

# Éléments d'algèbre et Équations Différentielles en Biologie

Christine Dillmann et Jacek Graczyk

21 octobre 2013

Unité d'enseignement *Mathématiques de la Modélisation*  
L2 Biologie, Université Paris-Saclay

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction : dérivés et intégrales</b>	<b>3</b>
1.1	Développements limités et dérivée d'une fonction . . . . .	3
1.1.1	Définitions . . . . .	3
1.1.2	Les fonctions de classe $C^n$ et la formule de Taylor . . . . .	6
1.1.3	Application au calcul de limites . . . . .	7
1.1.4	Applications à l'étude locale de courbes . . . . .	8
1.1.5	Position d'une courbe par rapport à ses asymptotes . . . . .	9
1.2	Intégration . . . . .	10
1.2.1	Intégrales et primitives . . . . .	10
1.2.2	La formule d'intégration par parties . . . . .	10
1.2.3	Le changement de variable . . . . .	11
1.2.4	Primitives exprimées par la fonction logarithme . . . . .	12
<b>2</b>	<b>Equations différentielles ordinaires d'ordre 1</b>	<b>13</b>
2.1	Premières définitions . . . . .	13
2.1.1	Exemples d'équations différentielles scalaires . . . . .	13
2.1.2	Solution d'une équation différentielle . . . . .	14
2.1.3	Interprétation graphique . . . . .	16
2.1.4	Le théorème d'existence et d'unicité . . . . .	19
2.2	Solutions des EDO d'ordre 1 . . . . .	20
2.2.1	Équations différentiables à variables séparables . . . . .	20
2.2.2	Équations à coefficients homogènes . . . . .	22
2.2.3	Équations différentielles linéaires d'ordre 1 . . . . .	22
2.2.4	Solutions particulière des EDO linéaires d'ordre 1. . . . .	24
2.2.5	Solutions des EDO linéaires d'ordre 1, homogènes à coefficients constants . . . . .	26
2.3	Points d'équilibres et stabilité en dimension 1 . . . . .	27
2.3.1	Point d'équilibre . . . . .	27
2.3.2	Stabilité d'un point d'équilibre . . . . .	28
2.3.3	Classification des points d'équilibre en dimension 1 . . . . .	30
2.4	Système linéaire d'équations différentielles scalaires couplées . . . . .	30
2.4.1	Système découplé . . . . .	31
2.4.2	Méthode du changement de variables. . . . .	31
2.4.3	Analyse graphique . . . . .	32

<b>3</b>	<b>Quelques exemples en Biologie</b>	<b>33</b>
3.1	Introduction : des phénomènes qui se produisent au cours du temps . . . . .	33
3.1.1	Exemple : dégradation d'un substrat . . . . .	33
3.1.2	Équations, équations différentielles . . . . .	34
3.1.3	Solution générale d'une équation différentielle . . . . .	34
3.1.4	Une solution particulière est déterminée par les conditions initiales . . . . .	34
3.1.5	Paramètres . . . . .	35
3.1.6	Système dynamique . . . . .	35
3.2	Une histoire de vie ou de mort : la croissance . . . . .	35
3.2.1	Croissance bactérienne . . . . .	36
3.2.2	Limitation par les ressources . . . . .	36
3.2.3	Portrait de phase . . . . .	37
3.2.4	Point d'équilibre . . . . .	37
3.2.5	La vie et la mort . . . . .	38
3.3	Chaîne alimentaire . . . . .	39
<b>A</b>	<b>Fonctions de plusieurs variables</b>	<b>41</b>
A.1	Continuité . . . . .	41
A.2	Dérivées partielles . . . . .	41
A.3	Développements limités . . . . .	42
A.4	Différentielle en plusieurs variables . . . . .	43
A.5	Dérivée d'une fonction composée . . . . .	44
<b>B</b>	<b>Compléments sur les EDO d'ordre 1</b>	<b>45</b>
B.1	Théorème de différentiabilité, équations aux variations. . . . .	45
B.2	Étude qualitative d'une équation différentielle . . . . .	47
<b>C</b>	<b>Les systèmes d' équations scalaires couplées</b>	<b>51</b>
<b>D</b>	<b>Stabilité dans le plan</b>	<b>53</b>
D.0.1	Classification des points d'équilibre en dimension 2 . . . . .	55
D.0.2	Stabilité et fonctions de Lyapunov . . . . .	56
<b>E</b>	<b>Exemple : les maladies à prion</b>	<b>59</b>
E.0.1	Les maladies à prion . . . . .	59
E.0.2	Modèle . . . . .	60
E.0.3	Portrait de phase du système . . . . .	61
E.0.4	Stabilité des points d'équilibre . . . . .	63
E.0.5	Interprétation . . . . .	64

## Préambule

Ce document est un support au cours sur les équations différentielles. Il a pour but d'illustrer quelques notions de bases concernant le traitement mathématique des équations différentielles linéaires d'ordre 1. Il a été rédigé de façon à constituer une bonne introduction à la manipulation des équations différentielles pour des étudiants en Biologie, et à vous servir dans la suite de vos études. Il contient donc beaucoup plus d'information que ce que l'on vous demande de savoir à la suite de cette enseignement, constitué de cours et de travaux dirigés.

Merci à Bernadette Perrin-Riou pour la relecture attentive du document.

Christine Dillmann (<http://moulon.inrae.fr/personnes/cdillmann/>) est professeure de biomathématiques à la faculté des sciences d'Orsay de l'Université Paris-Saclay. Jacek Graczyk est professeur de mathématiques à la faculté des sciences d'Orsay de l'Université Paris-Saclay (<https://www.imo.universite-paris-saclay.fr/fr/la-recherche/topologie-et-dynamique/>).

# Chapitre 1

## Introduction : dérivés et intégrales

### 1.1 Développements limités et dérivée d'une fonction

#### 1.1.1 Définitions

Soit  $I \subset \mathbb{R}$  un intervalle ouvert, i.e.  $I = ]\alpha, \beta[$  où  $\alpha, \beta \in \mathbb{R} = ]-\infty, +\infty[$ .

— *Continuité* : Une fonction  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  est continue au point  $x_0 \in \mathbb{R}$  si la limite  $\lim_{x \rightarrow x_0} f(x)$  existe et vaut  $f(x_0)$ .

— *Développement limité d'ordre 0* : Si  $f$  est continue au point  $x_0$ , on peut l'écrire sous la forme

$$f(x) = f(x_0) + \epsilon(x) \quad (1.1)$$

où  $\epsilon(x)$  tend vers 0 quand  $x$  tend vers  $x_0$ . La formule (1.1) s'appelle *développement limité d'ordre 0 de  $f$  en  $x_0$* . Ainsi, la continuité de  $f$  en  $x_0$  est équivalente à l'existence du développement limité à l'ordre 0 de  $f$  en  $x_0$ .

— *Fonction dérivable en un point* : Une fonction  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  est dérivable au point  $x_0 \in I$  si la limite

$$f'(x_0) = \lim_{x \rightarrow x_0} \frac{f(x) - f(x_0)}{x - x_0} \quad (1.2)$$

existe. On note cette limite soit par  $f'(x_0)$  soit par  $\frac{df}{dx}(x_0)$ , et on l'appelle la dérivée de  $f$  en  $x_0$ .

— *Développement limité d'ordre 1* : Si  $f$  est dérivable au point  $x_0$ , on peut l'écrire sous la forme

$$f(x) = f(x_0) + a_1(x - x_0) + \epsilon(x)(x - x_0)$$

où  $\epsilon(x)$  tend vers 0 quand  $x$  tend vers  $x_0$ . Ceci revient à approximer  $f$  au voisinage de  $x_0$  par une droite de pente  $a_1$  qui passe par le point  $x_0$ . En utilisant (1.2), on montre aisément que  $f'(x_0) = a_1$ . Ainsi, une fonction  $f$  est dérivable en un point si elle admet un développement limité d'ordre 1 en ce point :

$$f(x) = f(x_0) + f'(x_0)(x - x_0) + \epsilon(x)(x - x_0) \quad (1.3)$$

- *Dérivées et vitesse* : L'expression ci-dessus montre que la dérivée  $f'(x_0)$  de  $f$  en  $x_0$  mesure de combien  $f$  change lorsque l'on passe de  $x_0$  à  $x$ . Si  $x$  est le temps, alors la dérivée  $f'(x_0)$  est une mesure de vitesse.
- *Fonction différentiable* : La fonction  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  s'appelle différentiable si la dérivée de  $f$  existe en tout point  $x \in I$ .

