Dynamique des populations structurées

Damien THOMINE

4 décembre 2008

Sujet proposé par Vincent CALVEZ et Marie DOUMIC

Table des matières

Parce qu'attaquer seul un tel sujet n'est jamais facile, merci à mes deux encadrants, qui étaient toujours présents, que ce soit pour répondre aux questions, pour expliquer ou pour conseiller. Grâce à eux, le travail de recherche fut un plaisir, et je pourrais (presque) en dire autant de celui de rédaction.

Introduction

Les problèmes de dynamique des populations consistent à modéliser et à prédire l'évolution de certaines populations, animales, végétales ou cellulaires. Les applications sont multiples, que ce soit en écologie, afin d'estimer les populations de certaines espèces ou les problèmes liés aux espèces importées, ou en médecine avec la modélisation, par exemple, des tumeurs.

Le premier modèle est de Malthus (1766-1834), qui en 1798 suppose que le nombre de descendants par individu est constant. Dans ce modèle, la population est exponentielle : si $P(t)$ est la population à l'instant t, alors $P(t) = P_0 e^{\lambda t}$. λ est le paramètre de Malthus : plus il est élevé, plus la population croît vite, et la population s'éteint s'il est négatif. Il formalise donc la notion d'adaptabilité au milieu : si deux espèces sont en compétition, dans ce modèle basique, celle qui a le plus grand paramètre de Malthus finit par prédominer.

Des modèles plus évolués, non linéaires, font intervenir par exemple la limitation des ressources (équation logistique) ou les interactions proie-prédateur (équations de Lotka-Volterra). Cependant, pour mieux modéliser les problèmes de dynamique des populations, il est souvent nécessaire de faire intervenir la structure de ces populations, que ce soit une structure en âge, en taille, ou une répartition spatiale. Les individus ne vont en effet pas interagir de la même façon avec leur environnement selon leurs caractéristiques.

Ce mémoire se propose, dans le cadre d'équations linéaires de dynamique des populations structurées, de développer des outils d'entropie, c'est-à-dire d'exhiber des fonctions décroissantes au cours du temps. Le choix judicieux de ces fonctions suffit alors à montrer des résultats intéressants sur l'évolution de ces populations : conservation de certaines quantités, ou encore convergence de la structure des populations en temps long. Dans un premier temps, on suppose qu'il existe un nombre fini d'états et que les relations entre ces états ne dépendent pas du temps, avant d'aborder le cas d'un contrôle périodique puis celui de populations structurées selon un paramètre continu.

1 Dimension finie, coefficients constants

1.1 Cas conservatif : processus de Markov

Les processus de Markov permettent de modéliser certains systèmes physiques qui évoluent "sans mémoire", tels que le mouvement brownien. De tels systèmes sont conservatifs, dans le sens où certaines quantités sont conservées, par exemple le nombre de particules.

Ces processus seront abordés ici de manière peu formelle, en guise d'introduction ; les résultats ici évoqués sont des cas particuliers de résultats développés dans la suite de ce mémoire. Pour de plus amples informations sur l'aspect probabiliste, on pourra consulter [Kam92], pp. 73-129.

Rappelons tout d'abord un résultat sur les chaînes de Markov.

Théorème 1.1.
Soit $(X_n)_{n\in\mathbb{N}}$ une chaîne de Markov irréductible sur un espace d'états fini, et apériodique. Alors $(X_n)_{n\in\mathbb{N}}$ converge en loi quand n tend vers $+\infty$ vers une variable aléatoire dont la loi est la loi stationnaire de $(X_n)_{n\in\mathbb{N}}$.

Définition 1.2 (Processus de Markov).

Un processus de Markov sur $\mathbb{R}_+$ est un processus stochastique $(Y_t)_{t\in\mathbb{R}_+}$ sur un espace d'états E tel que, pour tous temps $t_1 < ... < t_k$ et tous éléments $y_1,..., y_k$ de E, $\mathbb{P}(Y_{t_k} = y_k \,|\, Y_{t_1} = y_1, ..., Y_{t_{k-1}} = y_{k-1}) = \mathbb{P}(Y_{t_k} = y_k \,|\, Y_{t_{k-1}} = y_{k-1})$.

On suppose maintenant l'espace d'états E fini, et on l'indexe par $\{1, ..., d\}$. Si $(Y_t)_{t\in\mathbb{R}_+}$ est un processus de Markov, on note, pour tout n appartenant à $\{1, ..., d\}$, $p_n(t)$ la probabilité $\mathbb{P}(Y_t = E_n)$ et $p(t)$ le vecteur de $\mathbb{R}^d$ dont la i-ième coordonnée est $p_i(t)$. On montre alors qu'il existe une matrice W, à coefficients positifs ou nuls et dont la somme des coefficients de chacune des colonnes vaut 1, telle que :

$$\frac{dp_n}{dt}(t) = \sum_{m=1}^{d} (W_{nm}p_m(t) - W_{mn}p_n(t)) \tag{1.1}$$

On définit une matrice $\mathbb{W}$ en posant, pour tous i et j dans $\{1, ..., d\}$, $\mathbb{W}_{ij} = W_{ij} - \delta_{ij}$. Cette matrice est positive hors de la diagonale, et la somme des coefficients de chacune des colonnes est nulle. L'équation (1.1) se réécrit alors :

$$\frac{dp}{dt}(t) = \mathbb{W}p(t) \tag{1.2}$$

Supposons de plus la matrice $\mathbb{W}$ irréductible, c'est-à-dire que si l'on choisit arbitrairement deux états, on peut passer du premier au second, éventuellement en passant par des états intermédiaires. On peut montrer alors les résultats suivants :

(i) Il existe un unique vecteur p_e de $\mathbb{R}^d$, tel que $\sum_{n=1}^{d} p_{e,n} = 1$ et $\mathbb{W}p_e = 0$.

(ii) Toutes les coordonnées de p_e sont strictement positives.

(iii) Pour tout vecteur x de $\mathbb{R}^d$, pour tout t positif, $\sum_{n=1}^{d} \left(e^{t\mathbb{W}}x\right)_n = \sum_{n=1}^{d} x_n$: on dispose d'un invariant.

(iv) Soit x dans $\mathbb{R}^d$; $e^{t\mathbb{W}}x$ converge quand t tend vers $+\infty$ vers $\left(\sum_{n=1}^{d} x_n\right) p_e$.

Les $\left(e^{t\mathbb{W}}x\right)_i$ peuvent représenter, par exemple, le nombre de particules dans l'état i à l'instant t ; la quantité invariante mise en évidence est alors le nombre total de particules et la loi stationnaire π du processus de Markov sous-jacent est définie par $\pi(n) = p_{e,n}$.

On dispose enfin, dans ce cas, du résultat suivant :

Proposition 1.3.

Soit f une fonction convexe différentiable définie sur $\mathbb{R}$. Posons, pour tout temps t positif, $H(t) = \sum_{n=1}^{d} p_{e,n} f\left(\frac{p_n(t)}{p_{e,n}}\right)$.

Alors H est décroissante.

Remarque 1.4.

En pratique, on choisit souvent comme fonction d'entropie celle dérivant de la fonction convexe $x \mapsto x\ln(x)$ (entropie de Chapman-Kolmogorov). Celle-ci, entre autres, a l'intérêt d'être extensive.

Considérons deux systèmes indépendants, les états k du premier système et l du second système étant de probabilités respectives $p_k(t)$ et $q_l(t)$.

Posons $S_1(t) = \sum_{k=1}^{n} p_k(t) \ln\left(\frac{p_k(t)}{p_{e,k}}\right)$ et $S_2(t) = \sum_{l=1}^{m} q_l(t) \ln\left(\frac{q_l(t)}{q_{e,l}}\right)$.

La fonction d'entropie pour la somme de ces systèmes est :

$$\begin{aligned} S_{tot}(t) &= \sum_{k,l} p_k(t)q_l(t)\ln\left(\frac{p_k(t)q_l(t)}{p_{e,k}q_{e,l}}\right) \\ &= \sum_{k=1}^{n} p_k(t)\ln\left(\frac{p_k(t)}{p_{e,k}}\right) + \sum_{l=1}^{m} q_l(t)\ln\left(\frac{q_l(t)}{q_{e,l}}\right) \\ &= S_1(t) + S_2(t) \end{aligned}$$

En fait, on prendra plutôt $x \mapsto -x\ln(x)$, ce qui donne une fonction croissante du temps et coïncide avec la notion physique d'entropie.

Cependant, en général, les systèmes biologiques ne sont pas conservatifs, et ne peuvent être décrits ainsi. Par exemple, un individu peut donner naissance à plusieurs autres individus ; la croissance de la population peut alors être telle qu'il ne peut y avoir convergence vers un état d'équilibre.

On se place ici dans le cas où l'évolution du système peut être modélisée par une équation différentielle ordinaire linéaire à coefficients constants. Le but est de renormaliser les solutions afin d'étudier la répartition de la population dans différentes classes (états cellulaires, âge, etc.). Pour cela, il faut dégager la valeur propre principale du système (ou paramètre de Malthus) qui décrit l'évolution globale de la population.

Dans un premier temps, il est nécessaire de présenter quelques résultats sur les matrices positives.

1.2 Quelques résultats sur les matrices

Définition 1.5 (Positivité d'une matrice).

Une matrice est dite positive si tous ses coefficients sont positifs.

Une matrice est dite strictement positive si tous ses coefficients sont strictement positifs.

Définition 1.6 (Positivité d'un vecteur).

Soient x, y des vecteurs de $\mathbb{R}^d$. On note $x \geq y$ si toutes les coordonnées de x dans la base canonique de $\mathbb{R}^d$ sont supérieures à celles de y, et $x > y$ si elles sont strictement supérieures à celles de y.

x est dit positif si $x \geq 0$, et strictement positif si $x > 0$.

Définition 1.7 (Irréductibilité d'une matrice).

Une matrice A est dite irréductible s'il n'existe pas de matrice de permutation P et de matrices B, C et D telle que :

$$P^{-1}AP = \begin{pmatrix} B & C \\ 0 & D \end{pmatrix} \tag{1.3}$$

Proposition 1.8 (Les états communiquent).

Soit A une matrice de taille $d \times d$.

A est irréductible si et seulement si, pour tous i et j dans $\{1, ..., d\}$, il existe $i_0, ..., i_k$ dans $\{1, ..., d\}$, $i_0 = i$ et $i_k = j$, tels que pour tout n dans $\{0, ..., k-1\}$, $A_{i_n i_{N+1}} \neq 0$.

Démonstration.

(i) Supposons A non irréductible.

Quitte à permuter les lignes et les colonnes de A, on peut la supposer de la forme (1.3).

Soit i tel que la matrice B soit de taille $i \times i$.

Soit k dans $\{1, .., d\}$. Si A_{dk} est non nul alors k est dans $\{i+1, ..., d\}$.

Pour tout l dans $\{i+1, ..., d\}$, si A_{lk} est non nul alors k est dans $\{i+1, ..., d\}$.

En particulier, il n'existe pas de chaîne telle que décrite dans la définition entre d et 1 : toute chaîne partant de d doit rester dans $\{i+1, ..., d\}$.

(ii) Supposons qu'il existe i et j dans $\{1, .., d\}$ tels qu'il n'existe pas de telle chaîne entre i et j.

Soit E_j l'ensemble des indices tels qu'il existe une telle chaîne entre cet indice et j (j y appartient).

Par construction de E_j, si k est dans E_j et l dans son complémentaire, $A_{lk} = 0$.

Ni E_j ni son complémentaire ne sont vides (j est dans E_j, i est dans son complémentaire).

Soit P une permutation telle que $P^{-1}(E_j)$ soit les $Card(E_j)$ premiers indices.

$P^{-1}AP$ est de la forme (1.3) : A n'est pas irréductible.

□

Maintenant, démontrons un lemme qui permettra par la suite de montrer que certains vecteurs propres positifs sont strictement positifs ([Var62], pp. 26-27).

Lemme 1.9.
Si A est une matrice irréductible positive, alors $(I+A)^{d-1}$ est une matrice strictement positive.

Démonstration.
Soit $x \geq 0$, $x \neq 0$.

Posons $x_0 = x$ et, pour tout k dans $\{0, ..., d-2\}$, $x_{k+1} = (I+A)x_k$.

Il suffit de montrer que, pour tout k dans $\{0, ..., d-2\}$, si x_k comporte des zéros alors x_{k+1} a strictement moins de zéros que x_k .

$x_{k+1} = x_k + Ax_k$: x_{k+1} a au plus autant de zéros que x_k.

Supposons que x_k a au moins un zéro, et que x_{k+1} en ait autant que x_k.

