.

Démonstration :

Étape 1 : construction et étude d'une fonction $\lambda : d \mapsto \lambda(d)$.

Définissons la fonction F par

$$F(\lambda, d) = \lambda + d - bN'(c^*)e^{-\lambda}.$$

Supposons qu'il existe $d_0 \in \mathbb{R}_+^*$ et une valeur propre associée λ_0 de (X.10) telle que $\Im(\lambda) \neq 0$. On a alors $F(\lambda_0, d_0) = 0$; on calcule

$$\frac{\partial F}{\partial \lambda}(\lambda_0, d_0) = 1 - b d_0 N'(c^*) e^{-\lambda_0} = 1 + \lambda_0 + d_0 \neq 0,$$

et

$$\frac{\partial F}{\partial d}(\lambda_0, d_0) = 1 - bN'(c^*)e^{-\lambda_0} = -\frac{\lambda_0}{d_0}.$$

D'après le théorème des fonctions implicites, il existe une fonction lisse λ définie sur un voisinage de d_0 telle que $F(\lambda(d), d) = 0$. Notons alors

$$\lambda(d) = \mu(d) + i\gamma(d), \quad \mu(d), \gamma(d) \in \mathbb{R}.$$

On a également d'après le théorème des fonctions implicites

$$\lambda'(d) = -\frac{\frac{\partial F}{\partial d}}{\frac{\partial F}{\partial \lambda}} = \frac{\lambda}{d(1 + \lambda + d)},$$

et par conséquent

$$\mu'(d) = \frac{\mu(1 + \mu + d) + \gamma^2}{d((1 + \mu + d)^2 + \gamma^2)},$$

et

$$\gamma'(d) = \frac{\gamma(1 + d)}{d((1 + \mu + d)^2 + \gamma^2)}.$$

En intégrant ces équations différentielles, on peut étendre les fonctions λ , μ et γ sur \mathbb{R}_+^* . On a donc construit une fonction λ telle que $\lambda(d_0) = \lambda_0$; pour tout $d \in \mathbb{R}_+^*$, $\lambda(d)$ est valeur propre de (X.10) pour le paramètre d et $\Im(\lambda(d)) \neq 0$; si $\Re(\lambda_0) = 0$, alors $\Re(\lambda'(d_0)) > 0$; si λ_1 et λ_2 sont deux fonctions vérifiant les propriétés précédentes qui diffèrent en un point d^* , alors pour tout $d \in \mathbb{R}_+$, $\lambda_1(d) \neq \lambda_2(d)$.

Étape 2 : montrer que si $\Re(d_0) > 0$, alors il existe $d_1 \in]0, d_0[$ tel que $\Re(d_1) = 0$.

Raisonnons par l'absurde et supposons que $\mu(d_0) > 0$ et que pour tout $d \in]0, d_0[$, on a $0 \leq \mu(d)$. Alors, d'après le lemme X.12, il existe un entier $k \in \mathbb{Z}$ tel que

$$\frac{\pi}{2} + 2\pi k < \gamma(d) < \pi + 2\pi k.$$

De plus μ' est une fonction strictement positive, et on a par intégration de sa formule explicite ci-dessus

$$\begin{aligned} \mu(d_0) &= \mu(d) + \int_d^{d_0} \frac{\mu(s)(1 + \mu(s) + s) + \gamma(s)^2}{s(1 + \mu(s) + s)^2 + s\gamma(s)} ds \\ &\geq \frac{1}{(1 + \mu(d_0) + d_0)^2 + (2k + 1)^2\pi^2} \left(2k + \frac{1}{2}\right)^2 \pi^2 (\ln(d_0) - \ln(d)) \longrightarrow +\infty, \quad d \rightarrow 0, \end{aligned}$$

ce qui constitue une contradiction.

Étape 3 : valeurs propres sur l'axe imaginaire.

D'après les étapes précédentes, toute valeur propre instable est connectée à une valeur propre sur l'axe imaginaire. On peut donc chercher une solution de partie réelle nulle. En supposant $\mu = 0$, on obtient

$$1 = bN'(c^*) \cos(\gamma). \quad (\text{X.13})$$

Cette équation a un ensemble infini dénombrable de solutions en raison de l'hypothèse $bN'(c^*) < -1$; notons γ_1 la plus petite de ces solutions qui soit strictement positive. D'après le lemme X.12,

$$\frac{\pi}{2} < \gamma_1 < \pi,$$

et on remarque que $\gamma_k = \gamma_1 + 2\pi(k - 1)$ est aussi solution de (X.13).

Étape 4 : Conclusion.

Définissons

$$d_k = -\frac{\gamma_k}{bN'(c^*) \sin(\gamma_k)}.$$

Supposons qu'il existe une valeur $d_{\frac{1}{2}} \in]0, d_1[$ et une valeur propre $\lambda_{\frac{1}{2}}$ de (X.10) telle que $\Re(\lambda_{\frac{1}{2}}) \geq 0$ et $\Im(\lambda_{\frac{1}{2}}) \neq 0$. D'après l'étape 1, il existe une fonction λ telle que $\lambda(d_{\frac{1}{2}}) = \lambda_{\frac{1}{2}}$, pour tout $d \in \mathbb{R}_+$, $\lambda(d)$ est valeur propre de (X.10) et il existe $\tilde{d} \in]0, d_{\frac{1}{2}}[$ tel que $\Re(\lambda(\tilde{d})) = 0$.

D'après l'étape 3, \tilde{d} est solution de (X.13) et par conséquent $d_1 \leq \tilde{d}$, ce qui constitue une contradiction.

En revanche, d'après l'étape 3, $\lambda = i\gamma_1$ pour $d = d_1$, et donc d'après l'étape 1 il existe une fonction λ correspondante telle que pour tout $d \in \mathbb{R}_+$, $\lambda(d) = \mu_1(d) + i\gamma_1(d)$ est une valeur propre de (X.10), $\gamma_1(d_1) = \gamma_1$ et $\mu_1(d_1) = 0$.

Posons

$$d^* = d_1.$$

Alors, pour tout $d \in]d^*, +\infty[$, il existe une valeur propre instable $\lambda(d)$ telle que $\Im(\lambda(d)) \neq 0$.

Enfin, on a comme montré dans l'étape 3 l'encadrement $\frac{\pi}{2} < \gamma_1 < \pi$; la fonction $\gamma_1(\cdot)$ est continue; on a donc d'après (X.12) :

$$\frac{\pi}{2} < \lambda(d) < \pi. \quad \blacksquare$$

Remarque X.14. On peut montrer comme dans [143] que sous l'hypothèse $bN'(c^*) < -1$, et en notant

$$d_k = -\frac{\gamma_k}{bN'(c^*) \sin(\gamma_k)},$$

il existe pour tout $d \in]d_k, d_{k+1}[$ exactement $2k$ valeurs propres instables λ_i et $\bar{\lambda}_i$, $i \in \{1, \dots, k\}$ de (X.10). Si $d = d_k$, il y a exactement $2k - 2$ valeurs propres instables et deux valeurs propres imaginaires pures. On a de plus dans les deux cas

$$\frac{\pi}{2} + 2\pi(i - 1) < \lambda_i < \pi + 2\pi(i - 1).$$

Intéressons-nous maintenant au second membre de (X.9). Notons

$$f_0(x) = -b\left(N(c^* + x(t - 1)) - N(c^*)\right).$$

On a pour cette fonction les propriétés suivantes.

Propriété X.15. *Supposons que $bN'(c^*) \leq -1$. Alors, la fonction régulière f_0 vérifie*

1. $f_0(0) = 0$;
2. $\lim_{x \rightarrow -\infty} f_0(x) = bN(c^*) = c^* < 0$;
3. $\forall x \in \mathbb{R}_-$, $f'_0(x) > 0$; il y a exactement deux zéros de f'_0 dans \mathbb{R}_+ que nous notons $x_1 = V_F - c^*\sqrt{a}$ et x_2 ; $f'_0(0) = -bN'(c^*) \geq 1$;
4. la fonction f_0 est croissante sur $] - \infty, x_1]$;
5. il existe $L_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que la fonction f_0 est L_0 -lipschitzienne sur \mathbb{R} .

Eu égard à ces propriétés, posons la fonction auxiliaire f définie par

$$f(x) = \begin{cases} f_0(x), & x \leq x_1, \\ f_0(x_1), & x > x_1. \end{cases}$$

Cette fonction vérifie les propriétés suivantes.

Propriété X.16. *Supposons que $bN'(c^*) \leq -1$. Alors, $f \in \mathcal{C}(\mathbb{R}) \cap \mathcal{C}^1(] - \infty, x_1[\cup]x_1, +\infty[)$ et*

1. pour tout $x \in \mathbb{R}^*$, $f(x)x > 0$;
2. pour tout $x \in \mathbb{R}$, $f(x) \geq c^*$;
3. $f'(0) = -bN'(c^*) \geq 1$;
4. il existe $L \in \mathbb{R}_+^*$ tel que la fonction f est L -lipschitzienne sur \mathbb{R} ;
5. $\exists \alpha \in \mathbb{R}_+^*, \exists \eta \in] - c^*, +\infty[$, $\forall x \in] - \eta, \eta[$, $|f(x)| \geq \alpha|x|$.

Posons une nouvelle équation avec f pour second membre à la place de f_0 , ce qui permet d'appliquer plus facilement les méthodes de [143] :

$$x'(t) + dx(t) = -df(x(t - 1)). \tag{X.14}$$

Nous allons donc démontrer pour commencer qu'il existe une solution périodique de (X.14). Considérons l'espace $\mathcal{C}^1([-1, 0], \mathbb{R})$ des fonctions de classe \mathcal{C}^1 de $[-1, 0]$ dans \mathbb{R} muni de la norme de la convergence uniforme $\|\cdot\|_\infty$.

Nous définissons les espaces (coniques)

$$\mathcal{K} = \{ \phi \in \mathcal{C}^1([-1, 0], \mathbb{R}) \mid \phi(-1) = 0, t \mapsto e^{dt} \phi(t) \text{ croissante sur } [-1, 0] \}$$

et

$$\mathcal{K}_0 = \mathcal{K} \setminus \{0\}.$$

On note également pour tout $M \in \mathbb{R}_+^*$,

$$B_M = \{ \phi \in \mathcal{K} \mid \|\phi\|_\infty \leq M \}.$$

Enfin, on notera parfois pour éviter toute ambiguïté

$$x(\cdot; \phi)$$

la solution de (X.14) associée à la condition initiale ϕ . Commençons par démontrer l'existence de telles solutions.

Théorème X.17

Soit $\phi \in \mathcal{C}^1([-1, 0], \mathbb{R})$, il existe une unique solution globale en temps $x(\cdot; \phi)$ de (X.14). Pour tout $T \in \mathbb{R}_+^*$, l'application $\phi \mapsto x(\cdot; \phi) \in \mathcal{C}^1([0, T], \mathbb{R})$ restreinte à $[0, T]$ est L_x -lipschitzienne pour une constante L_x qui ne dépend que de x et de T :

$$\sup_{t \in [0, T]} |x(t; \phi_1) - x(t; \phi_2)| \leq L_x \|\phi_1 - \phi_2\|_\infty.$$

Démonstration : On peut réécrire pour tout temps $t_0 \in \mathbb{R}_+$ l'équation (X.14) sous la forme intégrale

$$x(t; \phi) = e^{-d(t-t_0)} x(t_0; \phi) - d \int_{t_0}^t e^{-d(t-s)} f(x(s-1; \phi)) ds.$$

Par récurrence, il existe une unique solution $x(t; \phi)$ globale et de classe \mathcal{C}^1 qui vérifie cette formule et coïncide avec ϕ sur $[-1, 0]$.

On a ensuite pour $t \in [0, 1]$,

$$\begin{aligned} |x(t; \phi_1) - x(t; \phi_2)| &\leq |\phi_1(0) - \phi_2(0)| + \\ &d \int_0^t e^{-d(t-s)} |f(\phi_1(s-1)) - f(\phi_2(s-1))| ds \leq L \|\phi_1 - \phi_2\|_\infty. \end{aligned}$$

ce qui implique le caractère lipschitzien sur tout compact $[0, T]$ par une récurrence directe. ■

On a en particulier $x(\cdot, 0) = 0$ et

$$|x(t; \phi)| \leq L_x \|\phi\|_\infty.$$

Nous nous intéressons à présent aux temps pour lesquels la solution $x(\cdot; \phi)$ s'annule. On montre donc :

Théorème X.18

Supposons

$$\frac{1 + \alpha}{\alpha} \leq e^d.$$

Soit $M \in]\eta, +\infty[$ et $\phi \in \mathcal{K}_0 \cap B_M$. Alors :

- il existe $z_1 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $x(z_1; \phi) = 0$, $x'(z_1; \phi) < 0$ et tel que $t \mapsto e^{dt} x(t; \phi)$ est décroissante sur $[z_1, z_1 + 1]$.
- il existe $z_2 \in]z_1 + 1, +\infty[$ tel que $x(z_2; \phi) = 0$, $x'(z_2; \phi) > 0$, $t \mapsto e^{dt} x(t; \phi)$ est croissante sur $[z_1, z_1 + 1]$ et pour tout $t \in [z_2, z_2 + 1]$ on a $0 \leq x(t; \phi) \leq -c^*$.

De plus, la fonction $\phi \mapsto z_2(\phi)$ est continue et uniformément bornée sur $\mathcal{K}_0 \cap B_M$ et on a

$$z_2(\phi) \leq 6 + \frac{M}{\eta d}(1 + L).$$

Démonstration : Par soucis de lisibilité, nous écrivons dans cette preuve $x(t) = x(t; \phi)$.

Puisque $\phi \in \mathcal{K}_0$, on a

$$\forall t \in [-1, 0], \phi(t) \geq 0,$$

et $x(0) = \phi(0) > 0$. Définissons alors

$$z_1 = \inf\{t \in \mathbb{R}_+ \mid x(t) \leq 0\}.$$

Par continuité de x , si $z_1 \neq +\infty$ on a $x(z_1) = 0$.

Supposons par l'absurde que $z_1 \leq 1$ et $x'(z_1) = 0$. Alors on a $f(\phi(z_1 - 1)) = 0$, et par conséquent

$$\forall t \in [-1, z_1 - 1], \phi(t) = 0.$$

On a alors d'après la formulation intégrale de la solution $x(0) = 0$, ce qui constitue une contradiction. On a donc $z_1 > 1$ ou $x'(z_1) < 0$.

Supposons $z_1 > 1$. Dans ce cas

$$\forall t \in [0, z_1], x'(t) = -dx(t) - df(x(t-1)) \leq 0,$$

dont on déduit que x est décroissante sur $[0, z_1]$ et vérifie $x(t) \leq x(0) \leq M$. Définissons

$$t_1 = \inf\{t \in]1, +\infty[\mid x(t) \leq \eta\}.$$

Si $x(1) > \eta$, alors d'après les propriétés de f ,

$$\forall t \in [1, t_1[, x'(t) = -dx(t) - df(x(t-1)) \leq -\eta d,$$

et on obtient en intégrant des deux côtés

$$t_1 \leq 1 + \frac{M}{\eta d}.$$

Supposons maintenant que $z_1 > t_1 + 1$. On a pour tout $t \in [t_1 + 1, t_1 + 2]$,

$$\begin{aligned} x(t) &= e^{-d(t-(t_1+1))} x(t_1 + 1) - d \int_{t_1+1}^t e^{-d(t-s)} f(x(s-1)) ds \\ &\leq \left((1 + \alpha) e^{-d(t-(t_1+1))} - \alpha \right) x(t_1 + 1). \end{aligned}$$

Cela implique $x(t_1 + 2) \leq 0$, et donc

$$z_1 \leq t_1 + 2 \leq 3 + \frac{M}{\eta d}.$$

De plus,

$$x'(z_1) = -df(x(z_1 - 1)) < 0.$$

Enfin, on a

$$\forall t \in [z_1, z_1 + 1], (e^{t \cdot} x(\cdot))'(t) = -d e^{dt} f(x(z_1 - 1)) \leq 0,$$

ce qui donne la décroissance sur cet intervalle.

• Définissons le temps fini ou infini

$$z_2 = \inf\{t \in]z_1, +\infty[\mid x(t) > 0\}.$$

En écrivant la formulation intégrale à partir de z_1 on obtient

$$\forall t \in]z_1, z_1 + 1], x(t) < 0, \text{ et } x(z_1 + 1) = -d \int_{z_1}^{z_1+1} e^{-d(z_1+1-s)} f(x(s-1)) ds \geq -LM.$$

On a par conséquent $z_1 + 1 < z_2$. Comment précédemment on écrit

$$\forall t \in [z_1, z_1 + 1], x'(t) = -dx(t) - df(x(t-1)) > 0,$$

ce qui donne la stricte croissance de x sur $[z_1, z_1 + 1]$.

Définissons

$$t_2 = \inf\{t \in]z_1 + 1, +\infty[\mid x(t) > -\eta\}.$$

Si $x(z_1 + 1) \geq z_1 + 1$, on pose $t_2 = z_1 + 1$. Sinon, on a $t_2 > z_1 + 1$ et on a d'après les propriétés de f ,

$$\forall t \in [z_1 + 1, t_2[, x'(t) = -dx(t) - df(x(t-1)) > \eta d.$$

On intègre cette inégalité, ce qui donne

$$t_2 \leq z_1 + 1 + \frac{LM}{\eta d} \leq 4 + \frac{M}{\eta d}(1 + L).$$

Supposons à présent que $z_2 > t_2 + 1$. On a pour tout $t \in [t_2 + 1, t_2 + 2]$,

$$\begin{aligned} x(t) &= e^{-d(t-(t_2+1))} x(t_2 + 1) - d \int_{t_2+1}^t e^{-d(t-s)} f(x(s-1)) ds \\ &\geq \left((1 + \alpha) e^{-d(t-(t_2+1))} - \alpha \right) x(t_2 + 1). \end{aligned}$$

On a donc $x(t_2 + 2) \leq 0$ et par suite $z_2 \leq t_2 + 2$, c'est-à-dire

$$z_2 \leq 6 + \frac{M}{\eta d}(1 + L).$$

Comme précédemment on écrit

$$\forall t \in [z_2, z_2 + 1], (e^{t \cdot} x(\cdot))'(t) = -d e^{dt} f(x(z_1 - 1)) \geq 0,$$

et d'après les propriétés de f ,

$$\forall t \in [z_2, z_2 + 1], 0 \leq x(t) = -d \int_{z_1}^t e^{-d(t-s)} f(x(z_1 - 1)) ds \leq -c^*. \quad \blacksquare$$

Nous pouvons enfin définir la fonctionnelle qui va donner la solution périodique pour laquelle nous avons fait tous ces efforts : considérons

$$\begin{aligned} \mathcal{F} : K &\rightarrow \mathcal{C}^1([-1, 0], \mathbb{R}), \\ \phi &\mapsto t \mapsto x(z_2(\phi) + 1 + t; \phi). \end{aligned} \tag{X.15}$$

avec la convention $\mathcal{F}(0) = 0$.

On a alors le résultat suivant

Théorème X.19

Supposons $1 + \alpha \leq \alpha e^d$. Alors

- $\mathcal{F}(B_{-c^*}) \subset B_{-c^*}$;
- la fonctionnelle \mathcal{F} est continue et compacte ;
- il existe $b^* \in \mathbb{R}_-$ et $d^* \in \mathbb{R}_+$ tels que si $b < b^*$ et $d > d^*$ alors le point-fixe $\phi = 0$ est expulsif.

Démonstration :

- Le théorème X.17 implique directement l'assertion $\mathcal{F}(B_{-c^*}) \subset B_{-c^*}$.
- Le théorème X.17 implique directement la continuité de la fonctionnelle \mathcal{F} sur \mathcal{K} .

Montrons la compacité :

Posons $M = -c^*$. Soit une suite $(\phi_n)_{n \in \mathbb{N}}$ à valeurs dans $B_M \setminus \{0\}$. Notons pour tout $n \in \mathbb{N}$, $x_n(\cdot) = x(z_2(\phi_n) + 1 + \cdot; \phi_n)$. On a, d'après les propriétés de f , pour tout $t \in [-1, 0]$, $0 \leq x_n(t) \leq M$ et pour tout $n \in \mathbb{N}$, pour tous $t_1, t_2 \in [-1, 0]$,

$$|x_n(t_1) - x_n(t_2)| \leq \int_{t_1}^{t_2} |x'_n(s)| ds \leq dM(1 + L)(t_1 - t_2).$$

La suite $(x_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est donc équicontinue et uniformément bornée; d'après le théorème d'Arzela-Ascoli, elle a une limite à extraction d'une sous-suite près dans $\mathcal{C}^1([-1, 0], \mathbb{R})$.

La fonctionnelle F est donc compacte.

- Montrons que la fonction nulle est un point fixe expulsif. Pour commencer, on choisit b^* tel que pour tout $b \in]-\infty, b^*[$, $bN'(c^*) < -1$.

Étape 1 : si $d^ < d$ il existe $A \in \mathbb{R}_+$ tel que pour tout point z qui annule $x(\cdot; \phi)$, $\sup_{t \geq z_1(\phi)} |x(t; \phi)| \geq A$.*

Posons

$$d^* = \frac{\gamma_1}{bN'(c^*) \sin(\gamma_1)},$$

et supposons $d > d^*$. D'après le théorème X.13, il existe une valeur propre instable $\lambda = \mu + i\gamma$, avec $\mu > 0$ et $\frac{\pi}{2} < \gamma < \pi$. Soit $\varepsilon \in \mathbb{R}_+$ tel que

$$\varepsilon < \frac{\mu}{2d} e^{-d} \cos\left(\frac{\gamma}{2}\right). \tag{X.16}$$

Posons également la fonction h définie par

$$h(x) = xf'(0) - f(x).$$

La fonction f étant nulle en zéro et de classe \mathcal{C}^1 au voisinage de zéro, il existe une constante $A \in \mathbb{R}_+$ telle que

$$\forall x \in [0, A], |h(x)| \leq \int_0^x |f'(0) - f'(y)| dy \leq \varepsilon x.$$

Soit $\phi \in \mathcal{K}_0$ et soit $z \in \mathbb{R}_+$ tel que $x(z; \phi) = 0$. Raisonnons par l'absurde et supposons que

$$\sup_{t \in [z, +\infty[} x(t; \phi) < A.$$

Définissons la fonction y définie par

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, y(t) = e^{dt} x(t).$$

D'après le théorème X.18, on peut supposer sans perte de généralité que x' et y' sont strictement positives sur $[z, z + 1]$, car dans le cas contraire x' et y' sont strictement négatives sur $[z, z + 1]$ et

les deux cas se traitent de la même façon. De plus, x a un extremum en un point $m \in]z, z + 1[$, et $|x(m)| \geq \frac{\kappa}{2}$.

Par définition de la solution $x(\cdot) = x(\cdot; \phi)$.

$$x'(t) = -dx(t) - df'(0)x(t-1) + dh(x(t-1)).$$

Posons $T = z + 1$. En multipliant l'égalité précédente par $e^{-\lambda t}$ et en intégrant sur $[T, +\infty[$, on obtient

$$\int_T^{+\infty} x'(t) e^{-\lambda t} dt = d \int_{T-1}^T x(t) e^{-\lambda t} dt + \lambda \int_{T-1}^{+\infty} x(t) e^{-\lambda t} dt + d \int_T^{+\infty} h(x(t-1)) e^{-\lambda t} dt.$$

En outre, on a par intégration par partie :

$$\int_T^{+\infty} x'(t) e^{-\lambda t} dt = -x(T) e^{-\lambda T} + \lambda \int_{T-1}^{+\infty} x(t) e^{-\lambda t} dt.$$

En combinant les deux identités précédentes, on obtient

$$-x(T) e^{-\lambda T} = (d + \lambda) \int_{T-1}^T x(t) e^{-\lambda t} dt + d \int_T^{+\infty} h(x(t-1)) e^{-\lambda t} dt.$$

En multipliant cette identité par $e^{\lambda(T-\frac{1}{2})}$, on obtient

$$- \int_{T-1}^T y'(t) e^{-dt-\lambda(t-T-\frac{1}{2})} dt = d \int_T^{+\infty} h(x(t-1)) e^{-\lambda(t-T-\frac{1}{2})} dt. \quad (\text{X.17})$$

Sachant que y' est positive sur $]T-1, T[$, on constate d'une part que

$$\begin{aligned} \left| \int_{T-1}^T y'(t) e^{-dt-\lambda(t-T-\frac{1}{2})} dt \right| &\geq \int_{T-1}^T y'(t) e^{-dt-\lambda(t-T-\frac{1}{2})} \cos\left(\gamma(t-T-\frac{1}{2})\right) dt \\ &\geq y(T) e^{-dT-\frac{\mu}{2}} \cos\left(\frac{\gamma}{2}\right) = x(T) e^{-\frac{\mu}{2}} \cos\left(\frac{\gamma}{2}\right). \end{aligned} \quad (\text{X.18})$$

D'autre part, le second membre de (X.17) vérifie

$$\left| \int_T^{+\infty} h(x(t-1)) e^{-\lambda(t-T-\frac{1}{2})} dt \right| \leq \varepsilon \kappa \frac{1}{\mu} e^{-\frac{\mu}{2}}. \quad (\text{X.19})$$

Enfin, on écrit pour $x = x(\cdot; \phi)$ la formule intégrale

$$x(T) = e^{-d(T-m)} x(m) - d \int_m^T e^{-d(T-m)} f(x(t-1)) ds \geq e^{-d} \frac{\kappa}{2}.$$

et en combinant avec (X.17), (X.18) et (X.19) afin d'obtenir

$$e^{-\frac{\mu}{2}} \cos\left(\frac{\gamma}{2}\right) e^{-d} \frac{\kappa}{2} \leq d\varepsilon \kappa \frac{1}{\mu} e^{-\frac{\mu}{2}},$$

c'est-à-dire

$$\frac{\mu}{2d} e^{-d} \cos\left(\frac{\gamma}{2}\right) \leq d\varepsilon,$$

ce qui constitue une contradiction avec (X.16). On a donc montré

$$\sup_{t \in [z, +\infty[} |x(t; \phi)| \geq A.$$

Étape 2 : la fonction nulle est un point fixe expulsif.

Considérons un voisinage U de la fonction nulle $\phi = 0$ tel que pour tout $\phi \in U$, $\|\phi\|_\infty < A$. D'après l'étape précédente, $\|\mathcal{F}(\phi)\|_\infty > A$. Par récurrence directe, on a pour tout $n \in \mathbb{N}$,

$$\|\mathcal{F}^n(\phi)\|_\infty > A.$$

La suite $(\mathcal{F}^n(\phi))_{n \in \mathbb{N}}$ sort donc définitivement du voisinage U .

La fonction nulle est donc un point fixe expulsif de la fonctionnelle \mathcal{F} . ■

Remarquons que la fonction $x(\cdot; \phi)$ a une infinité de zéros z_n et qu'itérer la fonctionnelle \mathcal{F} sur ϕ revient à aller vers l'un des zéros suivant (le premier qui satisfait les bonnes conditions).

Nous pouvons enfin énoncer et démontrer le théorème principal de cette sous-section.

Théorème X.20

Supposons $V_F^2 \geq a$. Il existe une constante $c_0 \in \mathbb{R}_*$ indépendante de d , il existe $b^* \in \mathbb{R}_-$ et $d^* \in \mathbb{R}_+$ tels que si $b < b^*$ et $d > d^*$ alors il existe une solution périodique non-constante c de (X.6); cette solution vérifie

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad c_0 \leq c(t) < 0.$$

Démonstration : D'après le théorème précédent, la fonctionnelle \mathcal{F} vérifie toutes les hypothèses du théorème de Browder énoncé ci-dessus. Il existe donc un point fixe ϕ^* qui n'est pas expulsif. Ce point fixe est une solution périodique de l'équation (X.14) qui vérifie

$$\forall t \in [-1, 0], \quad x(t; \phi^*) \leq -c^*.$$

L'hypothèse $V_F^2 > a$ implique $x_1 > -c^*$, et par conséquent il s'agit également d'une solution périodique de l'équation (X.9), et on a enfin la solution périodique c de (X.6) définie par

$$c(t) = c^* + x\left(\frac{t}{d}; \phi\right)$$

Enfin, comme dans les démonstrations précédentes, on peut obtenir que $x(t; \phi^*)$ atteint un minimum local en un point $m \in]z_1, z_1 + 1[$. En écrivant la formulation intégrale entre z_1 et m , on obtient

$$x(m; \phi^*) = -d \int_{z_1}^m e^{-d(m-s)} f(x(s-1; \phi^*)) ds \geq Lc^*.$$

On a alors

$$(L+1)c^* \leq c(t) \leq 0,$$

ce qui termine la démonstration. ■

❧ *Troisième partie* ❧

*Modélisation de l'adaptation des
cellules eucaryotes aux dommages de
l'ADN*



*Partie III. Modélisation de l'adaptation des cellules eucaryotes aux dommages
de l'ADN*

	285
<i>XI. Division cellulaire et points de contrôle</i>	287
1. Le cycle cellulaire chez les Eucaryotes	287
a. Phases du cycle cellulaire	287
b. Points de contrôle du cycle cellulaire	289
c. La levure bourgeonnante <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	290
2. Adaptation aux dommages à l'ADN	292
a. Mécanismes de l'adaptation	292
b. Une épée à double-tranchant	293
<i>XII. Modélisation autour du phénomène d'adaptation</i>	295
1. Un modèle stochastique	295
a. Présentation du modèle	295
b. Simulations numériques	297
2. Équivalent déterministe du modèle	299
a. Présentation du modèle déterministe	299
b. Simulations numériques	300

« [...] on n'attend pas d'un modèle scientifique ou d'un algorithme, si parfaits et si adéquats qu'ils puissent paraître et en dépit de leur longue histoire épigénétique et des multiples sélections mentales dont ils ont été l'objet, qu'ils offrent une description exhaustive de la réalité extérieure. Un modèle, si parfait soit-il, ne peut se confondre avec un objet ou le processus auquel il se rapporte. Mathématiciens et physiciens mentionnent souvent "l'efficacité déraisonnable" de leurs modèles mathématiques à décrire la réalité du monde ? Au point que, parfois, la distinction entre théorie mathématique et objet physique tend à s'effacer et que sont oubliés tous les "efforts mentaux" réalisés par la communauté scientifique pour les produire avec succès. »

"*L'homme de vérité*", Jean-Pierre Changeux [85].