**Exemple :** Supposons que la trajectoire d'une abeille volant entre le point  $A$  et  $B$  est donnée par une fonction  $s : [0, t_0] \mapsto \mathbb{R}$  différentiable sur  $]0, t_0[$ . La vitesse de l'abeille à l'instant  $t \in ]0, t_0[$  est donnée par  $s'(t)$ .

- *Différentielle* : Par ailleurs, on appelle différentielle de la fonction  $f$  au point  $x_0$  la fonction linéaire

$$x \mapsto y = f'(x_0)x .$$

Elle se note  $df$ . En particulier si  $f(x) = x$  la différentielle de  $f$ , notée  $dx$ , est la valeur de la fonction linéaire  $x \mapsto y = x$  ce qui permet d'écrire

$$df = f'(x_0)dx .$$

Il est important ici de comprendre que l'on a affaire à deux objets différents :

- le nombre  $f'(x_0)(x - x_0) = f'(x_0)\Delta x$  qui est la valeur approchée de l'accroissement de  $f$  entre  $x_0$  et  $x_0 + \Delta x$ .
- l'application linéaire notée  $df$  qui est un objet algébrique plus compliqué.

Dans un premier temps on considérera  $df$  et  $dx$  comme deux "symboles" liés par la relations  $df = f'(x_0)dx$ . N.B. Cette notation symbolique  $dx$  se rencontre dans l'écriture d'une intégrale sous la forme  $\int_a^b f(x)dx$ .

**Théorème des accroissements finis.** Soit  $a < b$ . Supposons que  $f : [a, b] \mapsto \mathbb{R}$  est continue sur  $[a, b]$  et différentiable sur  $]a, b[$ . Alors, il existe un point  $\xi \in ]a, b[$  tel que

$$f'(\xi) = \frac{f(b) - f(a)}{b - a} .$$

**Exemple :** Le théorème des accroissement finis dit que si la trajectoire de l'abeille de l'exemple précédent la conduit à revenir à son point de départ, soit  $s(0) = s(t_0) = A$ , alors il existe un moment  $\xi \in ]0, t_0[$  où la vitesse  $s'(\xi) = \frac{s(0) - s(t_0)}{t_0} = 0$ . Autrement dit, ceci démontre mathématiquement que l'abeille doit s'arrêter pour revenir à son point de départ.

**Interprétation graphique.** On peut représenter graphiquement la fonction  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  par une courbe d'équation  $y=f(x)$ . Chaque point de la courbe est identifié par deux coordonnées  $(x_0, f(x_0))$ . La droite d'équation  $z = f(x_0) + f'(x_0)(x - x_0)$  est tangente à la courbe représentative de  $f$  au point d'abscisse  $x_0$  (Figure 1.1). Cette droite est celle qui approche le mieux la courbe au voisinage du point  $(x_0, f(x_0))$ . En effet, on montre en utilisant (1.3), que la différence  $f(x) - z = \epsilon(x)(x - x_0)$  tend plus vite vers 0 que  $(x - x_0)$  lorsque  $x$  tend vers  $x_0$ .

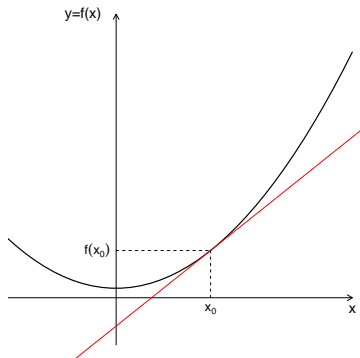


FIGURE 1.1 – **Dérivée d’une fonction.** La fonction  $f(x) = 1 + x^2$  est représentée en traits épais par la courbe  $y = f(x)$ . La dérivée de  $f$  au point  $x_0$  est la pente de la tangente à la courbe passant par le point de coordonnées  $(x_0, f(x_0))$ . Cette tangente correspond au développement limité d’ordre 1 de  $f$  en  $x_0$ .

### Calcul de la dérivée d’une fonction

Soit  $I$  un intervalle ouvert. Rappelons que  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  est dérivable en  $x_0 \in I$  si  $f$  admet un développement limité d’ordre 1 en  $x_0$ . De même, la fonction  $f$  est différentiable sur  $I$  si  $f$  est dérivable en tout  $x_0 \in I$ .

**Les formules algébriques.** En utilisant la définition de la dérivée (1.2), il est facile de montrer que si  $f, g : I \mapsto \mathbb{R}$  sont des fonctions dérivables sur  $I$  alors,

- $(f + g)'(x) = f'(x) + g'(x)$
- $(f \cdot g)'(x) = f'(x)g(x) + f(x)g'(x)$
- Si  $g(x) \neq 0$ ,  $\left(\frac{f}{g}\right)'(x) = \frac{f'(x)g(x) - f(x)g'(x)}{g^2(x)}$ .

**Dérivée de la composition.** Soient  $I$  et  $J$  deux intervalles ouverts. Supposons que  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  et  $g : J \mapsto \mathbb{R}$  sont des fonctions différentiables et  $f(I) \subset J$ . Alors, la fonction  $h = f \circ g : I \mapsto \mathbb{R}$ , qui s’appelle la composition de  $f$  et  $g$ , définie par la formule  $h(x) = g(f(x))$  est différentiable sur  $I$  et la dérivée en  $x$  est donnée par

$$h'(x) = g'(f(x))f'(x) . \tag{1.4}$$

**Exemple.** Soit  $h(x) = \sin^2 x$ . La fonction  $h$  est une composition de la fonction quadratique  $f(x) = x^2$  avec la fonction  $g(x) = \sin(x)$ . Alors,

$$h'(x) = f'(g(x))g'(x) = 2g(x)g'(x) = 2 \sin x \cos x = \sin(2x) .$$

**Fonction inverse.** Soit  $I$  un intervalle ouvert et  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  une fonction différentiable. Supposons que  $f$  est une fonction monotone, c’est-à-dire  $f'(x) \neq 0$  pour tout  $x \in I$ . Dans ce cas, on peut définir la fonction inverse  $f^{-1}$  de  $f$  par la formule,

$$f^{-1} \circ f(x) = x,$$

pour tout  $x \in I$ . La fonction inverse  $f^{-1}$  est unique. En utilisant la formule (1.4) pour la dérivée de la composition, on obtient que pour tout  $y = f(x)$ ,

$$(f^{-1})'(y) = \frac{1}{f'(x)}. \quad (1.5)$$

**Exemple :** La fonction  $y = \tan x = \frac{\sin x}{\cos x}$  est bien définie sur  $] -\frac{\pi}{2}, \frac{\pi}{2}[$ . On calcule la dérivée de  $\tan x$  en utilisant la formule (1.4),

$$\tan' x = \left( \frac{\sin x}{\cos x} \right)' = \frac{\cos^2 x + \sin^2 x}{\cos^2 x} = \frac{1}{\cos^2 x}.$$

La fonction inverse  $x = \arctan y$  est définie sur toute la ligne réelle  $\mathbb{R}$ . Selon la formule (1.5),

$$\arctan'(y) = \frac{1}{\tan'(x)} = \cos^2 x$$

Puisque  $x = \arctan y$ , on veut exprimer  $\cos^2 x$  en fonction de  $\tan x$ ,

$$\cos^2 x = \frac{\cos^2 x}{\cos^2 x + \sin^2 x} = \frac{1}{1 + \tan^2 x}$$

et donc

$$\arctan' y = \frac{1}{1 + \tan^2(\arctan y)} = \frac{1}{1 + y^2}.$$

### 1.1.2 Les fonctions de classe $C^n$ et la formule de Taylor

**Développement limité d'ordre  $n \geq 0$ .** Lorsque  $f$  est dérivable en  $x_0$ , on sait approcher  $f$  au voisinage de  $x_0$  par une fonction polynôme de degré inférieur ou égal à 1. Pour obtenir de meilleures approximations, on peut chercher à approcher  $f$  par des polynômes de degré plus élevé.