Quitte à permuter les vecteurs de la base canonique, on peut supposer x_k et x_{k+1} de la forme suivante :

$x_k = \begin{pmatrix} \alpha \\ 0 \end{pmatrix}, x_{k+1} = \begin{pmatrix} \beta \\ 0 \end{pmatrix}$.

Sous cette forme, α et β sont strictement positifs.

$\begin{pmatrix} \beta \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha \\ 0 \end{pmatrix}$.

Donc, α étant strictement positif, on a nécessairement $A_{21} = 0$. A est non irréductible, ce qui contredit les hypothèses du théorème. □

Ces définitions et résultats élémentaires étant posés, on va maintenant s'attacher à définir la valeur propre principale d'une matrice ([Hor90], p.500).

1.3 Valeur propre principale d'une matrice

Définition 1.10 (Rayon spectral).
Soit T un opérateur sur un espace de Banach E. Notons $GL(E)$ l'ensemble des opérateurs inversibles sur E.

$\sigma(T) = \{\lambda \in \mathbb{C} : T - \lambda Id \notin GL(E)\}$ est appelé le spectre de T.

$\sigma(T)$ est un compact de $\mathbb{C}$.

$\rho(T) = max\{|\lambda| : \lambda \in \sigma(T)\}$ est appelé le rayon spectral de T. On a alors $\rho(T) = \lim_{n\to+\infty} ||T^n||^{\frac{1}{n}}$.

Si E est de dimension finie, $\rho(T)$ est le maximum des modules des valeurs propres de T.

Les résultats les plus forts sont obtenus dans le cas des matrices strictement positives. Cependant, en pratique, les matrices utilisées peuvent avoir des coefficients nuls ; on dispose de résultats affaiblis dans un cas plus général, celui des matrices irréductibles positives.

Théorème 1.11 (Théorème de Perron-Frobénius).
Soit $A \in M_n(\mathbb{R})$ une matrice strictement positive. Alors :

(i) *$\rho(A)$ est non nul.*
(ii) *$\rho(A)$ est une valeur propre de A, et il existe un vecteur propre strictement positif qui lui est associé.*
(iii) *Toute autre valeur propre de A est de module strictement inférieur à $\rho(A)$.*
(iv) *$\rho(A)$ est une valeur propre géométriquement simple.*

Démonstration.

(i) Soit V le vecteur de $\mathbb{R}^d$ dont toutes les coordonnées dans la base canonique valent 1.
Posons $a = \min_{i\in\{1,...,d\}} \left\{ \sum_{j=1}^{d} A_{ij} \right\}$.
On montre aisément par récurrence que pour tout entier naturel n, $A^nV \geq a^nV$.
A est non nilpotente, et a donc une valeur propre non nulle. $\rho(A) > 0$.

(ii) Soit λ une valeur propre de A de module $\rho(A)$. Soit x un vecteur propre pour cette valeur propre.
Soit $|x|$ le vecteur de i-ième coordonnée $|x_i|$ pour tout i dans $\{1, ..., d\}$.
Alors $\rho(A)|x| = |\lambda||x| = |\lambda x| = |Ax| \leq A|x|$.
Or $|x|$ est positif non nul et A est strictement positive donc $A|x|$ est strictement positif.
Si $A|x| = \rho(A)|x|$ alors $|x| = \dfrac{1}{\rho(A)}A|x|$ donc $|x|$ est strictement positif.
Sinon, $A|x| - \rho(A)|x|$ est positif non nul donc $A^2|x| - \rho(A)A|x| > 0$.
Donc $A(A|x|) > \rho(A)A|x|$, ce qui implique que $\rho(A) > \rho(A)$: c'est absurde.
Donc $A|x| = \rho(A)|x|$.

(iii) Soit λ une valeur propre de A.
Si $|\lambda| < \rho(A)$, il n'y a rien à montrer. Il est impossible d'avoir $|\lambda| > \rho(A)$.
Supposons que $|\lambda| = \rho(A)$.
Soit x un vecteur propre pour la valeur propre λ.
$|Ax| = |\lambda x| = \rho(A)|x| = A|x|$
Soit i dans $\{1, ..., d\}$. $\rho(A)|x_i| = |\lambda x_i| = \left| \sum_{j=1}^{d} A_{ij}x_j \right| \leq \sum_{j=1}^{d} A_{ij}|x_j| = \rho(A)|x_i|$.
Donc $\left| \sum_{j=1}^{d} A_{ij}x_j \right| = \sum_{j=1}^{d} A_{ij}|x_j|$.
Donc il existe θ réel tel que, pour tout j dans $\{1, ..., d\}$, $A_{ij}x_j = A_{ij}e^{i\theta}|x_j|$, soit $x_j = e^{i\theta}|x_j|$.
Donc $|x| = e^{-i\theta}x$.
$|x|$ étant un vecteur propre associé à la valeur propre $\rho(A)$, x l'est aussi.
Donc $\lambda = \rho(A)$.

(iv) Soient x et y des vecteurs propres associés à la valeur propre $\rho(A)$.
Soient θ_1 et θ_2 des réels tels que $e^{-i\theta_1}x > 0$ et $e^{-i\theta_2}y > 0$.
Posons $\beta = \min_{j\in\{1,\dots,d\}} e^{i(\theta_1-\theta_2)}\frac{y_j}{x_j}$.
Posons $r = e^{-i\theta_2}y - \beta e^{-i\theta_1}x$. r est positif, et au moins une de ses coordonnées est nulle.
$Ar = e^{-i\theta_2}Ay - \beta e^{-i\theta_1}Ax = \rho(A)r$.
Si r est non nul, $Ar = \rho(A)r$ est strictement positif, donc r est strictement positif ; une des coordonnées de r étant nulle, c'est absurde.
Don r est nul.
$y = \beta e^{i(\theta_2-\theta_1)}x$.
x et y sont colinéaires : $\rho(A)$ est valeur propre géométriquement simple de A.

□

Certains de ces résultats se généralisent au cas des matrices positives irréductibles ([Hor90]).

Corollaire 1.12 (Application aux matrices positives irréductibles)**.**
Soit $A \in M_n(\mathbb{R})$ une matrice positive irréductible. Alors :

(i) *$\rho(A)$ est une valeur propre non nulle de A.*
(ii) *Il existe un vecteur propre strictement positif associé à la valeur propre $\rho(A)$.*
(iii) *$\rho(A)$ est une valeur propre géométriquement simple.*

Démonstration.

(i) La démonstration de la non-nullité de $\rho(A)$ est identique à celle du théorème de Perron-Frobénius.
Posons, pour tout ε strictement positif, $A_\varepsilon = A + \varepsilon B$, où B est la matrice dont tous les coefficients sont des 1.
Soit x_ε l'unique vecteur propre de A_ε associé à la valeur propre $\rho(A_\varepsilon)$, strictement positif, tel que $\sum_{i=1}^{d} x_{\varepsilon,i} = 1$.
Tous les x_ε sont dans le compact $\{x \in \mathbb{C}^d \, : \, ||x||_1 \leq 1\}$.
Soit x une valeur d'adhérence de la fonction $\varepsilon \mapsto x_\varepsilon$ quand ε tend vers 0.
Soit $(\varepsilon_k)_{k\in\mathbb{N}}$ une suite convergeant vers 0 telle que $(x_{\varepsilon_k})_{k\in\mathbb{N}}$ converge vers x.
$x \geq 0$, et x est non nul car $||x||_1 = 1$.
Soient $\varepsilon > \varepsilon' \geq 0$.
On montre par récurrence que $\forall n \in \mathbb{N}$, $A_\varepsilon^n \geq A_{\varepsilon'}^n$.
Donc $\forall n \in \mathbb{N}$, $\|A_\varepsilon^n\|_1 \geq \|A_{\varepsilon'}^n\|_1$.
$\rho(A_\varepsilon) = \lim_{n\to+\infty} \|A_\varepsilon^n\|_1^{1/n} \geq \lim_{n\to+\infty} \|A_{\varepsilon'}^n\|_1^{1/n} = \rho(A_{\varepsilon'})$.
Donc $\varepsilon \mapsto \rho(A_\varepsilon)$ est une fonction croissante minorée par 0.
Posons $\rho = \lim_{\varepsilon\to 0} \rho(A_\varepsilon) \geq \rho(A)$.
$Ax = \lim_{k\to+\infty} A_{\varepsilon_k}x_{\varepsilon_k} = \lim_{k\to+\infty} \rho(A_{\varepsilon_k})x_{\varepsilon_k} = \lim_{k\to+\infty} \rho(A_{\varepsilon_k}) \lim_{k\to+\infty} x_{\varepsilon_k} = \rho x \geq \rho(A)x$
Or $\rho \leq \rho(A)$ d'après la définition du rayon spectral, d'où $\rho = \rho(A)$ et $Ax = \rho(A)x$, x positif non nul.

(ii) Il reste à montrer que x est strictement positif.

Or, A étant irréductible positive, $(I + A)^{d-1}$ est une matrice strictement positive d'après le lemme (1.9).

$(I + A)^{d-1}x = (1 + \rho(A))^{d-1}x > 0$, x étant positif non nul.

$x = \dfrac{1}{(1 + \rho(A))^{d-1}}(I + A)^{d-1}x > 0$.

x est strictement positif.

(iii) $\rho(A)$ étant valeur propre de A, $1 + \rho(A) = \rho(I + A)$ est valeur propre de $(I + A)$.

Supposons que $\rho(A)$ soit une valeur propre géométriquement multiple de A.

$(1 + \rho(A))^{d-1} \geq \rho((I + A)^{d-1}) \geq (1 + \rho(A))^{d-1}$ car $(I + A)^{d-1}x = (1 + \rho(A))^{d-1}x$.

Alors $(1 + \rho(A))^{d-1} = \rho((I + A)^{d-1})$ ([Hor90], p. 507) est valeur propre multiple de $(I + A)^{d-1}$.

Or $(I+A)^{d-1}$ est strictement positive : c'est impossible d'après le théorème de Perron-Frobénius.

$\rho(A)$ est une valeur propre géométriquement simple de A.

$\square$

On notera qu'il peut maintenant exister d'autres valeurs propres de module égal à $\rho(A)$. Cependant, $\rho(A)$ reste une valeur propre géométriquement simple (et même, en fait, algébriquement simple - on pourra consulter [Hor90], p.508), et toutes les autres valeurs propres sont de partie réelle strictement inférieure à $\rho(A)$.

Définition 1.13 (Valeur propre principale).

Soit A une matrice irréductible, dont tous les coefficients hors de la diagonale sont positifs.

Alors il existe un unique réel λ tel que λ soit valeur propre géomériquement simple de A, qu'il existe un vecteur propre associé strictement positif, et que toute autre valeur propre soit de partie réelle strictement inférieure à λ.

On appelle λ la valeur propre principale de A. Le vecteur propre associé dont la somme des coordonnées vaut 1 est appelé vecteur propre de Perron.

La proposition suivante fournit une caractérisation de la valeur propre principale d'une telle matrice, caractérisation qui sera utile en seconde partie ([Var62], pp. 27-28).

Proposition 1.14 (Caractérisation de Collatz-Wielandt).

Soit A une matrice irréductible, dont tous les coefficients hors de la diagonale sont positifs. Soit λ sa valeur propre principale.

Alors $\lambda = \inf\{r \in \mathbb{R},\ \exists Y > 0,\ AY \leq rY\}$.

Démonstration.

Soit A une telle matrice.

Quitte à lui ajouter une homothétie, on peut supposer A irréductible positive.

Pour tout vecteur x non nul, notons $r_x = \max\limits_{i \in \{1,\ldots,d\},\, x_i \neq 0} \left\{ \dfrac{(Ax)_i}{x_i} \right\}$.

Posons $r = \inf\limits_{x \geq 0} \{r_x\}$.

Pour tout x, $r_x \leq d \max_{(i,j)\in\{1,\ldots,d\}^2} |A_{ij}|$: r existe bien. $r = \inf\{r \in \mathbb{R},\ \exists Y > 0,\ AY \leq rY\}$

Pour tout $\alpha > 0$, $r_{\alpha x} = r_x$: on peut prendre la borne inférieure sur l'intersection P entre la sphère de rayon 1 et $(\mathbb{R}_+)^d$, qui est compacte.

Posons $Q = \{(I + A)^{d-1}x,\ x \in P\}$. P étant compact, Q est compact.

$Ax \leq r_x x$ donc $A(I + A)^{d-1}x \leq r_x(I + A)^{d-1}x$, $(I + A)^{d-1}$ étant positive.

Donc $r_{(I+A)^{d-1}x} \leq r_x$.

Donc on peut prendre la borne inférieure sur Q : $r = \inf_{x \in Q} \{r_x\}$.

