# Dynamique de réseaux multi-échelles complexes sous contraintes: Modélisation et Analyse

#### Liam Toran

Stage de fin de M2A 2019 au Laboratoire J.A. Dieudonné de l'Université de Nice sous la supervision de Yves D'Angelo, Rémi Catellier et Laurent Monasse

Thèmes : Mathématiques et leurs Interactions, Modélisation, Analyse, Processus Stochastiques, Équations aux dérivées partielles et ordinaires, Stabilité, Réaction-Diffusion, Ondes progressives, Simulation Numérique.

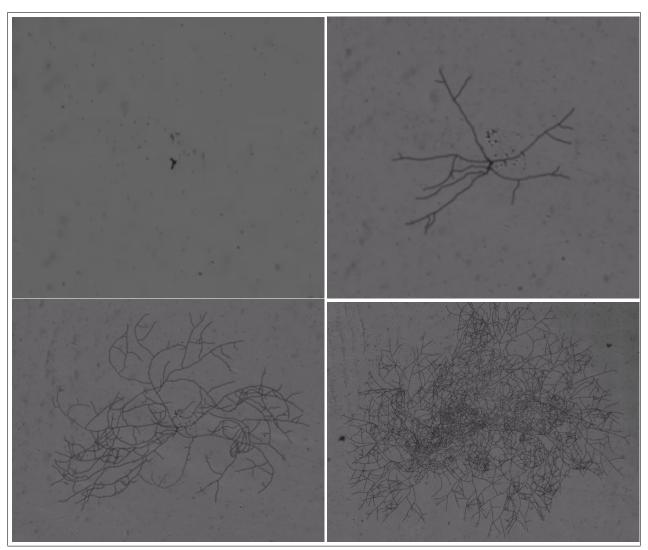


FIGURE 1 – Capture d'un réseau de champignon en expansion, par

### Table des matières

1	L'éo	quation de Fisher ou KPP	3
	1.1	Préliminaire	ę
	1.2	Réaction	
	1.3	Réaction-Diffusion	•
	1.4	Solutions en onde plane stationnaire / onde progressive	2
	1.5	Théorèmes de sélection de la vitesse pour KPP	2
<b>2</b>	Dya	amique de Réseaux en Croissance	(
	2.1	Explication des équations du système (6)	(
	2.2	Dérivation de l'équation "KPP avec mémoire"	
	2.3	Propriétés de l'EDO "KPP avec mémoire"	

#### 1 L'équation de Fisher ou KPP

#### 1.1 Préliminaire

Notre point de départ est l'équation de diffusion :

$$\partial_t u = \Delta u \tag{1}$$

En plus de la diffusion, considérons des modèles où le taux d'accroissement de u dépend aussi de la densité u.

Ceci donne les équations de reaction-diffusion :

$$\partial_t u = \Delta u + F(u) \tag{2}$$

où F est assez lisse.

Il est souvent naturel dans les modèles de considérer F(u) proportionnel à u pour u petit ("croissance"), et quand u devient proche de 1, l'accroissement F(u) s'arrête : F(1) = 0 ("saturation"). Ces types de modèles ont étés introduits et examinés par les travaux de Fisher[1] et Kolmogorov, Petrovsky et Piscounuv (abrégés KPP).

Un exemple d'une telle équation est :

$$\partial_t u = \Delta u + r u (1 - u) \tag{3}$$

où r > 0, qui sera dans la suite étudiée dans le cas 1-dimensionnel en x : u = u(x,t).

#### 1.2 Réaction

En observant les solutions constantes en x : u(x,t) = v(t) dans (3), l'équation différentielle ordinaire (EDO ou ODE) :

$$\partial_t v = r(v - v^2) = F(v) \tag{4}$$

est obtenue.

Il y a deux équilibres (F(v) = 0)) pour v = 0 et v = 1.Par le théorème de stabilité de Lyapunov, F'(0) > 0 montre que v = 0 est instable et F'(1) < 0 montre v = 1 est asymptotiquement stable.

#### 1.3 Réaction-Diffusion

Dans l'espace  $X = C_{b,unif}^0(\mathbb{R}, \mathbb{R})$  des fonctions bornées et uniformément continues, il y a existence locale et unicité des solutions de l'équation de Fisher-KPP (2). Grâce à un principe du maximum, il y a aussi existence globale et unicité des solutions.