**Definition 1.1.1** Soit  $f$  une fonction définie sur un intervalle ouvert  $I \ni x_0$ . On dit que  $f$  admet un développement limité d'ordre  $n$  en  $x_0$  s'il existe des réels  $\alpha_0, \alpha_1, \dots, \alpha_n$  et une fonction  $\epsilon : I \mapsto \mathbb{R}$  tels que pour tout  $x \in I$ ,

$$f(x) = \alpha_0 + \alpha_1(x - x_0) + \alpha_2(x - x_0)^2 + \dots + \alpha_n(x - x_0)^n + (x - x_0)^n \epsilon(x)$$

où  $\lim_{x \rightarrow x_0} \epsilon(x) = 0$ .

Le polynôme  $\alpha_0 + \alpha_1(x - x_0) + \dots + \alpha_n(x - x_0)^n$  et  $(x - x_0)^n \epsilon(x)$  sont appelés, respectivement, la partie régulière et le reste du développement limité.

**Exemple :** La somme d'une suite géométrique finie avec le raison  $x \neq 1$  est donnée par

$$1 + x + x^2 + \dots + x^n = \frac{1 - x^{n+1}}{1 - x}$$

Alors, pour tout  $x \in ] -1, 1[$  on a que

$$\frac{1}{1 - x} = 1 + x + \dots + x^n + x^n \epsilon(x)$$

où  $\epsilon(x) = \frac{x}{1-x}$ . La fonction  $f(x) = \frac{1}{1-x}$  admet donc un développement limité à tout ordre  $n$  au voisinage de 0.



**Fonction de classe  $C^n$  :** Soit  $I$  un intervalle ouvert et  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  une fonction. On dit que  $f$  est de classe  $C^0$  si elle est continue. La fonction  $f$  est de classe  $C^n$ ,  $n \geq 1$ , si  $f$  est  $n$  fois dérivable et que la  $n$ -ième dérivée  $f^{(n)} : I \mapsto \mathbb{R}$  est continue.

**Theorème 1 (Formule de Taylor)** Soit  $f$  une fonction de classe  $C^n$  sur un intervalle ouvert  $I$ , alors il existe une fonction  $\epsilon : I \mapsto \mathbb{R}$  telle que pour tout  $x \in I$ ,

$$f(x) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}(x - x_0) + \frac{f''(x_0)}{2!}(x - x_0)^2 + \dots + \frac{f^{(n)}(x_0)}{n!}(x - x_0)^n + (x - x_0)^n \epsilon(x)$$

où  $\lim_{x \rightarrow x_0} \epsilon(x) = 0$ .

**Remarque.** Si  $f$  est  $n$  fois dérivable au voisinage de  $x_0 \in I$ , alors elle admet un développement limité d'ordre  $n$  en  $x_0$ . La réciproque est fautive dès que  $n \geq 2$ . Par exemple, la fonction  $f(x) = x^2 + x^3 \sin \frac{1}{x}$  si  $x \neq 0$  et  $f(0) = 0$  possède un développement limité d'ordre 2 en 0 puisque  $\lim_{x \rightarrow 0} x \sin(\frac{1}{x}) = 0$ . Mais,  $f''(0)$  n'existe pas.

**Les formules à connaître.** La formule de Taylor permet de calculer les développements limités des fonctions élémentaires.

$$\begin{aligned} e^x &= 1 + x + \frac{x^2}{2!} + \dots + \frac{x^n}{n!} + x^n \epsilon(x) \\ \sin x &= x - \frac{x^3}{3!} + \frac{x^5}{5!} + \dots + \frac{(-1)^n x^{2n+1}}{(2n+1)!} + x^{2n+2} \epsilon(x) \\ \cos x &= 1 - \frac{x^2}{2!} + \frac{x^4}{4!} + \dots + \frac{(-1)^n x^{2n}}{(2n)!} + x^{2n+1} \epsilon(x) \\ \frac{1}{1+x} &= 1 - x + x^2 - x^3 + x^4 + \dots + (-1)^n x^n + x^n \epsilon(x) \\ \ln(1+x) &= x - \frac{x^2}{2} + \frac{x^3}{3} + \dots + (-1)^{n+1} \frac{x^n}{n} + x^n \epsilon(x) \\ (1+x)^\alpha &= 1 + \alpha x + \frac{\alpha(\alpha-1)}{2!} + \dots + \frac{\alpha(\alpha-1)\dots(\alpha-n+1)}{n!} x^n + x^n \epsilon(x). \end{aligned}$$

### 1.1.3 Application au calcul de limites

**Comparaison de vitesses.** Soient  $f, g : ]\alpha, \beta[ \mapsto \mathbb{R}$ ,  $\alpha, \beta \in \mathbb{R} \cup \{-\infty, +\infty\}$ , des fonctions de classe  $C^1$ . Supposons que  $\lim_{x \rightarrow \beta} f(x) = 0$  et  $\lim_{x \rightarrow \beta} g(x) = 0$ . Pour calculer la limite indéterminée  $\lim_{x \rightarrow \beta} \frac{f(x)}{g(x)}$ , on peut utiliser le principe de la comparaison de vitesses. Notamment,

$$\lim_{x \rightarrow \beta} \frac{f'(x)}{g'(x)} = \ell \quad \implies \quad \lim_{x \rightarrow \beta} \frac{f(x)}{g(x)} = \ell.$$

**Développements limités.** Supposons que  $f$  et  $g$  sont définies au voisinage de  $\beta$ . L'autre méthode du calcul de la limite  $\lim_{x \rightarrow \beta} \frac{f(x)}{g(x)}$  s'appuie sur les développements limités de  $g$  et  $f$  en  $\beta$ . On cherche en premier lieu le développement limité du dénominateur  $g$  jusqu'au premier ordre donnant une partie régulière non nulle. En suite, on effectue le développement limité du numérateur à cet ordre défini par le dénominateur.

**Exemple :** Déterminer  $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{\sin x - x}{x^3}$ .

On développe  $\sin x$  à l'ordre 3,  $\sin x = x - \frac{1}{6}x^3 + x^3\epsilon(x)$ . D'où,

$$\lim_{x \rightarrow 0} \frac{\sin x - x}{x^3} = \lim_{x \rightarrow 0} \frac{-\frac{1}{6}x^3 + x^3\epsilon(x)}{x^3} = -\frac{1}{6} + \lim_{x \rightarrow 0} \epsilon(x) = -\frac{1}{6}.$$

**Exemple :** Déterminer  $\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{\ln x}{\sqrt{x}}$ .

On utilise le principe de comparaison de vitesse.

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{(\ln x)'}{(\sqrt{x})'} = \lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{x^{-1}}{\frac{1}{2}x^{-1/2}} = 2 \lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{1}{\sqrt{x}} = 0$$

et donc  $\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{\ln x}{\sqrt{x}} = 0$ .

### 1.1.4 Applications à l'étude locale de courbes

Les développements limités peuvent être utilisés pour établir des représentations graphiques de fonctions. Pour cela, il suffit de tracer les tangentes à la courbe en chaque point, et de déterminer ensuite localement la position de la courbe par rapport à sa tangente.

**Position d'une courbe par rapport à sa tangente.** Rappelons que l'équation de la tangente à la courbe d'une fonction dérivable  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  au point de coordonnées  $(x_0, f(x_0))$  est donnée par la partie régulière du développement limité d'ordre 1 de  $f$  :

$$y = x_0 + f'(x_0)(x - x_0).$$

On peut aussi écrire le développement limité d'ordre  $n$  de  $f$  en  $x_0$ , où  $a_n$ ,  $n > 1$ , est le premier coefficient non nul après  $a_1$  :

$$f(x) = a_0 + a_1(x - x_0) + \dots + a_n(x - x_0)^n + (x - x_0)^n\epsilon(x)$$

où  $\lim_{x \rightarrow x_0} \epsilon(x) = 0$ .