$(I + A)^{d-1}$ étant strictement positive et les vecteurs de P étant positifs, les vecteurs de Q sont strictement positifs.

L'application $x \mapsto r_x$ est donc continue sur Q, en tant que maximum d'un nombre fini de fonctions continues.

Q étant compact, cette application atteint sa borne inférieure : il existe y strictement positif tel que $r_y = r$.

$r_y = \inf\{r \in \mathbb{R},\ \exists x > 0,\ \ Ax \leq rx\}$.

Supposons que $r_y y \neq Ay$.

Alors $z = r_y y - Ay$ est positif non nul.

$r_{(I+A)^{d-1}z} < r_y$: c'est absurde.

Donc r est valeur propre réelle strictement positive de A ; un vecteur propre associé est strictement positif.

On montrera en troisième partie (cf. démonstration du théorème de Krein-Rutman) que si une valeur propre est strictement positive et qu'un vecteur propre associé est strictement positif, dans le cas d'une matrice strictement positive, alors cette valeur propre est la valeur propre principale.

Quitte à approcher A par des matrices strictement positives, on a bien que r est la valeur propre principale de A. □

1.4 Entropie relative généralisée

Soit A une matrice positive, sauf peut-être sur la diagonale, et irréductible ; soit λ sa valeur propre principale. Considérons l'équation différentielle suivante :

$$\begin{cases} \dfrac{d}{dt} m(t) = A.m(t) \\ m(0) = m_0 \end{cases} . \tag{1.4}$$

La solution de cette équation peut tendre vers 0, converger vers un vecteur non nul ou diverger selon le signe de λ si la condition initiale est positive non nulle. Pour renormaliser la solution, on considère l'équation suivante :

$$\begin{cases} \dfrac{d}{dt} n(t) = (A - \lambda.Id).n(t) \\ n(0) = n_0 \end{cases} . \tag{1.5}$$

Ce système admet une unique solution définie sur $\mathbb{R}$. La solution du système d'origine est $m(t) = n(t)e^{\lambda t}$. Le corollaire du théorème de Perron-Frobénius assure l'existence et l'unicité des vecteurs N (vecteur colonne) et φ (vecteur ligne) vérifiant :

$$\begin{cases} AN = \lambda N \\ N > 0 \\ \displaystyle\sum_{i=1}^{d} N_i = 1 \end{cases} , \quad \begin{cases} \varphi A = \lambda \varphi \\ \varphi > 0 \\ \displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i = 1 \end{cases} . \tag{1.6}$$

On peut maintenant montrer que certaines fonctions bien choisies, issues de fonctions convexes, décroissent au cours du temps ([Per07], pp. 160-161). La notion d'entropie relative se réfère à des fonctionnelles dépendant des valeurs initiales des paramètres du système, et décroissant au cours du temps, dans le cas d'un sysètme conservatif. Ici, on l'applique à des systèmes non conservatifs, d'où la notion d'entropie relative généralisée.

Définition 1.15 (Entropie relative généralisée).

On appelle entropie relative généralisée la quantité $\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right)$, *où* H *est une fonction convexe différentiable.*

Théorème 1.16 (Inégalité entropique).

Soit H *une fonction convexe différentiable sur* $\mathbb{R}$. *Soit* n *la solution de l'équation* (1.5). *Alors :*

$$\forall t \in \mathbb{R},\ \frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) \leq 0.$$

Démonstration.

Posons $\tilde{A} = A - \lambda.Id$.

Soit $i \in 1, ..., d$.

D'après l'équation (1.5),

$$\frac{d}{dt}H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = \left(\frac{d}{dt}n_i(t)\right)\frac{1}{N_i}H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = \sum_{j=1}^{d}\tilde{A}_{ij}n_j(t)\frac{1}{N_i}H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right).$$

De là on tire :

$$\frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d}\varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = \sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}\tilde{A}_{ij}\varphi_i N_j \frac{n_j(t)}{N_j}H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right). \tag{1.7}$$

De plus, $\tilde{A}.N = 0$ d'où, pour tout i dans $\{1, ..., d\}$:

$$0 = \sum_{j=1}^{d}\tilde{A}_{ij}N_j = \sum_{j=1}^{d}\tilde{A}_{ij}\varphi_i N_j \frac{n_i(t)}{N_i}H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right).$$

On somme sur i et on soustrait cette égalité à l'égalité (1.7). Les termes diagonaux se compensent, et $\tilde{A}_{ij} = A_{ij}$ hors de la diagonale.

$$\frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d}\varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = \sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}A_{ij}\varphi_i N_j H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right)\left(\frac{n_j(t)}{N_j} - \frac{n_i(t)}{N_i}\right). \tag{1.8}$$

D'autre part, on a $\tilde{A}.N = 0$ et $\varphi.\tilde{A} = 0$ d'où :

$$0 = \sum_{j=1}^{d}\tilde{A}_{ij}N_j = \sum_{j=1}^{d}\varphi_i\tilde{A}_{ij}N_j H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = \sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}\varphi_i\tilde{A}_{ij}N_j H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right).$$

$$0 = \sum_{i=1}^{d}\varphi_j\tilde{A}_{ij} = \sum_{i=1}^{d}\varphi_i\tilde{A}_{ij}N_j H'\left(\frac{n_j(t)}{N_j}\right) = \sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}\varphi_i\tilde{A}_{ij}N_j H\left(\frac{n_j(t)}{N_j}\right).$$

$$0 = \sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}\varphi_i A_{ij}N_j\left(H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) - H\left(\frac{n_j(t)}{N_j}\right)\right).$$

On retranche cette quantité nulle à (1.8) :

$$\frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d}\varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) =$$

$$\sum_{i=1}^{d}\sum_{j=1}^{d}\varphi_i\tilde{A}_{ij}N_j\left(H'\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right)\left(\frac{n_j(t)}{N_j} - \frac{n_i(t)}{N_i}\right) + H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) - H\left(\frac{n_j(t)}{N_j}\right)\right). \tag{1.9}$$

La matrice A étant positive hors de la diagonale, les A_{ij} sont positifs pour $i \neq j$; de plus, le théorème de Perron-Frobénius assure la stricte positivité des φ_i et des N_i pour tout i, et les termes diagonaux s'annulent.

La fonction H étant convexe, elle est au-dessus de toutes ses tangentes, ce qui implique que tous les termes sommés sont négatifs, d'où le résultat. □

Ce résultat, appliqué à des fonctions convexes judicieusement choisies, permet de démontrer des résultats intéressants sur les populations étudiées : quantités invariantes, bornes sur d'autres quantités... ([Per07], pp. 160-161)

Corollaire 1.17 (Quelques inégalités)**.**
Soit n la solution de l'équation (1.5)*. Alors :*

(i) $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_i(t) = \sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_{0,i}$. *Notons ρ cette quantité.*

(ii) $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_i(t) 1_{\{n_i(t)\geq 0\}}(t) \leq \sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_{0,i} 1_{\{n_{0,i}\geq 0\}}$.
De même, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_i(t) 1_{\{n_i(t)\leq 0\}}(t) \geq \sum_{i=1}^{d} \varphi_i n_{0,i} 1_{\{n_{0,i}\leq 0\}}$.

(iii) $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i |n_i(t)| \leq \sum_{i=1}^{d} \varphi_i |n_{0,i}|$.

(iv) Soient K_{inf} et K_{sup} des réels tels que $K_{inf}N \leq n_0 \leq K_{sup}N$. Alors $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $K_{inf}N \leq n(t) \leq K_{sup}N$.

Démonstration.

(i) se déduit du théorème précédent en prenant pour fonctions convexes $x \mapsto x$ et $x \mapsto -x$.

(ii) se déduirait de ce même théorème en prenant pour fonction convexe $x \mapsto x_+$ tout d'abord, puis $x \mapsto x_-$. Cependant, ces fonctions ne sont pas différentiables en 0 ; on va donc approcher $x \mapsto x_+$ par une suite de fonctions différentiables sur $\mathbb{R}$.
Posons, pour x réel et n entier naturel, $P_n(x) = 0$ si $x < 0$, $P_n(x) = n\frac{x^2}{2}$ si $0 \leq x < 1/n$ et $P_n(x) = x - \frac{1}{2n}$ si $1/n \leq x$.
Soit n un entier naturel ; la fonction P_n ainsi définie est continue et différentiable en tout point. Elle est de plus convexe.
D'après le théorème précédent, $\forall t \in \mathbb{R}$, $\displaystyle\frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i P_n\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) \leq 0$.
En intégrant, on a $\forall t \in \mathbb{R}$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i P_n\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) \leq \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i P_n\left(\frac{n_{0,i}}{N_i}\right)$.
Or, pour tout x réel, $\displaystyle\lim_{n\to+\infty} P_n(x) = x_+$.
En passant à la limite, on a donc le premier résultat annoncé :
$\forall t \in \mathbb{R}$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right)_+ \leq \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_{0,i}}{N_i}\right)_+$.
La méthode est identique pour le deuxième résultat.

(iii) se déduit des deux inégalités précédentes.

(iv) se déduit du théorème en prenant pour fonctions convexes $x \mapsto ((x - K_{sup})_+)^2$ et $x \mapsto ((K_{inf} - x)_+)^2$, qui sont bien continues, différentiables et convexes sur $\mathbb{R}$.
En effet, prenons par exemple $H : x \mapsto ((x - K_{sup})_+)^2$. H est une fonction positive.
$\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_{0,i}}{N_i}\right) = 0$ donc $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) \leq 0$.

De plus, $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) \geq 0$ d'où $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = 0$.

Or tous les φ_i et les N_i sont strictement positifs d'après le corollaire du théorème de Perron-Frobénius.

Donc $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $\forall i \in \{1, ..., d\}$, $H\left(\frac{n_i(t)}{N_i}\right) = 0$, d'où le résultat.

□

Enfin, on peut aussi démontrer grâce à ce théorème la convergence exponentielle de la solution du système (1.5) vers ρN ([Per07]). Ce résultat implique que la structure en temps grand d'une population ne dépend pas de sa structure initiale si on dispose d'un tel modèle, et que la convergence est rapide.

Corollaire 1.18 (Convergence exponentielle)**.**
Soit n la solution de l'équation (1.5)*. Alors il existe $\alpha > 0$ tel que, pour tout t,*

$$\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \rho\right)^2 \leq e^{-\alpha t} \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_{0,i}}{N_i} - \rho\right)^2.$$

Tout d'abord, on doit démontrer une inégalité de trou spectral : en effet, la partie réelle de la valeur propre principale est strictement supérieure à celles des autres valeurs propres ; il y a un trou dans le spectre de la matrice, qui permet d'obtenir la convergence exponentielle (plus cet écart est grand, plus la décroisane sera rapide).

Lemme 1.19 (Inégalité de trou spectral)**.**

Il existe $\alpha > 0$ tel que, pour tout $m = (m_i)_{i\in\{1,...,d\}} \in \mathbb{R}^d$ tel que $\sum_{i=1}^{d} \varphi_i m_i = 0$,

$$\sum_{i,j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{m_j}{N_j} - \frac{m_i}{N_i}\right)^2 \geq \alpha \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{m_i}{N_i}\right)^2.$$

Démonstration.

Si m est nul, ce résultat est évident. Supposons m non nul.

L'application $v \mapsto \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{v_i}{N_i}\right)^2$ définit le carré d'une norme sur $\mathbb{R}^d$.

Quitte à renormaliser m, on peut supposer que $\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{m_i}{N_i}\right)^2 = 1$.

Supposons qu'il n'existe pas de tel α.

$\sum_{i,j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{m_j^k}{N_j} - \frac{m_i^k}{N_i}\right)^2$ est positif (les termes diagonaux s'annulent, les autres sont positifs), et on peut choisir m pour que cette quantité soit inférieure à $1/k$ pour tout k dans $\mathbb{N}^*$.

Alors il existe une suite $(m^k)_{k\in\mathbb{N}}$ de vecteurs de $\mathbb{R}^d$ telle que, pour tout k,

$$\sum_{i=1}^{d} \varphi_i m_i^k = 0, \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{m_i^k}{N_i}\right)^2 = 1 \text{ et } \sum_{i,j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{m_j^k}{N_j} - \frac{m_i^k}{N_i}\right)^2 \leq \frac{1}{k}.$$

Or il s'agit d'une suite d'éléments de la boule unité fermée de $\mathbb{R}^d$ pour la norme définie précédemment, qui est un compact de $\mathbb{R}^d$.

Soit donc $\tilde{m}$ une valeur d'adhérence de cette suite.