XI. Division cellulaire et points de contrôle

SROSSIERS et imparfaits, les modèles présentés dans cette troisième partie de notre manuscrit de thèse n'ont pas attendu la citation, ci-dessus, de Jean-Pierre Changeux pour ne pas se confondre avec la réalité ; ils ont cependant été construits avec une volonté humble de, justement, dégrossir la masse des questionnements qui entourent le phénomène d'adaptation aux dommages de l'ADN. Ce processus fondamental dans l'évolution fait l'objet d'un nombre croissant d'études expérimentales et, à notre connaissance et à ce jour, de relativement peu d'efforts de modélisation mathématique. Nous présentons donc notre apport en la matière, qui consiste en un modèle sans prétention voué à questionner la place de l'adaptation dans l'évolution comme processus améliorant la survie d'une espèce et la forme optimale de ses paramètres pour un critère (arbitraire) donné.

Nous commençons, dans la présente section, par dresser un panorama général de ce qu'est l'adaptation aux dommages de l'ADN et de l'état de la recherche en biologie sur le sujet. Dans la section suivante, la section XII, nous présentons les modèles que nous avons développés en collaboration avec notre directrice de thèse Delphine Salort et le biologiste Zhou Xu.

1. Le cycle cellulaire chez les Eucaryotes

1.a. Phases du cycle cellulaire

Comme nous l'avons rappelé dans la section III, les eucaryotes rassemblent les animaux, les plantes, les champignons et les protistes (qui contiennent les protozoaires) et se caractérisent par la présence d'un noyau cellulaire qui contient le matériel génétique sous la forme de chromosomes, et par la présence dans le cytoplasme de petites usines appelées mitochondries et d'autres

organites : le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les ribosomes,... Les cellules eucaryotes possèdent en général un cytosquelette constitué de microfilaments, de microtubules et de filaments intermédiaires. Leur division cellulaire est appelée la *mitose* et se fait souvent avec l'intervention d'un complexe centriolaire (centrosome, centrioles,...) ou d'une structure équivalente.

Le cycle cellulaire est l'ensemble des étapes qui constituent et délimitent la vie, le fonctionnement et la reproduction d'une cellule. Chez les eucaryotes, il se divise en deux phases : l'*interphase* durant laquelle la cellule grossit, duplique son matériel génétique et parfois assure une fonction dans un organisme et la *mitose* durant laquelle elle se divise pour donner naissance à deux cellules filles ; ces dernières reproduiront le cycle. Le temps que prend un cycle cellulaire complet est très variable. Il est par exemple d'environ deux heures pour certaines levures et de seize à vingt-quatre heures pour les fibroblastes humains.

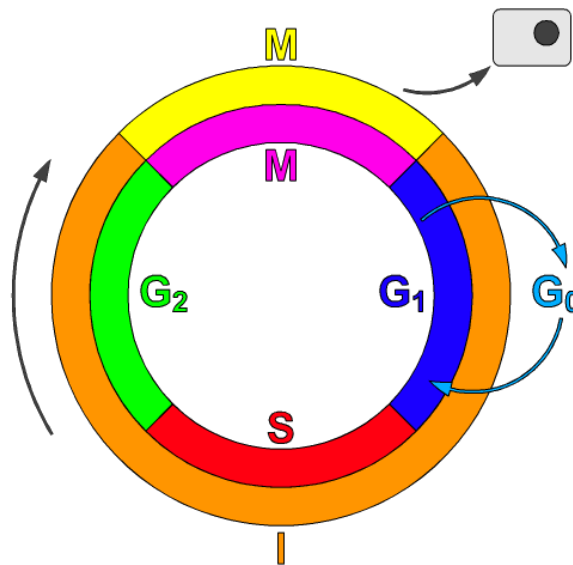


FIGURE 32 – Cycle cellulaire des eucaryotes. Crédit : Richard Wheeler (Zephyris) 2006. Schematic representation of the cell cycle. Cytokinesis forms rapidly in the process of the cell cycle.

L'interphase se divise en trois étapes : les phases G_1 , S et G_2 .

- Phase G_1 ⁵⁵ : la cellule assure son métabolisme normal, produit des protéines, grossit. Lorsqu'elle atteint une taille suffisante, elle peut passer en phase S . Les cellules restent dans cette phase de quelques heures à plusieurs années suivant leur type.
- Phase S : l'ADN est entièrement répliqué grâce à l'ADN polymérase. Les protéines d'histone qui serviront à compacter la molécule d'ADN sont produites en masse. Le chromosome passe d'une à deux chromatides assemblées au centromère. Chez l'animal, le complexe centriolaire (centrosome) se réplique ; les deux centrosomes ainsi formés s'écartent et forment des pôles.
- Phase G_2 : la cellule continue de croître et d'assurer ses fonctions.

⁵⁵Vient du mot anglais "gap".

1.b. Points de contrôle du cycle cellulaire

La reproduction des cellules eucaryotes étant un mécanisme complexe et subtil, de nombreux problèmes peuvent survenir et mettre en péril la survie de la cellule ou de sa descendance : certains composants cellulaires – les chromosomes, le fuseau mitotique, etc – peuvent être endommagés ou assemblés de façon incomplète. Les dégâts peuvent avoir des causes exogènes, comme les radiations, la température, les substances présentes dans l'environnement ou endogènes ([203]), dues à l'activité cellulaire elle-même : l'action des radicaux libres de l'oxygène, etc. Une cellule eucaryote peut être confrontée chaque jour à des milliers voire des millions de lésions sur son ADN. Les différents stress induisent entre autres des modifications chimiques des bases nucléiques de l'ADN, des cassures simple brin, des pontages et des cassures double brin, ces dernières étant particulièrement dangereuses pour l'organisme.

Des mécanismes de surveillance, appelés points de contrôle, assurent que les divisions cellulaires se font dans de bonnes conditions et entraînent une réponse adaptée dans le cas contraire ([147], [121], [254]). Cela a été suggéré pour la première fois par Potu Rao et Robert Johnson en 1970 dans [263], puis prouvé expérimentalement pour des levures bourgeonnantes en 1988 par Ted Weinert et Leland Hartwell dans [340] : ils ont montré que les dommages causés par une irradiation aux rayons X provoquaient l'arrêt du cycle cellulaire avant l'exécution de la mitose et ont identifié le rôle du gène RAD9. À chaque point de contrôle, les conditions du passage à la phase suivante sont évaluées et, si besoin, le cycle est arrêté le temps de faire des réparations. On connaît trois points de contrôle importants :

- le point de contrôle G_1 ;
- le point de contrôle G_2/M qui assure que les cellules n'entrent pas dans la mitose tant que l'ADN est endommagé ou incomplet ;
- le point de contrôle du fuseau (spindle checkpoint) pendant la métaphase de la mitose.

Pour une explication détaillée du fonctionnement des points de contrôle et une revue de la recherche sur le sujet, on pourra consulter les revues [145], [195], [245], [277] et [337].

Durant les phases G_1 ou G_2 , par exemple, les dommages éventuels à l'ADN sont repérés par des mécanismes dédiés et une cascade de réponses arrête le cycle cellulaire. Des voies métaboliques permettent parfois de réparer les dommages ; certaines sont favorisées en fonction de l'étape d'arrêt et de la nature des dommages. Lorsque la réparation est réussie, le point de contrôle est éteint et la cellule poursuit son cycle. L'évaluation des dommages et la mise en place d'une réponse adaptée est d'une importance capitale pour la survie des cellules et le maintien de l'intégrité de leur génome.

Plusieurs grands systèmes de réparation existent : réparation directe de la lésion, réparation par excision de base (BER pour *base excision repair*), réparation par excision de nucléotides (NER, pour *nucleotide excision repair*), réparation des mésappariements (MMR pour *mismatch repair*), réparation par jonction d'extrémités non homologues (NHEJ) et réparation par recombinaison homologue.

La première étape est bien sûr la détection des dommages qui est faite par des protéines spécialisées dans un type de lésion ([183]). Les protéines de type "sonde" associées à une voie de réparation vont se fixer sur la lésion ; l'ADN ainsi marqué va attirer des enzymes (glycosylase, endonucléase, exonucléase) qui vont retirer les structures anormales (base nucléique modifiée, ADN et protéines pontés, etc) et préparer la réparation. La cellule reconstruit ensuite le ou les brins endommagés, l'un pouvant servir de modèle à l'autre s'il est intact, grâce à une ADN polymérase ; une ligase suture ensuite l'ensemble. La détection des lésions entraîne aussi l'activation du point de contrôle *via* une cascade de phosphorylation dont le point culminant est, si

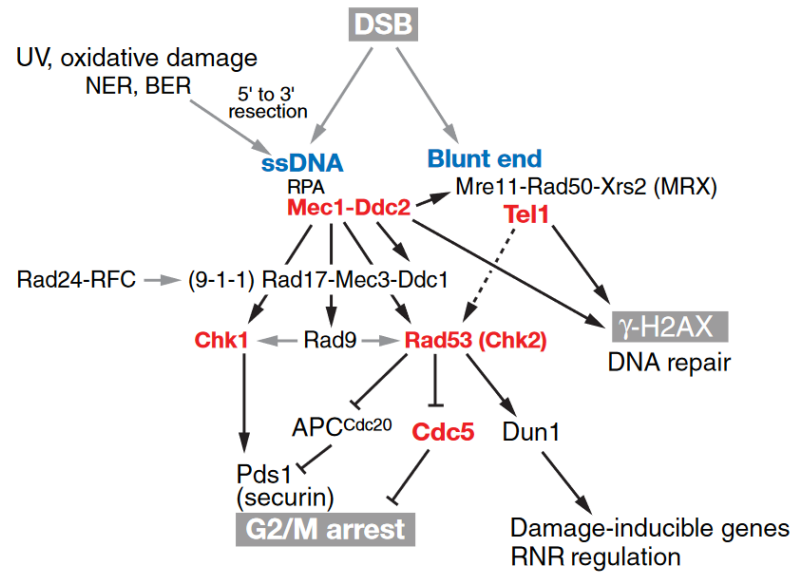


FIGURE 33 – Point de contrôle des dommages à l’ADN chez *Saccharomyces cerevisiae* pour des cassures double brin (DSBs : *double-stranded breaks*). Figure tirée de [145]. La résection de la cassure déclenche le point de contrôle qui dépend des kinases Mec1 et Ddc2. Mec1 est également activée par "trous" laissés par la une réparation par excision des nucléotides (NER) ou par excision de base (BER). Les kinases dans la cascade d’activations sont indiquées en rouge. Dans des circonstances où Mec1 est absente, Tel1 peut activer le point de contrôle de la phase S qui implique Rad53 et d’autres kinases (lignes en pointillés). Les lignes noires indiquent la phosphorylation de plusieurs protéines cibles, ce qui entraîne d’autres événements ; les lignes noires terminées par une barre indiquent des modifications inhibitrices. Les lignes grises indiquent des interactions entre protéines qui facilitent l’activation du point de contrôle.

besoin, l’activation de kinases effectrices qui ciblent plusieurs processus cellulaires afin d’arrêter la progression du cycle (voir la revue [124]). De nombreuses études ont montré que Mec1, une phosphatidylinositol 3’ kinase (PIKK) était au coeur de nombreux mécanismes de détection des dommages de l’ADN et qu’elle donnait le relai aux kinases de transduction Rad53 et Chk1 ; voir figure 33 et la revue [145].

Notons que les points de contrôle du cycle cellulaire sont d’une grande importance chez les mammifère, donc aussi pour les humains ([195], [277]). L’étude de la prédisposition au cancer chez l’être humain a révélé des mutations sur plusieurs gènes liés aux points de contrôle ([15]). Des travaux récents ont montré que les points de contrôles sont également activés lors des premiers stades de lésions cancéreuses et pourraient être impliqués dans la prévention de la genèse des tumeurs ([15], [137], [293]).

1.c. La levure bourgeonnante *Saccharomyces cerevisiae*

La levure *Saccharomyces cerevisiae* est utilisée depuis l’antiquité pour la fabrication de boissons fermentées. Au XIXe siècle, les boulangers utilisaient les levures fournies par les brasseurs de bière comme levain pour leur pain. Différentes péripéties entre ces corps de métiers conduisirent

à l'identification et à la culture de certaines souches de *Saccharomyces cerevisiae* pour servir de levain pour les boulangers. Elle est dite *levure bourgeonnante* (*budding yeast*) en raison de son mode de reproduction (voir figure 34). Ce sont des champignons unicellulaires d'une dizaine de micromètres ($6\mu\text{m}$ à $12\mu\text{m}$), abondants dans la nature ; on les trouve sur les fruits murs, sur l'écorce des arbres, dans l'intestin de certains insectes (guêpe sociales,...) ; leur température optimale de croissance est entre 30° et 35° Celcius. C'est également un organisme modèle très utilisé pour étudier les points de contrôle du cycle cellulaire et l'adaptation ; sa culture est facile, son cycle cellulaire bien connu, il possède peu d'ADN non codant et les recherches sur son fonctionnement ont des retombées économique grâce à son utilisation industrielle.

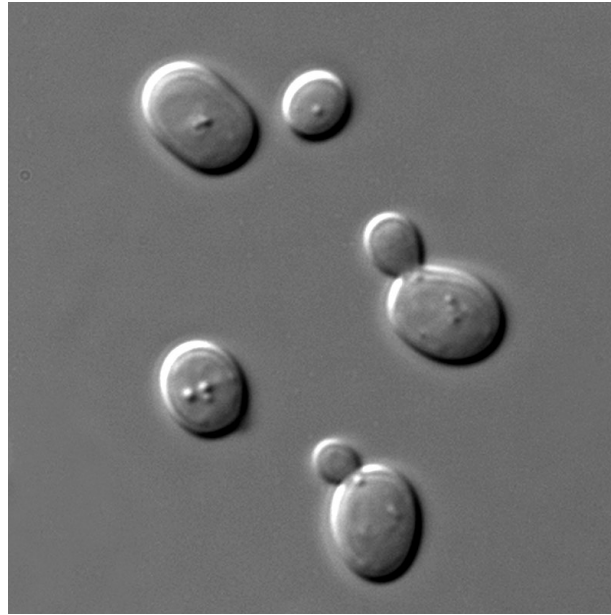


FIGURE 34 – Levures *Saccharomyces cerevisiae*. Imaging was performed with the Olympus BX61 microscope and a UPlanSApo $100\times$ NA 1.40 oil immersion objective (Olympus). Pictures were acquired at room temperature in synthetic complete medium with a camera (SPOT ; Diagnostic Instruments, Inc.) using MetaMorph software (MDS Analytical Technologies). Crédit : Domaine public, mise à disponibilité par Masur sur wikipédia.

La cellule peut se reproduire sous une forme haploïde ($1n = 16$ chromosomes) ou sous une forme diploïde ($2n = 32$ chromosomes) et sa reproduction peut être asexuée (par bourgeonnement) ou sexuée (par fusion de deux cellules haploïdes de sexe différent) : les individus haploïde peuvent avoir deux sexes, notés a et α , morphologiquement identiques, qui se distinguent par une phéromone ($MATa$ ou $MAT\alpha$), c'est la forme asexuelle de *Saccharomyces cerevisiae* qui se reproduit par bourgeonnement ; la cellule diploïde obtenue par fusion de cellules haploïdes a et α est notée a/α . Les cellules diploïdes peuvent également se reproduire par bourgeonnement (nutriments abondants) mais lorsque les nutriments se font rares, elle entrent en méiose et produisent quatre spores haploïdes, deux a et deux α ([368], voir aussi la revue [155]). On trouve aussi *Saccharomyces cerevisiae* sous une forme polyploïde ($3n, 4n, 5n$ voire $6n$ chromosomes [230], [177]), en particulier dans les souches industrielles.

Sous des conditions optimale, la population peut doubler de tailles toutes les cent minutes

([155]), mais il y a une grande variabilité des vitesses de croissance suivant les conditions du milieu et les souches ([338]). Les cellules se nourrissent de différents sucres selon qu'elles poussent en milieu aérobie ou anaérobie.

Les levures n'ont ni la possibilité d'arrêter longuement leur cycle pendant la phase G1 ni une voie métabolique robuste pour l'apoptose. Le point de contrôle principal pour *Saccharomyces cerevisiae* se situe donc pendant la phase G2, avant l'anaphase : c'est le point de contrôle dit G2/M qui intervient quand les centromères sœurs des chromosomes répliqués sont attachés au fuseau mitotique et sous tension ([145]). Pour cette levure, sept gènes ont été identifiés comme nécessaire à l'arrêt du cycle cellulaire en G2/M en réponse à des dommages à l'ADN : RAD9, le premier à avoir été détecté ([340]), mais aussi RAD17, RAD24, MEC1, RAD53, MEC3 et PDS1 (voir [121]).

2. Adaptation aux dommages à l'ADN

L'exposition qui va suivre s'inspire de la revue récente (2019) écrite par Héloïse Coutelier et notre collaborateur Zhou Xu : [103].

2.a. Mécanismes de l'adaptation

Lorsque les dommages à l'ADN s'avèrent irréparables, certaines cellules, les levures par exemple, peuvent au bout d'un temps assez long reprendre le cycle cellulaire malgré la présence détectable des dommages ([311], [278], [191]). On appelle ce processus *adaptation* aux dommages de l'ADN.

L'adaptation n'advient qu'à partir d'un certain temps (5-6h pour les levures), lorsque la réparation a échoué. Pour que l'on dise qu'il y a adaptation au point de contrôle qui a conduit à l'arrêt du cycle cellulaire, trois critères doivent être satisfaits :

- la cellule a arrêté son cycle en raison d'un signal (dommage à l'ADN, etc) ;
- la cellule finit par reprendre son cycle et se divise ;
- lorsque la division reprend, le signal qui avait causé l'arrêt est toujours actif.

Elle est stochastique : des cellules arrêtées en même temps dans leur cycle s'adapteront à des temps différents. Lorsque les dégâts sont irréparables, la plupart des cellules meurent ou s'adaptent. Si les dommages sont toxiques pour la cellule, l'adaptation entraîne sa mort ou la mort de ses cellules filles. On trouve des cas d'adaptation pour ces critères chez *Saccharomyces cerevisiae* pour différents points de contrôle : le contrôle de la morphologie de la cellule ([194]), le point de contrôle du fuseau (spindle checkpoint, [342]) et enfin, et surtout, le point de contrôle G2/M des dommages à l'ADN pour lequel le phénomène d'adaptation est observé par Lisa Sandell et Virginia Zakian en 1993 ([278]) ; elles utilisent une souche haploïde de levure qui contient une copie non-essentielle du chromosome VII.

Lors de l'adaptation, le point de contrôle qui avait arrêté le cycle est partiellement relâché. Chez les levures arrêtées en G2/M, l'adaptation procède par l'inactivation de Rad53, ce qui réduit en aval l'inhibition de la progression dans le cycle cellulaire ([256]) ; la partie amont du point de contrôle n'est, elle, pas ou peu affectée et les senseurs (Ddc1, Ddc2, Mec1,...) sont toujours actifs.

Chez de nombreuses espèces eucaryote, les kinases de la famille des Polo kinases⁵⁶ sont essentielles pour divers processus liés à la réplication ([244], [332]) et jouent un rôle clef dans l'adaptation. Chez la levure, la seule Polo kinase est Cdc5 et est encodée par le gène CDC5 ; elle est essentielle pour la complétion de l'anaphase ([146], [178]). Dans [311], David Toczyski, David Galgoczy et Leland Hartwell montrent qu'une mutation du gène CDC5 rend le mutant incapable de procéder à l'adaptation. Ils obtiennent un résultat similaire pour le gène CKB2 qui encode une sous-unité non-essentielle de la caséine kinase II, appelée CKII ([267], voir aussi la revue [7]). Contrairement au mutant de CDC5 qui ne peut plus s'adapter, le mutant CKII s'adapte toujours, mais beaucoup moins (8% de la population environ pour une cassure double-brin, [311]).

Notons aussi que l'adaptation n'est pas toujours possible : une trop grande quantité de lésion peut rendre impossible l'adaptation. Une seule cassure double-brin non-réparée permet l'adaptation, deux telles cassure ne la permettent plus ([191]). La nature de la lésion est également importante et une plus faible quantité de cassures double brin peut empêcher plus sûrement l'adaptation qu'une plus grande quantité de cassure simple brin ([191]). L'adaptation ne peut se produire que pour un certaine plage de dégâts ([360], [305], [269], [182])

2.b. Une épée à double-tranchant

L'adaptation a un prix : la cellule adaptée et sa descendance se retrouvent avec un ADN endommagé et peuvent mourir. En revanche, si l'ADN est irréparable, les cellules qui ne s'adaptent pas vont rester bloquées dans leur cycle et mourir. Outre ce compromis entre attendre en espérant réussir à réparer et s'adapter afin de poursuivre son cycle au péril de sa vie, d'autres éléments viennent complexifier le tableau.

En effet, les auteurs de [130] montrent que l'adaptation au point de contrôle augmente la résistance à certains dommages : les levures diploïdes qui ne sont pas capable de s'adapter son particulièrement sensibles aux rayons X par rapport à celles qui s'adaptent facilement ; les auteurs suggèrent aussi que l'adaptation est plus importante pour être radio-résistant chez les individus diploïde que chez les individus haploïdes, les premiers pouvait survivre après un réarrangement génétique plus facilement que les derniers. Car c'est là un autre aspect crucial de l'adaptation : elle favorise les réarrangement du génome et plus généralement entraine une forte instabilité génomique. De même, l'étude [22] montre que des individus qui se sont adaptés après un premier événement génotoxique développe une forme de résistance qui les aide à de survivre à une seconde agression.

Les cellules qui s'adaptent on également la possibilité d'essayer de se réparer ultérieurement, à d'autres moment du cycle cellulaire que celui où un point de contrôle les avaient arrêtées (en général G2/M pour les levures) ; elles peuvent essayer d'utiliser la réparation par jonction d'extrémités non homologues (NHEJ) pendant la phase G1 et la réparation induite par cassure de brin (*break-induced replication*, BIR) ou la réparation par jonction d'extrémités micro-mologues (*microhomology-mediated en joining*, MMEJ) en S/G2 ([130], [334]).

À une échelle de temps plus large, l'aspect mutagène de l'adaptation aux dommage de l'ADN est une source potentielle de variabilité génétique dans une population donnée. Les recombinaisons du génomes que l'adaptation entraine favorisent également des mutations qui peuvent être bénéfiques pour la descendance de la cellule et l'adaptation est probablement un moteur de l'évo-

⁵⁶Les Polo kinases sont des enzyme de la famille des transférases. Elles catalysent une réaction chimique du type



lution. Par exemple, des populations de bactéries *Escherichia Coli* peuvent être conduites par évolution dirigée en laboratoire à développer une très forte résistance aux radiations ionisante qui conservée par les descendants ([63]). La survie et le devenir d'une population macroscopique confrontée à un des événements imprévisibles qui endommagent l'ADN des cellules est une question difficile et la confection de modèles mathématiques est une voie privilégiée pour y apporter des éléments de réponse.

XII. Modélisation autour du phénomène d'adaptation

Le contenu de cette section a été développé en collaboration avec
le biologiste et la mathématicienne
Zhou Xu et Delphine Salort.

ON s'intéresse au phénomène d'adaptation du point de vue macroscopique de la survie de l'espèce. En effet, outrepasser le point de contrôle alors que les dommages ne sont pas réparés peut s'avérer catastrophique pour la cellule, mais rester bloquée trop longtemps à un point du cycle cellulaire peut également mener à sa mort. Nous allons essayer de dériver des modèles pour les populations de levures bourgeonnantes (*Budding Yeast*) afin de proposer une validation qualitative de l'intérêt évolutif du phénomène d'adaptation à l'échelle macroscopique et tel qu'il est observé expérimentalement.

1. Un modèle stochastique

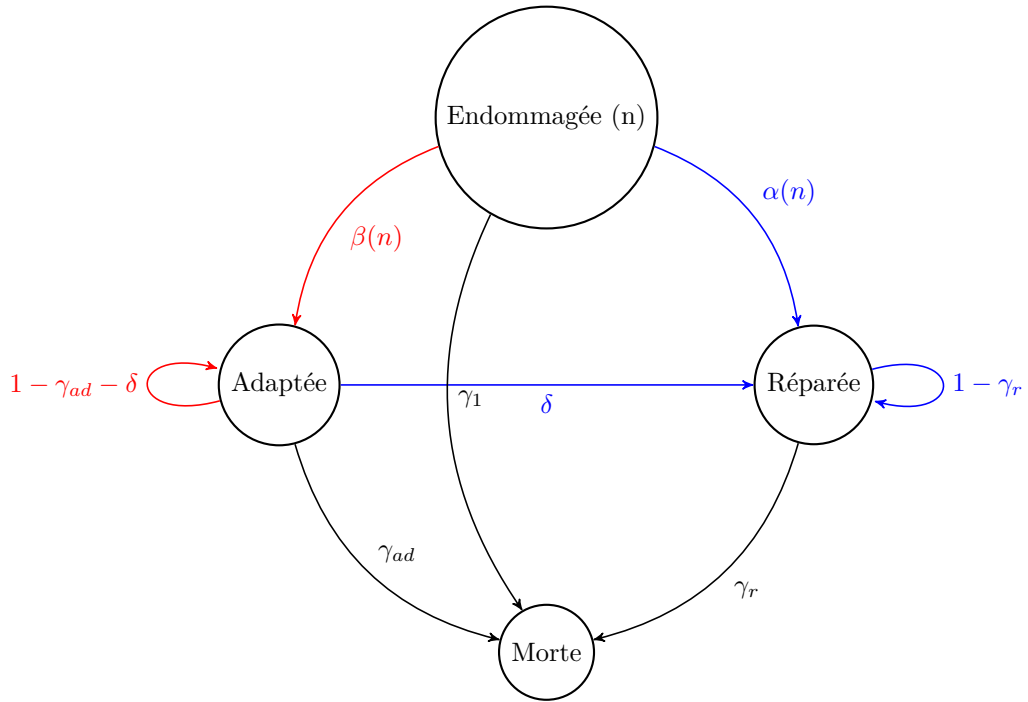
1.a. Présentation du modèle

Dans ce premier modèle, on considère une population initiale de N_0 cellules dont l'ADN est endommagé, vivant dans un milieu qui peut supporter au maximum une population de $N_{max} > N_0$ cellules. Ces cellules arrêtent leur cycle et essaient de réparer les dommages.

On considère dans les modèles les mécanismes suivants :

- (*cellules endommagées*) à chaque étape (discrète), les cellules ont une probabilité γ_1 de mourir (mort naturelle, prédateurs,...) ;
- (*cellules endommagées*) en fonction du nombre n d'étapes passées à être endommagées, ces cellules endommagées ont une probabilité $\beta(n)$ de s'adapter et une probabilité $\min(\alpha(n), 1 - \gamma_1 - \beta(n))$ – le minimum permet de favoriser l'adaptation lorsque la somme des probabilités dépasse 1 – de se réparer ;
- (*cellules adaptées*) à chaque étape, les cellules qui se sont adaptées ont une probabilité γ_{ad} de mourir et une probabilité δ de se réparer ;
- (*cellules réparées*) à chaque étape les cellules réparées ont une probabilité γ_r de mourir que l'on supposera nulle la plupart du temps.
- (*reproduction des cellules adaptées et réparées*) à la fin de chaque étapes, les cellules adaptées et réparées se dupliquent dans les limites de la capacité d'accueil du milieu. Lorsqu'il n'y a pas assez de place pour dupliquer toutes les cellules, on les duplique au hasard jusqu'à remplir le milieu.

Le processus ainsi défini est markovien pour un choix adapté de l'espace (infini dénombrable) des états.



Nous faisons l'hypothèse que la probabilité pour une cellule endommagée de réussir à réparer son ADN est donnée à chaque étape par une gaussienne centrée en une valeur $\mu_A > 0$:

$$\alpha(n) = \alpha_m e^{-\frac{(n-\mu_A)^2}{\sigma^2}}.$$

Cela correspond plutôt bien à ce qui est observé expérimentalement : les cellules se réparent en quelques heures ou ne se réparent pas et leur probabilité de se réparer atteint un pic aux alentours de deux ou trois étapes, soit quatre à six heures. Le paramètre α_m représente la valeur maximale de la probabilité de réparation. La valeur σ constitue la variance de la gaussienne.