Au voisinage de  $x_0$  le signe de la différence  $f(x) - a_0 - a_1(x - x_0)$  est celui de  $a_n(x - x_0)^n$ . Alors,

- si  $n$  est pair le signe de  $a_n(x - x_0)^n$  est constant, égal au signe de  $a_n$  que  $x$  soit plus petit ou plus grand que  $x_0$ . La courbe est au-dessus de sa tangente si  $a_n > 0$  et elle est en-dessous de sa tangente si  $a_n < 0$ .
- si  $n$  est impair  $a_n(x - x_0)^n$  change de signe selon que  $x$  soit plus petit ou plus grand que  $x_0$ . La courbe de  $f$  reste d'un côté de la tangente si  $x < x_0$  et passe de l'autre côté quand  $x > x_0$ . On dit que la courbe de  $f$  admet un point d'inflexion en  $(x_0, f(x_0))$ .

**Exemple :** Trouver la tangente et la position de la courbe de la fonction  $y = \ln(1 + x)$  par rapport à cette tangente en  $x = 0$ .

Le développement limité de  $y = \ln(1 + x)$  en 0 est :

$$\ln(1 + x) = x - \frac{x^2}{2!} + x^2\epsilon(x)$$

D'où l'équation  $y = x$  de la tangente à l'origine. Le coefficient  $a_2 = -1/2$  est le premier coefficient non nul après  $a_1$ .  $a_2$  est négatif, donc la courbe de  $\ln(x + 1)$  passe en-dessous de la tangente  $y = x$  au point  $x = 0$  (Figure 1.2).

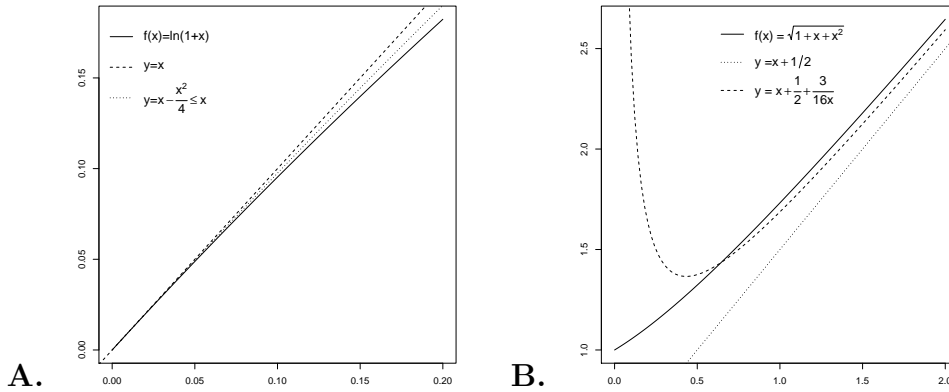


FIGURE 1.2 – Application des développements limités à l'étude de courbes. **A.** La courbe  $f(x) = \ln(1+x)$  peut être approchée au voisinage de  $x_0 = 0$  par son développement limité d'ordre 1,  $y = x$ , ou d'ordre 2,  $y = x - x^2/4$ . Elle passe en dessous de la tangente  $y = x$ . **B.** La courbe  $f(x) = \sqrt{1+x+x^2}$  peut-être approchée par un développement asymptotique au voisinage de l'infini. Elle passe au dessus de la tangente  $y = x + 1/2$ , et plus près du développement d'ordre 2 au voisinage de l'infini  $y = x + \frac{1}{2} + \frac{3}{8x}$ .

### 1.1.5 Position d'une courbe par rapport à ses asymptotes

Si on arrive à écrire la fonction  $f : \mathbb{R} \mapsto \mathbb{R}$  sous la forme

$$f(x) = ax + b + \frac{c}{x^n} + \frac{\epsilon(x)}{x^n}$$

où  $\epsilon(x)$  tend vers 0 quand  $x$  tend vers l'infini et  $c \neq 0$ , alors la droite  $y = ax + b$  est asymptote de  $f$  en  $+\infty$  (ou  $-\infty$ ) et le signe de  $c$  détermine la position de la courbe de  $f$  par rapport à son asymptote.

On peut considérer une asymptote au graphe de  $f$  comme une tangente à l'infini, et utiliser le même principe de calcul que pour la tangente en un point fini. En particulier, si on pose  $y = \frac{1}{x}$  et que l'on exprime  $f(x)$  comme une fonction  $g(y)$ , on peut chercher à développer la fonction  $g$  au voisinage de  $y_0 = 0$  sous la forme

$$g(y) = \frac{a}{y} + b + cy^n + y^n \epsilon(y).$$

On dit alors que l'on a effectué un développement asymptotique de  $f$  en  $x$  au voisinage de l'infini.

**Exemple :** Trouver l'asymptote éventuelle de  $f(x) = \sqrt{1+x+x^2}$  en  $+\infty$  et déterminer la position de la courbe de  $f$  par rapport à son asymptote.

Soit  $x > 0$ , et  $y = 1/x$ . On peut calculer  $f(y) = \frac{\sqrt{1+x+x^2}}{x} = yf(x)$ .

Posons  $g(y) = \frac{f(y)}{y} = \frac{\sqrt{1+y+y^2}}{y}$  et calculons le développement limité de  $\sqrt{1+y+y^2}$  à l'ordre 2 en 0,

$$\sqrt{1+y+y^2} = 1 + \frac{1}{2}y + \frac{3}{16}y^2 + y^2 \epsilon_1(y).$$

D'où

$$f(x) = g\left(\frac{1}{x}\right) = x + \frac{1}{2} + \frac{3}{16x} + \frac{1}{x} \epsilon_2(x)$$

où  $\epsilon_2(x)$  tend vers 0 quand  $x$  tend vers  $+\infty$ .

La droite  $y = x + \frac{1}{2}$  est asymptote à la courbe de  $f$  à l'infini et la courbe de  $f$  est au-dessus de son asymptote ( $f(x) - x - \frac{1}{2} > 0$  lorsque  $x$  tend vers  $+\infty$ ) (Figure 1.2B).

## 1.2 Intégration

### 1.2.1 Intégrales et primitives

Le théorème fondamental du calcul intégral dit que pour toute fonction  $f : I = [a, b] \mapsto \mathbb{R}$ , continue sur l'intervalle fermé  $I = [a, b]$  et non réduite à un point, il existe une fonction primitive  $F$ , différentiable sur  $I$ , telle que pour tout  $x \in I$ ,  $F'(x) = f(x)$ .

Si l'existence de fonctions primitives est connue depuis longtemps, il a fallu attendre le 19ème siècle pour que Riemann propose une méthode de résolution de l'équation différentielle

$$F'(x) = f(x) \tag{1.6}$$

Riemann démontre que si la fonction  $f$  est continue en tous points de l'intervalle  $I$ , il est possible de calculer l'aire du domaine sous la courbe représentative de  $f$ , et que cette aire est une primitive de  $f$ . On note cette aire

$$S = \int_a^x f(x)dx ,$$

qui s'appelle l'intégrale de Riemann.

Le théorème fondamental illustré par la Figure 1.3 peut donc s'énoncer de la façon suivante :

**Theorème 2 (Théorème fondamental)** *Si  $f : I = [a, b] \mapsto \mathbb{R}$  est une fonction continue, alors il existe des fonctions primitives  $F$  de  $f$  telles que pour tout  $x \in I$ ,*

$$F'(x) = f(x)$$

*La fonction  $F : I \mapsto \mathbb{R}$  est une primitive de  $f$  si et seulement si il existe une constante  $C \in \mathbb{R}$  telle que*

$$F(x) = \int_a^x f(x)dx + C$$

Compte tenu de ceci on notera  $\int f(x)dx$  une primitive quelconque de  $f$  sur  $I$ . Par exemple on peut écrire  $\int x dx = \frac{x^2}{2} + C$ . On dit que  $\int f(x)dx$  est une intégrale indéfinie.

Observons aussi que le théorème fondamental implique que l'on peut exprimer  $\int_a^b f(x)dx$  à l'aide d'une primitive quelconque de  $f$ . En effet, si  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  est continue et si  $F$  est une primitive quelconque de  $f$  sur  $I = [a, b]$ , alors

$$\int_a^b f(x)dx = F(b) - F(a) = [F(x)]_a^b .$$

### 1.2.2 La formule d'intégration par parties

Notons  $[f(x)]_a^b$  l'accroissement  $f(b) - f(a)$ .