Par passage à la limite :

$$\sum_{i=1}^{d} \varphi_i \tilde{m}_i = 0, \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{\tilde{m}_i}{N_i}\right)^2 = 1 \text{ et } \sum_{i,j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{\tilde{m}_j}{N_j} - \frac{\tilde{m}_i}{N_i}\right)^2 = 0.$$

Soient i et j dans $\{1, ..., d\}$.

A étant irréductible, il existe i_1, ..., i_k dans $\{1, ..., d\}$ tels que, pour tout c dans $\{1, ..., k-1\}$, $A_{i_c i_{c+1}}$ soit non nul, $i = i_1$, $j = i_k$.

Alors, d'après cette dernière égalité, pour tout c dans $\{1, ..., k-1\}$, $\dfrac{\tilde{m}_{i_c}}{N_{i_c}} = \dfrac{\tilde{m}_{i_{c+1}}}{N_{i_{c+1}}}$.

Donc $\dfrac{\tilde{m}_i}{N_i} = \dfrac{\tilde{m}_j}{N_j}$.

Donc il existe ν réel tel que, pour tout i dans $\{1, ..., d\}$, $\dfrac{\tilde{m}_i}{N_i} = \nu$.

Alors $\nu^2 \displaystyle\sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i = 0$ donc $\nu = 0$.

Donc $\tilde{m} = 0$, ce qui contredit le fait que $\tilde{m}$ soit valeur d'adhérence d'une suite d'éléments de la sphère unité pour la norme définie ci-dessus. □

On peut maintenant démontrer la convergence exponentielle des solutions de l'équation (1.5) vers leur limite.

Démonstration.

Soit H la fonction qui à x associe $(x-\rho)^2$. H est convexe différentiable.

$$\frac{d}{dt} \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \rho \right)^2$$

$$= - \sum_{i=1}^{d} \sum_{j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \frac{n_j(t)}{N_j} \right)^2 + 2\rho \sum_{i=1}^{d} \sum_{j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \frac{n_j(t)}{N_j} \right)$$

$$= - \sum_{i=1}^{d} \sum_{j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \frac{n_j(t)}{N_j} \right)^2 \text{ en application de l'égalité (1.9).}$$

$$\frac{d}{dt} \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \rho \right)^2 = - \sum_{i=1}^{d} \sum_{j=1}^{d} \varphi_i A_{ij} N_j \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \frac{n_j(t)}{N_j} \right)^2 \leq 0.$$

D'après le lemme (1.19), pour tout t,

$$\frac{d}{dt} \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \rho \right)^2 \leq -\alpha \sum_{i=1}^{d} \varphi_i N_i \left(\frac{n_i(t)}{N_i} - \rho \right)^2.$$

Le lemme de Grönwall donne alors le résultat. □

Remarque 1.20 (Cas conservatif).

Dans le cas conservatif (première sous-partie), la somme des coefficients de chacune des colonnes vaut 0 ; toutes les coordonnées du vecteur φ valent donc 1. On retrouve les résultats annoncés sur les processus markoviens (et même des résultats plus forts, tels que la convergence exponentielle).

Dans le cas général, on peut généraliser l'utilisation paramètre de Malthus, en le définissant comme la valeur propre principale du système d'équations correspondant. Un paramètre de Malthus strictement positif caractérise une population qui explose ; un paramètre de Malthus strictement négatif caractérise une population qui s'éteint.

1.5 Application au cycle cellulaire

Dans le processus de mitose, avant de se diviser, chaque cellule doit traverser plusieurs phases :

(1) **Phase $\mathbf{G_0}$** : la cellule est au repos, dans le sens où elle ne prépare pas de division (phase de quiescence). C'est le cas de la plupart des cellules des tissus d'un organisme

(hors période de croissance). Cette phase peut être inexistante ou durer une vie entière selon les conditions et les cellules considérées ; on estime ici sa durée à 5 heures (T_0) en moyenne dans le cas d'un cancer.

(2) **Phase $\mathbf{G_1}$** : la cellule croît, sans modification de son matériel génétique. Cette phase est de durée variable, de quelques dizaines de minutes à plusieurs jours ; on prendra ici comme durée caractéristique 20 heures (T_1). La cellule peut éventuellement retourner en phase G_0 ; par la suite, on notera θ la proportion de cellules en phase G_1 qui retournent en phase G_0. Il peut aussi y avoir apoptose (mort cellulaire programmée) ; le taux d'apoptose sera noté μ.

(3) **Phase S** : la cellule duplique son matériel génétique (doublement du nombre de chromosomes). Cette phase se déroule sur environ 10 heures (T_S).

(4) **Phase $\mathbf{G_2}$** : la cellule croît à nouveau. Cette phase dure environ 3 heures (T_2).

(5) **Phase M** : la cellule se divise et donne naissance à deux cellules filles en phase G_1. Cette phase est ici assimilée à la phase précédente (phase G_2).

Les données numériques sont tirées de [RCS06], et s'appliquent à des celules tumorales.

Soit $n_{G_0}(t)$ le nombre de cellules en phase G_0 à l'instant t ; on définit de façon similaire $n_{G_1}(t)$, $n_S(t)$ et $n_{G_2}(t)$.

Posons $n(t) = (n_{G_0}(t), n_{G_1}(t), n_S(t), n_{G_2}(t))^t$.

$\dfrac{dn}{dt}(t) = An(t)$, où A est la matrice suivante :

$$A = \begin{pmatrix} -1/T_0 & \theta/T_1 & 0 & 0 \\ 1/T_0 & -1/T_1 - \mu & 0 & 2/T_2 \\ 0 & (1-\theta)/T_1 & -1/T_S & 0 \\ 0 & 0 & 1/T_S & -1/T_2 \end{pmatrix}.$$

On peut remarquer que la valeur propre principale de cette matrice est nulle quand $\mu = (1-\theta)/T_1$; en effet, l'image du vecteur (1/2,1/2,1,1) est nulle, donc 0 est valeur propre, et on peut vérifier que les autres valeurs propres sont négatives ou complexes non réelles. Concrètement, dans cette situation, autant de cellule en phase G_1 passent en phase S, et donc se dédoublent, ou meurent : la population est donc constante sur le long terme. Ceci donne une relation entre la proportion de cellules passant en phase de quiescence et le taux d'apoptose dans une population stationnaire. Cependant, dans le cas d'un cancer (ou plus généralement d'un tissu quelconque), soit la population croît, donc le paramètre de Malthus est non nul, soit une grande partie des cellules est en phase de quiescence pour une longue durée. Les deux situations peuvent même coexister ([RCS06]).

1.5.1 Cas sans apoptose, sans phase de quiescence

Seuls trois états sont atteignables : G_1, S et G_2/M. On réduit la matrice A à sa sous-matrice 3×3 inférieure droite.

$$A' = \begin{pmatrix} -1/T_1 & 0 & 2/T_2 \\ 1/T_1 & -1/T_S & 0 \\ 0 & 1/T_S & -1/T_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -0,05 & 0 & 2/3 \\ 0,05 & -0,1 & 0 \\ 0 & 0,1 & -1/3 \end{pmatrix}.$$

Cette matrice a pour valeurs propres (approchées à 10^{-3}) :

$$\begin{cases} 0,025 \\ -0,254 + 0,055i \\ -0,254 - 0,055i \end{cases}.$$

Sa valeur propre principale est donc, à 10^{-3} près, $\lambda = 0,025$, ce qui correspond à un doublement de population toutes les 28 heures environ. Cette durée est inférieure à la somme des durées des phases G_1,S et G_2/M ; en effet, dans ce modèle, une cellule peut passer très peu de temps dans une phase donnée, ce qui globalement diminue le temps nécessaire pour que la population double. Il existe des modèles plus réalistes dans lesquels chacune des phases du cycle cellulaire est structurée en âge, ce qui permet de faire dépendre le taux de passage d'un état au suivant du temps passé dans cet état (voir par exemple [CMP05]).

Les vecteurs propres de Perron associés à cette valeur propre, pour le problème initial comme pour le problème dual, sont (les coefficients sont toujours donnés à 10^{-3} près) :

$$N = \begin{pmatrix} 0,661 \\ 0,265 \\ 0,074 \end{pmatrix}, \ \varphi = \begin{pmatrix} 0,837 \\ 1,250 \\ 1,559 \end{pmatrix}.$$

D'après ce qui précède :

(1) Le paramètre de Malthus associé à cette population est de $0,025h^{-1} = 0,592j^{-1}$.

(2) La composition de la population converge exponentiellement vers 66% de cellules en phase G_1, 27% de cellules en phase S et 7% de cellules en phase G_2/M (aux arrondis près).

(3) La quantité $(0,837n_{G_1} + 1,250n_S + 1,559n_{G_2})e^{-0,025t}$ est conservée (toujours aux arrondis près).

Avant de passer au cas continu, qui permet d'aborder les population structurées selon une variable continue (âge, taille, etc.), il peut être intéressant de voir ce qui se passe quand les coefficients de la matrice de transition dépendent périodiquement du temps. Cela permet d'étudier ce qui se passe quand les populations sont soumises à un contrôle circadien ou saisonnier.

2 Dimension finie, coefficients périodiques

2.1 Théorie de Floquet, entropie

Soit $T > 0$. On suppose maintenant que les coefficients de la matrice de transition A dépendent du temps, sont T-périodiques et strictement positifs (sauf éventuellement sur la diagonale), et que $t \mapsto A(t)$ est intégrable sur $[0, T]$. Ceci permet de modéliser, par exemple, l'effet du cycle circadien ou de l'alternance des saisons sur les systèmes étudiés.

On considère donc le système suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dm}{dt}(t) = A(t).m(t) \\ m(0) = m_0 \end{cases} \tag{2.1}$$

Par linéarité de ce système, il existe une application $t \mapsto R(t)$ dans l'espace des matrices de taille $d \times d$ telle que, pour toute condition initiale m_0 et pour tout t, $m(t) = R(t)m_0$. On a alors $R(t+T) = R(t)R(T) = R(T)R(t)$ et, pour tout entier nature n, $R(t+nT) = R(t)R(T)^n$ par récurrence.

De façon similaire, on veut démontrer la décroissance de certaines fonctionnelles bien choisies. On cherche tout d'abord à se ramener au théorème de Perron-Frobénius.

Théorème 2.1 (Floquet)**.**

Soit $t \mapsto A(t) \in M_n(\mathbb{R})$ une application T-périodique, telle que tous les coefficients soient positifs pour tout t (sauf éventuellement sur la diagonale), et que l'intégrale de A sur une période soit irréductible positive hors de la diagonale.

Il existe une application T-périodique $t \mapsto Q(t)$ de $\mathbb{R}$ dans $\mathcal{M}_d(\mathbb{R})$ et une matrice B irréductible positive hors de la diagonale telles que, pour tout t dans $\mathbb{R}_+$, $R(t) = Q(t)e^{tB}$.

Démonstration.

On a $R(T) = e^{\int_0^T A(s)ds} = e^{TB}$, où B est irréductible, positive hors de la diagonale, en tant que moyenne arithmétique de A sur une période.

On définit $Q(t)$ sur $[0, T]$ par $Q(t) = R(t)e^{-tB}$.

Soit t un réel positif. $t = nT + \tau$, $\tau \in [0, T]$.

$R(t) = R(\tau)R(T)^n = Q(\tau)e^{\tau B}e^{nTB} = Q(t)e^{tB}$. □

Cette décomposition permet de transporter la notion de valeur propre principale (appelée ici non plus valeur propre de Perron mais valeur propre de Floquet) du cas à coefficients constants à ce cas-ci.

Corollaire 2.2 (Valeur propre principale)**.**

Il existe un réel λ_{per}, tel que l'équation $\dfrac{dn}{dt}(t) = (A(t) - \lambda)n(t)$ admette une unique solution strictement positive T-périodique $N(t)$, telle que $\displaystyle\sum_{n=1}^{d} \int_0^T N_i(t)dt = 1$, pour $\lambda = \lambda_{per}$, et n'admette pas de solution T-périodique non nulle pour λ différent de λ_{per}, et de partie réelle supérieure ou égale à λ_{per}.

Démonstration.

Soit λ la valeur propre principale de la matrice B issue de la décomposition du théorème (2.1), et N_0 le vecteur propre de Perron associé.

Soit t un réel positif.

$R(t)N_0 = Q(t)e^{tB}N_0 = Q(t)e^{\lambda t}N_0 = e^{\lambda t}Q(t)N_0$.

Posons $N(t) = Q(t)N_0$.

$N(t) = e^{-\lambda t}R(t)N_0$.

En dérivant, on obtient bien $\dfrac{dN}{dt}(t) = (A(t) - \lambda Id)N(t)$.