Pour la propriété d'adaptation au bout de n étapes passées par la cellule à être endommagée, on choisit une courbe logistique de la forme

$$\beta(n) = \frac{\beta_m}{1 + e^{-p(n-\mu_b)}},$$

pour des coefficients μ_B, p, β_m . Le paramètre p représente la pente de la courbe logistique. Plus p est grand, plus la pente est raide, et plus on passe rapidement d'une probabilité quasiment nulle de s'adapter à une probabilité élevée de s'adapter. Le paramètre β_m représente la valeur maximale de la probabilité d'adaptation. Enfin, le paramètre qui nous intéresse le plus est la valeur centrale μ_b de la logistique ; cette valeur représente le moment où les cellules commencent en moyenne à s'adapter et c'est les raisons évolutives de sa valeur qui nous intéressent principalement.

Notons que ce ne sont pas des densités de probabilité mais les expressions directes des probabilités de transition. On peut voir sur la figure 35 les allures des courbes (continues pour y voir plus clair) associées aux probabilités $\alpha(n)$ et $\beta(n)$.

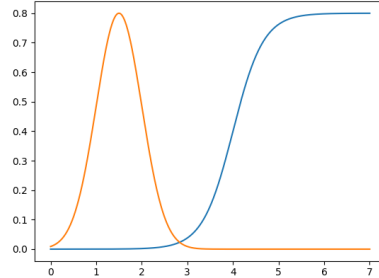


FIGURE 35 – Probabilités d'adaptation et de réparation pour $\alpha_m = 0,5$, $\sigma = 0,5$, $\mu_A = 1$ et $\beta_m = 0,7$, $p = 3$, $\mu_B = 4$.

On mesure le temps que met la population à entièrement remplir le milieu de cellules saines (réparées), c'est-à-dire le nombre d'étapes nécessaires pour avoir N_{max} cellules réparées dans la population. L'idée derrière ce critère est de supposer qu'un événement catastrophique a détruit l'ADN d'un milieu contenant N_{max} cellules saines. Les N_0 cellules survivantes ont toute un ADN endommagé par l'événement et la population dans son ensemble va revenir à un état de saturation dans le milieu en un certain temps. Plus ce temps est court, moins la population a de chance de s'éteindre. En effet, une population qui dépasse une certaine taille a moins de chance de disparaître (effet Allee).

En conditions optimales, une étape dans notre modèle correspond à environ deux heures. L'adaptation commence au bout de cinq ou six heures ([103]), soit trois étapes environ après le dommage.

1.b. Simulations numériques

Toutes les simulations numériques sont réalisées avec le langage Python.

Dans les expériences numériques, on fixe les valeurs suivantes pour les paramètres :

- paramètres de population : $N_0 = 20000$, $N_{max} = 100000$;
- paramètres de mort : $\gamma_1 = 0,1$, $\gamma_{ad} = 0,35$, $\gamma_r = 0$;
- transition adaptée→réparée : $\delta = 0,005$;
- paramètres de α : $\alpha_m = 0,5$, $\sigma = 0,5$, $\mu_A = 1$;
- paramètres de β : $\beta_m = 0,7$, $p = 3$.

Les paramètres de morts choisis correspondent grossièrement aux taux de morts relatifs que l'on peut observer dans les expériences. Les cellules endommagées finissent par mourir (il en meurt environ 10% toutes les deux heures), les cellules adaptées meurent beaucoup (il en meurt environ

le tiers toutes les deux heures), les cellules réparées ne meurent presque pas.

On laisse varier le paramètre μ_B afin de trouver un optimum pour le nombre d'étapes nécessaire au remplissage du milieu avec des cellules saines. Pour chaque valeur de μ_B testée, on fait un certain nombre de simulations du modèle afin de faire une moyenne ; cela permet de lisser un peu l'aspect stochastique. On obtient les graphiques suivants (figure 36, figure 37).

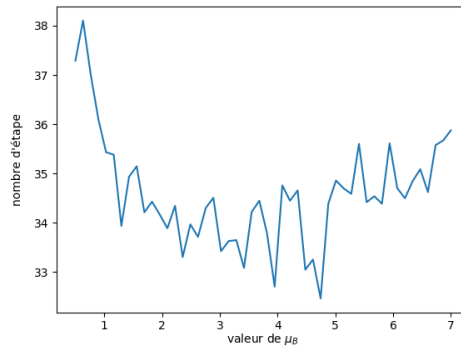


FIGURE 36 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre μ_B . Moyenne sur 200 simulations pour chaque point de la courbe.

Les variations aléatoire rendent la courbe 36 peut fiable, aussi produit-on une seconde courbe avec moins de points mais où chaque point est calculé comme moyenne d'un grand nombre de simulations (37) ; on obtient alors un résultat d'optimalité plus convainquant.

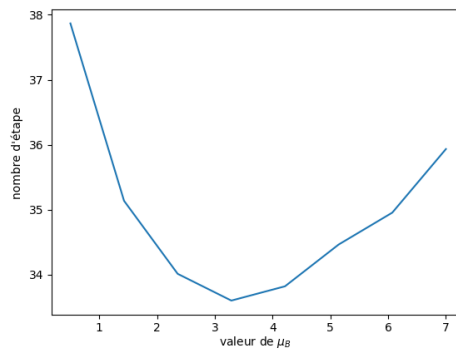


FIGURE 37 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre μ_B . Moyenne sur 10 000 simulations pour chaque point de la courbe.

Ce modèle demande malheureusement beaucoup de temps de calcul et il est difficile, faute d'une puissance numérique suffisante, de savoir avec certitude s'il y a réellement un minimum global pour l'espérance du temps d'invasion du milieu. Trouver une valeur approchée précise du minimum est encore plus difficile.

On voit cependant à l'œil nu que la restauration complète de la population est meilleure pour une adaptation qui commence entre trois et quatre étapes, ce qui correspond aux temps observés dans les expériences ([103]). On développe donc un second modèle, associé au premier, qui ne souffre pas des mêmes limites numériques.

2. Équivalent déterministe du modèle

2.a. Présentation du modèle déterministe

Le modèle précédent étant par construction sujet à de fortes fluctuations aléatoires, nous construisons un modèle déterministe qui représente la moyenne du modèle stochastique (ce n'est pas une moyenne au sens mathématique mais plutôt une construction "à la louche" qui conserve moralement les propriétés intéressantes ; nos résultats numériques montrent que le modèle déterministe n'est pas très loin d'être, à vue d'œil, une moyenne de son prédécesseur). Notre modèle est constitué d'un système d'équations différentielles ordinaires qui ne pose aucune difficulté du point de vue de la simulation numérique.

Pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+^*$, notons $D(t)$ la densité de cellules endommagées, $A(t)$ la densité de cellules adaptées et $R(t)$ la densité de cellules réparées. Les cellules endommagées représentées par $D(t)$ sont donc endommagées depuis une période de temps de longueur t .

Si l'on exclue le vieillissement des cellules (nombre n d'étape passées dans la case endommagée), la partie markovienne (sans la reproduction) du modèle précédent est naturellement associée à un système d'équations différentielles ordinaires. Il faut décider des valeurs pour $\alpha(t)$ et $\beta(t)$ qui vont coïncider avec $\alpha(n)$ et $\beta(n)$ pour chaque valeur entière de t . Afin de rendre les solutions de notre modèle régulières et donc de faciliter sa simulation, nous choisissons l'interpolation naturelle

$$\alpha(t) = \alpha_m e^{-\frac{(t-\mu_a)^2}{\sigma^2}},$$

et

$$\beta(t) = \frac{\beta_m}{1 + e^{-p(t-\mu_b)}}.$$

La reproduction est représenté par des termes logistique classique :

$$A(t) \left(1 - \frac{A(t) + R(t) + D(t)}{N_{max}} \right),$$

et

$$R(t) \left(1 - \frac{A(t) + R(t) + D(t)}{N_{max}} \right),$$

qui permettent de s'assurer que la population globale $A(t) + R(t) + D(t)$ au temps t n'excède pas la population maximale N_{max} mais converge bien vers celle-ci.

En résumé, on obtient le système d'équation différentielles ordinaires

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} D(t) \\ A(t) \\ R(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\gamma_1 - \beta(t) - \alpha(t) & 0 & 0 \\ \beta(t) & -\gamma_{ad} - \delta & 0 \\ \alpha(t) & \delta & -\gamma_r \end{pmatrix} \begin{pmatrix} D(t) \\ A(t) \\ R(t) \end{pmatrix} \\ + \begin{pmatrix} 0 \\ A(t) \left(1 - \frac{A(t) + R(t) + D(t)}{N_{max}} \right) \\ R(t) \left(1 - \frac{A(t) + R(t) + D(t)}{N_{max}} \right) \end{pmatrix} \quad (\text{XII.1}) \end{aligned}$$

Comme pour le modèle stochastique, on s'intéresse surtout au temps que met la population à entièrement remplir le milieu de cellules réparées en fonction du paramètre μ_B qui représente le temps à partir duquel la probabilité d'adaptation atteint la moitié de sa valeur maximale. On peut voir sur la figure 38 un minimum global aisément identifiable. Les temps nécessaires pour remplir le milieu correspondent à vue d'œil plutôt bien avec les réalisations du modèle stochastique, soit 33 à 35 étapes environ.

2.b. Simulations numériques

Toutes les simulations numériques sont réalisées avec le langage Python. La résolution approchée du système différentiel est réalisée par la fonction `scipy.integrate.odeint` qui utilise lorsque le système n'est pas raide une méthode d'Adams-Bashforth. Cette fonction est basée la fonction `lsoda` de la bibliothèque *FORTRAN library odepack*. Le maillage temporel contient 5000 points par intervalle de taille, répartis par la fonction `scipy.integrate.odeint`.

Sauf mention contraire, on fixe dans les expériences numériques les valeurs suivantes pour les paramètres :

- paramètres de population : $N_0 = 20000$, $N_{max} = 100000$;
- paramètres de mort : $\gamma_1 = 0, 1$, $\gamma_{ad} = 0, 35$, $\gamma_r = 0$;
- transition adaptée→réparée : $\delta = 0, 005$;
- paramètres de α : $\alpha_m = 0, 5$, $\sigma = 0, 5$, $\mu_A = 1$;
- paramètres de β : $\beta_m = 0, 7$, $p = 3$.

Pour commencer, on refait dans le cas déterministe l'étude de l'optimum pour μ_B effectuée dans le cas stochastique (figures 36 et 37) : on fait varier μ_B et on mesure le temps que met la population à remplir le milieu de cellules saines (voir figure 38). On considère que le milieu est rempli (et on arrête l'expérience numérique) lorsque

$$|N_{max} - R(t)| < 1.$$

Cette fois, le calcul est très rapide et on trouve clairement un optimum global pour la valeur

$$\mu_B = 4, 57575757575757,$$

valeur pour laquelle le temps de reconstitution totale de la population est

$$T = 33, 17883576715343,$$

où une unité de temps représente une étape (environ 2h).

Il est également important d'avoir une idée du nombre de cellules dans la population finale qui se sont adaptées puis réparées, ou dont les descendantes se sont réparées. Ces cellules ont pu subir des modifications génétiques au cours de ces procédures et elles participent à la diversité génétique de la population. Les mutations ne sont pas forcément favorable, mais en cas de bouleversement catastrophique dans le milieu, certaines de ces cellules modifiées peuvent être les seule à survivre et donc sauver l'espèce de l'extinction. On peut voir sur la figure 39 la superposition de la courbe précédente et celle décrivant le nombre de cellules qui se sont adaptées dans la population finale de cellules réparées.

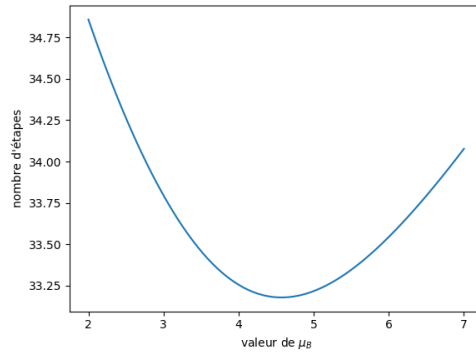


FIGURE 38 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre μ_B .

On observe que la proportion de cellules adaptées puis réparées, ou dont les descendantes se sont réparées, varie entre 1,2% et 0,1%. Cet écart est considérable. Si ces cellules modifiées donnent un avantage substantiel à l'espèce sur le long terme, comme cela semble être le cas dans certaines expériences sur des cellules eucaryotes ([130], [103]) ou des organismes procaryotes ([63]), il est possible qu'une valeur μ_B moins optimale pour la reconstitution de la population mais qui fait augmenter un peu plus la valeur correspondante sur la courbe rouge soit meilleure pour la survie de l'espèce sur le long terme ; notre modèle ne permet pas de quantifier cet aspect.

Dans les expériences de biologie, les cellules endommagées au même moment ne s'adaptent pas toutes en même temps : le temps qu'elles mettent à s'adapter est stochastique. Dans notre modèle le paramètre p , qui représente la pente de la courbe logistique β a une influence sur cet aspect stochastique. Plus ce paramètre est grand, plus la transition est rapide entre une phase de l'expérience où les cellules essaient de se réparer mais ne s'adaptent pas ou presque et une phase pendant laquelle les cellules essaient à la fois de s'adapter et de se réparer. On fait donc varier pour des valeurs μ_B fixées le paramètre p afin de voir s'il est plus rentable d'avoir une pente raide pour β .

On obtient en fonction de la valeur de μ_B différents profils :

- pas d'optimum (figure 40) ;
- un minimum local (figure 41) ;
- un minimum global (figure 42) ;

Dans le cas $\mu_B = 4$ qui est approximativement l'optimum pour μ_B lorsque $p = 3$, il semble que le plus grand p possible soit le mieux (figure 40).

La courbe de la figure 40 décroît strictement en fonction de p . Celle de la figure 41 décroît, puis croît, puis décroît à nouveau.

Enfin, on a un minimum global dans le cas de la figure 42. La valeur de μ_B étant très grande, la pente va être faible afin de maximiser la probabilité de s'adapter assez vite, sans trop empiéter sur la phase de réparation, ce qui donne un meilleur compromis pour une pente petite mais pas trop : $p \simeq 0,6$.

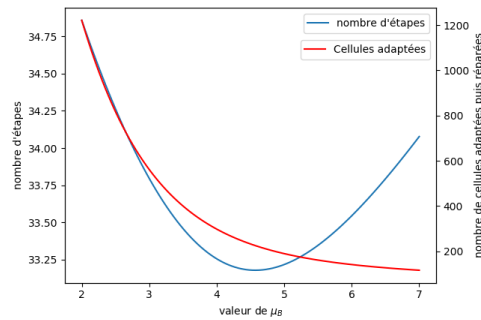


FIGURE 39 – En bleu (échelle de gauche) : nombre d’étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre μ_B . En rouge (échelle de droite) : nombre de cellules dans la population finale qui se sont d’abord adaptées au dommage puis réparées, ou dont les descendantes se sont réparées.

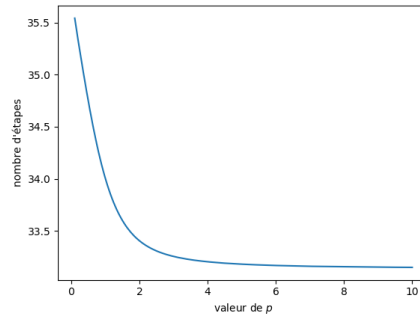


FIGURE 40 – Nombre d’étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre p dans le cas $\mu_B = 4$.

Enfin, on trace en deux dimensions une grille des temps de reconstruction de la population en fonction des deux paramètres μ_B et p (figure 43). Cette figure résumé résume les graphique précédents et permet de voir le profil d’ensemble.

Ces différents comportement en fonction des combinaisons de μ_B et p représentent des compromis évolutifs possible entre adaptation et réparation. Une pente moins raide de la courbe β peut compenser une valeur μ_B trop grande. Nous terminons en présentant le résultat de la figure 43 sous la forme d’une visualisation 3D (figures 44 et 45).

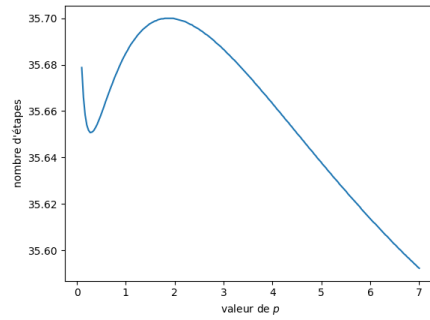


FIGURE 41 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre p dans le cas $\mu_B = 1,4$.

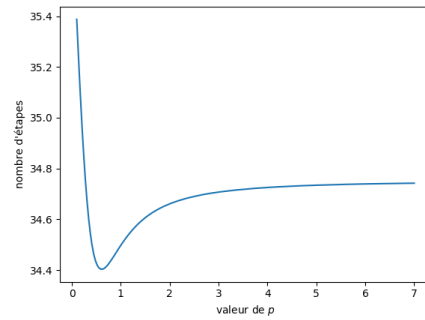


FIGURE 42 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines en fonction du paramètre p dans le cas $\mu_B = 8$.

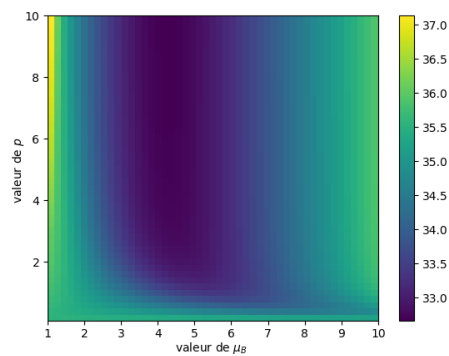


FIGURE 43 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines (échelle de couleurs) en fonction des paramètres μ_B (abscisses) et p (ordonnées).

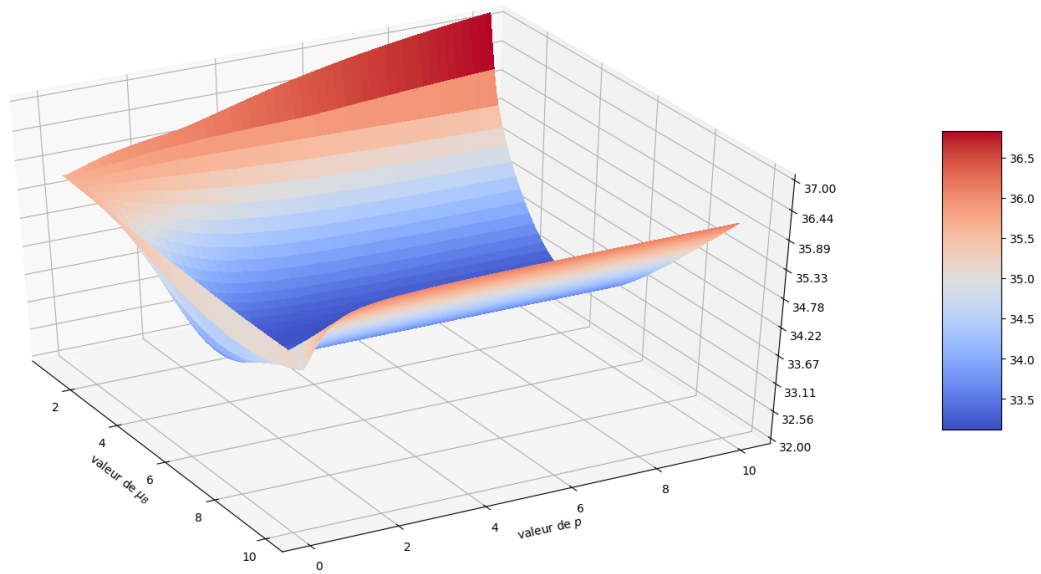


FIGURE 44 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines (échelle de couleurs) en fonction des paramètres μ_B (abscisses) et p (ordonnées). Sous cet angle de vue, on observe les différentes configurations obtenues lorsque p varie à μ_B fixé.

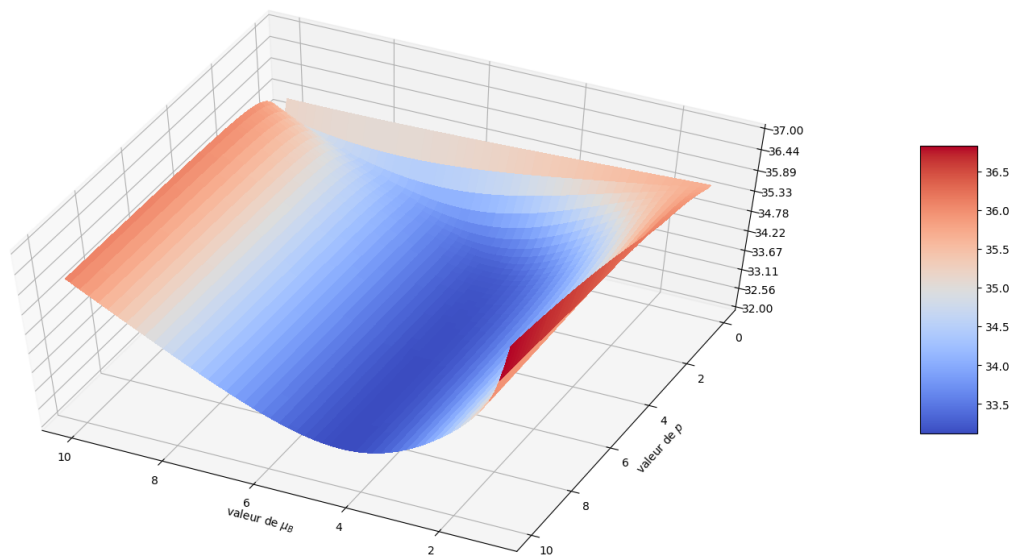


FIGURE 45 – Nombre d'étapes pour remplir le milieu de cellules saines (échelle de couleurs) en fonction des paramètres μ_B (abscisses) et p (ordonnées). Cet angle de vue montre que le meilleur choix est d'avoir μ_B optimal pour p grand.



Conclusion



Conclusion

305

« "Wie ein Hund!" sagte er, es war, als sollte die Scham ihn überleben.⁵⁷ »

Franz Kafka, *Der Process*.

Modèles de type Keller-Segel

Dans la partie un nous nous intéressons aux modèles de type Keller-Segel (ou Patlak-Keller-Segel).

Nous commençons par faire faire une longue revue historique et bibliographique des principes biologiques sous-jacents à ces modèles, d'une partie des différentes versions du modèle original qui ont été étudiées par la communauté mathématique et d'une partie des nombreux résultats qui ont ainsi été obtenus. Nous ne prétendons bien sûr pas à l'exhaustivité et nous sommes loin d'égaliser le recul et l'ampleur d'autres revues préexistantes ([162],[158], [19],[257]). Cependant, ce travail de synthèse est à notre connaissance le plus récent et le plus complet que l'on puisse trouver sur la question de l'explosion en temps fini. C'est également le seul travail de synthèse en langue française sur les équations de type Keller-Segel. Pour ces deux raisons, nous pensons que cette introduction bibliographique étendue est une des contributions de cette thèse au monde de la recherche, et selon notre opinion elle a le potentiel d'être, après quelques améliorations, plus utile que les travaux originaux plus spécialisés qui la suivent dans la première partie.

Dans la section IV, nous faisons l'étude mathématique de la version originale du modèle de [11] : le modèle complètement parabolique (♣); chaque fois que possible, nous démontrons un résultat équivalent pour la version parabolique-elliptique-parabolique (♣♣) de ce modèle.

Nous utilisons les méthodes classiques de la recherche en équations paraboliques et elliptiques afin de construire des solutions locales en toute dimension d'espace. Le même type de démonstration a été utilisé pour des systèmes de chimiotaxie très généraux dans la revue [19] et l'article [166]. Nous démontrons ensuite des résultats d'existence en temps long. Le résultat le plus intéressant est la convergence, sous les bonnes hypothèses (dimension un, petitesse des conditions initiales pour la norme L^p adaptée, saturation de la sensibilité au chimioattractant) de la solution (u, c, n, w) vers un profil limite à vitesse exponentielle :

$$(u(\cdot, t), c(\cdot, t), n(\cdot, t), w(\cdot, t)) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{L^\infty(\Omega)} (0, 0, n_\infty, w_\infty(\cdot)),$$

où $n_\infty \in \mathbb{R}_+$ est une constante positive et $w_\infty \in L^\infty(\Omega)$ est une fonction positive. Cela confirme théoriquement les expériences numériques de [11] qui indiquent une convergence rapide vers profil

⁵⁷"Comme un chien", dit-il, c'était comme si la honte devait lui survivre.

limite constitué de cellules inactivées (w_∞). Ces résultats donnent donc une garantie ontologique que le modèle produit un motif qui ne dépend que des conditions initiales.

Par contre, les méthodes utilisées dans les démonstrations ne donnent malheureusement aucune information sur la géométrie du profil final et la dépendance en les nutriments initialement disponibles (n_0) n'est pas encore comprise du point de vue mathématique. La démonstration de l'existence de plusieurs profils stables qualitativement différents qui ne dépendent que de la quantité initiale de nutriments est encore un problème complètement ouvert et potentiellement très difficile. Comme l'ont conjecturé les auteurs de [11] sur la base de leurs simulations numériques, le motif est probablement dû à la compétition entre l'attraction chimiotactique et la diffusion aléatoire des bactéries. Le seul résultat mathématique que nous ayons obtenu qui soutient cette hypothèse est l'explosion en temps fini dans le cas d'une sensibilité au chimioattractant linéaire, qui peut être considéré comme une grossière approximation du phénomène d'agrégation. Lorsque la densité de bactérie devient, du fait de leur croissance, suffisamment élevée dans une partie du domaine, elles s'agrègent en ce point. Dans le cas d'une sensibilité χ linéaire, cela résulte en une explosion en temps fini de la solution du modèle. Dans le cas d'une sensibilité χ non-linéaire dont la forme introduit un effet de saturation et empêche l'explosion en temps fini, l'agrégat ainsi formé va épuiser les ressources en nourriture à proximité, se transformer en un tas de bactéries inactives, et les dernières bactéries actives vont ensuite se déplacer par chimiotaxie et rejoindre le front de progression dans lequel elles vont venir créer des instabilités et donc de nouveaux phénomènes d'agrégation. Outre cette maigre indication, tout reste encore à faire pour obtenir une démonstration rigoureuse et distinguer géométriquement plusieurs profils stationnaires $w_{infty}(\cdot)$ en fonction de la donnée initiale (u_0, c_0, n_0, w_0) . Une approche possible est d'étudier les solutions qui peuvent s'écrire sous la forme d'ondes progressives, puis d'étudier des perturbations locales de celles-ci et leur amplification sous l'effet de la chimiotaxie : on suppose que lorsque l'effet de la chimiotaxie s'atténue assez du fait de l'inactivation des bactéries (diminution de u et donc de c localement), le front de colonisation du milieu se reconstitue jusqu'à être de nouveau perturbé par un phénomène d'agrégation. Il reste à développer des outils mathématiques appropriés à l'attaque de ces questions.

À l'instar d'autres auteurs pour le cas du système de Keller-Segel logistique ([353], [184], [173]), nous avons fait dans la section V une étude sommaire d'un équivalent hyperbolique-elliptique-parabolique de notre modèle : le problème (I.6). Cette étude se fait *via* celle du système approché (I.7).

Pour ce système, nous étendons la méthode de [173] afin d'obtenir une estimée *a priori* uniforme en la diffusion ε pour le système (I.7). Cette estimée permet de démontrer l'existence et l'unicité de solutions locales pour le système (I.6). Nous montrons que ces solutions peuvent exploser en temps fini en norme L^∞ en toute dimension, même un, lorsque la sensibilité au chimioattractant est linéaire.

Ces travaux techniques sur une version hyperbolique du modèle sont, ils faut l'admettre, épistémologiquement vides : on "savait" que les solutions locales existeraient sous des hypothèses adéquates et qu'elles pourraient exploser en temps fini dans le cas d'une sensibilité linéaire. Ils ont néanmoins un intérêt comme travaux techniques préliminaires qui peuvent permettre une étude plus prononcée des systèmes complètement parabolique et parabolique-elliptique-parabolique comme l'ont fait Winkler ([353]) et Lankeit ([184]). Ils étendent également les méthodes développées dans le cas logistique à la sensibilité non-linéaire au chimioattractant, ce qui assure que les propriétés de régularité sont conservées et que des simulations numériques éventuelles seront fructueuses.

En particulier, en dimension un où l'explosion est impossible lorsque la première équation

du système est parabolique, la version hyperbolique du problème montre d'une façon mathématique plus claire ce qui se passe en terme d'agrégation lorsque la diffusion devient négligeable par rapport à l'effet de la chimiotaxie. Comme pour l'équation de Keller-Segel avec croissance logistique, on pourrait démontrer sans difficulté technique particulière qu'un agrégat de hauteur arbitraire peut être obtenu si la diffusion est assez petite. Cela peut donner une base au raisonnement précédent pour la démonstration de l'existence d'un profil stationnaire $w_\infty(\cdot)$ qui présente des accumulations ponctuelles de bactéries inactivées. Cette partie des travaux reste encore à faire mais pourra s'inspirer des méthodes développées par Winkler et Lankeit pour le modèle logistique.