Soient  $f$  et  $g$  deux fonctions dérivables sur l'intervalle  $[a, b]$ . L'expression suivante s'appelle la formule d'intégration par parties

$$\int_a^b f(x)g'(x)dx = [f(x)g(x)]_a^b - \int_a^b f'(x)g(x)dx .$$

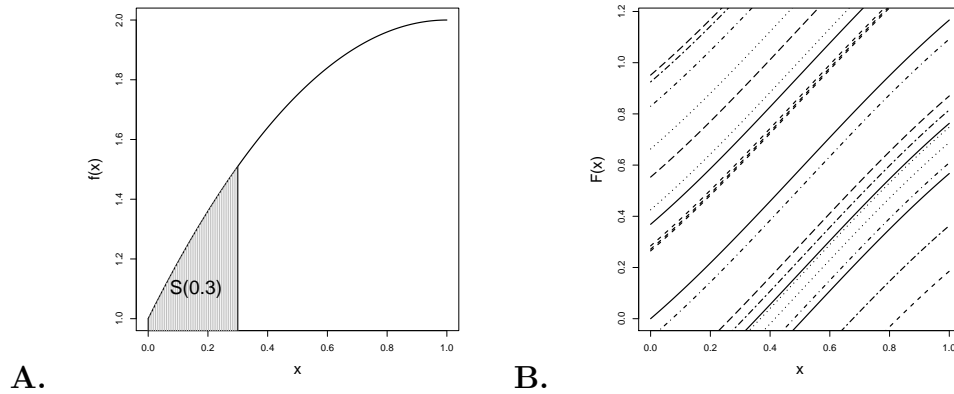


FIGURE 1.3 – **Illustration du théorème fondamental.** On considère la fonction  $f : I = [0, 1] \mapsto \mathbb{R}$ ,  $f(x) = 1 + 2x - x^2$ . **A.** L'intégrale de Riemann est l'aire sous la courbe représentative de la fonction  $f$ . **B.** Quelques primitives de  $f$ , de la forme  $G(x) = \int_0^x f(x)dx + C$ ,  $C \in \mathbb{R}$  qui satisfont l'équation différentielle  $G'(x) = f(x)$

La formule d'intégration par parties s'applique au calcul des primitive sous la forme analogue

$$\int f(x)g'(x) dx = f(x)g(x) - \int f'(x)g(x) dx .$$

**Exemple :**

$$\int \ln(x) dx = \int (x)' \ln x dx = x \ln x - \int x \frac{1}{x} dx = x \ln x - \int dx = x(\ln x - 1) + C .$$

### 1.2.3 Le changement de variable

Soit  $\phi : [\alpha, \beta] \mapsto \mathbb{R}$  une fonction continûment dérivable. Alors pour toute fonction  $f$  continue sur l'intervalle  $\phi([\alpha, \beta])$  on a

$$\int_{\alpha}^{\beta} f(\phi(u))\phi'(u)du = \int_{\phi(\alpha)}^{\phi(\beta)} f(x)dx .$$

On ne suppose pas que  $\phi$  est injective, ni que le segment  $[\phi(\alpha), \phi(\beta)]$  est exactement l'image par  $\phi$  du segment  $[\alpha, \beta]$ .

On utilise aussi le changement de variable pour calculer des primitives :

$$\int f(x)dx = \int f(\phi(u))\phi'(u)du .$$

Cette formule signifie que si  $F$  est primitive de  $f$ , alors  $F \circ \phi$  est une primitive de  $f \circ \phi \cdot \phi'$ .

**Exemple :** Calculer  $\int \frac{x}{1+x^4} dx$ .

On pose  $u = x^2$ , donc  $du = 2x dx$  et  $\int \frac{x}{1+x^4} dx = \frac{1}{2} \int \frac{du}{1+u^2} = \arctan u + C$ , ce qui en revenant à la variable  $x$  donne

$$\int \frac{x}{1+x^4} dx = \frac{1}{2} \arctan(x^2) + C .$$

### 1.2.4 Primitives exprimées par la fonction logarithme

Rappelons qu'une primitive de  $\frac{1}{x}$  est  $\ln|x|$  sur  $\mathbb{R}^* = \mathbb{R} \setminus \{0\}$ . Plus généralement sur tout intervalle où une fonction continue  $u(x)$  ne s'annule pas, une primitive de  $\frac{u'(x)}{u(x)}$  est  $\ln|u(x)|$ .

**Exemple :**

$$\int \tan x dx = \int \frac{\sin x}{\cos x} dx = - \int \frac{(\cos x)'}{\cos x} dx = - \ln |\cos x| + C .$$

# Chapitre 2

## Equations différentielles ordinaires d'ordre 1

Notre objectif est d'étudier la dynamique des phénomènes transitoires, leur comportement à l'équilibre, quand le temps  $t$  tend vers  $\infty$ . On se concentrera dans ce cours sur le cas scalaire (une variable inconnue réelle), et on abordera rapidement le cas vectoriel de dimension 2 (systèmes de deux équations ordinaires scalaires).

La forme générale d'une équation différentielle d'ordre  $n$  s'écrit

$$F(t, z, z', \dots, z^n) = 0$$

où  $z$  représente *une fonction*  $z(t)$  de la variable  $t$ , et  $z', \dots, z^n$  ses dérivées successives.

Dans la plupart des équations que vous avez rencontrées jusqu'à présent, comme les équations algébriques du type  $2x + 3 = 0$  ou  $2x + 3y = 5$ , les inconnues étaient des nombres. Une des difficultés des équations différentielles, c'est que les inconnues vont être des *fonctions*.

### 2.1 Premières définitions

L'équation différentielle ordinaire scalaire (EDO) d'ordre 1 est donnée par la formule

$$F(t, z, z') = 0$$

où  $z : I \mapsto \Omega \subset \mathbb{R}$  est une fonction continue de  $t$ . On peut souvent l'écrire sous forme *résolue ou explicite*

$$\frac{dz}{dt} = z'(t) = v(t, z) \tag{2.1}$$

où  $v : I \times \Omega \mapsto \mathbb{R}$ , est une fonction continue. L'ensemble  $\Omega$  s'appelle *l'espace des phases* et définit le domaine de variation de  $z$ .

Une équation différentielle mise sous forme explicite a de bonnes propriétés théoriques (l'existence et l'unicité de solutions pour le problème de Cauchy). Si la représentation sous forme explicite n'est pas possible, on dit que l'équation est sous forme implicite.

#### 2.1.1 Exemples d'équations différentielles scalaires

- a.) L'équation de Malthus (1798) modélise l'évolution du nombre  $z$  d'individus d'une espèce en fonction des naissances avec le taux  $\alpha > 0$  et des décès avec le taux  $\beta > 0$  :

$$\frac{dz}{dt} = \alpha z - \beta z = (\alpha - \beta)z = \kappa z .$$

$\kappa$  représente le taux d'accroissement net de la population.

- b.) Equation logistique : Verhulst (1836) a proposé un modèle phénoménologique non linéaire (modèle logistique). Ce modèle prend en compte la compétition pour les ressources et se traduit par un taux de mortalité qui augmente proportionnellement au nombre d'individus. L'équation différentielle correspondante s'écrit :

$$z'(t) = \alpha z \left(1 - \frac{z}{Z}\right) ,$$

où  $\alpha$  et  $Z$  sont des constantes positives. Ce modèle a un comportement très différent du modèle linéaire de Malthus. Dans le modèle logistique  $v(t, z) = \alpha z \left(1 - \frac{z}{Z}\right)$  est bien définie pour tout  $z \in \mathbb{R}$  et tout  $t \in \mathbb{R}$ .

- c.) L'équation de croissance à taux variable  $\kappa(t) = 1/t > 0$ ,

$$\frac{dz}{dt} = \frac{z}{t} .$$

Dans cet exemple, le taux de croissance diminue au cours du temps. Ici,  $v(t, z) = \frac{z}{t}$  est bien définie pour tout  $z \in \mathbb{R}$  et  $t \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$ . L'espace des phases est  $\Omega = \mathbb{R}$  et on peut choisir l'intervalle de temps  $I = ]0, \infty[$ .

- d.) Courant électrique traversant une membrane plasmique : La membrane plasmique d'une cellule peut être vue comme un circuit électrique. Les générateurs de courant sont les canaux ioniques qui transfèrent des ions de part et d'autre de la membrane. D'autre part, la membrane est constituée d'une bicouche lipidique non conductrice, qui agit comme un condensateur. Le courant  $I$  qui traverse la membrane, dépend de la capacité  $C$  du condensateur et du courant ionique  $I_i$  :

$$I = Cz'(t) + I_i$$

où  $z$  est la différence de potentiel membranaire.