Supposons maintenant que, pour un certain λ, il existe une solution T-périodique non nulle à l'équation $\frac{dn}{dt}(t) = (A(t) - \lambda)n(t)$. Notons M cette solution.

Pour tout t, $M(t) = e^{-\lambda t}R(t)M_0 = e^{-\lambda t}e^{tB}Q(t)M_0$.

En particulier, pour $t = T$, $M_0 = e^{T(B-\lambda Id)}M_0$, avec M_0 non nul.

M_0 est vecteur propre de $e^{T(B-\lambda Id)}$ pour la valeur propre 1, donc de $B - \lambda Id$ pour la valeur propre 0.

M_0 est vecteur propre de B, pour la valeur propre λ.

D'après les résultats de la première partie, λ est de partie réelle strictement inférieure à la partie réelle de la valeur propre principale de B.

Il suffit de prendre pour λ_{per} la valeur propre principale de B. □

On pose de plus φ comme étant la solution t-périodique de l'équation $\frac{dn}{dt}(t) = (A^t(t) - \lambda_{per}Id)n(t)$ telle que $\sum_{n=1}^{d}\int_0^T \varphi_i(t)N_i(t)dt = 1$.

Si $m(t)$ est solution de (2.1), on renormalise de la même façon qu'en première partie en considérant $m(t)e^{-\lambda_{per}t}$. On étudie maintenant le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt}(t) = (A(t) - \lambda_{per}Id)n(t) \\ n(0) = n_0 \end{cases}. \tag{2.2}$$

Les résultats obtenus quand les coefficients sont constants s'appliquent aussi dans le cadre de la théorie de Floquet ([Per07], pp. 163-164).

Théorème 2.3 (Inégalité entropique).
Soit H une fonction convexe différentiable sur $\mathbb{R}$. Soit n la solution de l'équation (2.2). *Alors :*

$$\forall t \in \mathbb{R},\ \frac{d}{dt}\sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)N_i(t)H\left(\frac{n_i(t)}{N_i(t)}\right) \le 0.$$

La démonstration est exactement identique à celle de la première partie. On en déduit des inégalités similaires à celles de la première partie.

Corollaire 2.4 (Quelques inégalités).
Soit n la solution de l'équation (2.2). *Alors :*

(i) $\forall t \in \mathbb{R}_+,\ \sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)n_i(t) = \sum_{i=1}^{d}\varphi_{0,i}n_{0,i}$. *Notons ρ cette quantité.*

(ii) $\forall t \in \mathbb{R}_+,\ \sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)n_i(t)1_{\{n_i(t)\ge 0\}}(t) \le \sum_{i=1}^{d}\varphi_{0,i}n_{0,i}1_{\{n_{0,i}\ge 0\}}$.

De même, $\sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)n_i(t)1_{\{n_i(t)\le 0\}}(t) \ge \sum_{i=1}^{d}\varphi_{0,i}n_{0,i}1_{\{n_{0,i}\le 0\}}$.

(iii) $\forall t \in \mathbb{R}_+,\ \sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)|n_i(t)| \le \sum_{i=1}^{d}\varphi_{0,i}|n_{0,i}|$.

(iv) Soient K_{inf} et K_{sup} des réels tels que $K_{inf}N \le n_0 \le K_{sup}N$. Alors $\forall t \in \mathbb{R}_+$, $K_{inf}N \le n(t) \le K_{sup}N$.

(v) Si de plus $A(t)$ est irréductible pour tout t, alors il existe $\alpha > 0$ tel que, pour tout t,

$$\sum_{i=1}^{d}\varphi_i(t)N_i(t)\left(\frac{n_i(t)}{N_i(t)} - \rho\right)^2 \le e^{-\alpha t}\sum_{i=1}^{d}\varphi_{0,i}N_{0,i}\left(\frac{n_{0,i}}{N_{0,i}} - \rho\right)^2.$$

Démonstration.

Les quatres premiers résultats se démontrent exactement de la même façon qu'en première partie.

Pour le résultat sur la décroissance exponentielle, la seule nuance est au niveau de la démonstration de l'inégalité de trou spectral.

La compacité de la suite $(m^k)_{k\in\mathbb{N}}$ se déduit du théorème d'Arzela-Ascoli : les évaluations sont uniformément bornées par construction des fonctions m^k, et comme la dérivée de $m^k(t)$ est $A(t)m^k(t)$, les dérivées sont elles aussi uniformément bornées (et donc la suite de fonction est uniformément continue).

De là, on tire l'existence d'une valeur d'adhérence, pour laquelle la dissipation d'entropie s'annule pour un certain temps t. $A(t)$ étant irréductible, on tire de la même façon que cette valeur d'adhérence est nulle, d'où la contradiction souhaitée. □

2.2 Comparaison des valeurs propres de Perron et de Floquet

On peut comparer les valeurs propres de Perron et de Floquet pour un même système ([CGP07]). Pour cela, supposons que l'on dispose d'une description par une équation différentielle linéaire à coefficients T-périodiques, telle que décrite dans la partie précédente, et déduisons-en une équation linéaire à coefficients constants (auxquels on pourra appliquer les résultats de la première partie).

Soit λ_{per} la valeur propre de Floquet de $A(t)$. Soit $n(t)$ une solution T-périodique dont tous les coefficients sont strictement positifs de l'équation différentielle suivante :

$$\frac{d}{dt}n(t) = (A(t) - \lambda_{per}.Id).n(t) \tag{2.3}$$

Soit $\tilde{A}$ la matrice de taille $d \times d$ à coefficients constants positifs hors de la diagonale, ces coefficients étant donnés par :

(i) $\forall i \in \{1, ..., d\}$, $\tilde{A}_{ii} = \frac{1}{T}\int_0^T A_{ii}(t)dt$.

(ii) $\forall (i,j) \in \{1,...,d\}^2, i \neq j$, $\tilde{A}_{ij} = e^{\frac{1}{T}\int_0^T ln(A_{ij}(t))dt}$.

Autrement dit, pour modéliser le système initial par une équation différentielle linéaire à coefficients constants, on prend la moyenne arithmétique des coefficients sur la diagonale, et la moyenne géométrique hors de la diagonale.

Remarquons que $\forall (i,j) \in \{1,...,d\}^2, i \neq j$, $\tilde{A}_{ij} = e^{\frac{1}{T}\int_0^T ln(A_{ij}(t))dt} \leq e^{\frac{1}{T}\int_0^T A_{ij}(t)dt} < +\infty$, les coefficients de la matrice A étant intégrables sur $[0,T]$.

De même, posons, pour tout i dans $\{1,...,d\}$, $\tilde{n}_i = e^{\frac{1}{T}\int_0^T ln(n_i(t))dt}$.

Soit λ_{const} la valeur propre principale de la matrice $\tilde{A}$.

Proposition 2.5.

Sous les conditions ci-dessus, $\lambda_{const} \leq \lambda_{per}$.

Démonstration.

Supposons que pour tout (i,j) dans $\{1,...,d\}^2, i \neq j$, $A_{ij}(t) > 0$ presque partout.

Alors, pour tout i dans $\{1,...,d\}$, pour tout t dans $\mathbb{R}_+^*$, $n_i(t) > 0$.

$\frac{d(ln(n_i))}{dt}(t) = \frac{1}{n_i(t)}\frac{dn_i}{dt}(t) = \sum_{j=1}^{d} A_{ij}(t)\frac{n_j(t)}{n_i(t)} - \lambda_{per}$

$= \sum_{j\in\{1,..,d\}, j\neq i} exp\left(ln(A_{ij}(t)) + ln(n_j(t)) - ln(n_i(t))\right) + A_{ii}(t) - \lambda_{per}$.

On intègre ceci sur $[0,T]$.

$$0 = \sum_{j\in\{1,..,d\},j\neq i} \frac{1}{T}\int_0^T exp(\ln(A_{ij}(t)) + \ln(n_j(t)) - \ln(n_i(t)))dt + \tilde{A}_{ii}(t) - \lambda_{per}.$$

Or $\frac{dt}{T}$ est un mesure de probabilité sur $[0,T]$. La fonction exponentielle étant convexe, l'inégalité de Jensen donne :

$$0 \geq \sum_{j\in\{1,..,d\},j\neq i} \exp\left(\frac{1}{T}\int_0^T \ln(A_{ij}(t)) + \ln(n_j(t)) - \ln(n_i(t))dt\right) + \tilde{A}_{ii}(t) - \lambda_{per}.$$

$$0 \geq \sum_{j\in\{1,..,d\},j\neq i} \tilde{A}_{ij}\frac{\tilde{n}_j}{\tilde{n}_i} + \tilde{A}_{ii}(t) - \lambda_{per}.$$

$$0 \geq \sum_{j=1}^{d} \tilde{A}_{ij}\frac{\tilde{n}_j}{\tilde{n}_i} - \lambda_{per}.$$

Donc $(\tilde{A}\tilde{n}) \leq \lambda_{per}\tilde{n}$.

Or $\lambda_{const} = \min\{r \in \mathbb{R}_+,\ \exists Y > 0,\ \tilde{A}Y \leq rY\}$ d'après la caractérisation de Collatz-Wielandt de la valeur propre principale (1.14).

Donc $\lambda_{const} \leq \lambda_{per}$.

Ce résultat reste valable dans le cadre plus général de l'énoncé ; ceci peut se démontrer par exemple en ajoutant à A une matrice strictement positive, et en passant à la limite quand la norme de cette matrice strictement positive tend vers 0. □

On peut appliquer ce théorème au cycle cellulaire : si les coefficients de transition dépendent du temps, la croissance cellulaire est plus rapide que si ces coefficients sont moyennés. On a un résultat similaire dans le cas où chacune des phases est structurée en âge, où le taux d'apoptose est périodique mais où les coefficients de transition d'une phase à l'autre dépendent seulement du temps passé dans la première phase (autrement dit, le contrôle circadien s'effectue sur l'apoptose mais pas sur les coefficients de transition) ([CMP05]).

Cependant, si un tel modèle était correct, on devrait observer que les tumeurs croissent moins vite si l'on brise le rythme circadien, par exemple à l'aide de médicaments ; en pratique, on observe le contraire. Si l'on reste dans le cadre de ce modèle, cela signifie que le contrôle circadien s'effectue non seulement sur l'apoptose, mais aussi sur les transitions d'une phase à une autre (dans ce dernier cas, il n'y a pas de résultat aussi clair). C'est bien sûr oublier que les cellules cancéreuses ont de nombreux moyens d'échapper aux régulations de l'organisme (pas d'inhibition de la croissance en cas de sur-population, par exemple).

Afin de pouvoir utiliser des modèles plus évolués, comme ceux faisant intervenir des populations structurées en taille ou en âge, on a besoin de passer au continu, et d'avoir des équivalents des théorèmes vus précédemment en dimension infinie (sur les espaces fonctionnels, par exemple).

3 Dimension infinie

Tout d'abord, on va transposer certaines notions vues en dimension finie (vecteurs et matrices positifs, valeur propre principale, etc.) en dimension infinie, notamment grâce à une généralisation du théorème de Perron-Frobénius, le théorème de Krein-Rutman ([DL84]).

3.1 Théorème de Krein-Rutman

Dans toute cette partie, E désigne un espace de Banach réel et $||.||_E$ sa norme. Si T est un opérateur de E dans E, on note T^* son opérateur adjoint.

Définition 3.1 (Cône)**.**
Soit C un fermé de E. On dit que C est un cône s'il vérifie les propriétés suivantes :

(i) $0 \in C$.

(ii) $\forall (u, v) \in C^2,\ \forall (\lambda, \mu) \in \mathbb{R}_+,\ \lambda u + \mu v \in C$.

(iii) $\forall u \in E,\ u \in C$ *et* $-u \in C \Rightarrow u = 0$.

Soit C un cône de E. On définit une relation d'ordre sur E par : $\forall (u, v) \in E^2,\ u \leq v \Leftrightarrow v - u \in C$. En particulier, $C = \{u \in E : u \geq 0\}$.

Définition 3.2 (Cône dual)**.**
Soit C un cône de E. Le cône dual de C est $C^* = \{f \in E^*,\ \forall u \in C\ (f, u) \geq 0\}$.

Le cône dual C^* d'un cône d'intérieur non vide C est un cône de l'espace dual.
En effet, $0 \in C^*$ et $\forall (u, v) \in (C^*)^2,\ \forall (\lambda, \mu) \in \mathbb{R}_+,\ \lambda u + \mu v \in C^*$.
De plus, soit f dans C^* et dans $-(C^*)$.
Pour tout u dans C, $(f, u) = 0$. C étant d'intérieur non vide, l'ensemble de u tels que (f, u) est nul n'est inclu dans aucun hyperplan de E, donc $f = 0$.
Cependant, comme son nom ne l'indique pas, le cône dual d'un cône d'intérieur vide n'est pas forcément un cône : par exemple, dans $\mathbb{R}^2$, $\mathbb{R}_+ \times \{0\}$ est un cône ; si l'on identifie $\mathbb{R}^2$ à son dual, alors le cône dual est $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}$, qui n'est pas un cône.