Modèles Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire

Dans la section VIII, nous avons cherché à raffiner les propriétés qualitatives déjà démontrées ([64], [76], [67],...) pour le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire sans délai synaptique (modèle (I.11) et modèle couplé I.12).

D'un point de vue strictement mathématique, nous avons amélioré les outils techniques à disposition pour l'étude de cette équation en généralisant l'estimée L^2 uniforme pour le taux de décharge en une estimée L^q uniforme pour tout entier q non-nul :

$$\int_0^t N(s)^q ds \leq C(1+t).$$

Ce résultat nous permet ensuite de construire des solutions globales-en-temps sous des hypothèses légèrement moins restrictives que lorsque l'autrice et les auteurs de l'article [75] montrent que des solutions convergent vers les états stationnaires. Cette avancée qui est purement technique n'apporte pas d'information mathématique surprenante, mais elle a le mérite de poser des questions épistémologiques intéressantes sur le modèle :

- y a-t-il des cas dans lesquels notre méthode démontre l'existence de globale de solutions qui ne convergent pas vers un état stationnaire ?
- si oui, ces solutions sont-elles périodiques ou convergents-elles vers une solution périodique ?

Aucune simulation numérique n'a capturé de solution périodique pour le modèle Intègre et tire avec bruit et fuite sans délai, mais cela ne signifie pas qu'il n'en existe pas : elles peuvent être instables. Aucun argument n'a pour l'instant exclue définitivement cette possibilité (qui demeure crédible malgré tout). Même dans le cas (pobable donc) où toutes les solutions qui n'explorent pas en temps fini convergent vers un état stationnaire, le fait qu'il soit possible de démontrer l'existence globale sans lourdes hypothèses sur la petitesse de b dans le cas exciteur, en supposant uniquement b petit par rapport à la densité de neurones initialement proches du taux de décharge

$$S(b_1, V_M, p^0) := \int_{V_M}^{V_F} \frac{p^0(v)^2}{p_\infty^1(v)} dv,$$

ouvre la perspective de recherches sur la frontière exacte entre l'explosion en temps fini et la convergence vers un état stationnaire pour cette équation. Dans la mesure où l'explosion en temps fini peut être considérée comme une approximation grossière du phénomène de synchronisation, cette question a une grande portée épistémologique.

Nous nous intéressons ensuite plus précisément à l'explosion en temps fini. Nous montrons tout d'abord que lorsque b est positif et assez grand, il n'existe aucune solution globale en temps. Cela correspond avec des résultats similaires obtenus par la communauté des probabilités pour la version stochastique de l'équation : lorsque la force des connexions est trop grande, les neurones sautent instantanément du potentiel de remise à zéro au potentiel de décharge et il y a un emballement incontrôlable du système. En effet, notre résultat demande que b soit plus grand que $V_F - V_R$. Ce résultat améliore légèrement la classification des états stationnaires et démontre en partie que lorsqu'il n'y a pas d'état stationnaire il ne peut pas y avoir de solution périodique, résultat dont nous montrerons plus loin dans le manuscrit qu'il est également valable pour le modèle avec délai qui n'explose jamais en temps fini.

Nous tâchons également d'améliorer la compréhension de l'explosion en temps fini dans le cas de deux équations couplées, l'une excitatrice et l'autre inhibitrice. Nous améliorons un résultat préexistant et ouvrons une discussion. En effet, l'importance de la population inhibitrice a largement été sous-estimée et on peut se demander légitimement s'il n'existe pas des phénomènes de seuil, à population excitatrice initiale donnée, sur la quantité de neurones inhibiteurs proches de décharger au temps zéro : au-delà du seuil il y aurait explosion, donc synchronisation, en deçà du seuil il y aurait existence globale. Une question plus mathématique : le taux de décharge N_I des cellules inhibitrices diverge-t-il lorsque N_E diverge. De manière plus globale, les interactions excitatrices-inhibitrices ont encore peu été étudiées et il y a un réel besoin de développer des méthodes spécifiques pour cet objectif ; jusqu'à présent seules des méthodes déjà efficaces dans le cas d'une seule population de neurones ont été employées. C'est d'autant plus important que l'on peut imaginer des utilisations en finances ou en dynamique des populations de ces modèles couplés.

Dans une dernière sous-section, nous proposons des arguments heuristiques, calculs et changements de variables à l'appui, pour l'existence de solutions de (I.11) qui explosent en temps fini avec un profil auto-similaire. Nous formulons plusieurs conjectures et donnons des idées générales de démonstration. L'explosion en V_F semble se produire sous la forme d'un onde de choc de hauteur b^{-1} qui percute le bord du domaine et rompt la condition de Dirichlet au bord :

$$p(v, t) \simeq \frac{1}{b} \left(1 - e^{-\frac{b\bar{N}_\infty}{a\sqrt{T-t}}v} \right), \quad t \rightarrow T, v \rightarrow V_F,$$

et le taux de décharge correspondant explose en temps fini à la vitesse

$$N(t) = \frac{\bar{N}_\infty}{\sqrt{T-t}}.$$

La transformation de ces arguments en démonstration rigoureuse est probablement difficile mais nous la pensons possible. La construction de profils asymptotiques par des méthodes heuristiques a souvent été le précurseur de recherches mathématiques prolifiques en équations aux dérivées partielles pures et appliquées et nous espérons que ce travail stimulera des recherches sur le sujet, voire que nous parviendrons nous-même, à l'avenir, à démontrer rigoureusement des résultats similaires. De nombreuses questions sont encore complètement sans réponse, par exemple : lors de l'explosion, la norme $\|p(\cdot, t)\|_\infty$ diverge-t-elle ? cette solution auto-similaire, si elle existe, est-elle stable ? d'autres formes d'explosion sont-elles possibles que notre méthode ne voit pas ? Une analyse systématique de l'explosion en temps fini pour ce modèle reste à faire et on peut gager qu'une somme colossale d'efforts sera nécessaire pour complètement caractériser ce phénomène.

Les variantes avec délai synaptique du modèle (I.11) n'ayant jamais été étudiées rigoureusement, nous nous sommes intéressé en détails au problème (I.13). Dans les sections IX et X, nous faisons l'étude mathématique du problème (I.13).

Dans la section (IX), nous généralisons la plupart des outils utilisés dans [76], [64] et [75] afin de démontrer des résultats pour le système (IX.1). Comme dans le cas sans délai, des solutions locales sont construites en réduisant *via* des changements de variables le problème initial à un problème à frontière libre de type Stefan. L'existence globale des solutions fortes est ensuite démontrée en utilisant une notion adéquate de sur-solutions fortes. Contrairement au cas sans délai, on peut cette fois montrer l'existence globales pour toutes les conditions initiales assez régulières, même dans le cas excitateur.

Les estimées L^2 sur le taux de décharge N et les résultats de convergence vers les états stationnaires obtenus par [75] sont également généralisé par des méthodes similaires et des raffinements techniques, sans qu'aucune idée vraiment nouvelle ne soit nécessaire. En revanche, on constate que ces résultats généralisés dépendent fortement de la valeur du délai : plus d est grand, plus b doit être petit, et même exponentiellement petit par rapport à d . Ce résultat surprenant ouvre des questions importantes sur la structure de l'équation avec délai et ses éventuelles solutions périodiques.

Nous étudions justement dans la section X les éventuelles solutions périodiques du système. Cette question est très difficile et il y a une nécessité d'introduire ou d'inventer des outils mathématiques appropriés à cette investigation.

Nous commençons par utiliser les méthodes déjà existante dans ce domaine de recherche (estimées *a priori* du moment linéaire) pour démontrer qu'il n'existe aucune solution périodique lorsque la connectivité est trop grande. On peut conjecturer sans trop de risque qu'il n'y a jamais de solution périodique lorsqu'il n'existe pas d'état stationnaire. On peut alors se demander ce qu'il advient des solutions de I.13, qui ne peuvent pas exploser en temps fini, lorsqu'elles ne peuvent ni converger vers un état stationnaire ni converger vers une solution périodique. L'hypothèse la plus solide est l'explosion en temps infini de ces solutions ; ce résultat reste à montrer.

Ensuite, nous proposons des idées et des résultats partiels sur l'existence de solutions périodiques. Nous essayons de ramener le problème initial à un problème d'équation différentielle avec retard pour lesquelles il existe une littérature et des méthodes efficaces pour la recherche théorique de solutions périodiques.

Modélisation de l'adaptation aux dommages de l'ADN

Dans la section XII, nous construisons deux modèles qui décrivent des populations d'organismes dont l'ADN est endommagés et qui essaient de procéder à sa réparation. Ces organismes peuvent arrêter leur cycle cellulaire le temps de réparer ou, au bout d'un temps assez long, arrêter la tentative de réparation et se reproduire en étant endommagés, puis essayer ultérieurement de réparer.

Le premier modèle est stochastique et en grande partie markovien. Les simulations numériques semblent valider la réalité expérimentale et donc démontrer la pertinence du modèle. Cependant, les simulations numériques demandent trop de calculs pour permettre de répondre facilement et avec précision aux questions que l'on se pose.

Nous développons donc un "équivalent déterministe" du modèle (au sens informel et non au sens mathématique d'une limite), pour lequel les simulations numériques sont très rapides. Il s'agit d'un système d'équations différentielles ordinaires. Nous validons par des expériences

numérique le fait qu'il soit qualitativement très semblable au premier modèle et nous observons différents phénomènes en fonction des valeurs des paramètres. Le modèle permet de voir comment différents compromis évolutifs permettent de trancher dans la concurrence entre la propension à l'adaptation et l'entêtement dans la réparation. Ce modèle indique donc qu'il pourrait y avoir un intérêt évolutif à l'adaptation et au délai observé dans les expériences avant le début de celle-ci (au moins six heures pour les levures). Nous illustrons et commentons également le rôle de l'adaptation dans l'augmentation de la variabilité génétique de la population en question.

Notre modèle est rudimentaire et ouvre plus de questions qu'il n'en ferme. Il y a une nécessité de le parfaire et d'en inventer d'autres plus complexes. Deux directions sont possibles : la création de modèles quantitatifs qu'il serait possible de comparer avec précision aux données expérimentales et l'intégration dans des modèles qualitatifs plus ambitieux d'autres paramètres pour chercher plus avant comment les compromis évolutifs (pression du milieu, événements catastrophiques aléatoires, nécessité de variabilité génétique,...) peuvent façonner certains aspects de l'adaptation. Les limites imposées par les processus biochimiques sous-jacents sont encore très mal comprises, même par les biologistes spécialisés dans ce domaine, et la créations de modèles pour ces voies métaboliques est également un enjeu important et connexe à nos recherches. Nos travaux sur le sujet sont toujours en cours, en collaboration avec le biologiste Zhou Xu, et nous avons l'intention de proposer au cours de l'année qui vient d'autres idées et d'autres méthodes de modélisation pour ces phénomènes.

Quatrième partie

Annexes




<i>Partie IV. Annexes</i>	<i>313</i>
<i>A.. Outils techniques</i>	<i>315</i>
1. Inégalités et espaces fonctionnels	315
2. Théorèmes de compacité	319
3. Estimées pour des équations paraboliques	319
4. Estimées pour des équations elliptiques	322
<i>B.. Résultats techniques pour le modèle ITBF non-linéaire</i>	<i>326</i>
1. Dissipation de l'entropie	326
2. Inégalités de type Poincaré	329
3. Propriétés d'une fonction auxiliaire	330
 <i>Bibliographie</i>	 <i>357</i>

"[...] parce que, (les Anciens) s'étant élevés jusqu'à un certain degré où ils nous ont portés, le moindre effort nous fait monter plus haut, et avec moins de peine et moins de gloire nous nous trouvons au-dessus d'eux. C'est de là que nous pouvons découvrir des choses qu'il leur était impossible d'apercevoir. Notre vue a plus d'étendue, et, quoiqu'ils connussent aussi bien que nous tout ce qu'ils pouvaient remarquer de la nature, ils n'en connaissaient pas tant néanmoins, et nous voyons plus qu'eux."

Blaise Pascal, *Préface au traité du vide* (1647)

A.. Outils techniques

UOIQUE la plupart des résultats qui suivent soient considérés comme classique, nous tenons à les énoncer en bonne et due forme pour éliminer toute ambiguïté sur les résultats que nous invoquons tout au long du manuscrit. Aucun de ces théorèmes n'est original et nous ne revendiquons aucune paternité.

1. Inégalités et espaces fonctionnels

On commence par rappeler certaines inégalités des espaces de Lebesgue apprises pendant notre tendre enfance.

Théorème A..1 (Inégalités de Holder)

Soit (X, \mathcal{A}, μ) un espace mesuré. Alors, avec la convention $1/0 = \infty$,

- pour tous $p, q \in [1, +\infty]$, si $\frac{1}{p} + \frac{1}{q} = 1$, alors pour toutes fonctions $f \in L^p(X)$ et $g \in L^q(X, \mathcal{A}, \mu)$, on a $fg \in L^1(X, \mathcal{A}, \mu)$ et

$$\|fg\|_1 \leq \|f\|_p \|g\|_q ;$$

- pour tous $p, q \in [1, +\infty]$, si $r \in [1, +\infty]$ vérifie $\frac{1}{r} = \frac{1}{p} + \frac{1}{q}$, alors pour toutes fonctions $f \in L^p(X, \mathcal{A}, \mu)$ et $g \in L^q(X, \mathcal{A}, \mu)$, on a $fg \in L^r(X, \mathcal{A}, \mu)$ et

$$\|fg\|_r \leq \|f\|_p \|g\|_q .$$

On a également le résultat suivant.

Théorème A..2 (Interpolation)

Soit (X, \mathcal{A}, μ) un espace mesuré et soit $f : X \rightarrow \mathbb{C}$ une fonction mesurable. Alors, avec la convention $1/0 = \infty$, pour tous $p, q \in [1, +\infty]$, $p < q$, pour tout $r \in]p, q[$, il existe un unique $\theta \in]0, 1[$, tel que

$$\frac{1}{r} = \frac{\theta}{p} + \frac{1-\theta}{q}$$

Si $f \in L^p(X, \mathcal{A}, \mu) \cup L^q(X, \mathcal{A}, \mu)$, alors $f \in L^r(X, \mathcal{A}, \mu)$ et

$$\|f\|_r \leq \|f\|_p^\theta \|f\|_q^{1-\theta}.$$

Démonstration : Si $q = +\infty$, $r < +\infty$ et $\theta = \frac{p}{r}$ et

$$\|f\|_r = \left(\int_X |f|^{r-p} |f|^p d\mu \right)^{\frac{1}{r}} \leq \|f\|_\infty^{\frac{r-p}{r}} \left(\int_X |f|^p d\mu \right)^{\frac{1}{r}} = \|f\|_\infty^{1-\frac{p}{r}} \|f\|_p^{\frac{p}{r}}.$$

Si $q < +\infty$, il existe $s \in]0, 1[$ tel que $r = sp + (1-s)q$. On a alors, en appliquant l'inégalité de Hölder pour les exposants $\frac{1}{s}$ et $\frac{1}{1-s}$,

$$\|f\|_r = \left(\int_X |f|^{sp} |f|^{(1-s)q} d\mu \right)^{\frac{1}{r}} \leq \left(\int_X |f|^p d\mu \right)^{\frac{s}{r}} \left(\int_X |f|^q d\mu \right)^{\frac{1-s}{r}}.$$

Si l'on impose $\theta = \frac{ps}{r}$ et $1-\theta = \frac{(1-s)q}{r}$, on a alors $\frac{1}{r} = \frac{\theta}{p} + \frac{1-\theta}{q}$ et

$$\|f\|_r \leq \|f\|_p^\theta \|f\|_q^{1-\theta}.$$

■

Remarque A..3. Autrement dit, l'ensemble des p tels que $f \in L^p$ est un intervalle et $p \mapsto \|f\|_p$ est log-convexe.

Énonçons ensuite des inégalités de Sobolev apprises pendant une enfance beaucoup moins tendre⁵⁸.

Théorème A..4 (Injections de Sobolev)

Soit Ω un ouvert lisse et borné de \mathbb{R}^n . Soit $k \in \mathbb{N}^*$ et $p \in [1, +\infty[$.

- Si $\frac{1}{p} - \frac{k}{n} > 0$, alors on a l'injection continue $W^{k,p}(\Omega) \hookrightarrow L^q(\Omega)$ où $\frac{1}{q} = \frac{1}{p} - \frac{k}{n}$.
- Si $\frac{1}{p} - \frac{k}{n} = 0$, alors on a l'injection continue $W^{k,p}(\Omega) \hookrightarrow L^q(\Omega)$ pour tout $q \in [p, +\infty[$.
- Si $\frac{1}{p} - \frac{k}{n} < 0$, alors on a l'injection continue $W^{k,p}(\Omega) \hookrightarrow L^\infty(\Omega)$.
Si, de plus, l et β sont les parties entières et fractionnaires respectives de $k - \frac{n}{p}$, on a aussi l'injection continue $W^{k,p}(\Omega) \hookrightarrow \mathcal{C}^{l,\beta}(\Omega)$.

⁵⁸J'avouerai même, car j'ai l'habitude de pratiquer la sincérité avec une obstination qui confine à l'idiotie, que suite à des choix de formations erratiques et à des manquements à mes devoirs d'étudiant, je n'ai vraiment remarqué et intégré ces résultats que pendant ma thèse, et encore plutôt au milieu qu'au début. J'attends avec impatience vos lettres d'insultes et vos menaces de mort.

En particulier, on a pour l'espace $W^{1,p}(\Omega)$ la formulation suivante du résultat précédent.

Théorème A..5 (Injections de Sobolev bis)

Soit Ω un ouvert lisse et borné de \mathbb{R}^n . Soit $p \in [1, +\infty[$.

- Si $1 \leq p < n$, alors on a l'injection continue $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow L^{p^*}(\Omega)$ où $\frac{1}{p^*} = \frac{1}{p} - \frac{1}{n}$.
- Si $p = n$, alors on a l'injection continue $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow L^q(\Omega)$ pour tout $q \in [1, +\infty[$.
- Si $p > n$, alors on a l'injection continue $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow \mathcal{C}^{0,\beta}(\bar{\Omega})$, où $\beta = 1 - \frac{n}{p}$.

Si Ω est borné et lisse, alors $W^{1,\infty}(\Omega)$ s'identifie topologiquement et algébriquement à l'espace des fonctions lipschitziennes sur $\bar{\Omega}$.

Théorème A..6

Soit Ω un ouvert borné et lipschitzien, soit $p \in [1, +\infty[$. Il existe une unique application linéaire continue appelée *trace* et notée $\gamma_0 : W^{1,p} \rightarrow L^p(\partial\Omega)$ qui prolonge l'application de restriction $u \mapsto u|_{\partial\Omega}$ définie sur le sous-espace dense $\mathcal{C}^1(\bar{\Omega})$. Son image est l'espace d'interpolation $W^{1-\frac{1}{p},p}$.

Théorème A..7 (Inégalité de Poincaré)

Soit Ω un ouvert borné d'un côté, lisse de \mathbb{R}^n . Il existe une constante C_Ω telle que

$$\forall u \in W_0^{1,p}(\Omega), \quad \|u\|_{L^p} \leq C_\Omega \|\nabla u\|_{L^p}.$$

On trouve dans l'article [205] de Hiroshi Matano le théorème suivant

Théorème A..8

Soit Ω un ouvert convexe de classe \mathcal{C}^2 de \mathbb{R}^n . Soit $u \in \mathcal{C}^3(\bar{\Omega})$ tel que $\frac{\partial u}{\partial \nu} = 0$ sur $\partial\Omega$. Alors,

$$\frac{\partial}{\partial \nu} |\nabla u|^2 \leq 0 \quad \text{sur } \partial\Omega.$$

Nous énonçons également ici un lemme technique sur l'explosion en temps fini des solutions de équation différentielle ordinaire $y'(t) = \alpha_1 y(t)^{1+\frac{1}{p}} - \alpha_2$. Ce résultat intuitivement évident est la plupart du temps utilisé sans démonstration dans les articles. Cependant, nous n'avons pas trouvé⁵⁹ de référence pour sa démonstration ni d'énoncé précis. Nous produisons donc ici une démonstration de notre fait qui n'a aucune prétention à l'originalité.

⁵⁹Je n'ai pas cherché longtemps. Il est plus agréable et moins fastidieux de démontrer un tel résultat – ce qui réveille en bonus la nostalgie taupinale des exercices dont les astuces sont peu rétives à la découverte – que de compiler interminablement d'obscurs traités à couverture jaune sur les équations différentielles ordinaires, lesquels exprimeront invariablement le résultat recherché avec une ferveur généralisatrice qui en rend l'extraction et le raffinage pénible.

Lemme A..9. Soit $\alpha_1, \alpha_2 \in \mathbb{R}_+^*$ et $p \in]1, +\infty[$. Considérons l'équation différentielle ordinaire

$$y'(t) = \alpha_1 y(t)^{1+\frac{1}{p}} - \alpha_2$$

munie de la condition initiale $y(0) = y_0$. Soit $\varepsilon \in \mathbb{R}_+^*$ et soit $\beta_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que

$$\beta_0 > \max \left(\frac{\alpha_2}{\alpha_1}, \left(\frac{\alpha_2}{\alpha_1 (1 + \frac{1}{p}) \varepsilon^{\frac{1}{p}}} \right)^{\frac{p}{p+1}} \right).$$

Si $y_0 > (1 + \varepsilon)\beta_0$, alors l'unique solution du problème de Cauchy considéré explose en temps fini en un temps $T_{max} \leq p(\varepsilon\beta_0)^{-\frac{1}{p}}$.

Démonstration : Soit $\varepsilon, \beta_0 \in \mathbb{R}_+^*$ et soit $y_0 \in \mathbb{R}_+^*$ tel que $y_0 > (1 + \varepsilon)\beta_0$. Notons pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$z(t) = y(t) - \beta_0.$$

Supposons que β_0 est assez grand pour vérifier $\alpha_1\beta_0 - \alpha_2 > 0$; alors pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$, $y'(t) > 0$ et puisque $z'(t) = y'(t)$, cela implique $z'(t) > 0$. Nous calculons

$$\begin{aligned} z'(t) &= (y - \beta_0)'(t) \\ &= \alpha_1(y(t) - \beta_0 + \beta_0)^{1+\frac{1}{p}} - \alpha_2 \\ &= \alpha_1(y - \beta_0)^{1+\frac{1}{p}} + \alpha_1\left(1 + \frac{1}{p}\right)(y - \beta_0)^{\frac{1}{p}}\beta_0 + \sum_{k=2}^{+\infty} \binom{1 + \frac{1}{p}}{k} (y - \beta_0)^{1-\frac{1}{p}-k} \beta_0^k - \alpha_2 \\ &= \alpha_1 z(t)^{1+\frac{1}{p}} + \alpha_1\beta_0\left(1 + \frac{1}{p}\right)z(t)^{\frac{1}{p}} + \sum_{k=2}^{+\infty} \binom{1 + \frac{1}{p}}{k} z(t)^{1-\frac{1}{p}-k} \beta_0^k - \alpha_2. \end{aligned}$$

Sachant que,

$$\sum_{k=2}^{+\infty} \binom{1 + \frac{1}{p}}{k} z(t)^{1-\frac{1}{p}-k} \beta_0^k \geq 0,$$

on en déduit que pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$z'(t) \geq \alpha_1 z(t)^{1+\frac{1}{p}} + \alpha_1\beta_0\left(1 + \frac{1}{p}\right)z(t)^{\frac{1}{p}} - \beta_0.$$

et puisque pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$, $z(t) > z_0$, alors

$$\alpha_1\beta_0\left(1 + \frac{1}{p}\right)z(t)^{\frac{1}{p}} - \beta_0 > \alpha_1\beta_0\left(1 + \frac{1}{p}\right)(\varepsilon\beta_0)^{\frac{1}{p}} - \beta_0.$$

Si β_0 est assez grand par rapport à ε , α_1 , α_2 et p , on a

$$\alpha_1\left(1 + \frac{1}{p}\right)\varepsilon^{\frac{1}{p}}\beta_0^{1+\frac{1}{p}} - \alpha_2 > 0,$$

et pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$z'(t) \geq z(t)^{1+\frac{1}{p}}.$$

D'après le principe de comparaison pour les équations différentielles ordinaires, on a

$$z(t) \geq \frac{1}{\left(\frac{1}{z(0)^{\frac{1}{p}}} - \frac{t}{p}\right)^p}.$$

Par conséquent, la fonction z explose en temps fini avant $t = T^* = p \frac{1}{z(0)^{\frac{1}{p}}}$. ■

2. Théorèmes de compacité

Les injections de Sobolev précédemment énoncées sont sous certaines hypothèses compactes.

Théorème A..10 (*Théorème de Rellich-Kondrakov*)

Soit Ω un ouvert lisse et borné de \mathbb{R}^n . Soit $p \in [1, +\infty[$. Alors les injections suivantes sont compactes.

- Si $1 \leq p < n$, $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow L^q(\Omega)$ où $\frac{1}{p^*} = \frac{1}{p} - \frac{1}{n}$ et $1 \leq q < p^*$.
- Si $p = n$, $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow L^q(\Omega)$ pour tout $q \in [1, +\infty[$.
- Si $p > n$, $W^{1,p}(\Omega) \hookrightarrow \mathcal{C}^{0,\gamma}(\bar{\Omega})$, où $\beta = 1 - \frac{n}{p}$ et $0 < \gamma < \beta$.

Le théorème de compacité suivant, généralement appelé théorème de Aubin-Lions, a été démontré en 1963 par Jean-Pierre Aubin (voir [14]) dans les cas des espaces réflexifs et étendu au cas d'espaces non-réflexifs par Jacques Simon (voir [296]) en 1987. On trouvera dans [291] une démonstration plus efficace du théorème général que nous énonçons et dans [90] d'autres généralisations à des cas non-linéaires.

Théorème A..11 (*Théorème de Aubin-Lions*)

Soit X_0, X, X_1 trois espaces de Banach tels que X_0 s'injecte de manière compacte dans X et X s'injecte continûment dans X_1 . Soit $\alpha_1, \alpha_2 \in [1, +\infty[$ tels que si $\alpha_1 = 1$ alors $\alpha_2 = 1$. Alors, l'espace

$$\mathcal{Y} = \left\{ u \in L^{\alpha_1}([0, T], X_0) \mid \frac{du}{dt} \in L^{\alpha_2}([0, T], X_1) \right\},$$

où $\frac{du}{dt}$ est ici la dérivée au sens des distributions de u , muni de la norme

$$\|u\|_{\mathcal{Y}} = \|u\|_{L^{\alpha_1}([0, T], X_0)} + \left\| \frac{du}{dt} \right\|_{L^{\alpha_2}([0, T], X_1)},$$

est un espace de Banach et l'injection

$$\mathcal{Y} \hookrightarrow L^{\alpha_1}([0, T], X)$$

est compacte.

3. Estimées pour des équations paraboliques

Nous commençons par rappeler des estimées sur le semi-groupe de la chaleur $\{e^{t\Delta}\}_{t \geq 0}$ dans un domaine Ω borné et régulier avec condition de Neumann homogène au bord.

Lemme A..12. *Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $\lambda_1 \in \mathbb{R}_+^*$ la première valeur propre strictement positive de l'opérateur $-\Delta$ dans Ω avec condition de Neumann homogène au bord. Pour tout $1 \leq q \leq p \leq +\infty$, il existe une constante $C = C_1(p, q, \Omega) \in \mathbb{R}_+^*$ telle que*

- pour tout $f \in L^q(\Omega)$ vérifiant $\int_{\Omega} f \, dx = 0$ et tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\|e^{t\Delta} f\|_p \leq C t^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{p})} e^{-\lambda_1 t} \|f\|_q ; \quad (\text{A..1})$$

- pour tout $f \in L^q(\Omega)$ et tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\|e^{t\Delta} f\|_p \leq C(1 + t^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{p})}) \|f\|_q ; \quad (\text{A..2})$$

- pour tout $f \in L^q(\Omega)$ et tout $t \in \mathbb{R}_+^*$,

$$\|\nabla e^{t\Delta} f\|_p \leq C t^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{p})-\frac{1}{2}} e^{-\frac{\lambda_1}{2}t} \|f\|_q. \quad (\text{A..3})$$

Démonstration : Les inégalités (A..1)–(A..3) sont valable dans le cas plus général d'un semi-groupe analytique associé à un opérateur différentiel elliptique borné sur l'espace $L^p(\Omega)$. La démonstration de (A..2) peut être trouvée *e.g.* dans [?, Lemme 3, p. 25]. L'inégalité (A..1) provient directement de la théorie développée par Amann dans [?] *via* l'application du semi-groupe de la chaleur avec condition de Neumann homogène sur l'espace de Banach $L_0^p(\Omega) = \{v \in L^p(\Omega) : \int_{\Omega} v(x) \, dx = 0\}$. Enfin, pour montrer l'inégalité (A..3), on combine les résultats de [357, Thm. 16.10 on p. 553], les propriétés usuelles des semi-groupes analytiques et l'estimée (A..1) (en supposant dans un premier temps $\int_{\Omega} f(x) \, dx = 0$ dans (A..3)) afin d'obtenir

$$\begin{aligned} \|\nabla e^{t\Delta} f\|_p &\leq C \|(-\Delta)^{1/2} e^{(t/2)\Delta} (e^{(t/2)\Delta} f)\|_p \\ &\leq C t^{-\frac{1}{2}} \|e^{(t/2)\Delta} f\|_p \\ &\leq C t^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{p})-\frac{1}{2}} e^{-\frac{\lambda_1}{2}t} \|f\|_q \end{aligned} \quad (\text{A..4})$$

pour tout temps. ■

Nous rappelons ensuite un lemme technique fort commode.