## 2.1.2 Solution d'une équation différentielle

**Definition 2.1.1** On appelle solution de l'équation (2.1) une fonction différentiable  $\phi : J \mapsto \Omega \subset \mathbb{R}$ , où  $J = ]\alpha', \beta'[ \subset I$  telle que pour tout  $t \in J$ ,

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = v(t, \phi(t))$$

La solution de l'équation (2.1) permet d'associer à chaque valeur  $t$  du temps comprise dans l'intervalle  $J$ , une valeur de  $z$ . On aimerait bien sûr que  $\phi$  soit définie pour tout temps  $t$  de  $I$ , mais ce n'est pas toujours le cas.

**Exemple :** Considérons l'équation de la croissance avec un taux variable au cours du temps  $\kappa(t) = \frac{1}{t}$ ,

$$\frac{dz}{dt} = \frac{z}{t} .$$

On s'intéresse uniquement aux solutions positives. On pose donc  $z : I = ]0, +\infty[ \mapsto \Omega = ]0, +\infty[$ . Une fonction différentiable  $\phi : I \mapsto \mathbb{R}$  est une solution de cette équation si pour tout  $t \in I$  on a ,

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = \frac{\phi(t)}{t} .$$



**Exemples de solutions explicites** Dans certains cas, il n'est pas trop difficile de trouver des solutions explicites.

a.) La vitesse est une fonction linéaire du temps :  $z'(t) = 2t$ ,  $z, t \in \mathbb{R}$ .

Supposons que  $\phi : J \mapsto \mathbb{R}$  est une solution. Alors,  $\phi'(t) = 2t$  pour tout  $t \in J$ . En intégrant les deux côtés de l'EDO, on obtient

$$\int \phi'(t) dt = \int 2t dt = t^2 + C$$

où  $C$  est une constante réelle arbitraire. D'autre part  $\int \phi'(t) dt = \phi(t) + D$ , où  $D \in \mathbb{R}$  est une constante arbitraire. Donc,

$$\phi(t) = t^2 + C - D.$$

Clairement, la différence de deux constantes arbitraires est une constante arbitraire et on peut écrire la solution *générale* de l'équation  $z' = 2t$  sous la forme

$$\phi(t) = t^2 + E$$

où  $E$  est une constante réelle arbitraire. On constate que la solution  $\phi(t)$  est définie pour tout  $t \in \mathbb{R}$ , donc ici  $J = \mathbb{R}$ . On vérifie directement que toute fonction  $\phi(t) = t^2 + E$  est une solution de  $z' = 2t$ . Ici, l'on voit bien que même l'EDO la plus simple peut avoir une *infinité* de solutions.

b.) Equation de croissance,  $\frac{dx}{dt} = \kappa x$  ou  $x, t \in \mathbb{R}$  et  $\kappa$  est un nombre réel différent de 0.

Supposons que  $\phi : I \mapsto \mathbb{R}$  est une solution. Alors,  $\phi'(t) = \kappa\phi(t)$  pour tout  $t \in I$ .

— Si l'on suppose que pour tout  $t \in I$ ,  $\phi(t) \neq 0$ , on peut écrire l'équation sous la forme

$$\frac{\phi'(t)}{\phi(t)} = \kappa.$$

On rappelle que la dérivée logarithmique s'écrit  $\ln(|\phi(t)|)' = \frac{\phi'(t)}{\phi(t)}$ . En intégrant des deux côtés de l'EDO, comme précédemment, on obtient donc,  $\ln(|\phi(t)|) = \kappa t + E$ , où  $E > 0$  est une constante réelle positive. Cette expression peut aussi s'écrire

$$|\phi(t)| = \exp(\kappa t) \exp(E) = D \exp(\kappa t),$$

où  $D > 0$  est une constante réelle positive.

— En réalité, quelle que soit la valeur de  $C \in \mathbb{R}$ , les solutions de la forme  $\phi(t) = C \exp(\kappa t)$  satisfont l'équation différentielle  $\phi'(t) = \kappa\phi(t)$ .

— En particulier, la solution  $\phi(t) = 0$  correspond au cas où  $C = 0$ .

Ainsi, les solutions de l'équation différentielle  $\frac{dx}{dt} = \kappa x$  ou  $x, t \in \mathbb{R}$  et  $\kappa \neq 0$  sont de la forme

$$\phi(t) = C \exp(\kappa t),$$

où  $C \in \mathbb{R}$  est une constante réelle.

## Conditions initiales

En général une équation différentielle (ou un système) admet une infinité de solutions, qui sont des fonctions ayant la même forme, à une constante près. Pour avoir une solution unique, il faut ajouter des "conditions initiales". En pratique, se donner une condition initiale revient à se donner le point  $(t_0, z_0)$  dans  $I \times \Omega$  par lequel doit passer la courbe de la fonction solution.

**Definition 2.1.2** Une condition initiale (C.I.) pour l'équation différentielle  $\frac{dz}{dt} = v(t, z)$ ,  $z \in \Omega$  et  $t \in I$ , est une relation du type  $z(t_0) = z_0$ , qui impose la valeur  $z_0 \in \Omega$  de la fonction inconnue  $z(t)$  en  $t_0 \in J$ .

Exemples : On peut reprendre l'exemple précédent  $z' = 2t$ , avec  $z : I = ]0, +\infty[ \mapsto \mathbb{R}$ . Les solutions sont de la forme  $\phi(t) = t^2 + E$ ,  $E \in \mathbb{R}$ . La C.I.  $z(0) = 12$  correspond à une unique solution  $\phi(t) = t^2 + 12$ .

## 2.1.3 Interprétation graphique

### Courbe intégrale

Soit  $\phi : J \mapsto \Omega$  une solution de l'équation différentielle  $z' = v(t, z)$ . La fonction  $\phi(t)$  est une fonction du temps que l'on peut représenter graphiquement comme une courbe dans l'espace  $J \times \Omega$ . Cette courbe relie les points  $(t, z(t))$  qui satisfont l'équation (2.1), et elle passe par le point qui correspond à la condition initiale  $(t_0, z(t_0))$ .

**Definition 2.1.3** L'espace  $I \times \Omega$  des solutions de l'équation différentielle (2.1) est appelé espace des phases élargi. La représentation graphique d'une solution de l'équation différentielle (2.1) dans l'espace des phases élargi est appelée courbe intégrale.

La figure 2.1.A donne un exemple de courbe intégrale correspondant à l'équation différentielle  $z : I = ]0, +\infty[ \mapsto \Omega = \mathbb{R}$ ,  $z'(t) = 2t$ .

### Champ des tangentes (directions)

Considérons pour tout  $(t, z) \in I \times \Omega$  une droite de pente  $v(t, z)$ . Cette famille de droites constitue le *champ de directions*, ou *champ des tangentes*, correspondant à l'équation  $z' = v(t, z)$ .

**Theorème 3** Soit  $\phi : I \mapsto \Omega$  une solution de l'équation différentielle  $z' = v(t, z)$ . Alors la courbe intégrale de  $\phi(t)$  est tangente en chacun de ses points  $(t, z)$  au champ de direction de l'équation  $z' = v(t, z)$ . Inversement, toute courbe tangente en chacun de ses points aux directions du champ est une courbe intégrale.

### Cas des EDO scalaires : portrait de phase élargi

Si  $z' = v(t, z)$  est une EDO scalaire (c'est-à-dire que  $\Omega \in \mathbb{R}$ ), et  $\phi(t)$  une solution, le théorème 3 nous dit qu'en chaque point  $(t_i, z_i)$  de l'espace des phases élargi, il passe :

- une courbe intégrale solution de l'équation différentielle  $z' = v(t, z)$
- une droite de pente  $\phi'(t_i) = v(t_i, z_i)$ .