Définition 3.3 (Positivité d'un opérateur)**.**
Soit C un cône de E. Soit T un opérateur de E dans E.
On dit que T est positif sur C si $T(C) \subset C$, autrement dit si pour tout $u \in E$,si $u \geq 0$ alors $T(u) \geq 0$.
Si de plus $\overset{\circ}{C} \neq \emptyset$, on dit que T est fortement positif si $T(C \setminus \{0\}) \subset \overset{\circ}{C}$.

Exemple 3.4.

(i) Dans $\mathbb{R}^d$, $(\mathbb{R}_+)^d$ est un cône d'intérieur $(\mathbb{R}_+^*)^d$. La relation d'ordre induite sur $\mathbb{R}^d$ par ce cône est la relation d'ordre introduite en première partie.

(ii) Soit $p \geq 1$. L'ensemble des fonctions de $L^p(\mathbb{R})$ positives presque partout est un cône de $L^p(\mathbb{R})$. Cependant, ce cône est d'intérieur vide : toute fonction de ce cône peut être approchée par une suite de fonctions non positives presque partout ; si f appartient à ce cône, il suffit par exemple de prendre $f_n(x) = 1_{x \notin [n,n+1]} f(x) - 1_{x \in [n,n+1]}(x)/n$.
L'ensemble des fonctions de $L^\infty(\mathbb{R})$ positives presque partout est un cône de $L^\infty(\mathbb{R})$ d'intérieur non vide, car contenant toutes les fonctions essentiellement minorées par un réel strictement positif.
Le cône dual de l'ensemble des fonctions de $L^1(\mathbb{R})$ positives presque partout est l'ensemble des fonctions de $L^\infty(\mathbb{R})$ positives presque partout.
On remarque que le cône dual d'un cône d'intérieur vide peut être un cône d'intérieur non vide.

On peut maintenant introduire un résultat généralisant le théorème de Perron-Frobénius aux opérateurs dans des $\mathbb{R}$-espaces vectoriels de dimension quelconque ([DL84], pp. 221-223).

Théorème 3.5 (Krein-Rutman).

Soit C un cône d'intérieur non vide. Soit T un opérateur compact fortement positif sur C.

Alors le rayon spectral de T, $\rho(T)$, est valeur propre simple de T, et il existe un unique vecteur propre associé de norme 1 dans $\overset{\circ}{C}$.

De plus, le module de toute autre valeur propre est strictement inférieur à $\rho(T)$.

Si, de plus, le cône dual C^* est d'intérieur non vide, alors $\rho(T)$, est valeur propre simple de T^*, il existe un unique vecteur propre associé de norme 1 dans $\overset{\circ}{C^*}$ et le module de toute autre valeur propre de T^* est strictement inférieur à $\rho(T)$.

Ce résultat peut se démontrer à partir du théorème du point fixe de Schauder, qui énonce que toute application continue compacte d'un fermé borné convexe non vide d'un espace de Banach dans lui-même a au moins un point fixe. Ce théorème se déduit lui-même du théorème du point fixe de Brouwer, qui énonce un résultat similaire en dimension finie. Pour une démonstration de ces deux théorèmes, on pourra consulter [Ber77], p. 54 pour le théorème du point fixe de Brouwer et p. 90 pour le théorème du point fixe de Schauder.

Démonstration.

Première étape : montrons que T admet un unique vecteur propre de norme 1 dans C.

Soit $u \in \overset{\circ}{C}$.

T étant fortement positive, $Tu \in \overset{\circ}{C}$ donc $\exists n \in \mathbb{N}$, $Tu - u/n \in \overset{\circ}{C}$, autrement dit $\exists n \in \mathbb{N},\ nTu - u \geq 0$.

Donc, quitte à multiplier T par un scalaire, on peut supposer $Tu \geq u$.

Posons, pour tout $0 < \varepsilon \leq 1$, $C_\varepsilon = \{x \in C,\ x \geq \varepsilon u,\ ||x|| \leq ||T||(1 + \varepsilon||u||)\}$.

C_ε est un fermé borné convexe non vide (car incluant u), et $0 \notin C_\varepsilon$.

Définissons alors T_ε par $\forall x \in C_\varepsilon,\ T_\varepsilon(x) = T(\frac{x}{||x||} + \varepsilon u)$.

T_ε est continu compact. On remarque de plus que :

$\forall x \in C_\varepsilon,\ T_\varepsilon(x) = T(\frac{x}{||x||} + \varepsilon u) = \frac{T(x)}{||x||} + \varepsilon T(u) \geq \varepsilon T(u) \geq \varepsilon u$.

$\forall x \in C_\varepsilon,\ ||T_\varepsilon(x)|| \leq \frac{||T(x)||}{||x||} + \varepsilon||T(u)|| \leq ||T||(1 + \varepsilon u)$.

Donc $T_\varepsilon(C_\varepsilon) \subset C_\varepsilon$

D'après le théorème du point fixe de Schauder, il existe x_ε dans C_ε tel que $T_\varepsilon(x_\varepsilon) = x_\varepsilon$.

Posons, pour tout ε, $\lambda_\varepsilon = \frac{1}{||x_\varepsilon||}$ et $\tilde{x}_\varepsilon = \lambda_\varepsilon x_\varepsilon$.

Alors $\tilde{x}_\varepsilon = \lambda_\varepsilon T(\tilde{x}_\varepsilon + \varepsilon u)$.

En particulier, $\tilde{x}_\varepsilon \geq \lambda_\varepsilon T\tilde{x}_\varepsilon$ et $\tilde{x}_\varepsilon \geq \lambda_\varepsilon \varepsilon Tu \geq \lambda_\varepsilon \varepsilon u$.

Donc $\tilde{x}_\varepsilon \geq \lambda_\varepsilon T\tilde{x}_\varepsilon \geq \lambda_\varepsilon^2 \varepsilon Tu \geq \lambda_\varepsilon^2 \varepsilon u$.

Par récurrence, pour tout entier naturel n, $\tilde{x}_\varepsilon \geq \lambda_\varepsilon^n \varepsilon u$ d'où $\lambda_\varepsilon^{-n}\tilde{x}_\varepsilon - \varepsilon u \in C$.

Si $\lambda_\varepsilon > 1$ alors $-\varepsilon u \in C$ donc $u = 0$, ce qui contredit les hypothèses sur u. On a donc $0 < \lambda_\varepsilon \leq 1$.

Donc, pour tout $\varepsilon \in [0, 1]$, $\{\tilde{x}_\varepsilon, \lambda_\varepsilon\} \in T(B(0, 2 + ||u||)) \times [0, 1]$ compact.

Soit donc $\{x_0, \mu_0\}$ une valeur d'adhérence de $\varepsilon \mapsto \{\tilde{x}_\varepsilon, \lambda_\varepsilon\}$ pour ε tendant vers 0.

$||x_0|| = 1$ et $\mu_0 Tx_0 = x_0$; or $x_0 \in C \setminus \{0\}$ d'où $Tx_0 \in C \setminus \{0\}$ d'où $\mu_0 > 0$.

x_0 étant dans C et T étant fortement positif, $x_0 = \mu_0 Tx_0$ appartient à $C \setminus \{0\}$.

Deuxième étape : vérifions l'unicité d'un tel vecteur propre.

Supposons qu'il existe x_1 distinct de x_0, dans $\overset{\circ}{C}$, tel que $x_1 = \mu_1 Tx_1$, $\mu_1 > 0$.

$-x_1 \notin C$ donc, le complémentaire de C étant ouvert, il existe $n \in \mathbb{N}$ tel que $\frac{x_0}{n} - x_1 \notin C$, soit $x_0 - nx_1 \notin C$.

Alors, pour r négatif, $x_0 - rx_1 \in C$ et pour r plus grand que n, $x_0 - rx_1 \notin C$. Posons $\gamma_1 = sup\{r \in \mathbb{R},\ x_0 - rx_1 \in C\}$. γ_1 est positif.

Pour $r < \gamma_1$, $x_0 - rx_1 = x_0 - \gamma_1 x_1 - (r - \gamma_1)x_1$ est somme d'un élément de C (le premier terme par définition de γ_1, et car C est fermé), et d'un élément de $\overset{\circ}{C}$ donc est dans $\overset{\circ}{C}$.

Pour $r > \gamma_1$, $x_0 - rx_1 \notin C$ par la définition de γ_1.

Par conséquent, $x_0 - \gamma_1 x_1 \in \partial C$; si $x_0 - rx_1 \in \overset{\circ}{C}$ alors $r < \gamma_1$.

$\mu_0 T(x_0 - \gamma_1 x_1) = x_0 - \gamma_1 \frac{\mu_0}{\mu_1} x_1 \in \overset{\circ}{C}$ donc $\gamma_1 \frac{\mu_0}{\mu_1} < \gamma_1$ donc $\mu_0 < \mu_1$.

En intervertissant les rôles de x_0 et x_1, on obtient de même $\mu_1 < \mu_0$, d'où la contradiction souhaitée et l'unicité du vecteur propre.

Troisième étape : montrons que $\lambda_0 = 1/\mu_0$ est valeur propre simple de T.

Soit $x \in E$, $x \notin C \cup -C$, vérifiant $x = \mu T x$ pour un certain μ réel non nul.

Or x_0 est dans $\overset{\circ}{C}$; il existe donc a et b, $a < 0 < b$, tels que, pour tout λ dans $[a, b]$, $x_0 + \lambda x \in \overset{\circ}{C}$.

Le complémentaire de C est ouvert, et x comme $-x$ appartiennent à ce complémentaire : pour λ suffisament grand ainsi que $-\lambda$ suffisament grand, $x_0 + \lambda x \notin C$.

On peut donc supposer $x_0 + ax \in \partial C$ et $x_0 + bx \in \partial C$. Une construction plus rigoureuse se ferait par une méthode similaire à celle employée précédemment.

Quitte à remplacer x par $-x$, on peut encore supposer $b \leq -a$.

$\mu_0 T(x_0 + bx) = x_0 + b\frac{\mu_0}{\mu} x \in \overset{\circ}{C}$.

Donc si $\mu > 0$ alors $b\frac{\mu_0}{\mu} < b$ d'où $\mu > \mu_0$.

De même, $\mu_0 T(x_0 - bx) = x_0 - b\frac{\mu_0}{\mu} x \in \overset{\circ}{C}$.

Donc, si $\mu < 0$ alors $-b\frac{\mu_0}{\mu} < b$ d'où $-\mu > \mu_0$.

Donc $\mu_0 < |\mu|$, ce qui montre que λ_0 et bien valeur propre simple de T.

Quatrième étape : montrons que toute valeur propre de T autre que λ_0 est en norme strictement inférieure à λ_0 (ce qui implique notamment, T étant compact, que λ est bien le rayon specral).

Posons $\tilde{E} = E + iE$, $\tilde{C} = C + iC$, $\tilde{T}(x + iy) = T(x) + iT(y)$. $\tilde{C}$ est un cône de $\tilde{E}$.

Soit $\tilde{x} \in \tilde{E}$, $\tilde{x} \notin C \cup -C$, vérifiant $\tilde{x} = \mu \tilde{T} \tilde{x}$ pour un certain μ complexe non nul. $\tilde{x} = x + iy$.

Soit θ tel que $\mu = |\mu| e^{i\theta}$.

y est linéairement indépendant de x ; sinon, on aurait $x = \mu T x$ ou $y = \mu T y$, avec μ non réel et x et Tx (ou y et Ty) dans le $\mathbb{R}$-espace vectoriel E.

Soit P le plan de $\tilde{E}$ engendré par x et y.

Ni x, ni y, ni aucune de leurs combinaisons linéaires non nulles n'est dans $\tilde{C}$ (conséquence du second point).

La contradiction s'obtient de la même façon qu'au point précédent. □

Remarque 3.6.

On retrouve le théorème de Perron-Frobénius en se plaçant dans l'espace $\mathbb{R}^d$, et en considérant le cône $\mathbb{R}^d_+$.

Soit $(e_i)_{i \in \{1,..,d\}}$ la base canonique de $\mathbb{R}^d$.

Si a est un opérateur qui envoie C dans $\overset{\circ}{C}$, si A est la matrice associée, alors pour tout i dans $\{1, ..., d\}$, toutes les coordonnées de Ae_i sont strictement positives, donc A_{ij} est strictement positif pour tout j dans $\{1, ..., d\}$: A est strictement positive.