Lemme A..13. *Soit $f \in L^\infty(]0, +\infty[)$ qui vérifie $\lim_{t \rightarrow \infty} f(t) = 0$. Alors, pour tout $k \in [0, 1[$ et tout $M \in \mathbb{R}_+^*$, nous avons*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_0^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} f(s) \, ds = 0.$$

De plus, si la convergence $f(t) \rightarrow 0$ est à vitesse exponentielle, la limite obtenue pour l'intégrale est également exponentiellement rapide lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Démonstration : On calcule

$$\begin{aligned} &\int_0^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} f(s) \, ds \\ &= \int_0^{t/2} (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} f(s) \, ds + \int_{t/2}^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} f(s) \, ds \\ &\leq \|f\|_\infty \int_0^{t/2} \left(\frac{t}{2}\right)^{-k} e^{-\frac{M}{2}t} \, ds + \sup_{s \in (\frac{t}{2}, t)} f(s) \int_{t/2}^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} \, ds \\ &= \|f\|_\infty \left(\frac{t}{2}\right)^{-k+1} e^{-\frac{M}{2}t} + \sup_{s \in (\frac{t}{2}, t)} f(s) \int_{t/2}^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} \, ds. \end{aligned}$$

Le membre de droite converge vers 0 car

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \int_{\frac{t}{2}}^t (t-s)^{-k} e^{-M(t-s)} ds < +\infty$$

et car la fonction f tend vers 0 en $+\infty$. ■

Nous rappelons également un résultat relativement standard pour les solutions de l'équation de la chaleur non-homogène. Nous en présentons une démonstration par soucis d'exhaustivité.

Lemme A..14. *Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit p un exposant réel tel que*

$$p \in [1, +\infty] \quad \text{si } d = 1, \quad p \in [1, +\infty[\quad \text{si } d = 2, \quad p \in \left[1, \frac{d}{d-2}\right[\quad \text{si } d \geq 3.$$

Soit $v_0 \in L^p(\Omega)$ et $f(x, t) \in L^\infty([0, +\infty[, L^1(\Omega))$ Alors la solution du problème de Cauchy

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \Delta v + f(x, t) \quad x \in \Omega, \quad t \in \mathbb{R}_+^*, \quad (\text{A..5})$$

$$\frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, \quad x \in \partial\Omega, \quad t \in \mathbb{R}_+^*, \quad (\text{A..6})$$

$$v(x, 0) = v_0(x) \quad x \in \Omega \quad (\text{A..7})$$

satisfait l'inégalité

$$\|v(t)\|_p \leq C(\|v_0\|_p + \|v(t)\|_1 + \sup_{s \in \mathbb{R}_+^*} \|f(s)\|_1) \quad \text{pour tout } t \in \mathbb{R}_+^*, \quad (\text{A..8})$$

où la constante $C \in \mathbb{R}_+^$ est indépendante du temps t . De plus, si $\|f(\cdot, t)\|_1 \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$ alors on a*

$$\left\| v(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} v(t) dx \right\|_p \rightarrow 0 \quad \text{as } t \rightarrow \infty. \quad (\text{A..9})$$

En outre, si $\|f(\cdot, t)\|_1 \rightarrow 0$ exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow +\infty$, alors la convergence dans (A..9) est également à vitesse exponentielle.

Démonstration : La fonction

$$w(x, t) = v(x, t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} v(x, t) dx \quad (\text{A..10})$$

est solution du problème de Cauchy

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \Delta w + f(x, t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} f(x, t) dx \quad \text{pour } x \in \Omega, \quad t \in \mathbb{R}_+^*,$$

$$w(x, 0) = w_0(x) = v_0(x) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} v_0(x) dx,$$

avec condition de Neumann homogène au bord. Nous estimons la norme L^p de w grâce à sa formulation de Duhamel

$$w(t) = e^{\Delta t} w_0 + \int_0^t e^{\Delta(t-s)} \left(f - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} f dx \right) ds. \quad (\text{A..11})$$

Nous avons donc

$$\left\| f(s) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} f(x, s) dx \right\|_1 \leq 2\|f(s)\|_1.$$

Nous utilisons à présent l'estimée (A..1) (remarquons que $\int_{\Omega} w(x, t) dx = 0$ pour tout $t \in \mathbb{R}_+$) de la façon suivante.

$$\|w(t)\|_p \leq C e^{-\lambda_1 t} \|w_0\|_p + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(1-\frac{1}{p})} e^{-\lambda_1(t-s)} \|f(s)\|_1 ds. \quad (\text{A..12})$$

L'inégalité $-\frac{d}{2}(1-\frac{1}{p}) > -1$ est vérifiée grâce à l'hypothèse sur p . De plus, par définition de w dans (A..10), nous avons

$$\begin{aligned} \|v(t)\|_p &\leq \|w(t)\|_p + |\Omega|^{\frac{1-p}{p}} \|v(t)\|_1 \\ \|w_0\|_p &\leq \|v_0\|_p + |\Omega|^{\frac{1-p}{p}} \|v_0\|_1 \leq C \|v_0\|_p. \end{aligned} \quad (\text{A..13})$$

Donc, en appliquant les estimées (A..13) dans l'inégalité (A..12) nous obtenons la borne (A..8); en effet, nous avons

$$\sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(1-\frac{1}{p})} e^{-\lambda_1(t-s)} ds < +\infty.$$

Pour montrer la convergence (A..9), nous appliquons le lemme A..13 à l'inégalité (A..12), ce qui achève la démonstration du lemme A..14. ■

Nous énonçons également une légère variation du lemme A..14.

Lemme A..15. *Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Fixons $p \in [1, +\infty]$. Soit $v_0 \in L^p(\Omega)$, $f \in L^\infty(]0, +\infty[, L^q(\Omega))$ où $\frac{dp}{2p+d} \leq q \leq p$. Alors il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que la solution du problème (A..5)-(A..7) satisfait*

$$\|v(t)\|_p \leq C (\|v_0\|_p + \|v(t)\|_1 + \sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|f(s)\|_1 + \sup_{t \in \mathbb{R}_+^*} \|f(s)\|_q)$$

pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+^*$. De plus, si $\|f(\cdot, t)\|_1 \rightarrow 0$ et $\|f(\cdot, t)\|_q \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$ alors on a

$$\left\| v(t) - \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} v(t) dx \right\|_p \rightarrow 0 \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty. \quad (\text{A..14})$$

En outre, si $\|f(\cdot, t)\|_1 \rightarrow 0$ et $\|f(\cdot, t)\|_q \rightarrow 0$ exponentiellement vite lorsque $t \rightarrow +\infty$, alors la convergence dans (A..14) est également à vitesse exponentielle.

Démonstration : On procède de la même manière que dans la démonstration du lemme A..14. La seule différence consiste à écrire l'inégalité (A..12) ainsi :

$$\|w(t)\|_p \leq C e^{-\lambda_1 t} \|w_0\|_p + C \int_0^t (t-s)^{-\frac{d}{2}(\frac{1}{q}-\frac{1}{p})} e^{-\lambda_1(t-s)} \left(\|f(s)\|_q + |\Omega|^{\frac{1-q}{q}} \|f(s)\|_1 \right) ds.$$

Ce qui termine la démonstration du lemme A..15. ■

4. Estimées pour des équations elliptiques

Soit $\alpha, \beta \in \mathbb{R}_+^*$. On s'intéresse ici aux solutions du problème aux dérivées partielles

$$\begin{aligned} -\Delta c + \beta c &= \alpha u, & \text{dans } \Omega \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} &= 0 & \text{sur } \partial\Omega, \end{aligned} \quad (\text{A..15})$$

sur un domaine ouvert $\Omega \subset \mathbb{R}^d$ de frontière lisse, où l'inconnue est la fonction c et où u est une donnée initiale dans un espace à préciser. La fonction c peut vérifier l'équation en plusieurs sens et les solutions possèdent diverses propriétés selon l'espace dans lequel se trouve le second membre u .

Définition A..16. *Pour l'équation A..15,*

- Si $u \in \mathcal{C}^0(\bar{\Omega})$, on dit que c est solution régulière si $c \in \mathcal{C}^2(\bar{\Omega})$ et vérifie l'équation A..15 au sens des dérivées usuelles.
- Si, pour $p \in [1, +\infty[$, $u \in L^p(\Omega)$, on dit que c est une solution classique si $c \in W^{1,p}(\Omega)$, que le laplacien de c au sens des distributions est dans L^p et que l'équation A..15 est satisfaite comme égalité dans l'espace $L^p(\Omega)$ et au sens des traces sur le bord.
- Si, pour $p \in [1, +\infty[$, $u \in L^p(\Omega)$, on dit que c est solution faible si $c \in W^{1,p}(\Omega)$ et, pour $q \in]1, +\infty]$ tel que $\frac{1}{p} + \frac{1}{q} = 1$, on a

$$\forall v \in W^{1,q}(\Omega), \quad \int_{\Omega} (\nabla c \cdot \nabla v + \beta cv) = \alpha \int_{\Omega} uv.$$

Le lemme suivant peut être trouvé ainsi que sa démonstration dans l'article [353], lemme 2.1.

Lemme A..17. *Soit Ω un ouvert borné de \mathbb{R} et $u \in \mathcal{C}^0(\bar{\Omega})$, il existe une unique solution régulière $c \in \mathcal{C}^2(\bar{\Omega})$ de*

$$-\frac{d^2c}{dx^2} + \beta c = \alpha u$$

avec condition de Neumann au bord et elle vérifie

$$\inf_{x \in \Omega} u(x) \leq c(y) \leq \sup_{x \in \Omega} u(x), \quad y \in \Omega \tag{A..16}$$

et, pour une constante K assez grande, pour tout $p \in [1, +\infty]$,

$$\|c\|_p \leq K \|u\|_p, \tag{A..17}$$

ainsi que

$$\left\| \frac{c}{dx} \right\|_{\infty} \leq 2K \|u\|_1. \tag{A..18}$$

Si de plus u est positive, c est positive aussi et

$$\left\| \frac{dc}{dx} \right\|_{\infty} \leq K \|u\|_1. \tag{A..19}$$

En dimension supérieure, on peut trouver des estimées elliptiques générales. On trouve historiquement ce résultat dans l'article fleuve en deux parties de S. Amon, A. Douglis et L. Nirenberg (voir [3] et [4]). Du fait de leur densité et de leur ancienneté, ces articles sont très difficiles à lire. On trouvera des versions plus générales, valables pour divers opérateurs elliptiques, dans le livre de D. Gilbarg et NS. Trudinger : [135]. Le résultat suivant est également énoncé de façon lisible mais pour les conditions de Dirichlet, dans le (fameux) livre d'analyse fonctionnelle de Haïm Brézis ([54] p.316 et suivantes). On citera aussi une contribution intéressante, plus récente dans l'article [242] qui démontre un résultat similaire pour l'équation de Poisson avec condition de Neumann.

Théorème A..18 (Régularité elliptique)

Soit $\eta \in (0, 1)$. Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $k \in \mathbb{N}$. Considérons pour $\alpha, \beta \in \mathbb{R}_+^*$ le problème

$$\begin{cases} -\Delta c + \beta c = \alpha u & x \in \Omega \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} = 0 & x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (\text{A..20})$$

• Soit $u \in C^{k,\eta}(\bar{\Omega})$. Il existe une unique solution régulière $c \in C^{k+2,\eta}(\bar{\Omega})$ au problème (A..20) et elle vérifie

$$\|c\|_{C^{k+2,\eta}} \leq K_1 \|u\|_{C^{k,\eta}} \quad (\text{A..21})$$

pour une constante $K_1 \in \mathbb{R}_+^*$ dépendant de Ω, α, β, k et d .

• Soit $p \in]1, +\infty[$. Soit $u \in W^{k,p}(\Omega)$ alors il existe une unique solution classique $c \in W^{k+2,p}(\Omega)$ au problème (A..20) et elle vérifie,

$$\|c\|_{W^{k+2,p}} \leq K_p \|u\|_{W^{k,p}} \quad (\text{A..22})$$

où $K_p \in \mathbb{R}_+^*$ dépend de Ω, α, β, d and p . Si de plus $u \in L^\infty(\Omega)$, on a

$$\|\nabla c\|_\infty \leq K_\infty \|u\|_\infty. \quad (\text{A..23})$$

où $K_\infty \in \mathbb{R}_+^*$ dépend de Ω, α, β, d .

Dans le cas de la dimension un, nous utilisons un lemme spécifique dont on peut trouver l'énoncé et la démonstration dans l'article [353], Lemma 2.2.

Lemme A..19. Soit $p \in \mathbb{R}_+^*$. Pour tout $\eta \in \mathbb{R}_+^*$ il existe $C(\eta, p) \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute fonction $u \in \mathcal{C}(\bar{\Omega})$ positive, la solution c de

$$\begin{cases} -\Delta c + \beta c = \alpha u & \text{pour } x \in \Omega \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} = 0 & \text{pour } x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (\text{A..24})$$

vérifie

$$\int_\Omega v^{p+1} \leq \eta \int_\Omega u^{p+1} + C(\eta, p) \left(\int_\Omega u \right)^{p+1}.$$

Nous utilisons enfin les lemmes techniques suivants :

Lemme A..20. Soit Ω l'espace \mathbb{R}^d ou un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p \in]1, +\infty[$ et $s \in]\frac{d}{p}, +\infty[$. Il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ qui dépend de s, d and p telle que pour tout $f \in W^{s,p}(\Omega)$,

$$\|f\|_\infty \leq C(1 + \|f\|_{BMO} (1 + \log^+(\|f\|_{W^{s,p}}))).$$

et

Lemme A..21 (Estimées d'intégrales singulières). Soit Ω un ouvert borné et lisse de \mathbb{R}^d . Soit $p \in]1, +\infty[$. Soit $u \in L^\infty(\Omega) \cap W^{1,p}(\Omega)$. Si la fonction c est solution de

$$\begin{cases} -\Delta c + \beta c = \alpha u & \text{for } x \in \Omega \\ \frac{\partial c}{\partial \nu} = 0 & \text{for } x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (\text{A..25})$$

avec condition au bord de Dirichlet ou Neumann, alors

$$\|\nabla^2 c\|_{BMO} \leq C \|u\|_\infty \quad \text{and} \quad \|\nabla^2 c\|_{W^{1,p}} \leq C \|\nabla u\|_p.$$

B.. Résultats techniques pour le modèle ITBF non-linéaire

1. Dissipation de l'entropie

Théorème B..1 (Dissipation de l'entropie)

Soit $d \in \mathbb{R}_+$. Pour toute fonction convexe $G : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ de classe \mathcal{C}^2 et toute condition initiale (p^0, N^0) satisfaisant les hypothèses du théorème IX.17, s'il existe $C_0 > 0$ tel que

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad p^0(v) \leq C_0 p_\infty(v),$$

Alors pour tout $t \in \mathbb{R}_+^*$, il existe $C(t)$ tel que pour tout $v \in]-\infty, V_F]$, $p(v, t) \leq C_0 p_\infty(v)$ et la solution forte à décroissance rapide p de (VII.5) ou de (IX.1) vérifie alors

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty G\left(\frac{p}{p_\infty}\right) dv &= -a \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]^2 G''\left(\frac{p}{p_\infty}\right) dv \\ &\quad - N_\infty \left[G\left(\frac{N}{N_\infty}\right) - G\left(\frac{p}{p_\infty}\right) - \left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty}\right) G'\left(\frac{p}{p_\infty}\right) \right] \Big|_{v=V_F} \\ &\quad + b(N(t-d) - N_\infty) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \left[G\left(\frac{p}{p_\infty}\right) - \frac{p}{p_\infty} G'\left(\frac{p}{p_\infty}\right) \right] dv. \end{aligned}$$

Démonstration : On peut fixer sans perte de généralité $a = 1$, $V_F = 0$ et $t < d$. Si on note ici

$$\mathcal{G}(x, \tau, \xi, \eta) = \frac{1}{\sqrt{4\pi(\tau - \eta)}} e^{-\frac{(x - \xi)^2}{4(\tau - \eta)}}$$

le noyau de la chaleur rétrograde, la solution p vérifie

$$\begin{aligned} p(v, t) &= e^{2t} \int_{-\infty}^0 \mathcal{G}\left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), \xi, 0\right) p^0(e^t \xi) d\xi \\ &\quad - e^t \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} M(\eta) \mathcal{G}\left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), s(\eta), \eta\right) d\eta \\ &\quad + e^t \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} M(\eta) \mathcal{G}\left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), s_1(\eta), \eta\right) d\eta, \quad (\text{B..1}) \end{aligned}$$

où M ne dépend que de N^0 tant que $t < d$

D'après les expressions de \mathcal{G} et de p_∞ , les deux derniers termes décroissent à l'infini au moins

aussi vite que p_∞ . Le premier terme vérifie

$$\begin{aligned} & e^{2t} \int_{-\infty}^0 \mathcal{G} \left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), \xi, 0 \right) p^0(e^t \xi) d\xi \\ & \leq e^{2t} C_0 \int_{-\infty}^0 \mathcal{G} \left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), \xi, 0 \right) p_\infty(e^t \xi) d\xi, \\ & = e^t C_0 \int_{-\infty}^0 \mathcal{G} \left(e^t v - \int_0^{\frac{1}{2}(e^{2t}-1)} e^{-s} \mu(s-d) ds, \frac{1}{2}(e^{2t}-1), e^{-t} \xi, 0 \right) p_\infty(\xi) d\xi. \quad (\text{B..2}) \end{aligned}$$

Par conséquent, il existe $C(t)$ tel que

$$\forall v \in]-\infty, V_F], p(v, t) \leq C(t) p_\infty(v).$$

Comme nous l'avons dit précédemment, on a le résultat pour tout a, V_F, t en utilisant des changements de variables et des intervalles de temps de longueur au plus d .

Supposons maintenant, sans perte de généralité, que $b_0 = 0$.

$$\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) = \frac{1}{p_\infty} \frac{\partial p}{\partial v} - \frac{p}{p_\infty^2} \frac{\partial p_\infty}{\partial v}$$

ce qui permet d'écrire

$$\frac{\partial p}{\partial v} = p_\infty \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v},$$

et

$$\frac{\partial^2 p}{\partial v^2} = p_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + 2 \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2}.$$

Ces expressions permettent de mener le calcul suivant.

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \left[p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] &= \frac{\partial p}{\partial t} G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &= \left(\frac{\partial}{\partial v} \left[(v - bN(t-d))p \right] + a \frac{\partial^2 p}{\partial v^2} + \delta_{V_R} N \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &= \left(v p_\infty \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + v \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} + p - bN(t-d) p_\infty \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - bN(t-d) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right. \\ &\quad \left. + \delta_{V_R} N + a p_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + 2a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + a \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &= \left(\left(v p_\infty + 2a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right) \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + a p_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right. \\ &\quad \left. + \frac{p}{p_\infty} \left[v \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} + p_\infty + a \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2} \right] - bN(t-d) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right. \\ &\quad \left. - bN(t-d) p_\infty \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + \delta_{V_R} N \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right). \end{aligned}$$

Or, par définition de p_∞ ,

$$\begin{aligned} \frac{p}{p_\infty} \left[v \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} + p_\infty + a \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2} \right] - bN(t-d) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} &= \frac{p}{p_\infty} \left[bN_\infty \frac{\partial p_\infty}{\partial v} - \delta_{V_R} N_\infty \right] - bN(t-d) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \\ &= b(N_\infty - N(t-d)) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} - \delta_{V_R} N_\infty \frac{p}{p_\infty}. \quad (\text{B..3}) \end{aligned}$$

Ce calcul, injecté dans celui qui le précède, donne

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \left[p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] &= \left(\left(vp_\infty + 2a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right) \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + ap_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right. \\ &\quad \left. + \delta_{V_R} N_\infty \left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty} \right) + b(N_\infty - N(t-d)) \frac{p}{p_\infty} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right. \\ &\quad \left. - bN(t-d)p_\infty \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right). \end{aligned}$$

Les dérivées partielles de $G \circ \frac{p}{p_\infty}$ par rapport au potentiel sont

$$\frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) = \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right),$$

et

$$\frac{\partial^2}{\partial v^2} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) = \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]^2 G'' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right).$$

On peut alors poursuivre le calcul d'intérêt :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \left[p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] &= \left(vp_\infty + 2a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right) \frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + ap_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &\quad - ap_\infty \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]^2 G'' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + \delta_{V_R} N_\infty \left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &\quad + b(N_\infty - N(t-d)) \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \frac{p}{p_\infty} G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - bN(t-d)p_\infty \frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right). \end{aligned}$$

On fait apparaître une nouvelle fois l'équation que vérifie p_∞ avec certains des termes du second membre,

$$\begin{aligned} \left(vp_\infty + 2a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \right) \frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + ap_\infty \frac{\partial^2}{\partial v^2} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) &= \\ \frac{\partial}{\partial v} \left(vp_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) + a \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) - bN_\infty \frac{\partial p_\infty}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) & \\ + \left[\frac{\partial}{\partial v} \left((-v + bN_\infty)p_\infty \right) - a \frac{\partial^2 p_\infty}{\partial v^2} \right] G \left(\frac{p}{p_\infty} \right). & \quad (\text{B..4}) \end{aligned}$$

Avec (B.4) et l'équation vérifiée par p_∞ , il vient

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \left[p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] &= \frac{\partial}{\partial v} \left(vp_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) + a \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) \\ &\quad + \delta_{V_R} N_\infty \left[\left(\frac{N}{N_\infty} - \frac{p}{p_\infty} \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right] \\ &\quad - ap_\infty \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]^2 G'' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) - bN(t-d)p_\infty \frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \\ &\quad - bN_\infty \frac{\partial p_\infty}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + b(N_\infty - N(t-d)) \frac{\partial p_\infty}{\partial v} \frac{p}{p_\infty} G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right). \end{aligned}$$

Comme $p(V_F, t) = p_\infty(V_F) = 0$ et $\frac{\partial p_\infty}{\partial v}(V_F) = -aN_\infty \neq 0$, on peut appliquer la règle de l'Hôpital :

$$\forall t \in \mathbb{R}_+, \quad \lim_{v \rightarrow V_F} \frac{p(v, t)}{p_\infty(v)} = \lim_{v \rightarrow V_F} \frac{\frac{\partial p}{\partial v}(v, t)}{\frac{\partial p_\infty}{\partial v}(v)} = \frac{N(t)}{N_\infty}$$

On obtient alors, en intégrant entre deux bornes que l'on fait tendre vers $-\infty$ et V_F respectivement,

$$\int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial}{\partial v} \left(v p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) dv = \left[v p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]_{-\infty}^{V_F} = 0$$

et

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{V_F} a \frac{\partial^2}{\partial v^2} \left(p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) dv &= \left[a \frac{\partial}{\partial v} \left(p_\infty G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right) \right]_{-\infty}^{V_F} \\ &= \left[a \left(\partial_v p - \frac{p}{p_\infty} \partial_v p_\infty \right) G' \left(\frac{p}{p_\infty} \right) + a \frac{\partial p_\infty}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) \right]_{-\infty}^{V_F} \\ &= \left(-N + \frac{N}{N_\infty} N_\infty \right) G' \left(\frac{N}{N_\infty} \right) - N_\infty G \left(\frac{N}{N_\infty} \right) \\ &= -N_\infty G \left(\frac{N}{N_\infty} \right), \end{aligned}$$

où chaque intégrale est finie en raison de l'inégalité $p(v, t) \leq C(t)p_\infty(v)$.

Enfin, on a par intégration par partie, eu égard aux conditions de Dirichlet :

$$\int_{-\infty}^{V_F} bN(t-d)p_\infty \frac{\partial}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) dv = -bN(t-d) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p_\infty}{\partial v} G \left(\frac{p}{p_\infty} \right) dv$$

On obtient le résultat en combinant ces intégrales avec les calculs déjà effectués. ■

2. Inégalités de type Poincaré

Dans toute cette section, on suppose $h(v, N) = -v + bN$, $b \in \mathbb{R}$ et $a(N) = a \in \mathbb{R}_+^*$ et on note

$$p_\infty(v) = \frac{N_\infty}{a} e^{-\frac{(v-bN_\infty)^2}{2a}} \int_{-\infty}^{V_F} e^{\frac{(w-bN_\infty)^2}{2a}} dw$$

un état stationnaire quelconque associé aux paramètres a et b . On trouve dans l'article [64] l'inégalité de type Hardy-Poincaré abstraite suivante.

Théorème B..2 (Cáceres, Carrillo, Perthame)

Soit $m, n \in L^1(\mathbb{R}_+)$ telles que $\|m\|_1 = 1$. Il existe $A \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute fonction f dérivable au sens des distributions telle que $m|f|^2 \in L^1(\mathbb{R}_+)$, $n|f'|^2 \in L^1(\mathbb{R}_+)$, et

$$\int_0^{+\infty} m(x)f(x) dx = 0,$$

on a

$$\int_0^{+\infty} m(x)|f(x)|^2 dx \leq A \int_0^{+\infty} n(x)|f'(x)|^2 dx.$$

En prenant le cas particulier $m = p_\infty$ et $f = \frac{q}{p_\infty}$, et en reparamétrisant les intégrales, on obtient :

Théorème B..3 (Cáceres, Carrillo, Perthame)

Il existe $\nu \in \mathbb{R}_+^*$ tel que pour toute fonction $q \in L^1(]-\infty, V_F])$ telle que $\int_{-\infty}^{V_F} q(v) dv =$

0 et $q \in H^1(]-\infty, V_F]; p_\infty dv)$, on a

$$\nu \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left(\frac{q(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 dv \leq \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{q(v)}{p_\infty(v)} \right) \right]^2 dv.$$

Remarque B.4. En particulier, pour toute solution forte (p, N) de (VII.5) linéaire ($b = 0$), on obtient, en posant $q = p - p_\infty$,

$$\nu \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 dv \leq \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right) \right]^2 dv.$$

Il est possible d'étendre cette inégalité au cas des faibles connectivités pour les solutions de (VII.5) non-linéaire. Comme le délai ne change pas les états stationnaires, le résultat est également valable pour (IX.1).

Théorème B.5 (Carrillo, Perthame, Salort, Smets)

Il existe $\eta, \nu \in \mathbb{R}_+^*$ tels que pour tout $b \in [-\eta, \eta]$, pour tout état stationnaire p_∞ associé à b , pour toute solution (p, N) de (VII.5) ou de (IX.1), on a

$$\nu \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 dv \leq \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right) \right]^2 dv.$$

Ce résultat n'a pas été démontré mais les auteurs de [75] assurent qu'il suffit de considérer la forme de p_∞ au voisinage de V_F , qui ne varie pas en fonction de b , pour pouvoir montrer pour b assez petit que l'inégalité est toujours valable pour une valeur de ν uniforme.

On utilisera en général ce résultat sous la forme négative

$$- \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left[\frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right) \right]^2 dv \leq -\nu \int_{-\infty}^{V_F} p_\infty(v) \left(\frac{p(v, t) - p_\infty(v)}{p_\infty(v)} \right)^2 dv.$$

3. Propriétés d'une fonction auxiliaire

Dans l'étude du taux de décharge N , nous utilisons les propriétés non-triviales d'une fonction auxiliaire. Tous ce qui suit est issu de [75].

Soit $V_F \in \mathbb{R}$. On définit la fonction γ sur $]-\infty, V_F]$ par

$$\forall v \in]-\infty, V_F], \quad \gamma(v) = \begin{cases} e^{\frac{-1}{\beta - (V_F - v)^2}} & \alpha < v \\ 0 & \text{si } v \leq \alpha \end{cases}, \quad (\text{B.5})$$

où $\beta = (V_F - \alpha)^2$ et $\alpha \in]-\infty, V_F[$.

On a le lemme suivant.