#### Théorème 1. :

Existence et Unicité de la solution dans X: Soit  $U_0 \in X$ . Il existe une unique solution de l'équation de Fisher-KPP (2)  $U \in C([0, \infty[, X)$  avec condition initiale  $U_0$ .

#### Théorème 2.:

Principe du Maximum : Soit  $u_1$  et  $u_2$  deux solutions de (2). Si il éxiste  $t_0$  tel que  $u_1(x, t_0) < u_2(x, t_0)$   $\forall x$  alors  $u_1(x, t) < u_2(x, t)$   $\forall x$  et  $\forall t > t_0$ 

#### 1.4 Solutions en onde plane stationnaire / onde progressive

Rappellons la définition d'une solution en onde plane stationnaire / onde progressive :

#### Définition 1.1. Solutions en onde plane stationnaire

Une solution en onde plane stationnaire est une solution de la forme u(x,t) = h(x-st) où  $c \in \mathbb{R}$ . On fera parfois l'abus de notation u(x,t) = u(x-st)

Sous des hypothèses "faibles" sur F, l'équation  $(2): \partial_t u = \Delta u + F(u)$  a alors la propriété surprenante et importante de posséder des solutions en ondes planes stationnaires liant les états d'équilibre u = 1 (à  $-\infty$ ) et u = 0 (à  $+\infty$ ).

Les hypothèses sur F portent en partie sur le fait que (2) doit posséder :

- Deux états d'équilibre u = 1 et u = 0 : F(0) = F(1) = 0 :
- Un phénomène de "croissance" : F'(0) > 0
- Un phénomène de "saturation" : F'(1) < 0

#### Étude des solutions en ondes progressive de (2) :

En substituant u(x,t) = h(x-st) = h(y) pour y = x-st dans (2), les équations obtenues sur h sont :

$$\begin{cases} h''(y) + sh'(y) + F(h(y)) = 0\\ h(-\infty) = 1\\ h(+\infty) = 0 \end{cases}$$

$$(5)$$

qui est une équation elliptique non linéaire. Le problème est donc de trouver s et  $h \in C^2$  tels que le système (5) soit vérifié. Le théorème obtenu est le suivant :

#### Théorème 3. Existence de solutions en onde progressive pour les équations de reactiondiffusion :

Soit  $F \in C^1([0,1])$  tel F(0) = F(1) = 0 et  $F \ge 0$ . Il existe une vitesse critique  $s_*$  telle que  $s_*^2 \ge 4F'(0)$  et :

- i)  $\forall s \geq s_*$ , l'équation (5) a une solution  $h_s : \mathbb{R} \to ]0,1[$  de classe  $C^3$ .

Cette solution est unique à translation près.

- ii)  $\forall s < s_*$  l'équation (5) n'a pas de solution  $h: \mathbb{R} \to [0, 1]$ 

#### Remarques:

Dans le cas ii) il existe des solutions en ondes planes mais elles ne sont pas confinées dans [0,1] ni dans  $\mathbb{R}^+$ , ce qui ne fait pas de sens dans une étude de densité de population.

Dans le cas de l'équation de Fisher-KPP, c'est à dire pour  $F(u) = r(u-u^2)$ , on a  $s_*^2 = 4F'(0) = 4r$ : la vitesse minimale de propagation est  $s^* = 2\sqrt{r}$ .

#### 1.5 Théorèmes de sélection de la vitesse pour KPP

Le théorème important suivant est du aux travaux de Kolmogorov, Petrovsky et Piscounuv de 1937. C'est l'article et le résultat fondateur de la théorie des ondes planes dans les systèmes de réaction-diffusion.

Théorème 4. Convergence vers une solution d'onde à vitesse minimale pour les solutions de l'équation de Fisher-KPP avec une donnée initiale à support compact

Soit  $u_0 \to ]0,1[$  une donnée initiale à support compact. Soit u la solution de l'équation de Fisher-KPP (3) avec r=1 et de donnée initiale  $u_0$ . Alors quand  $t\to\infty$ , u converge uniformément en x vers une solution d'onde  $h_{s^*}$  de (5) qui se de déplace à vitesse minimale  $s^*=2$ :

$$\sup_{y \in \mathbb{R}} |u(y + m(t), t) - h_{s^*}(y)| \to_{t \to \infty} 0$$

où 
$$m(t) = 2t - (3/2)\log(t) + y_0$$
.

Remarque : La vitesse du front est alors  $s(t) = \partial_t m(t) = 2 - \frac{3}{2t} \to_{t \to \infty} 2$ .