3.2 Application à l'équation de division cellulaire

On considère une population structurée en taille, chaque cellule pouvant à tout instant donner naissance à deux cellules-filles. La densité de population vérifie alors les équation suivantes ([Per07], pp. 176-178) :

$$\begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial n}{\partial x}(t,x) + B(x)n(t,x) = \int_x^{+\infty} b(x,y)n(t,y)dy \ \forall t \geq 0,\ \forall x \geq 0 \\ n(t,0) = 0 \ \forall t \geq 0 \\ n(0,x) = n_0(x) \end{cases} . \tag{3.1}$$

$B(x)$ est le taux de naissance de cellules de taille x, $b(x,y)$ le taux de division d'une cellule de taille y en deux cellules de tailles x et $y-x$. Si on pose $b(x,y) = 0$ pour $x > y$, l'intégrale a pour bornes 0 et l'infini.

On cherche à appliquer le théorème de Krein-Rutman à ce système. On se place sur un intervalle fermé borné de $\mathbb{R}$ afin que les opérateur manipulés par la suite soint compacts. Soient $R > 0$ et f dans $\mathcal{C}([0,R])$, on considère l'équation stationnaire suivante :

$$\begin{cases} \frac{dn}{dx}(x) + (\mu + B(x))n(x) - \int_0^R b(x,y)n(y)dy = f(x) \ \forall x \geq 0 \\ n(0) = \varepsilon \int_0^R n(y)dy \end{cases} . \tag{3.2}$$

Théorème 3.7.

Pour ε suffisamment petit et μ suffisamment grand, l'équation (3.2) admet une unique solution dans $\mathcal{C}([0,R])$.

L'opérateur dans $\mathcal{C}([0,R])$ défini par $A : f \mapsto n$ est compact et fortement positif.

Démonstration.

Construction de A

Soit f dans $\mathcal{C}([0,R])$.

Posons, pour m dans $\mathcal{C}([0,R])$, $T(m)$ l'unique solution dans $\mathcal{C}([0,R])$ au système :

$$\begin{cases} \frac{dn}{dx}(x) + (\mu + B(x))n(x) = \int_0^R b(x,y)m(y)dy + f(x) \ \forall x \geq 0 \\ n(0) = \varepsilon \int_0^R m(y)dy \end{cases} .$$

Si $m = m_2 - m_1$ et $n = n_2 - n_1$, n est solution de cette équation pour f nulle.

$$\begin{cases} \frac{d|n|}{dx}(x) + (\mu + B(x))|n(x)| \leq \int_0^R b(x,y)|m(y)|dy \ \forall x \geq 0 \\ |n(0)| \leq \varepsilon \int_0^R |m(y)|dy \end{cases} .$$

En intégrant, on obtient :

$|n(x)|e^{\int_0^x \mu + B(y)dy} \leq \varepsilon \displaystyle\int_0^R |m(y)|dy + \int_0^x e^{\int_0^{x'} \mu + B(t)dt} \int_0^R b(x',y)|m(y)|dydx'$.

Donc :

$$\begin{aligned} |n(x)| &\leq \varepsilon \int_0^R |m(y)|dy + \int_0^x e^{-\int_{x'}^x \mu + B(t)dt} \int_0^R b(x',y)|m(y)|dydx' \\ &\leq \|m\|_\infty \left(\varepsilon R + \int_0^x e^{-\int_{x'}^x \mu + B(t)dt} \int_0^R b(x',y)dydx'\right) \\ &\leq \|m\|_\infty \left(\varepsilon R + \left\|\int_0^R b(.,y)dy\right\|_\infty \int_0^x e^{-\mu(x-x')}\right) \\ &\leq \|m\|_\infty \left(\varepsilon R + \frac{1}{\mu}\left\|\int_0^R b(.,y)dy\right\|_\infty\right) = k\|m\|_\infty. \end{aligned}$$

Donc $\|n\| \leq k\|m\|$.

Pour ε suffisamment petit et μ suffisamment grand, $k < 1$ et T est une contraction stricte, ce qui assure l'existence d'une unique solution à (3.2) dans $\mathcal{C}([0,R])$.

Continuité de A

De la même façon que précédemment :

$$|n(x)|e^{\int_0^x \mu+B(y)dy} \leq \varepsilon \int_0^R |m(y)|dy + \int_0^x e^{\int_0^{x'} \mu+B(t)dt} \int_0^R b(x',y)|m(y)|dydx' + \int_0^x e^{\int_0^{x'} \mu+B(t)dt}|f(x')|dx'.$$

Donc $|n(x)| \leq k\|n\| + \displaystyle\int_0^x |f(x')|dx' \leq k\|n\| + R\|f\|$, ou encore $|n(x)| \leq \dfrac{R}{1-k}\|f\|$.

A est continu.

Forte positivité de A

Supposons f positive.

Alors l'opérateur T utilisé auparavant envoi le cône positif de $\mathcal{C}([0,R])$ dans lui-même, donc $A(f)$ est positif.

Supposons de plus f non nulle. $A(f)$ est non nul.

$n(0) = \varepsilon \displaystyle\int_0^R n(y)dy > 0$.

$n(x) \geq n(0) + \displaystyle\int_0^x e^{\int_0^{x'} \mu+B(t)dt} f(x')dx' > 0$.

$A(f)$ est alors strictement positif. A est donc fortement positif.

Compacité de A

Supposons $\|f\| \leq 1$.

A étant continu, A est borné sur la boule unité de $\mathcal{C}([0,R])$.

$\dfrac{dn}{dx}(x) = -(\mu + B(x))n(x) \displaystyle\int_0^R b(x,y)m(y)dy + f(x)$.

La dérivée de $A(f)$ est donc aussi bornée.

D'après le théorème d'Arzela-Ascoli, $A(B_{\mathcal{C}([0,R])})$ est une partie relativement compacte de $\mathcal{C}([0,R])$.

A est un opérateur compact. $\square$

Le cône $\mathcal{C}([0,R],\mathbb{R}_+)$ et son cône dual sont tous deux d'intérieur non vide.

Pour ε suffisamment petit, il existe un unique λ réel et d'uniques fonction N et φ dans $\mathcal{C}^1([0,R])$ telles que :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dx}(x) + (\lambda + B(x))N(x) = \int_0^R b(x,y)N(y)dy \ \forall x \geq 0 \\ N(0) = \varepsilon \int_0^R N(y)dy, \ N > 0, \ \int_0^R N(y)dy = 1 \end{cases}.$$

$$\begin{cases} -\frac{d\varphi}{dx}(x) + (\lambda + B(x))\varphi(x) = \int_0^R b(x,y)\varphi(y)dy + \varepsilon\varphi(0) \ \forall x \geq 0 \\ \varphi(R) = 0, \ \varphi \geq 0, \ \int_0^R \varphi(y)N(y)dy = 1 \end{cases}.$$

On passe ensuite à la limite quand ε tend vers 0 et quand R tend vers $+\infty$; pour les détails, on pourra consulter ([Per07], pp. 176-178).

3.3 Application à l'équation de renouvellement

On considère une population structurée en âge, de densité $n(t,x)$, où t est le temps et x l'âge. On suppose de plus que les seuls évènements possibles sont le vieillissement et la reproduction à un taux dépendant de l'âge $B(x)$ (en particulier, la mort est négligée sur l'échelle de temps considérée). La densité de population vérifie alors les équation suivantes ([Per07], pp. 55-67) :

$$\begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial n}{\partial x}(t,x) = 0 \ \forall t \geq 0, \, \forall x \geq 0 \\ n(t,0) = \int_0^{+\infty} B(y) n(t,y) dy \\ n(0,x) = n_0(x) \end{cases} . \tag{3.3}$$

On suppose de plus que :

$$\begin{cases} \forall x \geq 0, \, B(x) \geq 0 \\ B \in L^\infty(\mathbb{R}_+) \\ 1 < \int_0^{+\infty} B(y) dy < +\infty \end{cases} . \tag{3.4}$$

On cherche tout d'abord les éléments propres correspondant à la valeur propre principale de ce système. Au vu de sa simplicité, il n'est pas utile ici d'appliquer le théorème de Krein-Rutman.

3.3.1 Eléments propres

Soit λ la valeur propre principale de ce système.
On cherche un vecteur N strictement positif vérifiant :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dx}(x) + \lambda N(x) = 0 \ \forall x \geq 0 \\ N(0) = \int_0^{+\infty} B(y) N(y) dy \\ \int_0^{+\infty} N(y) dy = 1 \end{cases} . \tag{3.5}$$

On cherche de plus un vecteur positif φ solution du problème dual :

$$\begin{cases} -\frac{d\varphi}{dx}(x) + \lambda \varphi(x) = \varphi(0) B(x) \ \forall x \geq 0 \\ \int_0^{+\infty} \varphi(y) N(y) dy = 1 \end{cases} . \tag{3.6}$$

Proposition 3.8.
Sous les conditions (3.4), *il existe une unique solution* (λ, N, φ) *aux systèmes d'équations* (3.5) *et* (3.6), *et pour tout x positif* $\varphi(x) \leq \dfrac{\|B\|_{L^\infty}}{\lambda^2 \int_0^{+\infty} y B(y) e^{-\lambda y} dy}$.

Démonstration.
Construction de λ et de N :
D'après l'équation (3.5), on a nécessairement $N(x) = \lambda e^{-\lambda x}$.
On obtient une condition portant sur λ : $\displaystyle\int_0^{+\infty} B(y) e^{-\lambda y} dy = 1$.
Or, d'après (3.4), pour tout μ positif, la fonction $x \mapsto B(x) e^{-\mu x}$ est positive intégrable.
A x fixé, $\lim\limits_{\mu \to 0} B(x) e^{-\mu x} = B(x)$ et $\lim\limits_{\mu \to +\infty} B(x) e^{-\mu x} = 0$.

D'après le théorème de convergence dominée (on utilise B comme fonction de domination) et (3.4), $\lim_{\mu\to 0}\int_0^{+\infty} B(y)e^{-\mu y}dy > 1$ et $\lim_{\mu\to+\infty}\int_0^{+\infty} B(y)e^{-\mu y}dy = 0$.

De plus, la fonction $\mu \mapsto \int_0^{+\infty} B(y)e^{-\mu y}$ est strictement décroissante.

Donc, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe un unique λ strictement positif tel que (3.5) soit vérifié.

Construction de φ :

Posons $Q(x) = \frac{\varphi(x)N(x)}{\varphi(0)N(0)}$. Q est positif et vérifie :

$$\begin{cases} \frac{dQ}{dx}(x) = -\frac{B(x)N(x)}{N(0)} \ \forall x \geq 0 \\ \\ \int_0^{+\infty} Q(y)dy < +\infty \\ \\ Q(0) = 1 \end{cases} . \tag{3.7}$$

La condition de normalisation de (3.6) impose le choix de $\varphi(0)$.

Cette équation a une unique solution :

$$Q(x) = 1 - \int_0^x B(y)e^{-\lambda y}dy = \int_x^{+\infty} B(y)e^{-\lambda y}dy. \tag{3.8}$$

Remarquons au passage que Q est toujours comprise entre 0 et 1.

$\frac{1}{N(0)\varphi(0)} = \int_0^{+\infty} Q(y)dy = \int_0^{+\infty}\int_y^{+\infty} B(x)e^{-\lambda x}dxdy$

$= \int_0^{+\infty}\int_0^{x} B(x)e^{-\lambda x}dydx = \int_0^{+\infty} xB(x)e^{-\lambda x}dx$ par le théorème de Fubini-Tonelli.

Donc $\varphi(0) = \frac{1}{\lambda\int_0^{+\infty} xB(x)e^{-\lambda x}dx}$.

Enfin, $Q(x) \leq \|B\|_{L^\infty}\int_x^{+\infty} e^{-\lambda y}dy = \frac{\|B\|_{L^\infty}e^{-\lambda x}}{\lambda}$.

Donc $\varphi(x) \leq \frac{\|B\|_{L^\infty}\varphi(0)}{\lambda} = \frac{\|B\|_{L^\infty}}{\lambda^2\int_0^{+\infty} yB(y)e^{-\lambda y}dy}$. □

Posons, pour la suite, $\tilde{n}(t,x) = n(t,x)e^{-\lambda t}$.

On montre que l'équation (3.3) possède une unique solution, continue sur $\mathbb{R}_+^2$, s'il existe C_0 tel que, pour tout x, $|n_0(x)| \leq C_0N(x)$. On montre aussi que $\tilde{n}$ est lipschitzienne sur ce domaine. Ces aspects ne seront pas traités ici ; pour les démonstrations, on pourra consulter [Per07], pp. 59-63.