Lemme B.6. Soit $V_F \in \mathbb{R}$ et $\alpha \in]-\infty, V_F[$. Soit γ la fonction définie sur $]-\infty, V_F]$ par la formule (B.5) Alors, γ est une fonction de classe \mathcal{C}^3 sur $]-\infty, V_F]$, strictement positive et strictement croissante sur $]\alpha, V_F[$, et :

- on a

$$\lim_{v \rightarrow V_F} \frac{\gamma'(v)}{\gamma(v)} = 0;$$

- il existe une constante $C \in \mathbb{R}_+^*$ telle que, sur $] \alpha, V_F[$, on a

$$\gamma'^2 + \gamma''^2 + \gamma'''^2 \leq C\gamma;$$

- il existe une constante $\delta \in] \alpha, V_F[$ telle que $\gamma''(\delta) = 0$ et

$$\forall v \in] \delta, V_F[\quad \gamma''(v) \leq 0.$$

Bibliographie

- [1] LF ABBOTT et Carl van VREESWIJK : Asynchronous states in networks of pulse-coupled oscillators. *Physical Review E*, 48(2):1483, 1993. [Cité page 188.]
- [2] Sina M ADL, Alastair GB SIMPSON, Christopher E LANE, Julius LUKEŠ, David BASS, Samuel S BOWSER, Matthew W BROWN, Fabien BURKI, Micah DUNTHORN, Vladimir HAMPL *et al.* : The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(5):429–514, 2012. [Cité page 68.]
- [3] S. AGMOND, A. DOUGLIS et L. NIRENBERG : Estimates near the boundary for solutions of elliptic partial differential equations satisfying general boundary conditions i. *Communications on pure and applied mathematics*, XII:623–727, 1959. [Cité page 323.]
- [4] S. AGMOND, A. DOUGLIS et L. NIRENBERG : Estimates near the boundary for solutions of elliptic partial differential equations satisfying general boundary conditions i. *Communications on pure and applied mathematics*, XVII:35–92, 1964. [Cité page 323.]
- [5] Masashi AIDA, Koichi OSAKI, Tohru TSUJIKAWA, Atsushi YAGI et Masayasu MIMURA : Chemotaxis and growth system with singular sensitivity function. *Nonlinear analysis : real world applications*, 6(2):323–336, 2005. [Cité page 80.]
- [6] Masashi AIDA, Tohru TSUJIKAWA, Messoud EFENDIEV, Atsushi YAGI et Masayasu MIMURA : Lower estimate of the attractor dimension for a chemotaxis growth system. *Journal of the London Mathematical Society*, 74(2):453–474, 2006. [Cité page 80.]
- [7] JE ALLENDE et CC ALLENDE : Protein kinases. 4. protein kinase ck2 : an enzyme with multiple substrates and a puzzling regulation. *The FASEB Journal*, 9(5):313–323, 1995. [Cité page 293.]
- [8] Luigi AMBROSIO, Nicola GIGLI et Giuseppe SAVARÉ : *Gradient flows : in metric spaces and in the space of probability measures*. Springer Science & Business Media, 2008. [Cité page 79.]
- [9] Daniel J AMIT et Nicolas BRUNEL : Dynamics of a recurrent network of spiking neurons before and following learning. *Network : Computation in Neural Systems*, 8(4):373–404, 1997. [Cité page 188.]
- [10] Daniel J AMIT et Nicolas BRUNEL : Model of global spontaneous activity and local structured activity during delay periods in the cerebral cortex. *Cerebral cortex (New York, NY : 1991)*, 7(3):237–252, 1997. [Cité page 188.]

- [11] Akihiro AOTANI, Masayasu MIMURA et Thomas MOLLEE : A model aided understanding of spot pattern formation in chemotactic e. coli colonies. *Japan J. Indust. Appl. Math.*, 27:5–22, 2010. [Cité pages 32, 34, 43, 45, 64, 84, 85, 117, 307 et 308.]
- [12] Guillermo N ARMAIZ-PENA, Vianey GONZALEZ-VILLASANA, Archana S NAGARAJA, Cristian RODRIGUEZ-AGUAYO, Nouara C SADAOUI, Rebecca L STONE, Koji MATSUO, Heather J DALTON, Rebecca A PREVIS, Nicholas B JENNINGS *et al.* : Adrenergic regulation of monocyte chemotactic protein 1 leads to enhanced macrophage recruitment and ovarian carcinoma growth. *Oncotarget*, 6(6):4266, 2015. [Cité page 71.]
- [13] A ARNOLD, JA CARRILLO, L DESVILLETES, J DOLBEAULT, A JÜNGEL, C LEDERMAN, PA MARKOWICH, G TOSCANI et C VILLANI : *Entropies and equilibria of many-particle systems : an essay on recent research*. Springer, 2004. [Cité page 79.]
- [14] Jean-Pierre AUBIN : Un théorème de compacité. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 256:5042–5044, 1963. [Cité page 319.]
- [15] Jirina BARTKOVA, Zuzana HOŘEJŠÍ, Karen KOED, Alwin KRÄMER, Frederic TORT, Karsten ZIEGER, Per GULDBERG, Maxwell SEHESTED, Jahn M NESLAND, Claudia LUKAS *et al.* : Dna damage response as a candidate anti-cancer barrier in early human tumorigenesis. *Nature*, 434(7035):864, 2005. [Cité page 290.]
- [16] Mark-F BEAR, Barry W. CONNORS et Michael A. PARADISO : *Neurosciences : À la découverte du cerveau*. Pradel. [Cité page 178.]
- [17] William BECKNER : Sharp sobolev inequalities on the sphere and the moser–trudinger inequality. *Annals of Mathematics*, pages 213–242, 1993. [Cité page 78.]
- [18] Richard Ernest BELLMAN et Kenneth L COOKE : *Differential-difference equations*. 1963. [Cité page 273.]
- [19] N. BELLOMO, A. BELLOUQUID, Y. TAO et M. WINKLER : Toward a mathematical theory of keller-segel models of pattern formation in biological tissues. *Mathematical models and Methods in Applied Sciences*, 25 :9:1663–1763, 2015. [Cité pages 25, 30, 71, 72, 74, 121 et 307.]
- [20] Eshel BEN-JACOB, Inon COHEN et Herbert LEVINE : Cooperative self-organization of microorganisms. *Advances in Physics*, 49(4):395–554, 2000. [Cité page 84.]
- [21] Eshel BEN-JACOB, Inon COHEN, Ofer SHOCHET, Igor ARANSON, Herbert LEVINE et Lev TSIMRING : Complex bacterial patterns. *Nature*, 373(6515):566, 1995. [Cité page 84.]
- [22] Katharina BENDER, Olga VYDZHAK, Julia KLERMUND, Anke BUSCH, Stefanie GRIMM et Brian LUKE : Checkpoint adaptation in repair-deficient cells drives aneuploidy and resistance to genotoxic agents. *bioRxiv*, page 464685, 2018. [Cité page 293.]
- [23] Howard C BERG : *E. coli in Motion*. Springer Science & Business Media, 2008. [Cité pages 32, 67 et 84.]
- [24] Sari Knopp BIKLEN et R BOGDAN : *Qualitative research for education : An introduction to theories and methods*, 2007. [Cité page 23.]
- [25] Piotr BILER : Existence and asymptotics of solutions for a parabolic-elliptic system with nonlinear no-flux boundary conditions. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 19(12):1121–1136, 1992. [Cité page 88.]

- [26] Piotr BILER : Existence and nonexistence of solutions for a model of gravitational interaction of particles, iii. In *Colloquium mathematicae*, volume 68, pages 229–239, 1995. [Cité page 88.]
- [27] Piotr BILER : Growth and accretion of mass in an astrophysical model. *Applicationes Mathematicae*, 23(2):179–189, 1995. [Cité page 88.]
- [28] Piotr BILER : Local and global solvability of some parabolic systems modelling chemotaxis. *Advances in Mathematical Sciences and Applications*, 8:715–743, 1998. [Cité pages 76, 78, 88, 96 et 98.]
- [29] Piotr BILER : Radially symmetric solutions of a chemotaxis model in the critical case (variational problems and related topics). 2006. [Cité page 99.]
- [30] Piotr BILER, Lucilla CORRIAS et Jean DOLBEAULT : Large mass self-similar solutions of the parabolic–parabolic keller–segel model of chemotaxis. *Journal of mathematical biology*, 63(1):1–32, 2011. [Cité page 101.]
- [31] Piotr BILER, Waldemar HEBISCH et Tadeusz NADZIEJA : The debye system : existence and large time behavior of solutions. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 23(9):1189–1209, 1994. [Cité page 88.]
- [32] Piotr BILER, Danielle HILHORST et Tadeusz NADZIEJA : Existence and nonexistence of solutions for a model of gravitational interaction of particles, ii. In *Colloquium Mathematicum*, volume 67, pages 297–308. Instytut Matematyczny Polskiej Akademii Nauk, 1994. [Cité page 88.]
- [33] Piotr BILER, Grzegorz KARCH, Philippe LAURENÇOT et Tadeusz NADZIEJA : The 8π -problem for radially symmetric solutions of a chemotaxis model in the plane. *Mathematical methods in the applied sciences*, 29(13):1563–1583, 2006. [Cité pages 99 et 100.]
- [34] Piotr BILER, Grzegorz KARCH, Philippe LAURENÇOT, Tadeusz NADZIEJA *et al.* : The 8π -problem for radially symmetric solutions of a chemotaxis model in a disc. *Topological Methods in Nonlinear Analysis*, 27(1):133–147, 2006. [Cité pages 99 et 100.]
- [35] Piotr BILER et Tadeusz NADZIEJA : Existence and nonexistence of solutions for a model of gravitational interaction of particles, i. In *Colloquium Mathematicae*, volume 66, pages 319–334, 1993. [Cité page 88.]
- [36] Piotr BILER et Tadeusz NADZIEJA : Growth and accretion of mass in an astrophysical model, ii. *Applicationes Mathematicae*, 23:351–361, 1995. [Cité page 88.]
- [37] Piotr BILER, Tadeusz NADZIEJA *et al.* : A nonlocal singular parabolic problem modelling gravitational interaction of particles. *Advances in Differential Equations*, 3(2):177–197, 1998. [Cité page 88.]
- [38] Adrien BLANCHET : A gradient flow approach to the keller segel systems. 2013. [Cité pages 79 et 100.]
- [39] Adrien BLANCHET, Eric CARLEN et José Antonio CARRILLO : Functional inequalities, thick tails and asymptotics for the critical mass patlak-keller-segel model. *arXiv preprint arXiv :1009.0134*, 2010. [Cité page 100.]

- [40] Adrien BLANCHET, José A CARRILLO et Philippe LAURENÇOT : Critical mass for a patlak–keller–segel model with degenerate diffusion in higher dimensions. *Calculus of Variations and Partial Differential Equations*, 35(2):133–168, 2009. [Cité page 113.]
- [41] Adrien BLANCHET, José A CARRILLO et Nader MASMOUDI : Infinite time aggregation for the critical patlak-keller-segel model in \mathbb{R}^2 . *Communications on Pure and Applied Mathematics : A Journal Issued by the Courant Institute of Mathematical Sciences*, 61(10):1449–1481, 2008. [Cité page 100.]
- [42] Adrien BLANCHET, Jean DOLBEAULT et Benoît PERTHAME : Two-dimensional keller-segel model : Optimal critical mass and qualitative properties of the solutions. *Electronic Journal of Differential Equations (EJDE)[electronic only]*, 2006:Paper–No, 2006. [Cité pages 25, 31, 78, 79, 98, 100 et 104.]
- [43] Adrien BLANCHET et Philippe LAURENÇOT : The parabolic-parabolic keller-segel system with critical diffusion as a gradient flow in \mathbb{R}^d , $d \geq 3$. *Communications in Partial Differential Equations*, 38(4):658–686, 2013. [Cité pages 79 et 113.]
- [44] A BONAMI, D HILHORST, E LOGAK et M MIMURA : A free boundary problem arising in a chemotaxis model. In *Free boundary problems, theory and applications*, volume 363. Pitman Res. Notes in Math. Series, 1996. [Cité page 79.]
- [45] Aline BONAMI, Danielle HILHORST, Elisabeth LOGAK, Masayasu MIMURA *et al.* : Singular limit of a chemotaxis-growth model. *Advances in Differential Equations*, 6(10):1173–1218, 2001. [Cité page 79.]
- [46] John Tyler BONNER : *Cellular slime molds*, volume 2127. Princeton University Press, 2015. [Cité pages 29 et 69.]
- [47] John Tyler BONNER et Evelyn Barbara FRASCELLA : Variations in cell size during the development of the slime mold, dictyostelium discoideum. *The Biological Bulletin*, 104(3):297–300, 1953. [Cité page 69.]
- [48] Ralph A BRADSHAW et Edward A DENNIS : *Handbook of cell signaling*. Academic press, 2009. [Cité page 66.]
- [49] Anatol BRAGIN, Gábor JANDÓ, Zoltán NÁDASDY, Jamille HETKE, K WISE et Gy BUZSÁKI : Gamma (40-100 hz) oscillation in the hippocampus of the behaving rat. *Journal of Neuroscience*, 15(1):47–60, 1995. [Cité page 188.]
- [50] Anat BREN, Martin WELCH, Yuval BLAT et Michael EISENBACH : Signal termination in bacterial chemotaxis : Chez mediates dephosphorylation of free rather than switch-bound chey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19):10090–10093, 1996. [Cité page 65.]
- [51] Michael P BRENNER, Peter CONSTANTIN, Leo P KADANOFF, Alain SCHENKEL et Shankar C VENKATARAMANI : Diffusion, attraction and collapse. *Nonlinearity*, 12(4):1071, 1999. [Cité page 109.]
- [52] Michael P BRENNER, Leonid S LEVITOV et Elena O BUDRENE : Physical mechanisms for chemotactic pattern formation by bacteria. *Biophysical journal*, 74(4):1677–1693, 1998. [Cité pages 32 et 85.]

- [53] Michael P BRENNER, Leonid S LEVITOV et Elena O BUDRENE : Physical mechanisms for chemotactic pattern formation by bacteria. *Biophysical journal*, 74(4):1677–1693, 1998. [Cité page 80.]
- [54] Haim BREZIS : *Functional analysis, Sobolev spaces and partial differential equations*. Springer Science & Business Media, 2010. [Cité pages 130 et 323.]
- [55] Felix E BROWDER *et al.* : A further generalization of the schauder fixed point theorem. *Duke Mathematical Journal*, 32(4):575–578, 1965. [Cité page 273.]
- [56] Nicolas BRUNEL : Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of computational neuroscience*, 8(3):183–208, 2000. [Cité pages 37, 38, 188, 189, 190, 203, 204, 205 et 209.]
- [57] Nicolas BRUNEL et Vincent HAKIM : Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural computation*, 11(7):1621–1671, 1999. [Cité pages 36, 37, 38, 49, 55, 188, 189, 190, 203 et 267.]
- [58] William J BRUNO : Patterns that grow (in a dish). *CNLS Newslett*, 1992. [Cité pages 32 et 84.]
- [59] Elena O BUDRENE et Howard C BERG : Complex patterns formed by motile cells of escherichia coli. *Nature*, 349(6310):630, 1991. [Cité pages 32, 66, 67 et 84.]
- [60] Elena O BUDRENE et Howard C BERG : Dynamics of formation of symmetrical patterns by chemotactic bacteria. *Nature*, 376(6535):49, 1995. [Cité pages 32, 34, 66, 67 et 84.]
- [61] György BUZSÁKI et James J CHROBAK : Temporal structure in spatially organized neuronal ensembles : a role for interneuronal networks. *Current opinion in neurobiology*, 5(4):504–510, 1995. [Cité page 188.]
- [62] György BUZSÁKI et Andreas DRAGUHN : Neuronal oscillations in cortical networks. *science*, 304(5679):1926–1929, 2004. [Cité page 188.]
- [63] Rose T BYRNE, Audrey J KLINGELE, Eric L CABOT, Wendy S SCHACKWITZ, Jeffrey A MARTIN, Joel MARTIN, Zhong WANG, Elizabeth A WOOD, Christa PENNACCHIO, Len A PENNACCHIO *et al.* : Evolution of extreme resistance to ionizing radiation via genetic adaptation of dna repair. *Elife*, 3:e01322, 2014. [Cité pages 294 et 301.]
- [64] Maria J CACERES, José A CARRILLO et Benoît PERTHAME : Analysis of nonlinear noisy integrate and fire neuron models : blow-up and steady states. *Journal of Mathematical Neuroscience*, 1:7, 2011. [Cité pages 37, 49, 51, 55, 189, 192, 197, 198, 200, 206, 208, 221, 227, 228, 232, 233, 234, 257, 268, 269, 309, 311 et 329.]
- [65] Maria J CACERES et Benoît PERTHAME : Beyond blow-up in excitatory integrate and fire neuronal networks : refractory period and spontaneous activity. *Journal of Mathematical Neuroscience*, 350:81–89, 2014. [Cité pages 37, 203, 204, 205, 209, 210 et 257.]
- [66] María J CÁ CERES, Pierre ROUX, Delphine SALORT et Ricarda SCHNEIDER : Global-in-time solutions and qualitative properties for the nnlif neuron model with synaptic delay. *Communications in Partial Differential Equations*, pages 1–29, 2019. [Cité pages 53, 54, 201, 244 et 267.]

- [67] Maria J CACERES et Ricarda SCHNEIDER : Blow-up, steady states and long time behaviour of excitatory-inhibitory nonlinear neuron models. *Kinetic and related models*, 10:587–612, 2017. [Cité pages 37, 38, 49, 51, 206, 207, 208, 213, 228 et 309.]
- [68] María J CÁ CERES et Ricarda SCHNEIDER : Analysis and numerical solver for excitatory-inhibitory networks with delay and refractory periods. *ESAIM : Mathematical Modelling and Numerical Analysis*, 52(5):1733–1761, 2018. [Cité pages 37, 38, 39, 204, 209, 210, 244, 253, 257 et 267.]
- [69] Vincent CALVEZ, Jose Antonio CARRILLO et Franca HOFFMANN : Equilibria of homogeneous functionals in the fair-competition regime. *Nonlinear Analysis*, 159:85–128, 2017. [Cité page 89.]
- [70] Vincent CALVEZ, José Antonio CARRILLO et Franca HOFFMANN : The geometry of diffusing and self-attracting particles in a one-dimensional fair-competition regime. In *Nonlocal and nonlinear diffusions and interactions : new methods and directions*, pages 1–71. Springer, 2017. [Cité page 89.]
- [71] Vincent CALVEZ, Lucilla CORRIAS et Mohamed Abderrahman EBDE : Blow-up, concentration phenomenon and global existence for the keller–segel model in high dimension. *Communications in Partial Differential Equations*, 37(4):561–584, 2012. [Cité page 111.]
- [72] Vincent CALVEZ, Lucilla CORRIAS *et al.* : The parabolic-parabolic keller-segel model in \mathbb{R}^2 . *Communications in Mathematical Sciences*, 6(2):417–447, 2008. [Cité page 101.]
- [73] Juan F CAMPOS et Jean DOLBEAULT : Asymptotic estimates for the parabolic-elliptic keller-segel model in the plane. *Communications in Partial Differential Equations*, 39(5): 806–841, 2014. [Cité page 106.]
- [74] Eric CARLEN et Michael LOSS : Competing symmetries, the logarithmic hls inequality and onofri’s inequality on \mathbb{S}^n . *Geometric & Functional Analysis GFA*, 2(1):90–104, 1992. [Cité page 78.]
- [75] José A CARRILLO, Benoît PERTHAME, Delphine SALORT et Didier SMETS : Qualitative properties of solutions for the noisy integrate and fire model in computational neuroscience. *Nonlinearity*, 28:3365–3388, 2015. [Cité pages 37, 49, 53, 54, 200, 201, 202, 208, 213, 221, 224, 225, 254, 257, 263, 309, 311 et 330.]
- [76] José A CARRILLO, María d M GONZÁLEZ, Maria P GUALDANI et Maria E SCHONBEK : Classical solutions for a nonlinear fokker-planck equation arising in computational neuroscience. *Communications in Partial Differential Equations*, 38(3):385–409, 2013. [Cité pages 37, 49, 50, 53, 193, 194, 195, 196, 198, 203, 221, 222, 224, 234, 244, 247, 248, 249, 253, 309 et 311.]
- [77] José A CARRILLO, Franca HOFFMANN, Edoardo MAININI et Bruno VOLZONE : Ground states in the diffusion-dominated regime. *Calculus of variations and partial differential equations*, 57(5):127, 2018. [Cité page 89.]
- [78] José A CARRILLO, Yanghong HUANG et Markus SCHMIDTCHEN : Zoology of a nonlocal cross-diffusion model for two species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 78(2):1078–1104, 2018. [Cité page 89.]

- [79] José A CARRILLO, Robert J MCCANN, Cédric VILLANI *et al.* : Kinetic equilibration rates for granular media and related equations : entropy dissipation and mass transportation estimates. *Revista Matemática Iberoamericana*, 19(3):971–1018, 2003. [Cité page 89.]
- [80] José A CARRILLO et Giuseppe TOSCANI : Asymptotic l^1 -decay of solutions of the porous medium equation to self-similarity. *Indiana University Mathematics Journal*, pages 113–142, 2000. [Cité pages 53 et 194.]
- [81] Rafal CELINSKI, Danielle HILHORST, Grzegorz KARCH, Masayasu MIMURA et Pierre ROUX : Mathematical analysis of a pde model describing chemotactic e. coli colonies. *preprint*. [Cité pages 43 et 117.]
- [82] Myeongju CHAE, Kyungkeun KANG et Jihoon LEE : Existence of smooth solutions to coupled chemotaxis-fluid equations. *arXiv preprint arXiv :1112.4566*, 2011. [Cité page 88.]
- [83] Subrahmanyan CHANDRASEKHAR : Stochastic problems in physics and astronomy. *Reviews of modern physics*, 15(1):1, 1943. [Cité page 188.]
- [84] Ying-Ying CHANG : Cyclic 3', 5'-adenosine monophosphate phosphodiesterase produced by the slime mold dictyostelium discoideum. *Science*, 161(3836):57–59, 1968. [Cité page 70.]
- [85] Jean-Pierre CHANGEUX : *L'homme de vérité*. Odile Jacob, 2002. [Cité pages 36, 178 et 287.]
- [86] Mark AJ CHAPLAIN et Georgios LOLAS : Mathematical modelling of cancer invasion of tissue : dynamic heterogeneity. *NHM*, 1(3):399–439, 2006. [Cité page 88.]
- [87] Pierre-Henri CHAVANIS, Philippe LAURENÇOT et Mohammed LEMOU : Chapman–enskog derivation of the generalized smoluchowski equation. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 341:145–164, 2004. [Cité page 89.]
- [88] Pierre-Henri CHAVANIS et Clément SIRE : Virial theorem and dynamical evolution of self-gravitating brownian particles in an unbounded domain. i. overdamped models. *Physical Review E*, 73(6):066103, 2006. [Cité page 106.]
- [89] Pierre-Henri CHAVANIS et Clément SIRE : Critical mass of bacterial populations in a generalized keller–segel model. analogy with the chandrasekhar limiting mass of white dwarf stars. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 387(8-9):1999–2009, 2008. [Cité page 88.]
- [90] Xiuging CHEN, Ansgar JÜNGEL et Jian-Guo LIU : A note on aubin-lions-dubinskii lemmas. *arXiv :1305.6235v1*, 2013. [Cité page 319.]
- [91] A CHERTOCK, K FELLNER, A KURGANOV, A LORZ et PA MARKOWICH : Sinking, merging and stationary plumes in a coupled chemotaxis-fluid model : a high-resolution numerical approach. *Journal of Fluid Mechanics*, 694:155–190, 2012. [Cité page 88.]
- [92] Stephen CHILDRESS : Chemotactic collapse in two dimensions. *In Modelling of patterns in space and time*, pages 61–66. Springer, 1984. [Cité pages 89, 161 et 234.]
- [93] Stephen CHILDRESS et Jerome K PERCUS : Nonlinear aspects of chemotaxis. *Mathematical Biosciences*, 56(3-4):217–237, 1981. [Cité pages 89, 161 et 234.]

- [94] Tomasz CIEŚLAK et Philippe LAURENÇOT : Finite time blow-up for a one-dimensional quasi-linear parabolic–parabolic chemotaxis system. *In Annales de l’IHP Analyse non linéaire*, volume 27, pages 437–446, 2010. [Cité page 113.]
- [95] Laura Lee COLGIN : Oscillations and hippocampal–prefrontal synchrony. *Current opinion in neurobiology*, 21(3):467–474, 2011. [Cité page 188.]
- [96] Laura Lee COLGIN, Tobias DENNINGER, Marianne FYHN, Torkel HAFTING, Tora BONNEVIE, Ole JENSEN, May-Britt MOSER et Edvard I MOSER : Frequency of gamma oscillations routes flow of information in the hippocampus. *Nature*, 462(7271):353, 2009. [Cité page 188.]
- [97] Laura Lee COLGIN et Edvard I MOSER : Gamma oscillations in the hippocampus. *Physiology*, 25(5):319–329, 2010. [Cité page 188.]
- [98] Pierluigi COLLI, Andrea SIGNORI et Jürgen SPREKELS : Optimal control of a phase field system modelling tumor growth with chemotaxis and singular potentials. *arXiv preprint arXiv :1907.03566*, 2019. [Cité page 71.]
- [99] Albert COMPTE, Nicolas BRUNEL, Patricia S GOLDMAN-RAKIC et Xiao-Jing WANG : Synaptic mechanisms and network dynamics underlying spatial working memory in a cortical network model. *Cerebral Cortex*, 10(9):910–923, 2000. [Cité page 189.]
- [100] John CONDEELIS, Joan JONES et Jeffrey E. SEGALL : Chemotaxis of metastatic tumor cells : Clues to mechanisms from the dictyostelium paradigm. *Cancer and Metastasis Reviews*, 11:55–68, 1992. [Cité page 71.]
- [101] Lucilla CORRIAS et Benoît PERTHAME : Critical space for the parabolic-parabolic keller–segel model in rd. *Comptes Rendus Mathématique*, 342(10):745–750, 2006. [Cité page 111.]
- [102] Lucilla CORRIAS, Benoît PERTHAME et Hatem ZAAG : Global solutions of some chemotaxis and angiogenesis systems in high space dimensions. *Milan Journal of Mathematics*, 72(1):1–28, 2004. [Cité page 110.]
- [103] Héloïse COUTELIER et Zhou XU : Adaptation in replicative senescence : a risky business. *Current genetics*, 65(3):711–716, 2019. [Cité pages 40, 292, 297, 299 et 301.]
- [104] Jozsef CSICSVARI, Hajime HIRASE, Andras CZURKO et György BUZSÁKI : Reliability and state dependence of pyramidal cell–interneuron synapses in the hippocampus : an ensemble approach in the behaving rat. *Neuron*, 21(1):179–189, 1998. [Cité page 188.]
- [105] Jozsef CSICSVARI, Brian JAMIESON, Kensall D WISE et György BUZSÁKI : Mechanisms of gamma oscillations in the hippocampus of the behaving rat. *Neuron*, 37(2):311–322, 2003. [Cité page 188.]
- [106] Stanislas DEHAENE : *Neurones de la lecture (Les) : La nouvelle science de la lecture et de son apprentissage*. Odile jacob, 2007. [Cité page 178.]
- [107] Stanislas DEHAENE : *La bosse des maths : quinze ans après*. Odile Jacob, 2010. [Cité page 178.]
- [108] Stanislas DEHAENE : *Le Code de la conscience*. Odile Jacob, 2014. [Cité page 178.]
- [109] Stanislas DEHAENE, Yann LE CUN et Jacques GIRARDON : *La plus belle histoire de l’intelligence*. Robert Laffont, 2018. [Cité page 178.]

- [110] Stanislas DEHAENE et Lionel NACCACHE : Towards a cognitive neuroscience of consciousness : basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, 79:1–37, 2001. [Cité page 178.]
- [111] S DEJAK, Daniel EGLI, P LUSHNIKOV et I SIGAL : On blowup dynamics in the keller–segel model of chemotaxis. *St. Petersburg Mathematical Journal*, 25(4):547–574, 2014. [Cité pages 52, 102, 103, 161, 162 et 234.]
- [112] Marco DI FRANCESCO, Alexander LORZ et Peter MARKOWICH : Chemotaxis-fluid coupled model for swimming bacteria with nonlinear diffusion : global existence and asymptotic behavior. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. A*, 28(4):1437–1453, 2010. [Cité page 88.]
- [113] Jesus Ildefonso DIAZ, Toshitaka NAGAI et Jean-Michel RAKOTOSON : Symmetrization techniques on unbounded domains : application to a chemotaxis system on \mathbb{R}^n . *Journal of differential equations*, 145(1):156–183, 1998. [Cité page 91.]
- [114] F. DKHIL : On the analysis of reaction-diffusion-advection systems arising in chemical and biomathematical models. *PhD-thesis, University of Cergy-Pontoise, France*, 2002. [Cité page 80.]
- [115] Jean DOLBEAULT et Benoît PERTHAME : Optimal critical mass in the two dimensional keller–segel model in \mathbb{R}^2 . *Comptes Rendus Mathématique*, 339(9):611–616, 2004. [Cité pages 78 et 79.]
- [116] Christopher DOMBROWSKI, Luis CISNEROS, Sunita CHATKAEW, Raymond E GOLDSTEIN et John O KESSLER : Self-concentration and large-scale coherence in bacterial dynamics. *Physical review letters*, 93(9):098103, 2004. [Cité page 88.]
- [117] Renjun DUAN, Alexander LORZ et Peter MARKOWICH : Global solutions to the coupled chemotaxis-fluid equations. *Communications in Partial Differential Equations*, 35(9):1635–1673, 2010. [Cité page 88.]
- [118] Doan DUY HAI et Atsushi YAGI : Numerical computations and pattern formation for chemotaxis-growth model. *Scientiae Mathematicae Japonicae*, 70, 01 2009. [Cité page 84.]
- [119] Reinhard ECKHORN, Axel FRIEN, Roman BAUER, Thomas WOELBERN et Harald KEHR : High frequency (60–90 hz) oscillations in primary visual cortex of awake monkey. *Neuroreport : An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience*, 1993. [Cité page 188.]
- [120] Matthew P EDGINGTON et Marcus J TINDALL : Mathematical analysis of the escherichia coli chemotaxis signalling pathway. *Bulletin of mathematical biology*, 80(4):758–787, 2018. [Cité page 66.]
- [121] Stephen J ELLEDGE : Cell cycle checkpoints : preventing an identity crisis. *Science*, 274(5293):1664–1672, 1996. [Cité pages 40, 289 et 292.]
- [122] Andreas K ENGEL, Pascal FRIES et Wolf SINGER : Dynamic predictions : oscillations and synchrony in top–down processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(10):704, 2001. [Cité page 188.]
- [123] Ibrahim FATKULLIN : A study of blow-ups in the keller-segel model of chemotaxis. *Nonlinearity*, 26:81–94, 2013. [Cité pages 102 et 103.]