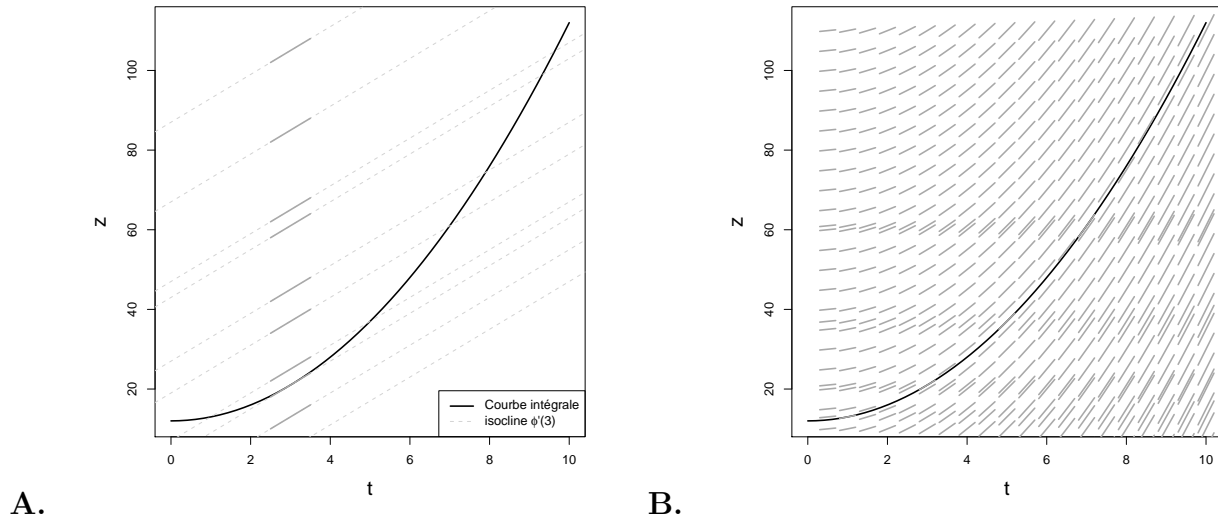


FIGURE 2.1 – **Portrait de phase élargi.** On considère la fonction  $z : I = ]0, +\infty[ \mapsto \Omega = \mathbb{R}$ ,  $z'(t) = 2t$ . **A.** La courbe intégrale  $y = t^2 + 12$  est une solution de l'équation différentielle  $z'(t) = 2t$  passant par la condition initiale  $(1, 13)$ . La famille des droites de pente  $2t_i$  fait partie du champ des tangentes. Elles croisent une solution de l'équation différentielle en chaque point  $(z, t_i)$ . Seul un petit nombre de ces droites ont été représentées ici, pour  $t_i = 3$  et quelques valeurs de  $z$ . **B.** Portrait de phase élargi de l'équation différentielle  $z'(t) = 2t$ . On fait passer en chaque point de l'espace des phases élargi  $(I)$  un segment de droite de pente  $v(t, z) = 2t$ , ce qui donne une idée de l'allure des courbes intégrales.

Ainsi, au voisinage de  $(t_i, z_i)$ , la courbe intégrale  $\phi(t)$  est très proche, de la droite d'équation

$$y = \phi(t_i) + \phi'(t_i)(t - t_i) = z_i + v(t_i, z_i)t.$$

On peut utiliser cette propriété pour visualiser les courbes intégrales dans l'espace des phases élargi : il suffit de faire passer un segment de droite de pente  $v(t_i, z_i)$  en chaque point  $(t_i, z_i)$ . Le portrait de phase élargi donne une idée de l'allure des courbes intégrales (figure 2.1.B).

### Cas des EDO autonomes : portrait de phases

Soit  $z : I \mapsto \Omega$ , une fonction continue  $z(t)$  sur l'intervalle  $I$ .

**Equation différentielle autonome :** L'équation différentielle  $z'(t) = v(t, z)$  est dite *autonome* lorsque la dérivée de  $z$  ne dépend pas du temps. Elle s'écrit alors

$$z'(t) = v(t, z) = v(z)$$

Exemple : l'équation de croissance  $z'(t) = \kappa z$ ,  $\kappa > 0$  est autonome, de même que l'équation logistique  $z'(t) = z(1 - z)$ .

Dans ce cas, le champ des tangentes correspond à une famille de droites dont la pente  $v(z)$  est la même quel que soit  $t \in I$ .

**Portrait de phase :** On peut alors associer à chaque point  $z$  de l'espace des phases  $\Omega$  le vecteur  $\vec{v} = (z, z + v(z))$  qui représente graphiquement la vitesse et le sens d'évolution de  $z$  au cours du temps. Cette représentation graphique est appelée *portrait de phase* de l'EDO scalaire autonome. Comme l'illustre la figure 2.2, il s'agit d'une projection sur  $\Omega$  des tangentes aux courbes intégrales solutions de l'équation différentielle.

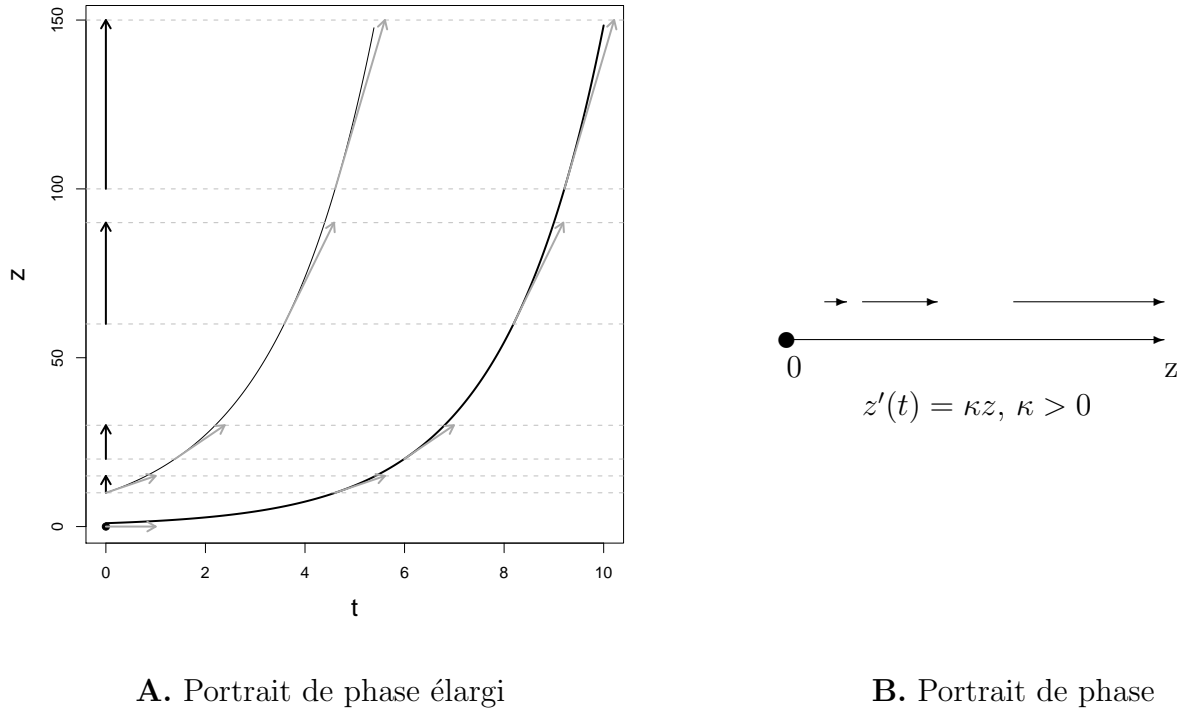


FIGURE 2.2 – **Principe de construction d'un portrait de phase.** On considère l'équation de croissance  $z : I = [0, +\infty[ \mapsto \Omega = [0, +\infty[$ ,  $z'(t) = \kappa z$ ,  $\kappa > 0$ . **A.** Deux courbes intégrales solutions de cette équation différentielle sont représentées dans l'espace des phases élargi  $I \times \Omega$ . En chaque point  $(t, z)$  de l'espace des phases élargi, on associe le vecteur  $\vec{v}(z)$ , représenté par des flèches grises. On peut remarquer que pour une valeur  $z = z_0$ , la pente du vecteur  $\vec{v}(z)$  est la même quel que soit  $t$ . Lorsque l'on projette cette pente sur l'espace des phases  $\Omega$  représenté ici par la droite d'abscisse 0, on obtient les points et flèches noires qui sont le portrait de phase de l'équation différentielle autonome. **B.** Le portrait de phase est généralement représenté en une dimension dans l'espace des phases.