3.3.2 Entropie relative généralisée

On dispose pour $\tilde{n}$ d'inégalités d'entropie similaires à celles développées en première partie.

Théorème 3.9 (Inégalités entropiques).

Sous les hypothèses (3.4)*, et s'il existe* C_0 *tel que, pour tout* x*,* $|n_0(x)| \leq C_0N(x)$*, alors :*

(i) Pour toute fonction convexe H *différentiable nulle en* 0*, pour tout* t *positif,*

$$\int_0^{+\infty} \varphi(y)N(y)H\left(\frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)}\right)dy \leq \int_0^{+\infty} \varphi(y)N(y)H\left(\frac{n_0(y)}{N(y)}\right)dy.$$

(ii) Pour la mesure de probabilité $d\mu(x) = B(x)e^{-\lambda x}$, pour toute fonction convexe H différentiable nulle en 0, pour tout t positif,

$$\int_0^{+\infty} \left[\int_0^{+\infty} H\left(\frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)}\right) d\mu(y) - H\left(\int_0^{+\infty} \frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)} d\mu(y)\right)\right] dt$$

$$\leq \int_0^{+\infty} \varphi(y)N(y)H\left(\frac{n_0(y)}{N(y)}\right) dy.$$

On peut montrer tout d'abord que, sous ces conditions, pour tout t et pour tout x $|\tilde{n}(t,x)| \leq C_0 N(x)$, ce qui implique que $\tilde{n}(t,x)$ tend uniformément vers 0 quand x tend vers l'infini. Pour une démonstration de cette inégalité, voir [Per07].

Démonstration.

On remarque que $\frac{\partial \tilde{n}}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial \tilde{n}}{\partial x}(t,x) + \lambda \tilde{n}(t,x) = 0$.

Donc $\frac{\partial}{\partial t}\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)} + \frac{\partial}{\partial x}\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)} = 0$.

Soit H une fonction différentiable en tout point.

$\frac{\partial}{\partial t} H\left(\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)}\right) + \frac{\partial}{\partial x} H\left(\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)}\right) = 0.$

$\frac{\partial}{\partial t}\left[\varphi(x)N(x)H\left(\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)}\right)\right] + \frac{\partial}{\partial x}\left[\varphi(x)N(x)H\left(\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)}\right)\right]$

$= -\varphi(0)N(x)B(x)H\left(\frac{\tilde{n}(t,x)}{N(x)}\right)$ d'après (3.7).

On intègre cette égalité selon x.

$\frac{d}{dt}\int_0^{+\infty} \varphi(y)N(y)H\left(\frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)}\right) dy$

$= -\varphi(0)N(0)\int_0^{+\infty} H\left(\frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)}\right) d\mu(y) + \varphi(0)N(0)H\left(\frac{n_0(y)}{N(y)}\right)$

$= -\varphi(0)N(0)\left[\int_0^{+\infty} H\left(\frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)}\right) d\mu(y) - H\left(\int_0^{+\infty} \frac{\tilde{n}(t,y)}{N(y)} d\mu(y)\right)\right].$

Du fait que cette quantité soit négative si H est convexe positive (inégalité de Jensen), on déduit la première proposition ; en intégrant selon le temps, on obtient la seconde. □

Ce résultat reste valable si l'on considère une équation plus réaliste, par exemple avec un taux de mort indépendant du temps. L'équation (3.3) devient alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial n}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial n}{\partial x}(t,x) + d(x)n(t,x) = 0 \ \forall t \geq 0,\ \forall x \geq 0 \\ n(t,0) = \int_0^{+\infty} B(y)n(t,y)dy \\ n(0,x) = n_0(x) \end{cases} . \tag{3.9}$$

La valeur propre principale peut alors être négative, ce qui correspond à une population qui s'éteint. Pour le traitement de ce cas, on pourra consulter [Per07], pp. 68-69.

Corollaire 3.10.

Sous les hypothèses (3.4), et s'il existe C_0 tel que, pour tout x, $n_0(x) \leq C_0 N(x)$, alors, pour tout t,

$$\int_0^{+\infty} \tilde{n}(t,y)\varphi(y)dy = \int_0^{+\infty} n_0(y)\varphi(y)dy.$$

$$\int_0^{+\infty} |\tilde{n}(t,y)|\varphi(y)dy \leq \int_0^{+\infty} |n_0(y)|\varphi(y)dy.$$

On notera ρ la première quantité.

Démonstration.

L'égalité se démontre en prenant pour fonctions convexes $x \mapsto x$ et $x \mapsto -x$.

L'inégalité se démontre en approximant la valeur absolue par des fonctions convexes de classe $\mathcal{C}^1$, comme cela a déjà été fait. On peut aussi avoir des inégalité plus précises (décroissance de l'intégrale de la partie positive avec la mesure $\varphi(x)dx$, et décroissance de l'intégrale de la partie négative avec la même mesure). □

On dispose de plus, sous ces conditions, de quelques résultats sur le comportement asymptotique des solutions.

Proposition 3.11.

Sous les hypothèses (3.4), *et s'il existe C_0 tel que, pour tout x, $n_0(x) \leq C_0 N(x)$, alors :*

$$\lim_{t\to+\infty} \int_0^{+\infty} |\tilde{n}(t,y) - \rho N(y)|\varphi(y)dy = 0$$

La démonstration de ce résultat peut être trouvée dans [Per07]. On s'attachera ici à démontrer un résultat plus précis :

Proposition 3.12.

Sous les hypothèses (3.4)*, s'il existe C_0 tel que, pour tout x, $n_0(x) \leq C_0 N(x)$ et s'il existe μ_0 tel que, pour tout x, $B(x) \geq \dfrac{\mu_0 \varphi(x)}{\varphi(0)}$, alors :*

$$\forall t \geq 0,\ \int_0^{+\infty} |\tilde{n}(t,y) - \rho N(y)|\varphi(y)dy \leq e^{-\mu_0 t} \int_0^{+\infty} |n_0(y) - \rho N(y)|\varphi(y)dy$$

Démonstration.

Posons, pour tous t et x, $h(t,x) = \tilde{n}(t,x) - \rho N(x)$. h vérifie l'équation :

$$\begin{cases} \frac{\partial h}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial h}{\partial x}(t,x) + \lambda h(t,x) = 0 \ \forall t \geq 0,\ \forall x \geq 0 \\ \\ h(t,0) = \int_0^{+\infty} B(y)h(t,y)dy \end{cases}$$

On en tire :

$$\begin{cases} \frac{\partial h\varphi}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial h\varphi}{\partial x}(t,x) = -\varphi(0)B(x)h(t,x) \ \forall t \geq 0,\ \forall x \geq 0 \\ \\ \varphi(0)h(t,0) = \varphi(0) \int_0^{+\infty} B(y)h(t,y)dy \end{cases}$$

On montre (voir [Per07]) que, sous ces conditions :

$$\begin{cases} \frac{\partial |h|\varphi}{\partial t}(t,x) + \frac{\partial |h|\varphi}{\partial x}(t,x) + \lambda h(t,x) = -\varphi(0)B(x)|h(t,x)| \ \forall t \geq 0,\ \forall x \geq 0 \\ \\ \varphi(0)|h(t,0)| = \varphi(0) \left| \int_0^{+\infty} B(y)h(t,y)dy \right| \end{cases}$$

De plus, $\displaystyle\int_0^{+\infty} h(t,y)\varphi(y)dy = 0$. On a donc :

$$\frac{d}{dt}\int_0^{+\infty} |h(t,y)|\varphi(y)dy$$
$$= -\varphi(0) \int_0^{+\infty} B(y)|h(t,y)|\varphi(y)dy + \varphi(0) \left| \int_0^{+\infty} B(y)h(t,y)dy \right|$$
$$= -\varphi(0) \int_0^{+\infty} B(y)|h(t,y)|\varphi(y)dy + \left| \int_0^{+\infty} (\varphi(0)B(y) - \mu_0\varphi(y))h(t,y)dy \right|$$

$$\leq -\varphi(0)\int_0^{+\infty} B(y)|h(t,y)|\varphi(y)dy + \int_0^{+\infty} (\varphi(0)B(y) - \mu_0\varphi(y))|h(t,y)|dy$$
$$\leq -\mu_0 \int_0^{+\infty} \varphi(y))|h(t,y)|dy$$
Le lemme de Grönwall suffit pour conclure. □

La condition supplémentaire est cependant restrictive ; si elle ne pose aucun problème en l'infini (φ est nulle en-dehors de l'enveloppe convexe de 0 et du support de B d'après (3.8)), elle impose que B soit non nulle sur un voisinage de 0, autrement dit que les individus puissent se reproduire dès leur naissance.

Pour finir, voici quelques exemples simples d'application de ces théorèmes.

Taux de naissance exponentiel

Supposons que B est de la forme $B(x) = B_0 e^{-\alpha x}$, $B_0 > \alpha$.

Alors, comme $\displaystyle\int_0^{+\infty} B(y)e^{-\lambda y}dy = 1$, on a $\lambda = B_0 - \alpha$.

$N(x) = (\alpha + B_0)e^{-(\alpha+B_0)x}$ et $\varphi(x) = \varphi(0)e^{-\alpha x} = \left(1 + \frac{\alpha}{\alpha+B_0}\right) e^{-\alpha x}$

Pour tout t, $\displaystyle\int_0^{+\infty} n(t,y)e^{-(\alpha+B_0)t}\varphi(y)dy = \int_0^{+\infty} n_0(y)\varphi(y)dy.$

De plus, la condition supplémentaire du dernier théorème est remplie (il suffit de prendre $\mu_0 = B_0$).

$\forall t \geq 0,\ \int_0^{+\infty} |n(t,y)e^{-(\alpha+B_0)t} - \rho N(y)|\varphi(y)dy \leq e^{-B_0 t}\int_0^{+\infty} |n_0(y) - \rho N(y)|\varphi(y)dy$

Taux de naissance constant sur un intervalle

Supposons que B est de la forme $\alpha 1_{[1,2]}$, $a > 1$.

On ne peut expliciter λ dans ce cas-ci.

$\varphi(x)$ vaut $\varphi(0)e^{\lambda x}$ sur $[0,1]$, $\varphi(0)e^{\lambda x} + \dfrac{\alpha\varphi(0)}{\lambda}(1 - e^{\lambda(x-1)})$ sur $[1,2]$ et 0 pour tout $x > 2$.

Remarquons que les théorèmes de convergence obtenus n'indiquent rien sur le comportement de $\tilde{n}$ pour x supérieur à 2.

Conclusion

L'utilisation de fonctions d'entropie est une méthode générale simple pour étudier le comportement des solutions de certains types d'équations aux dérivées partielles linéaires qui apparaissent naturellement quand il s'agit de modéliser des systèmes biologiques : on peut ainsi trouver des invariants, et étudier le comportement asymptotique des solutions renormalisées. On peut ainsi prédire l'évolution de la structure d'une population donnée, et accéder à certains paramètres globaux tels que le paramètre de Malthus, auquel on aura redonné un sens dans ce cadre.

Si le cadre d'espaces vectoriels de dimension finie est limité (mais d'un intérêt certain pour comprendre ces techniques), le cadre continu est beaucoup plus riche, et plus adéquat pour modéliser des caractères continus tels que la taille ou l'âge d'individus. Par ailleurs, cette méthode peut être étendue en dimension infinie avec un contrôle périodique de la même façon que l'on est passé de la théorie de Perron à la théorie de Floquet. Un des problèmes actuels est d'étendre ces méthodes à des systèmes non-linéaires, problème toujours ouvert.

Références

[Ber77] Melvyn S. Berger. *Nonlinearity and functional analysis.* Academic Press, 1977.

[CGP07] Jean Clairambault, Stéphane Gaubert, and Benoît Perthame. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 345(1), nov 2007.

[CMP05] Jean Clairambault, Philippe Michel, and Benoît Perthame. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 342(1), nov 2005.

[DL84] Robert Dautray and Jacques-Louis Lions. *Analyse mathématique et calcul numérique*, volume 5. CEA, 1984.

[Hor90] Roger A. Horn. *Matrix analysis.* Cambridge University Press, 1990.

[Kam92] N. G. Van Kampen. *Stochastic processes in physics and chemistry.* North-Holland Personal Library, 1992.

[Per07] Benoît Perthame. *Transport equations in biology.* Birkhäuser, 2007.

[RCS06] Benjamin Ribba, Thierry Colin, and Santiago Schnell. *Theoretical biology and medical modelling*, 3(7), feb 2006.

[Var62] Richard S. Varga. *Matrix iterative analysis.* Prentice-Hall, 1962.