Ce résultat à été raffiné par la suite par Uchiyama, Bramson et Lau. Leurs travaux apportent plus d'informations sur comment la vitesse du front se sélectionne en fonction de la donnée initiale, et comment il est possible d'obtenir d'autres vitesses de fronts que la vitesse minimale en fonction de la donnée initiale.

## Théorème 5. Sélection de la vitesse pour les solutions de l'équation de Fisher-KPP en fonction de la donnée initiale

Si  $u_0 \to ]0,1[$  vérifie  $\liminf_{x\to -\infty} u_0(x)>0$  et  $\int_0^{+\infty} xe^x u_0(x)/dx<\infty$  alors il existe  $y_0\in \mathbb{R}$  tel que la solution de (3) avec données initiales  $u_0$  vérifie

$$\sup_{y \in \mathbb{R}} |u(y + m(t), t) - h_{s^*}(y)| \to_{t \to \infty} 0$$

où 
$$m(t) = 2t - (3/2)\log(t) + y_0$$
.

D'autres vitesses peuvent être sélectionnées : Si la donnée initiale vérifie  $u_0(x) \approx e^{-\lambda_-(s)x}$  quand  $x \to +\infty$  alors la solution converge vers une onde progressive de vitesse s.

#### 2 Dyamique de Réseaux en Croissance

Dans cette section et par la suite nous étudions le modèle sur la croissance de réseaux dynamiques branchant, par exemple un champignon, proposé par Rémi Catellier, Yves D'Angelo et Cristiano Ricci, avec rescaling adéquat :

$$\begin{cases}
\partial_t \mu + \nabla(\mu v) = f(C)(\mu + \rho) - \mu \rho \\
\partial_t (\mu v) + \nabla(\mu v \times v) + T \nabla \mu = -\lambda \mu v + \mu \nabla C - \mu v \rho \\
\partial_t \rho = F(v) \mu \\
\partial_t C = -b \rho C
\end{cases} (6)$$

L'inconnue  $\mu$  représente la densité des apex du champignon.

L'inconnue  $\rho$  représente la densité des hyphes/ du réseau.

L'inconnue v représente la vitesse des apex.

L'inconnue C représente la concentration des nutriments.

Les paramètres T,  $\lambda$  et b sont des scalaires représentants la température, l'amortissement fluide sur la vitesse des apex, et le taux de consommation des nutriments par le réseau.

La fonction f indique l'influence de la concentration de nutriments sur la croissance du champignon. Pour avoir un état stationnaire sur la croissance du champignon, f(0) = 0 et f(x)/x dans  $L^1$  proche de 0 sont imposés.

La fonction F représente l'inverse du temps moyen passé par les apex dans un point donné, et est donné par l'expression :

$$F(V) = \left(\frac{1}{2\pi T}\right)^{\frac{d}{2}} \int_{\mathbb{R}^d} |v| \exp\left(-\frac{|v-V|^2}{2T}\right) dv \tag{7}$$

où d est la dimension du problème. Ceci est souvent simplifié en substituant F(V) par une constante :  $F(V) = F_0$  .

#### 2.1 Explication des équations du système (6)

Le champignon est un réseau branchant dynamique qui peut être étudié en deux parties : les apex (pointes du réseau) représentés par leur densité  $\mu$  et les hyphes (branches du réseau) représentés par leur densité  $\rho$ 

Les lignes du système (6) représentent :

- i) La première ligne du système est le bilan de masse sur les apex avec le terme gauche classique  $\partial_t \mu + \nabla(\mu v)$ . Le terme de droite est composé de :  $f(C)(\mu + \rho)$  correspondant a une croissance proportionnelle à la concentration de nutriments du réseau et la masse existante d'apex et d'hyphes, et un terme  $-\mu\rho$  qui correspond à l'anastomose : une pointe qui rencontre une branche va fusionner avec elle et être détruite. Il y a un terme de croissance et un terme de saturation comme pour le modèle KPP.
- ii) La deuxième ligne est le bilan de vitesse avec le terme de gauche classique  $\partial_t(\mu v) + \nabla(\mu v \times v)$ . Le terme  $T\nabla\mu$  représente le mouvement brownien suivi par les apex. Le terme  $-\lambda\mu v$  représente un amortissement fluide dans la physique du problème. Le terme  $+\mu\nabla C$  représente la tendance des apex à aller vers les milieux de forte concentration. Le terme  $-\mu v\rho$  représente la perte de vitesse du à l'anastomose.
- iii) La troisième ligne correspond à la relation entre les branches et les pointes : la trace laissée par les apex sont les branches.
- iv) La quatrième ligne décrit l'évolution de la concentration de nutriments : ils sont consommés par les hyphe avec un taux bC où b est une constante positive.