- [124] Karen FINN, Noel Francis LOWNDES et Muriel GRENON : Eukaryotic dna damage checkpoint activation in response to double-strand breaks. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69(9):1447–1473, 2012. [Cité page 290.]
- [125] Andre FISAHN, Fenella G PIKE, Eberhard H BUHL et Ole PAULSEN : Cholinergic induction of network oscillations at 40 hz in the hippocampus in vitro. *Nature*, 394(6689):186, 1998. [Cité page 188.]
- [126] Kentarou FUJIE, Akio ITO, Michael WINKLER et Tomomi YOKOTA : Stabilization in a chemotaxis model for tumor invasion. *Discrete & Continuous Dynamical Systems-A*, 36(1):151–169, 2016. [Cité page 71.]
- [127] H GAJEWSKI et K ZACHARIAS : On a reaction-diffusion system modelling chemotaxis. In *Equadiff 99 : (In 2 Volumes)*, pages 1098–1103. World Scientific, 2000. [Cité page 98.]
- [128] Herbert GAJEWSKI, Klaus ZACHARIAS et Konrad GRÖGER : Global behaviour of a reaction-diffusion system modelling chemotaxis. *Mathematische Nachrichten*, 195(1):77–114, 1998. [Cité pages 78, 96 et 98.]
- [129] Mario GALARRETA et Shaul HESTRIN : A network of fast-spiking cells in the neocortex connected by electrical synapses. *Nature*, 402(6757):72, 1999. [Cité page 188.]
- [130] David J GALGOCZY et David P TOCZYSKI : Checkpoint adaptation precedes spontaneous and damage-induced genomic instability in yeast. *Molecular and cellular biology*, 21(5):1710–1718, 2001. [Cité pages 42, 293 et 301.]
- [131] Wulfram GERSTNER et Werner M KISTLER : *Spiking neuron models : Single neurons, populations, plasticity*. Cambridge university press, 2002. [Cité pages 178 et 189.]
- [132] Wulfram GERSTNER, J Leo VAN HEMMEN et Jack D COWAN : What matters in neuronal locking? *Neural computation*, 8(8):1653–1676, 1996. [Cité page 188.]
- [133] T GHOUL et N MASMOUDI : Stability of infinite time aggregation for the critical patlak-keller-segel model in 2 dimension. *Comm. Pure Appl. Math., forthcoming*, 2016. [Cité page 106.]
- [134] Yoshikazu GIGA, Noriko MIZOGUCHI et Takasi SENBA : Asymptotic behavior of type i blowup solutions to a parabolic-elliptic system of drift–diffusion type. *Archive for rational mechanics and analysis*, 201(2):549–573, 2011. [Cité pages 108 et 109.]
- [135] David GILBARG et Neil S TRUDINGER : *Elliptic partial differential equations of second order*. springer, 2015. [Cité page 323.]
- [136] David GOLOMB et John RINZEL : Clustering in globally coupled inhibitory neurons. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 72(3):259–282, 1994. [Cité page 188.]
- [137] Vassilis G GORGOLIS, Leandros-Vassilios F VASSILIOU, Panagiotis KARAKAIDOS, Panayotis ZACHARATOS, Athanassios KOTSINAS, Triantafillos LILOGLOU, Monica VENERE, Richard A DiTULLIO JR, Nikolaos G KASTRINAKIS, Brynn LEVY *et al.* : Activation of the dna damage checkpoint and genomic instability in human precancerous lesions. *Nature*, 434(7035):907, 2005. [Cité page 290.]
- [138] Charles M GRAY : Synchronous oscillations in neuronal systems : mechanisms and functions. *Journal of computational neuroscience*, 1(1-2):11–38, 1994. [Cité page 188.]

- [139] Charles M GRAY, Peter KÖNIG, Andreas K ENGEL et Wolf SINGER : Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 338(6213):334, 1989. [Cité page 188.]
- [140] Charles M GRAY et David A McCORMICK : Chattering cells : superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex. *Science*, 274(5284):109–113, 1996. [Cité page 188.]
- [141] Thorsten W GREBE et Jeff STOCK : Bacterial chemotaxis : the five sensors of a bacterium. *Current Biology*, 8(5):R154–R157, 1998. [Cité page 65.]
- [142] Peter JM van HAASPERT et Theo M KONIJN : Signal transduction in the cellular slime molds. *Molecular and cellular endocrinology*, 26:1–17, 1982. [Cité page 70.]
- [143] KP HADELER et J TOMIUK : Periodic solutions of difference-differential equations. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 65(1):87–95, 1977. [Cité pages 56, 273, 275, 276, 277 et 278.]
- [144] Go HARADA, Toshitaka NAGAI, Takasi SENBA, Takashi SUZUKI *et al.* : Concentration lemma, brezis-merle type inequality, and a parabolic system of chemotaxis. *Advances in Differential Equations*, 6(10):1255–1280, 2001. [Cité page 97.]
- [145] Jacob C HARRISON et James E HABER : Surviving the breakup : the dna damage checkpoint. *Annu. Rev. Genet.*, 40:209–235, 2006. [Cité pages 40, 289, 290 et 292.]
- [146] Leland H HARTWELL, Robert K MORTIMER, Joseph CULOTTI et Marilyn CULOTTI : Genetic control of the cell division cycle in yeast : V. genetic analysis of cdc mutants. *Genetics*, 74(2):267–286, 1973. [Cité page 293.]
- [147] Leland H HARTWELL et Ted A WEINERT : Checkpoints : controls that ensure the order of cell cycle events. *Science*, 246(4930):629–634, 1989. [Cité pages 40 et 289.]
- [148] Marie HENRY, Danielle HILHORST, Reiner SCHÄTZLE *et al.* : Convergence to a viscosity solution for an advection-reaction-diffusion equation arising from a chemotaxis-growth model. *Hiroshima Mathematical Journal*, 29(3):591–630, 1999. [Cité page 80.]
- [149] MA HERRERO, E MEDINA et JJL VELÁZQUEZ : Self-similar blow-up for a reaction-diffusion system. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 97(1-2):99–119, 1998. [Cité pages 93, 101 et 108.]
- [150] Miguel A. HERRERO, E. MEDINA et Juan J.L. VELASQUEZ : Finite-time aggregation into a single point in a reaction-diffusion system. *Nonlinearity*, 10:1739–1754, 1997. [Cité pages 93, 101 et 108.]
- [151] Miguel A. HERRERO et Juan J.L. VELASQUEZ : Chemotactic collapse for the keller-segel model. *J. of Mathematical biology*, 35:177–194, 1996. [Cité pages 52, 93, 101, 161, 170, 172, 234 et 239.]
- [152] Miguel A. HERRERO et Juan J.L. VELASQUEZ : Singularity patterns in a chemotaxis model. *Mathematische Annalen*, 306:583–623, 1996. [Cité pages 49, 52, 91, 93, 101, 161, 170, 172, 234 et 239.]
- [153] Miguel A. HERRERO et Juan J.L. VELASQUEZ : A blow-up mechanism for a chemotaxis model. *Annali della scuola normale superiore di Pisa*, 24:633–683, 1997. [Cité pages 49, 52, 93, 101, 106, 161, 170, 172, 234 et 239.]

- [154] Miguel A HERRERO et Juan JL VELÁZQUEZ : Explosion de solutions d'équations paraboliques semilinéaires supercritiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 1, Mathématique*, 319(2):141–145, 1994. [Cité pages 52, 93, 162, 170 et 234.]
- [155] Ira HERSKOWITZ : Life cycle of the budding yeast *saccharomyces cerevisiae*. *Microbiological reviews*, 52(4):536, 1988. [Cité pages 291 et 292.]
- [156] Danielle HILHORST et Pierre ROUX : A hyperbolic-elliptic-parabolic pde model describing chemotactic e. colies colonies. *preprint*. [Cité pages 47 et 147.]
- [157] NA HILL et TJ PEDLEY : Bioconvection. *Fluid Dynamics Research*, 37(1-2):1, 2005. [Cité page 88.]
- [158] Thomas HILLEN et Kevin J PAINTER : A user's guide to pde models for chemotaxis. *Journal of mathematical biology*, 58(1-2):183, 2009. [Cité pages 30, 72, 74 et 307.]
- [159] Franca Karoline Olga HOFFMANN : *Keller-Segel-Type Models and Kinetic Equations for Interacting Particles : Long-Time Asymptotic Analysis*. Thèse de doctorat, University of Cambridge, 2017. [Cité pages 30, 72, 78, 89 et 100.]
- [160] Dirk HORSTMANN : The nonsymmetric case of the keller-segel model in chemotaxis : some recent results. *Nonlinear Differential Equations and Applications NoDEA*, 8(4):399–423, 2001. [Cité pages 76 et 98.]
- [161] Dirk HORSTMANN : On the existence of radially symmetric blow-up solutions for the keller-segel model. *Journal of mathematical biology*, 44(5):463–478, 2002. [Cité page 98.]
- [162] Dirk HORSTMANN : From 1970 until present : the keller-segel model in chemotaxis and its consequences. *Max-Planck-Institut für Mathematik in den Naturwissenschaften Leipzig*, 105:103–165, 2003. [Cité pages 30, 69, 72, 98 et 307.]
- [163] Dirk HORSTMANN : From 1970 until present : the keller-segel model in chemotaxis and its consequences. ii. *Max-Planck-Institut für Mathematik in den Naturwissenschaften Leipzig*, 106:51–69, 2004. [Cité pages 30 et 72.]
- [164] Dirk HORSTMANN, Hannes MEINLSCHMIDT et Joachim REHBERG : The full keller-segel model is well-posed on nonsmooth domains. *Nonlinearity*, 31(4):1560, 2018. [Cité page 88.]
- [165] Dirk HORSTMANN et Guofang WANG : Blow-up in a chemotaxis model without symmetry assumptions. *European Journal of Applied Mathematics*, 12(2):159–177, 2001. [Cité page 98.]
- [166] Dirk HORSTMANN et Michael WINKLER : Boundedness vs. blow-up in a chemotaxis system. *Journal of Differential Equations*, 215(1):52–107, 2005. [Cité pages 107, 118, 120 et 307.]
- [167] Khin Phyu Phyu HTOO, Masayasu MIMURA, Izumi TAKAGI *et al.* : Global solutions to a one-dimensional nonlinear parabolic system modeling colonial formation by chemotactic bacteria. In *Asymptotic Analysis and Singularities—Elliptic and parabolic PDEs and related problems*, pages 613–622. Mathematical Society of Japan, 2007. [Cité pages 87 et 130.]
- [168] John R HUGUENARD et David A MCCORMICK : Thalamic synchrony and dynamic regulation of global forebrain oscillations. *Trends in neurosciences*, 30(7):350–356, 2007. [Cité page 188.]

- [169] Kazuhiro ISHIGE, Philippe LAURENÇOT et Noriko MIZOGUCHI : Blow-up behavior of solutions to a degenerate parabolic–parabolic keller–segel system. *Mathematische Annalen*, 367(1-2):461–499, 2017. [Cité page 113.]
- [170] Petrus M JANSSENS et PJ VAN HAASTERT : Molecular basis of transmembrane signal transduction in dictyostelium discoideum. *Microbiological reviews*, 51(4):396, 1987. [Cité page 70.]
- [171] W. JÄGER et S. LUCKHAUS : On explosions of solutions to a system of partial differential equations modeling chemotaxis. *Transactions of the american mathematical society*, 329, 1992. [Cité pages 76, 77, 89 et 90.]
- [172] Yoshitsugu KABEYA et Wei-Ming NI : Stationary keller–segel model with the linear sensitivity. *RIMS Kokyuroku*, 1025:44–65, 1998. [Cité pages 76 et 163.]
- [173] Kyungkeun KANG et Angela STEVENS : Blowup and global solutions in a chemotaxis-growth system. *Elsevier, Nonlinear Analysis*, 135:57–72, 2016. [Cité pages 47, 83, 114, 147, 148, 152, 158 et 308.]
- [174] Larry C KATZ et Carla J SHATZ : Synaptic activity and the construction of cortical circuits. *Science*, 274(5290):1133–1138, 1996. [Cité page 187.]
- [175] Nikos I KAVALLARIS et Philippe SOUPLET : Grow-up rate and refined asymptotics for a two-dimensional patlak–keller–segel model in a disk. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 40(5):1852–1881, 2009. [Cité page 100.]
- [176] Evelyn F. KELLER et Lee A. SEGEL : Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. *Journal of Theoretical Biology*, 26:399 – 415, 1970. [Cité pages 29, 30 et 72.]
- [177] Manolis KELLIS, Bruce W BIRREN et Eric S LANDER : Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *saccharomyces cerevisiae*. *Nature*, 428(6983):617, 2004. [Cité page 291.]
- [178] K KITADA, AL JOHNSON, LH JOHNSTON et A SUGINO : A multicopy suppressor gene of the *saccharomyces cerevisiae* g1 cell cycle mutant gene *dbf4* encodes a protein kinase and is identified as *cdc5*. *Molecular and cellular biology*, 13(7):4445–4457, 1993. [Cité page 293.]
- [179] Theo M KONIJN, JG VAN DE MEENE, John T BONNER et David S BARKLEY : The acrasin activity of adenosine-3', 5'-cyclic phosphate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 58(3):1152, 1967. [Cité page 70.]
- [180] Hideo KOZONO et Yoshie SUGIYAMA : Global strong solution to the semi-linear keller–segel system of parabolic–parabolic type with small data in scale invariant spaces. *Journal of Differential Equations*, 247(1):1–32, 2009. [Cité page 111.]
- [181] Andreas K KREITER et Wolf SINGER : Stimulus-dependent synchronization of neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey. *Journal of neuroscience*, 16(7):2381–2396, 1996. [Cité page 188.]
- [182] Philip M KUBARA, Sophie KERNÉIS-GOLSTEYN, Aurélie STUDÉNY, Brittany B LANSEY, Laurent MEIJER et Roy M GOLSTEYN : Human cells enter mitosis with damaged dna after treatment with pharmacological concentrations of genotoxic agents. *Biochemical Journal*, 446(3):373–381, 2012. [Cité page 293.]

- [183] Sunita KUMARI, Rajesh P RASTOGI, Kanchan L SINGH, Shailendra P SINGH et Rajeshwar P SINHA : Dna damage : detection strategies. *EXCLI J*, 7:44–62, 2008. [Cité page 289.]
- [184] Johannes LANKEIT : Chemotaxis can prevent thresholds on population density. *arXiv preprint arXiv :1403.1837*, 2014. [Cité pages 47, 82, 113, 114, 147, 148, 152, 158 et 308.]
- [185] Johannes LANKEIT : Eventual smoothness and asymptotics in a three-dimensional chemotaxis system with logistic source. *Journal of Differential Equations*, 258, 07 2014. [Cité page 81.]
- [186] Johannes LANKEIT : Long-term behaviour in a chemotaxis-fluid system with logistic source. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 02 2016. [Cité pages 81 et 88.]
- [187] L. LAPICQUE : Recherches quantitatives sur l’excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation. *J. Physiol. Pathol. Gen.*, 9:620–635, 1907. [Cité page 189.]
- [188] Evangelos LATOS et Takashi SUZUKI : Chemotaxis with quadratic dissipation and logistic source. *Adv. Math. Sci. Appl.*, 25:207–227, 2016. [Cité pages 83 et 116.]
- [189] Philippe LAURENÇOT et Noriko MIZOGUCHI : Finite time blowup for the parabolic–parabolic keller–segel system with critical diffusion. In *Annales de l’Institut Henri Poincaré (C) Non Linear Analysis*, volume 34, pages 197–220. Elsevier, 2017. [Cité page 113.]
- [190] Gilles LAURENT et Hananel DAVIDOWITZ : Encoding of olfactory information with oscillating neural assemblies. *Science*, 265(5180):1872–1875, 1994. [Cité page 188.]
- [191] Sang Eun LEE, J Kent MOORE, Allyson HOLMES, Keiko UMEZU, Richard D KOLODNER et James E HABER : Saccharomyces ku70, mre11/rad50, and rpa proteins regulate adaptation to g2/m arrest after dna damage. *Cell*, 94(3):399–409, 1998. [Cité pages 40, 292 et 293.]
- [192] Hamid LEFRAICH, Laila TAOURIRTE, Hamza KHALFI et Nour Eddine ALAA : On the existence of global weak solutions to a generalized keller segel model with arbitrary growth and nonlinear signal production. *Annals of the University of Craiova-Mathematics and Computer Science Series*, 46(1):99–108, 2019. [Cité page 83.]
- [193] Herbert LEVINE et Wouter-Jan RAPPEL : The physics of eukaryotic chemotaxis. *Physics Today*, 2013. [Cité page 68.]
- [194] Daniel J LEW et Steven I REED : A cell cycle checkpoint monitors cell morphogenesis in budding yeast. *The Journal of cell biology*, 129(3):739–749, 1995. [Cité pages 41 et 292.]
- [195] Lei LI et Lee ZOU : Sensing, signaling, and responding to dna damage : organization of the checkpoint pathways in mammalian cells. *Journal of cellular biochemistry*, 94(2):298–306, 2005. [Cité pages 40, 289 et 290.]
- [196] Karen LIPKOW : Changing cellular location of chey predicted by molecular simulations. *PLoS computational biology*, 2(4):e39, 2006. [Cité page 65.]
- [197] Karen LIPKOW, Steven S ANDREWS et Dennis BRAY : Simulated diffusion of phosphorylated chey through the cytoplasm of escherichia coli. *Journal of bacteriology*, 187(1):45–53, 2005. [Cité page 65.]
- [198] Jian-Guo LIU et Alexander LORZ : A coupled chemotaxis-fluid model : global existence. In *Annales de l’IHP Analyse non linéaire*, volume 28, pages 643–652, 2011. [Cité page 88.]

- [199] Purificación LÓPEZ-GARCÍA et David MOREIRA : Tracking microbial biodiversity through molecular and genomic ecology. *Research in microbiology*, 159(1):67–73, 2008. [Cité page 63.]
- [200] Alexander LORZ : Coupled chemotaxis fluid model. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 20(06):987–1004, 2010. [Cité page 88.]
- [201] Katrina MACLEOD et Gilles LAURENT : Distinct mechanisms for synchronization and temporal patterning of odor-encoding neural assemblies. *Science*, 274(5289):976–979, 1996. [Cité page 188.]
- [202] Patrick MAHEUX et Vittoria PIERFELICE : The keller-segel system on the 2d-hyperbolic space. *arXiv preprint arXiv :1810.08502*, 2018. [Cité page 88.]
- [203] Lawrence J MARNETT : Oxyradicals and dna damage. *carcinogenesis*, 21(3):361–370, 2000. [Cité page 289.]
- [204] Americo MARROCCO, H HENRY, IB HOLLAND, M PLAPP, SJ SÉROR et Benoît PERTHAME : Models of self-organizing bacterial communities and comparisons with experimental observations. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 5(1):148–162, 2010. [Cité page 88.]
- [205] Hiroshi MATANO : Asymptotic behavior and stability of solutions of semilinear diffusion equations. *Publ. RIMS, Kyoto university*, 15:401–454, 1979. [Cité page 317.]
- [206] Hiroshi MATANO, Fabio PUNZO et Alberto TESEI : Front propagation for nonlinear diffusion equations on the hyperbolic space. *J. Eur. Math. Soc. (JEMS)*, 17(5):1199–1227, 2015. [Cité page 88.]
- [207] Maurizio MATTIA et Paolo DEL GIUDICE : Population dynamics of interacting spiking neurons. *Physical Review E*, 66(5):051917, 2002. [Cité pages 37 et 190.]
- [208] Franck MERLE et Pierre RAPHAËL : On a sharp lower bound on the blow-up rate for 12 critical nonlinear schrödinger equation. *J. Amer. Math. Soc.*, 19, 01 2006. [Cité page 104.]
- [209] Frank MERLE : Lower bounds for the blowup rate of solutions of the zakharov equation in dimension two. *Communications on pure and applied mathematics*, 49(8):765–794, 1996. [Cité page 106.]
- [210] Frank MERLE et Pierre RAPHAEL : Blow up dynamic and upper bound on the blow up rate for critical nonlinear schrödinger equation. *Journées équations aux dérivées partielles*, pages 1–5, 2002. [Cité page 104.]
- [211] Frank MERLE et Pierre RAPHAEL : Sharp upper bound on the blow-up rate for the critical nonlinear schrödinger equation. *Geometric & Functional Analysis GAFA*, 13(3):591–642, 2003. [Cité page 104.]
- [212] Frank MERLE et Pierre RAPHAEL : On universality of blow-up profile for 1 2 critical nonlinear schrödinger equation. *Inventiones mathematicae*, 156(3):565–672, 2004. [Cité page 104.]
- [213] Frank MERLE et Pierre RAPHAEL : Profiles and quantization of the blow up mass for critical nonlinear schrödinger equation. *Communications in mathematical physics*, 253(3):675–704, 2005. [Cité page 104.]

- [214] Frank MERLE, Pierre RAPHAËL et Igor RODNIANSKI : Blow up dynamics for smooth equivariant solutions to the energy critical schrödinger map. *Comptes Rendus Mathématique*, 349(5-6):279–283, 2011. [Cité page 104.]
- [215] Robert MESIBOV, George W ORDAL et Julius ADLER : The range of attractant concentrations for bacterial chemotaxis and the threshold and size of response over this range : Weber law and related phenomena. *The Journal of general physiology*, 62(2):203–223, 1973. [Cité page 66.]
- [216] Philippe MICHEL, Stéphane MISCHLER et Benoît PERTHAME : Analysis of nonlinear noisy integrate and fire neuron models : blow-up and steady states. *Journal de mathématiques pures et appliquées, Elsevier*, 84-9:1235–1260, 2005. [Cité pages 25 et 200.]
- [217] Kenneth D MILLER : Synaptic economics : competition and cooperation in synaptic plasticity. *Neuron*, 17(3):371–374, 1996. [Cité page 187.]
- [218] Masayasu MIMURA, Hideo SAKAGUCHI et Mitsugu MATSUSHITA : Reaction–diffusion modelling of bacterial colony patterns. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 282(1-2):283–303, 2000. [Cité page 84.]
- [219] Masayasu MIMURA et Tohru TSUJIKAWA : Aggregating pattern dynamics in a chemotaxis model including growth. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 230(3-4):499–543, 1996. [Cité pages 32, 79, 80 et 84.]
- [220] Nikhil MITTAL, Elena O. BUDRENE, Michael P. BRENNER et Alexander van OUDENAARDEN : Motility of escherichia coli cells in clusters formed by chemotactic aggregation. *Biophysics*, 2003. [Cité pages 32, 66 et 67.]
- [221] Noriko MIZOGUCHI : Global existence for the cauchy problem of the parabolic–parabolic keller–segel system on the plane. *Calculus of Variations and Partial Differential Equations*, 48(3-4):491–505, 2013. [Cité page 101.]
- [222] Noriko MIZOGUCHI : A new proof to finite time blowup and no infinite-time blowup in doubly parabolic keller-segel system. *preprint perdu dans les limbes*, 2013. [Cité page 107.]
- [223] Noriko MIZOGUCHI : Type ii blowup in a doubly parabolic keller-segel system in two dimension. *Elsevier, Journal of functional analysis*, 271:3323–3347, 2016. [Cité pages 107 et 108.]
- [224] Noriko MIZOGUCHI : Determination of blowup type in the parabolic–parabolic keller–segel system. *Mathematische Annalen*, pages 1–22, 2018. [Cité page 108.]
- [225] Noriko MIZOGUCHI *et al.* : Type-ii blowup for a semilinear heat equation. *Advances in Differential Equations*, 9(11-12):1279–1316, 2004. [Cité pages 52 et 93.]
- [226] Noriko MIZOGUCHI et Philippe SOUPLET : Nondegeneracy of blow-up points for the parabolic keller-segel system. *Elsevier, Annales de l’institut Henry Poincaré*, 31:851–875, 2014. [Cité page 107.]
- [227] Noriko MIZOGUCHI et Philippe SOUPLET : Optimal condition for blow-up of the critical l_q norm for the semilinear heat equation. *arXiv preprint arXiv :1812.11352*, 2018. [Cité page 93.]
- [228] Noriko MIZOGUCHI et Michael WINKLER : Blow-up in the two-dimensional parabolic keller-segel system. *preprint perdu dans les limbes*, 2013. [Cité pages 106 et 107.]

- [229] Noriko MIZOGUCHI et Michael WINKLER : Boundedness of global solutions in the two dimensional parabolic keller-segel system. *preprint perdu dans les limbes*, 2013. [Cité page 107.]
- [230] Robert K MORTIMER : Radiobiological and genetic studies on a polyploid series (haploid to hexaploid) of *saccharomyces cerevisiae*. *Radiation research*, 9(3):312–326, 1958. [Cité page 291.]
- [231] Toshitaka NAGAI : Blowup of radially symmetric solutions to a chemotaxis system. *Adv Math Sci Appl*, 5:581–601, 1995. [Cité pages 90, 94, 96 et 108.]
- [232] Toshitaka NAGAI : Behavior of solutions to a parabolic-elliptic system modelling chemotaxis. *Journal of the Korean Mathematical Society*, 37(5):721–733, 2000. [Cité pages 95 et 96.]
- [233] Toshitaka NAGAI : Blowup of nonradial solutions to parabolic-elliptic systems modeling chemotaxis in two dimensional domains. *Japan J. Indust. Appl. Math.*, 6:37–55, 2001. [Cité pages 46, 94, 143 et 146.]
- [234] Toshitaka NAGAI : Global existence and blowup of solutions to a chemotaxis system. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 47(2):777–787, 2001. [Cité page 100.]
- [235] Toshitaka NAGAI et Takayoshi OGAWA : Brezis–merle inequalities and application to the global existence of the cauchy problem of the keller–segel system. *Communications in Contemporary Mathematics*, 13(05):795–812, 2011. [Cité page 101.]
- [236] Toshitaka NAGAI, Takasi SENBA et Takashi SUZUKI : Concentration behavior of blow-up solutions for a simplified system of chemotaxis. *preprint*, 1998. [Cité page 97.]
- [237] Toshitaka NAGAI, Takasi SENBA et Takashi SUZUKI : Keller-segel system and the concentration lemma (variational problems and related topics). 1998. [Cité page 97.]
- [238] Toshitaka NAGAI, Takasi SENBA, Takashi SUZUKI *et al.* : Chemotactic collapse in a parabolic system of mathematical biology. *RECON no. 20010101045. ; Hiroshima Mathematical Journal*, 30(3):463–49, 2000. [Cité page 97.]
- [239] Toshitaka NAGAI, Takasi SENBA et Kiyoshi YOSHIDA : Application of the trudingger-moser inequah. ty to a parabolic system of chemotaxis. *Funkcialaj Ekvacioj*, 40:411–433, 1997. [Cité pages 78 et 96.]
- [240] Yūki NAITO : Asymptotically self-similar solutions for the parabolic system modelling chemotaxis. *Banach Center Publications*, 74(1):149–160, 2006. [Cité page 101.]
- [241] Vidyanand NANJUNDIAH : Chemotaxis, signal relaying and aggregation morphology. *Journal of Theoretical Biology*, 42(1):63–105, 1973. [Cité page 75.]
- [242] Giacomo NARDI : Schauder estimate for solutions of poisson’s equation with neumann boundary condition. *arXiv preprint arXiv :1302.4103*, 2013. [Cité page 323.]
- [243] Gabriele NASE, Wolf SINGER, Hannah MONYER et Andreas K ENGEL : Features of neuronal synchrony in mouse visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 90(2):1115–1123, 2003. [Cité page 188.]
- [244] Erich A NIGG : Polo-like kinases : positive regulators of cell division from start to finish. *Current opinion in cell biology*, 10(6):776–783, 1998. [Cité page 293.]