#### 2.2 Dérivation de l'équation "KPP avec mémoire"

En faisant tendre T et  $\lambda$  vers  $+\infty$ , avec  $\frac{T}{\lambda} = K$  constant, la deuxième ligne de (6) donne :

$$+K\nabla\mu = -\mu v \tag{8}$$

En injectant ceci dans la ligne 1 du système, on obtient le système de 3 inconnues suivant :

$$\begin{cases}
\partial_t \mu = K \Delta \mu + f(C)(\mu + \rho) - \mu \rho \\
\partial_t \rho = F_0 \mu \\
\partial_t C = -b \rho C
\end{cases} \tag{9}$$

dit "KPP avec mémoire".

#### 2.3 Propriétés de l'EDO "KPP avec mémoire"

Soit  $(\mu, \rho, C)$  vérifiant le système d'équations suivant :

$$\begin{cases}
\partial_t \mu = f(C)(\mu + \rho) - \mu \rho \\
\partial_t \rho = F_0 \mu \\
\partial_t C = -b\rho C
\end{cases}$$
(10)

avec f(0) = 0 On s'intéresse au comportement de  $(\mu, \rho, C)$  sur  $\mathbb{R}^+$ :

Lemme 1. C est de signe constant.

En effet on a  $C(t) = C(0) \exp(-b \int_0^t \rho(s) ds)$ .

**Lemme 2.** Soit  $(\mu, \rho, C)$  tel que  $(\mu(0), \rho(0)) > (0, 0)$  (les deux positifs, au moins un non nul), C(0) > 0.

Alors  $\mu(t) \ge 0 \ \forall t > 0$ 

Démonstration. Supposons par l'absurde que  $\mu$  devient négatif alors soit  $t^* = \min(t > 0/\mu(t) < 0)$ . Alors :

 $\mu(t) \ge 0 \ \forall t \le t^*$ 

 $\partial_t \mu(t^*) \leq 0$  par définition de  $t^*$ . (Sinon  $\mu(t^* + \epsilon) > 0 \ \forall \epsilon << 1$ )

 $\rho(t) > 0 \ \forall t \le t^* \ \text{car} \ \partial_t \rho = F_0 \mu \ \text{et} \ F_0 > 0$ 

 $\partial_t \mu(t^*) = f(C(t^*)) \rho(t^*) > 0$  ce qui est en contradiction avec la deuxième affirmation.

Dans la suite on se place dans le cas où  $(\mu(0), \rho(0)) > (0,0), C(0) > 0$ :

**Lemme 3.**  $\rho$  est croissante car  $\partial_t \rho = F_0 \mu \geq 0$ . En particulier  $\rho$  est positive

Lemme 4. C est décroissante et  $\lim_{t\to +\infty} C(t) = 0$ 

Démonstration.  $\rho$  est positive donc C est décroissante.

 $(\mu(0), \rho(0)) > (0,0)$  et  $\partial_t \rho = F_0 \mu$  impliquent qu'il existe un  $t_0$  tel que  $\rho(t_0) > 0$ .

Comme  $\rho$  est croissante  $\forall t \geq t_0, \, \rho(t) \geq \rho(t_0)$ .

Donc  $\forall t \geq t_0, \ 0 < C(t) = C(0) \exp(-b \int_0^t \rho(s) ds) \leq C_{ste} e^{-b\rho(t_0)t} \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} 0$ 

Donc  $\lim_{t \to +\infty} C(t) = 0$ .

**Lemme 5.** Si f est croissante et  $\int_0^1 \frac{f(x)}{x} dx < \infty$  alors  $\mu$  est bornée.

Démonstration. On a  $\partial_t \mu = f(C)(\mu + \rho) - \mu \rho \leq f(C)\mu + f(C)\rho$ .

Montrons que f(C) est intégrable :

 $C(t) \leq C_{ste} e^{-b\rho(t_0)t} \text{ et } f \text{ est croissante donc } \int_0^\infty f(C)dt \leq \int_0^\infty f(C_{ste} e^{-b\rho(t_0)t})dt.$ Soit le changement de variable  $u = C_{ste} e^{-b\rho(t_0)t}$ ,  $du = -b\rho(t_0)u dt$ :  $\int_0^\infty f(C_{ste} e^{-b\rho(t_0)t})dt = \frac{1}{b\rho(t_0)} \int_0^1 \frac{f(u)}{u} du < \infty \text{ car } \int_0^{C_{ste}} \frac{f(x)}{x} dx < \infty \text{ donc } f(C) \text{ est intégrable.}$ 

Montrons que  $\phi = f(C)\rho$  est intégrable :

Effectuons le changement de variable u = C,  $du = -b\rho u$  dt dans  $\int_0^\infty f(C)\rho dt$ :

 $\int_0^\infty f(C)\rho \ dt = \frac{1}{b\rho(t_0)} \int_0^{C_{ste}} \frac{f(u)}{u} du < \infty \ \text{car} \ \int_0^{C_{ste}} \frac{f(x)}{x} dx < \infty \ \text{donc} \ \phi = f(C)\rho \ \text{est intégrable}.$ 

Par le lemme de Gronwall :

Par le lemme de Gronwan:  $\mu(t) \leq \mu(0) + \int_0^t \phi(s) \ ds + \int_0^t \phi(s) f(C)(s) \exp(\int_s^t f(C)(u) du) \ ds \\ \leq \mu(0) + \int_0^{+\infty} \phi(s) \ ds + \int_0^t \phi(s) f(C)(s) \exp(\int_0^{+\infty} f(C)(u) du) \ ds \\ \leq \mu(0) + \int_0^{+\infty} \phi(s) \ ds + \exp(\int_0^{+\infty} f(C)(u) du) \int_0^t \phi(s) f(C)(s) \ ds \\ f(C) \text{ est bornée et } \phi \text{ est intégrable donc } f(C) \phi \text{ est intégrable.}$  On a donc :  $\mu(t) \leq \mu(0) + \int_0^{+\infty} \phi(s) \ ds + \exp(\int_0^{+\infty} f(C)(u) du) \int_0^{+\infty} \phi(s) f(C)(s) \ ds \ \forall t$ 

Dans la suite on se place dans le cas où f est croissante et  $\int_0^1 \frac{f(x)}{x} dx < \infty$ 

**Lemme 6.**  $\lim_{t\to +\infty}\mu=0$  et  $\lim_{t\to +\infty}\rho=\rho_{\infty}<+\infty$ 

 $D\acute{e}monstration$ .  $\mu$  est bornée, soit  $\mu_n$  une suite extraite de la fonction  $\mu$  qui tend vers  $\ell$ .

On a  $\ell - \mu(t) = \lim_{n \to +\infty} \int_t^{t_n} \partial_t \mu \ ds = \lim_{n \to +\infty} \int_t^{t_n} f(C)(\mu + \rho) - \mu \rho \ ds.$ 

Or f(C) est intégrable (c.f. preuve du lemme 5) et  $\mu$  est bornée donc  $f(C)\mu$  est intégrable.

De même  $f(C)\rho$  est intégrable (c.f. preuve du lemme 5).

On a donc  $\lim_{n\to+\infty} \int_t^{t_n} \mu \rho = \int_t^{+\infty} f(C) \mu + f(C) \rho \ dt + \ell - \mu(t)$ 

Or  $\mu \rho = F_0 \rho \partial_t \rho = \frac{F_0}{2} \partial_t \rho^2$  donc  $\int_t^{t_n} \mu \rho \ dt = \frac{F_0}{2} (\rho(t_n)^2 - \rho(t)^2)$ .

Or  $\rho$  est croissante donc a une limite dans  $[0, +\infty]$ .

Ainsi  $\ell$  est déterminée entièrement par la limite de  $\rho$  et ne dépend pas de la suite extraite.

Par critère séquentiel  $\mu$  a une limite  $\ell$  qui est finie car  $\mu$  est bornée. Mais alors  $\lim_{t\to +\infty} \frac{F_0}{2}(\rho(t)^2-\rho(T)^2)=\int_T^\infty (f(C)\mu+f(C)\rho)\ dt\ +\ell-\mu(T)<\infty.$ 

Donc  $\rho^2$  a une limite finie et donc  $\rho$  aussi.

Comme  $\mu = \frac{\partial_t \rho}{F_0}$  et  $\rho$  a une limite finie et  $\mu$  aussi,  $\mu$  tend nécessairement vers 0.