- [245] Matthew J O'CONNELL et Karlene A CIMPRICH : G2 damage checkpoints : what is the turn-on? *J Cell sci*, 118(1):1–6, 2005. [Cité pages 40 et 289.]
- [246] Ahmet OMURTAG, Bruce W. KNIGHT et Lawrence SIROVICH : On the simulation of large populations of neurons. *Journal of computational neuroscience*, 8(1):51–63, 2000. [Cité pages 37, 189 et 190.]
- [247] Joost J OPPENHEIM et De YANG : Alarmins : chemotactic activators of immune responses. *Current opinion in immunology*, 17(4):359–365, 2005. [Cité page 71.]
- [248] Koichi OSAKI, Tohru TSUJIKAWA, Atsushi YAGI et Masayasu MIMURA : Exponential attractor for a chemotaxis-growth system of equations. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 51(1):119–144, 2002. [Cité pages 80 et 81.]
- [249] Felix OTTO : The geometry of dissipative evolution equations : the porous medium equation. 2001. [Cité page 79.]
- [250] Kevin J PAINTER : Mathematical models for chemotaxis and their applications in self-organisation phenomena. *Journal of theoretical biology*, 2018. [Cité page 88.]
- [251] Sinisa PAJEVIC, Peter J BASSER et R Douglas FIELDS : Role of myelin plasticity in oscillations and synchrony of neuronal activity. *Neuroscience*, 276:135–147, 2014. [Cité page 188.]
- [252] J Matias PALVA, Satu PALVA et Kai KAILA : Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. *Journal of Neuroscience*, 25(15):3962–3972, 2005. [Cité page 188.]
- [253] Clifford S PATLAK : Random walk with persistence and external bias. *The bulletin of mathematical biophysics*, 15(3):311–338, 1953. [Cité pages 29 et 72.]
- [254] Amanda G PAULOVICH, David P TOCZYSKI et Leland H HARTWELL : When checkpoints fail. *Cell*, 88(3):315–321, 1997. [Cité pages 40 et 289.]
- [255] John PEDDIESON, George R BUCHANAN et Richard P MCNITT : Application of nonlocal continuum models to nanotechnology. *International Journal of Engineering Science*, 41(3-5):305–312, 2003. [Cité page 89.]
- [256] Achille PELLICIOLI, Sang Eun LEE, Chiara LUCCA, Marco FOIANI et James E HABER : Regulation of *saccharomyces rad53* checkpoint kinase during adaptation from dna damage-induced g2/m arrest. *Molecular cell*, 7(2):293–300, 2001. [Cité page 292.]
- [257] Benoît PERTHAME : Pde models for chemotactic movements : parabolic, hyperbolic and kinetic. *Applications of Mathematics*, 49(6):539–564, 2004. [Cité pages 30, 72, 74 et 307.]
- [258] Benoît PERTHAME : *Transport equations in biology*. Springer Science & Business Media, 2006. [Cité page 25.]
- [259] Edmund PINNEY : *Ordinary difference-differential equations*. Univ of California Press, 1958. [Cité page 273.]
- [260] Andrey A POLEZHAEV, Ruslan A PASHKOV, Alexey I LOBANOV et Igor B PETROV : Spatial patterns formed by chemotactic bacteria *escherichia coli*. *International Journal of Developmental Biology*, 50(2-3):309–314, 2003. [Cité pages 32 et 85.]

- [261] Guo qiang BI et Mu ming POO : Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons : dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type. *The Journal of Neuroscience*, 1998. [Cité page 185.]
- [262] Andrzej RACZYŃSKI : Stability property of the two-dimensional keller–segel model. *Asymptotic Analysis*, 61(1):35–59, 2009. [Cité page 75.]
- [263] Potu N RAO et Robert T JOHNSON : Mammalian cell fusion : studies on the regulation of dna synthesis and mitosis. *Nature*, 225(5228):159, 1970. [Cité pages 40 et 289.]
- [264] Pierre RAPHAËL et Igor RODNIANSKI : Stable blow up dynamics for the critical corotational wave maps and equivariant yang-mills problems. *Publications mathématiques de l’IHÉS*, 115(1):1–122, 2012. [Cité page 104.]
- [265] Pierre RAPHAËL et Remi SCHWEYER : Stable blowup dynamics for the 1-corotational energy critical harmonic heat flow. *Communications on Pure and Applied Mathematics*, 66(3):414–480, 2013. [Cité page 104.]
- [266] Pierre RAPHAËL et Rémi SCHWEYER : On the stability of critical chemotactic aggregation. *Mathematische Annalen*, 359(1-2):267–377, 2014. [Cité pages 49, 103 et 234.]
- [267] J Craig REED, Ashok P BIDWAI et CV GLOVER : Cloning and disruption of ckb2, the gene encoding the 32-kda regulatory beta’-subunit of saccharomyces cerevisiae casein kinase ii. *Journal of Biological Chemistry*, 269(27):18192–18200, 1994. [Cité page 293.]
- [268] Alfonso RENART, Nicolas BRUNEL et Xiao-Jing WANG : Mean-field theory of irregularly spiking neuronal populations and working memory in recurrent cortical networks. *Computational neuroscience : A comprehensive approach*, pages 431–490, 2004. [Cité pages 37, 189 et 190.]
- [269] Martina ŘEZÁČOVÁ, Gabriela RUDOLFOVÁ, Aleš TICHÝ, Alena BAČÍKOVÁ, Darina MUTNÁ, Radim HAVELEK, Jiřina VÁVROVÁ, Karel ODRÁŽKA, Emilie LUKÁŠOVÁ et Stanislav KOZUBEK : Accumulation of dna damage and cell death after fractionated irradiation. *Radiation research*, 175(6):708–718, 2011. [Cité page 293.]
- [270] H RISKEN : *The Fokker-Planck-Equation. Methods of Solution and Applications*, volume 18. 01 1989. [Cité pages 37 et 190.]
- [271] Siegfried ROTH : Mathematics and biology : a kantian view on the history of pattern formation theory. *Development genes and evolution*, 221(5-6):255–279, 2011. [Cité page 24.]
- [272] Siegfried ROTH : 16. *Kant Und Die Biologie Seiner Zeit (§§ 79–81)*, pages 259–272. 08 2018. [Cité page 24.]
- [273] Pierre ROUX et Delphine SALORT : Towards a further understanding of nmlif types systems. *preprint*. [Cité pages 49 et 213.]
- [274] Norikazu SAITO : Conservative upwind finite-element method for a simplified keller–segel system modelling chemotaxis. *IMA journal of numerical analysis*, 27(2):332–365, 2007. [Cité page 102.]
- [275] Norikazu SAITO : Conservative numerical schemes for the keller-segel system and numerical results (mathematical analysis on the self-organization and self-similarity). 2009. [Cité page 102.]

- [276] Hidetsugu SAKAGUCHI, Shigeru SHINOMOTO et Yoshiki KURAMOTO : Phase transitions and their bifurcation analysis in a large population of active rotators with mean-field coupling. *Progress of Theoretical Physics*, 79(3):600–607, 1988. [Cité page 188.]
- [277] Aziz SANCAR, Laura A LINDSEY-BOLTZ, Keziban ÜNSAL-KAÇMAZ et Stuart LINN : Molecular mechanisms of mammalian dna repair and the dna damage checkpoints. *Annual review of biochemistry*, 73(1):39–85, 2004. [Cité pages 40, 289 et 290.]
- [278] Lisa L SANDELL et Virginia A ZAKIAN : Loss of a yeast telomere : arrest, recovery, and chromosome loss. *Cell*, 75(4):729–739, 1993. [Cité pages 40, 41 et 292.]
- [279] Renate SCHAAF : Stationary solutions of chemotaxis systems. *Transactions of the American Mathematical Society*, 292(2):531–556, 1985. [Cité pages 76 et 163.]
- [280] Rémi SCHWEYER : *Etude de l'existence et de la stabilité de dynamiques explosives pour des problèmes paraboliques critiques*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier, 2013. [Cité page 103.]
- [281] Remi SCHWEYER : Stable blow-up dynamic for the parabolic-parabolic patlak-keller-segel model. *arXiv preprint arXiv :1403.4975*, 2014. [Cité page 49.]
- [282] Yukihiro SEKI, Yoshie SUGIYAMA et Juan JL VELÁZQUEZ : Multiple peak aggregations for the keller–segel system. *Nonlinearity*, 26(2):319, 2012. [Cité page 102.]
- [283] Oliver G. SELFRIDGE : Pandemonium : a paradigm for learning. *National physical laboratory - Symposium No 10*, 1, 1958. [Cité pages 34 et 177.]
- [284] Allen I SELVERSTON et Maurice MOULINS : Oscillatory neural networks. *Annual review of physiology*, 47(1):29–48, 1985. [Cité page 188.]
- [285] Takasi SENBA : Blowup behavior of radial solutions to jäger-luckhaus system in high dimensional domains. *Funkcialaj Ekvacioj*, 48(2):247–271, 2005. [Cité page 108.]
- [286] Takasi SENBA : Type ii blowup of solutions to a simplified keller–segel system in two dimensional domains. *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*, 66(8):1817–1839, 2007. [Cité page 108.]
- [287] Takasi SENBA *et al.* : Grow-up rate of a radial solution for a parabolic-elliptic system in \mathbb{R}^2 . *Advances in Differential Equations*, 14(11/12):1155–1192, 2009. [Cité page 100.]
- [288] Takasi SENBA et Takashi SUZUKI : Local and norm behavior of blowup solutions to a parabolic system of chemotaxis. *Journal of the Korean Mathematical Society*, 37(6):929–941, 2000. [Cité page 97.]
- [289] Takasi SENBA et Takashi SUZUKI : Some structures of the solution set for a stationary system of chemotaxis. *Advances in Mathematical Sciences and Applications*, 10(1):191–224, 2000. [Cité page 76.]
- [290] Takasi SENBA et Takashi SUZUKI : Chemotactic collapse in a parabolic-elliptic system of mathematical biology. *Advances in Differential Equations*, 6(1):21–50, 2001. [Cité page 97.]
- [291] Rafael SERRANO : An alternative proof of the aubin-lions lemma. *Arch. Math.*, 101:253–257, 2013. [Cité page 319.]

- [292] Carla J SHATZ : Impulse activity and the patterning of connections during cns development. *Neuron*, 5(6):745–756, 1990. [Cité page 187.]
- [293] Yosef SHILOH : Atm and related protein kinases : safeguarding genome integrity. *Nature reviews cancer*, 3(3):155, 2003. [Cité page 290.]
- [294] C.-W. SHU : Essentially non-oscillatory and weighted essentially non-oscillatory schemes for hyperbolic conservation laws. In A. QUARTERONI, éditeur : *Advanced Numerical Approximation of Nonlinear Hyperbolic Equations*, B. Cockburn, C. Johnson, C.-W. Shu and E. Tadmor, volume 1697, pages 325–432. Springer, 1998. [Cité page 208.]
- [295] Joshua H SIEGLE, Dominique L PRITCHETT et Christopher I MOORE : Gamma-range synchronization of fast-spiking interneurons can enhance detection of tactile stimuli. *Nature neuroscience*, 17(10):1371, 2014. [Cité page 188.]
- [296] Jacques SIMON : Compact sets in the space $l^p(0, t; b)$. *Ann. Mat. Pura Appl.*, 146:65–96, 1987. [Cité page 319.]
- [297] Wolf SINGER et Charles M GRAY : Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual review of neuroscience*, 18(1):555–586, 1995. [Cité page 188.]
- [298] Clément SIRE et Pierre-Henri CHAVANIS : Thermodynamics and collapse of self-gravitating brownian particles in d dimensions. *Physical Review E*, 66(4):046133, 2002. [Cité page 100.]
- [299] Lawrence SIROVICH, Ahmet OMURTAG et Kip LUBLINER : Dynamics of neural populations : Stability and synchrony. *Network : Computation in neural systems*, 17(1):3–29, 2006. [Cité pages 37, 189 et 190.]
- [300] Philippe SOUPLLET et Michael WINKLER : Blow-up profiles for the parabolic–elliptic keller–segel system in dimensions $d \geq 3$. *Communications in Mathematical Physics*, 367(2):665–681, 2019. [Cité page 109.]
- [301] Wayne R SPRINGER et Daniel E KOSHLAND : Identification of a protein methyltransferase as the cher gene product in the bacterial sensing system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74(2):533–537, 1977. [Cité page 66.]
- [302] Jeffry B STOCK et Daniel E KOSHLAND : A protein methylesterase involved in bacterial sensing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 75(8):3659–3663, 1978. [Cité page 66.]
- [303] Steven H STROGATZ et Renato E MIROLLO : Stability of incoherence in a population of coupled oscillators. *Journal of Statistical Physics*, 63(3-4):613–635, 1991. [Cité page 188.]
- [304] Yoshie SUGIYAMA : Blow-up criterion via scaling invariant quantities with effect on coefficient growth in keller-segel system. *Differential and Integral Equations*, 23(7/8):619–634, 2010. [Cité page 111.]
- [305] Randi G SYLJUÅSEN, Sanne JENSEN, Jiri BARTEK et Jiri LUKAS : Adaptation to the ionizing radiation–induced g2 checkpoint occurs in human cells and depends on checkpoint kinase 1 and polo-like kinase 1 kinases. *Cancer research*, 66(21):10253–10257, 2006. [Cité page 293.]
- [306] Hendrik SZURMANT et George W. ORDAL : Diversity in chemotaxis mechanisms among the bacteria and archaea. *Microbiology and molecular biology reviews*, 68, 2004. [Cité page 64.]

-
- [307] ZUZANNA SZYMAŃSKA, Cristian Morales RODRIGO, MIROŚLAW LACHOWICZ et Mark AJ CHAPLAIN : Mathematical modelling of cancer invasion of tissue : the role and effect of nonlocal interactions. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 19(02):257–281, 2009. [Cité page 88.]
- [308] Youshan TAO et Michael WINKLER : Boundedness and decay enforced by quadratic degradation in a three-dimensional chemotaxis–fluid system. *Zeitschrift für angewandte Mathematik und Physik*, 66(5):2555–2573, 2015. [Cité page 88.]
- [309] J. Ignacio TELLO et Michael WINKLER : A chemotaxis system with logistic source. *Communication in partial differential equations*, 32:849–877, 2007. [Cité pages 80, 81, 121 et 125.]
- [310] Ya TIAN, Dan LI et Chunlai MU : Stabilization in three-dimensional chemotaxis-growth model with indirect attractant production. *Comptes Rendus Mathématique*, 2019. [Cité page 83.]
- [311] David P TOCZYSKI, David J GALGOCZY et Leland H HARTWELL : Cdc5 and ckii control adaptation to the yeast dna damage checkpoint. *Cell*, 90(6):1097–1106, 1997. [Cité pages 40, 292 et 293.]
- [312] Chad M TOPAZ, Andrea L BERTOZZI et Mark A LEWIS : A nonlocal continuum model for biological aggregation. *Bulletin of mathematical biology*, 68(7):1601, 2006. [Cité page 89.]
- [313] RD TRAUB, MA WHITTINGTON, SB COLLING, GXJJG BUZSAKI et JG JEFFERYS : Analysis of gamma rhythms in the rat hippocampus in vitro and in vivo. *The Journal of physiology*, 493(2):471–484, 1996. [Cité page 188.]
- [314] Alessandro TREVES : Mean-field analysis of neuronal spike dynamics. *Network : Computation in Neural Systems*, 4(3):259–284, 1993. [Cité page 188.]
- [315] Lev TSIMRING, Herbert LEVINE, Igor ARANSON, Eshel BEN-JACOB, Inon COHEN, Ofer SHOCHET et William N REYNOLDS : Aggregation patterns in stressed bacteria. *Physical review letters*, 75(9):1859, 1995. [Cité page 84.]
- [316] H.C. TUCKWELL : *Introduction to Theoretical Neurobiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1988. [Cité page 178.]
- [317] Gina G TURRIGIANO : Homeostatic plasticity in neuronal networks : the more things change, the more they stay the same. *Trends in neurosciences*, 22(5):221–227, 1999. [Cité page 185.]
- [318] Gina G TURRIGIANO et Sacha B NELSON : Hebb and homeostasis in neuronal plasticity. *Current opinion in neurobiology*, 10(3):358–364, 2000. [Cité page 185.]
- [319] Gina G TURRIGIANO et Sacha B NELSON : Homeostatic plasticity in the developing nervous system. *Nature reviews neuroscience*, 5(2):97, 2004. [Cité pages 185 et 187.]
- [320] Idan TUVAL, Luis CISNEROS, Christopher DOMBROWSKI, Charles W WOLGEMUTH, John O KESSLER et Raymond E GOLDSTEIN : Bacterial swimming and oxygen transport near contact lines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(7):2277–2282, 2005. [Cité page 88.]

- [321] R TYSON, SR LUBKIN et James D MURRAY : A minimal mechanism for bacterial pattern formation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 266(1416):299–304, 1999. [Cité pages 32 et 85.]
- [322] Rebecca TYSON, SR LUBKIN et James D MURRAY : Model and analysis of chemotactic bacterial patterns in a liquid medium. *Journal of mathematical biology*, 38(4):359–375, 1999. [Cité pages 32 et 85.]
- [323] PJ VAN HAASTERT, RC Van der MEER et Theo M KONIJN : Evidence that the rate of association of adenosine 3', 5'-monophosphate to its chemotactic receptor induces phosphodiesterase activity in dictyostelium discoideum. *Journal of bacteriology*, 147(1):170–175, 1981. [Cité page 70.]
- [324] Mark CW VAN ROSSUM, Guo Qiang BI et Gina G TURRIGIANO : Stable hebbian learning from spike timing-dependent plasticity. *Journal of neuroscience*, 20(23):8812–8821, 2000. [Cité page 187.]
- [325] Carl van VREESWIJK : Partial synchronization in populations of pulse-coupled oscillators. *Physical Review E*, 54(5):5522, 1996. [Cité page 188.]
- [326] JJJ VELÁZQUEZ : Stability of some mechanisms of chemotactic aggregation. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 62(5):1581–1633, 2002. [Cité pages 101, 105, 161 et 234.]
- [327] Juan JL VELÁZQUEZ : Point dynamics in a singular limit of the keller–segel model 1 : Motion of the concentration regions. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 64(4):1198–1223, 2004. [Cité pages 101, 112, 161 et 234.]
- [328] Juan JL VELÁZQUEZ : Point dynamics in a singular limit of the keller–segel model 2 : Formation of the concentration regions. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 64(4):1224–1248, 2004. [Cité pages 101, 112, 161 et 234.]
- [329] Juan JL VELÁZQUEZ : Singular solutions of partial differential equations modelling chemotactic aggregation. In *Proceedings of the ICM*, 2006. [Cité pages 102, 105, 161 et 234.]
- [330] J. Grolle (verantwortlicher Redakteur für BIOLOGIE) : Wabernder klecks. *Der Spiegel*, 36:212, 1998. [Cité page 69.]
- [331] Cédric VILLANI : *Topics in optimal transportation*. Numéro 58. American Mathematical Soc., 2003. [Cité page 79.]
- [332] Marcel ATM van VUGT et René H MEDEMA : Checkpoint adaptation and recovery : back with polo after the break. *Cell Cycle*, 3(11):1383–1386, 2004. [Cité page 293.]
- [333] George H WADHAMS et Judith P ARMITAGE : Making sense of it all : bacterial chemotaxis. *Nature reviews Molecular cell biology*, 5(12):1024, 2004. [Cité pages 64 et 65.]
- [334] Hailong WANG, Zhiyu QIU, Bo LIU, Yan WU, Jianping REN, Yaqing LIU, Yuqin ZHAO, Ya WANG, Shuailin HAO, Zheng LI *et al.* : Plk1 targets ctip to promote microhomology-mediated end joining. *Nucleic acids research*, 46(20):10724–10739, 2018. [Cité pages 42 et 293.]
- [335] Liangchen WANG, Chunlai MU et Pan ZHENG : On a quasilinear parabolic–elliptic chemotaxis system with logistic source. *Journal of Differential Equations*, 256(5):1847–1872, 2014. [Cité page 83.]

- [336] Xiao-Jing WANG et György BUZSÁKI : Gamma oscillation by synaptic inhibition in a hippocampal interneuronal network model. *Journal of neuroscience*, 16(20):6402–6413, 1996. [Cité page 188.]
- [337] Irene WARD et Junjie CHEN : 1 early events in the dna damage response. *Current topics in developmental biology*, 63:1–36, 2004. [Cité pages 40 et 289.]
- [338] Jonas WARRINGER, Enikő ZÖRGÖ, Francisco A CUBILLOS, Amin ZIA, Arne GJUVSLAND, Jared T SIMPSON, Annabelle FORSMARK, Richard DURBIN, Stig W OMHOLT, Edward J LOUIS *et al.* : Trait variation in yeast is defined by population history. *PLoS genetics*, 7(6):e1002111, 2011. [Cité page 292.]
- [339] Eric WATKINS : *Kant and the Sciences*. Oxford University Press, 2001. [Cité page 24.]
- [340] Ted A WEINERT et Leland H HARTWELL : The rad9 gene controls the cell cycle response to dna damage in *saccharomyces cerevisiae*. *Science*, 241(4863):317–322, 1988. [Cité pages 40, 289 et 292.]
- [341] Martin WELCH, Kenji OOSAWA, S-I AIZAWA et Michael EISENBACH : Phosphorylation-dependent binding of a signal molecule to the flagellar switch of bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(19):8787–8791, 1993. [Cité page 65.]
- [342] WA WELLS et Andrew W MURRAY : Aberrantly segregating centromeres activate the spindle assembly checkpoint in budding yeast. *The Journal of Cell Biology*, 133(1):75–84, 1996. [Cité pages 41 et 292.]
- [343] Miles A WHITTINGTON, Roger D TRAUB et John GR JEFFERYS : Synchronized oscillations in interneuron networks driven by metabotropic glutamate receptor activation. *Nature*, 373(6515):612, 1995. [Cité page 188.]
- [344] Miles A WHITTINGTON, Roger D TRAUB et John GR JEFFERYS : Synchronized oscillations in interneuron networks driven by metabotropic glutamate receptor activation. *Nature*, 373(6515):612, 1995. [Cité page 188.]
- [345] PC WILKINSON : Assays of leukocyte locomotion and chemotaxis. *Journal of immunological methods*, 216(1-2):139–153, 1998. [Cité page 71.]
- [346] Michael WINKLER : Absence of collapse in a parabolic chemotaxis system with signal-dependent sensitivity. *Mathematische Nachrichten*, 283(11):1664–1673, 2010. [Cité pages 138 et 139.]
- [347] Michael WINKLER : Aggregation vs. global diffusive behavior in the higher-dimensional keller–segel model. *Journal of Differential Equations*, 248(12):2889–2905, 2010. [Cité pages 111 et 112.]
- [348] Michael WINKLER : Boundedness in the higher-dimensional parabolic-parabolic chemotaxis system with logistic source. *Communications in Partial Differential Equations*, 35:1516–1537, 08 2010. [Cité page 81.]
- [349] Michael WINKLER : Blow-up in a higher-dimensional chemotaxis system despite logistic growth restriction. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2(384):261–272, 2011. [Cité pages 115 et 173.]
- [350] Michael WINKLER : Chemotaxis with logistic source : Very weak global solutions and their boundedness properties. *J. Math. Anal. Appl.*, 348(2):708–729, 2011. [Cité page 81.]

- [351] Michael WINKLER : Finite-time blow-up in the higher-dimensional parabolic–parabolic keller–segel system. *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*, 100(5):748–767, 2013. [Cité page 111.]
- [352] Michael WINKLER : Global asymptotic stability of constant equilibria in a fully parabolic chemotaxis system with strong logistic dampening. *Journal of Differential Equations*, 257:1056–1077, 08 2014. [Cité page 81.]
- [353] Michael WINKLER : How far can chemotactic cross-diffusion enforce exceeding carrying capacities? *Journal of Nonlinear Science*, 24(5):809–855, 2014. [Cité pages 47, 82, 113, 114, 147, 152, 158, 308, 323 et 324.]
- [354] Ian WOOD : Maximal l^p –regularity for the laplacian on lipschitz domains. *Mathematische Zeitschrift*, 225:855–875, 2007. [Cité page 120.]
- [355] DE WOODWARD, R TYSON, MR MYERSCOUGH, JD MURRAY, EO BUDRENE et HC BERG : Spatio-temporal patterns generated by salmonella typhimurium. *Biophysical journal*, 68(5): 2181–2189, 1995. [Cité pages 32 et 85.]
- [356] Qinhong XU, Zheng WANG, Xin CHEN, Wanxing DUAN, Jianjun LEI, Liang ZONG, Xuqi LI, Liang SHENG, Jiguang MA, Liang HAN *et al.* : Stromal-derived factor-1 α /cxcl12-cxcr4 chemotactic pathway promotes perineural invasion in pancreatic cancer. *Oncotarget*, 6(7):4717, 2015. [Cité page 71.]
- [357] Atsuchi YAGI : *Abstract parabolic evolution equations and their applications*. Springer. [Cité pages 118, 120, 121 et 320.]
- [358] Atsushi YAGI : Norm behavior of solutions to a parabolic system of chemotaxis. *Mathematica japonicae*, 45(2):241–265, 1997. [Cité page 75.]
- [359] Tomomi YOKOTA et Noriaki YOSHINO : Existence of solutions to chemotaxis dynamics with lipschitz diffusion and superlinear growth. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 419:756–774, 11 2014. [Cité page 83.]
- [360] Hae Yong YOO, Akiko KUMAGAI, Anna SHEVCHENKO, Andrej SHEVCHENKO et William G DUNPHY : Adaptation of a dna replication checkpoint response depends upon inactivation of claspin by the polo-like kinase. *Cell*, 117(5):575–588, 2004. [Cité page 293.]
- [361] Noriaki YOSHINO et Tomomi YOKOTA : Existence of solutions to chemotaxis dynamics with logistic source. pages 1125–1133, 11 2015. [Cité page 83.]
- [362] Yanni ZENG et Kun ZHAO : On the logarithmic keller-segel-fisher/kpp system. *Discrete & Continuous Dynamical Systems-A*, 39(9):5365–5402, 2019. [Cité page 83.]
- [363] Wenji ZHANG, Pengcheng NIU et Suying LIU : Large time behavior in a chemotaxis model with logistic growth and indirect signal production. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 50:484–497, 2019. [Cité page 83.]
- [364] Yuming ZHANG : On a class of diffusion-aggregation equations. *arXiv preprint arXiv :1801.05543*, 2018. [Cité page 89.]
- [365] Sally H ZIGMOND : Ability of polymorphonuclear leukocytes to orient in gradients of chemotactic factors. *The Journal of cell biology*, 75(2):606–616, 1977. [Cité page 71.]

- [366] Sally H ZIGMOND : Chemotaxis by polymorphonuclear leukocytes. *The Journal of cell biology*, 77(2):269–287, 1978. [Cité page 71.]
- [367] Richard K ZIMMER et Jeffrey A RIFFELL : Sperm chemotaxis, fluid shear, and the evolution of sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(32):13200–13205, 2011. [Cité page 88.]
- [368] Enikő ZÖRGÖ, Karolina CHWIALKOWSKA, Arne B GJUVSLAND, Elena GARRE, Per SUNNERHAGEN, Gianni LITI, Anders BLOMBERG, Stig W OMHOLT et Jonas WARRINGER : Ancient evolutionary trade-offs between yeast ploidy states. *PLoS genetics*, 9(3):e1003388, 2013. [Cité page 291.]

Titre : Équations aux dérivées partielles de type Keller-Segel en dynamique des populations et de type Fokker-Planck en neurosciences

Mots Clefs : Equations aux dérivées partielles, Equations de Keller-Segel, Equation de Fokker-Planck, Chimiotaxie, Neurosciences, Modélisation, Explosion en temps fini.

Résumé :

Dans cette thèse, j'étudie des équations aux dérivées partielles qui modélisent des phénomènes biologiques. Dans la première partie, je m'intéresse à une variante des équations de Keller-Segel qui modélise la chimiotaxie des micro-organismes et vise à expliquer la façon dont des colonies bactériennes s'auto-organisent et forment, en fonction de la quantité de nutriments disponibles, différents motifs géométriques. Pour le modèle en question, je construis des solutions et j'étudie leur comportement en temps long. Je montre que certaines solutions explosent en temps fini. Dans la deuxième partie, je m'intéresse

au modèle Intègre et tire avec bruit et fuite non-linéaire, une équation de type Fokker-Planck qui décrit l'activité d'un réseau de neurones. J'améliore certaines estimées sur l'existence globale et l'explosion en temps fini et je démontre des résultats pour une variante du modèle avec un délai synaptique : existence globale, comportement en temps long, recherche de solutions périodiques. Dans la troisième partie, je propose une modélisation d'abord stochastique, ensuite déterministe, pour le phénomène d'adaptation aux dommages à l'ADN chez les eucaryotes. Des simulations numériques sont proposées et commentées.

Title: Partial differential equations of Keller-Segel type in population dynamics and of Fokker-Planck type in neurosciences

Keywords: Partial differential equations, Keller-Segel equations, Fokker-Planck equation, Chemotaxis, Neurosciences, Modelling, Finite time blow-up.

Abstract:

In this thesis, I study some partial differential equations modelling biological phenomena. In the first part, I am concerned with a variant of the Keller-Segel equations which models chemotaxis in microorganisms and aims at understanding the way they self-organise and form, depending upon the density of nutrients, different geometrical patterns. For this model, I construct solutions and I study their long time behaviour. I show that some solutions blow-up in finite time. In the second part, I study

the model Nonlinear Noisy leaky integrate and fire, a Fokker-Planck type equation which describes the activity of a neural network. I upgrade some estimates on global existence and finite time blow-up and I prove results for a variant of the model in which a synaptic delay is added : global existence, long time behaviour, search of periodic solutions. In the third part, I propose a stochastic model, and then a deterministic model, for the phenomenon of adaptation to DNA damage in eukaryotes. Numerical simulations are proposed and discussed.