**Orbites :** Le point  $(t, z(t))$  décrit une courbe dans l'espace des phases élargi  $I \times \Omega$ , que l'on appelle courbe intégrale de l'équation (2.1). La projection de chaque courbe intégrale sur  $\Omega$  peut être vue comme un point matériel qui se déplace dans  $\Omega$  avec une vitesse  $v(z)$ , en partant de la condition initiale  $z_0$ . Le portrait de phase nous indique le sens de déplacement de ce point.

- Si  $v(z) = 0$ , la vitesse est nulle et le point ne bouge pas. Les valeurs de  $z$  telles que  $v(z) = 0$  sont appelés des points d'équilibre.
- Si  $v(z) > 0$ , le point se déplace dans le sens d'une augmentation de  $z$ .
- Si  $v(z) < 0$ , le point se déplace dans le sens d'une diminution de  $z$ .

Il est donc possible de découper l'espace des phases  $\omega$  en plusieurs intervalles qui définissent chacun un type de trajectoire, ou *orbite* selon le signe de  $v(z)$ .

Exemple : Pour l'équation de croissance représentée sur la figure 2.2,  $z : I = [0, +\infty[ \mapsto \Omega = ]0, +\infty[$ ,  $z'(t) = \kappa z$ ,  $\kappa > 0$ , on trouve deux orbites : le point  $\{0\}$ , et l'intervalle  $]0, +\infty[$ .

Exemple : Si  $v(t, z) = z(1 - z)$ , il y a 5 orbites :  $] - \infty, 0[$ ,  $\{0\}$ ,  $]0, 1[$ ,  $\{1\}$ ,  $]1, +\infty[$ .

## 2.1.4 Le théorème d'existence et d'unicité

On a déjà observé que lorsqu'on trace des solutions d'une même équation différentielle avec différentes conditions initiales, on constate que les courbes obtenues ne se croisent jamais.

Pour formuler un énoncé précis, il faut d'abord définir la notion de *solution maximale*. En général, lorsqu'on se donne une EDO et une C.I.  $z(t_0) = z_0$  on cherche un intervalle "le plus grand possible" contenant  $t_0$  et sur lequel une solution existe.

Plus précisément, considérons le problème de Cauchy

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = v(t, z) \\ z(t_0) = z_0 \end{cases}$$

où  $t \in J$ ,  $z \in \Omega \subset \mathbb{R}^n$ ,  $n = 1, 2$ ,  $\Omega$  est un ouvert.

Une solution maximale pour le problème de Cauchy est une fonction différentiable  $\phi : I \mapsto \Omega$  définie sur un intervalle  $I$  appelé *intervalle de vie* telle que

1.  $\phi$  est une solution de l'équation  $z' = v(t, z)$  avec la condition initiale  $z(t_0) = z_0$ ,
2. il n'existe pas de solution  $\psi$  de la même équation vérifiant la même condition initiale  $z(t_0) = z_0$  et définie sur un intervalle  $U$  contenant  $I$  et plus grand que  $I$ .

**Théorème 4 (Théorème de Cauchy-Lipschitz)** *On considère le problème de Cauchy,*

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = v(t, z) \\ z(t_0) = z_0, \end{cases} \quad (2.2)$$

où  $t \in J$ ,  $z \in \mathbb{R}^n$ ,  $n = 1, 2$ ,  $\Omega$  est un ouvert. Supposons que  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}^n$ ,  $n = 1, 2$ , est une fonction de classe  $C^1$ , c'est-à-dire continument différentiable.

Alors, pour toute condition initiale  $z(t_0) = z_0$ ,  $t_0 \in J$ ,  $z_0 \in \Omega$ , il existe une unique solution maximale de l'équation différentielle vérifiant cette condition initiale.

**Remarque** : Soient  $\phi_1$  et  $\phi_2$  deux solutions de la même EDO sur un intervalle  $I$ . S'il existe un moment  $t_0$  tel que  $\phi_1(t_0) = \phi_2(t_0)$  alors pour tout  $t \in I$ ,  $\phi_1(t) = \phi_2(t)$ .

**Problème 1** *Soit  $z' = \kappa z$  avec la condition initiale  $z(0) = 1$ . Montrer que la solution maximale  $\phi_1$  vérifiant cette condition initiale est strictement positive.*

**Solution**: On remarque que  $\phi_0 = 0$  est une solution. D'après le théorème de Cauchy-Lipschitz, le graphe de la solution  $\phi_1$  à la condition initiale  $\phi_1(0) = 1$  ne rencontre jamais le graphe de  $\phi_0$  qui coïncide avec l'axe des abscisses. Puisque  $\phi_1(0) = 1$  et que la fonction  $\phi_1$  est continue, on a donc  $\phi_1(t) > 0$  pour tout  $t \in \mathbb{R}$ .

**Theorème 5 (Théorème des bouts)** Soit  $\phi : I \mapsto \Omega$  une unique solution maximale du problème de Cauchy. Alors, soit cette solution “explose en temps fini  $t^* \in \mathbb{R}$ ”,

$$\lim_{t \rightarrow t^*} |\phi(t)| = +\infty,$$

soit il existe une suite  $t_n \in I$  telle que les points  $(t_n, \phi(t_n)) \in J \times \Omega$  tendent vers  $(t^*, x^*) \in \mathbb{R}^2$  et  $(t^*, x^*)$  n'appartient pas à  $J \times \Omega$ . Le temps  $t^*$  appartient au bord (bout) de l'intervalle  $I$  et  $x^*$  appartient au bout de  $\Omega$ . Il n'y a pas d'autre possibilité.

En particulier, si l'EDO est bien définie sur tout le plan,  $J \times \Omega = \mathbb{R}^2$ , seulement la première possibilité du Théorème de bouts est valable. Alors, toute solution  $\phi$  de l'équation (2.2) qui ne se prolonge pas sur toute droite réelle  $\mathbb{R}$ , échappe nécessairement vers  $\infty$  en temps fini  $t^* \in \mathbb{R}$ . Géométriquement, la courbe représentative de  $\phi$  a une asymptote verticale.

## 2.2 Solutions des EDO d'ordre 1

### 2.2.1 Équations différentiables à variables séparables

Dans le cas d'une seule variable d'état on peut souvent trouver une solution par la méthode de la *séparation de variables*. L'idée est la suivante : il s'agit de séparer du côté droit les termes dépendant de la variable d'état de ceux dépendant du temps  $t$ , c'est-à-dire d'écrire l'équation (2.1) sous la forme :

$$\frac{dz}{dt} = v(t, z) = g(z)f(t), \quad (2.3)$$

où  $g : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  et  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  sont des fonctions continues,  $\Omega, I$  sont des intervalles ouverts.

Il est alors possible de traiter  $\frac{dz}{dt}$  comme un rapport, de mettre les  $z$  d'un côté et les  $t$  de l'autre. Cependant, il faut distinguer deux cas :

1. Si  $g(z) \neq 0$ , on peut écrire

$$\frac{dz}{g(z)} = f(t)dt$$

et intégrer les deux côtés

$$\int \frac{dz}{g(z)} = \int f(t)dt. \quad (2.4)$$

On essaie alors de résoudre cette équation fonctionnelle pour  $z(t)$ . Soit  $G(z)$  une primitive de  $1/g(z)$  et soit  $F(t)$  une primitive de  $f(t)$ . L'équation (2.4) se transforme en

$$G(z(t)) = F(t) + C, \quad (2.5)$$

où  $C \in \mathbb{R}$  est une constante arbitraire.

On peut alors trouver une solution pour (2.4) à condition que la fonction inverse  $G^{-1}$  de  $G$  existe. La formule (2.5) est valable pour tout  $z$  tel que  $g(z) \neq 0$ . Puisque  $g : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  est une fonction continue, cela veut dire qu'il existe un intervalle  $J \subset \Omega$ , tel que  $g(z) \neq 0$  pour

tout  $z \in J$ . Dans ce cas, la fonction primitive  $G : J \mapsto \mathbb{R}$  est continuellement différentiable et la dérivée  $G'(z) = g(z) \neq 0$  pour tout  $z \in J$ . Il y a donc deux possibilités pour  $G$ , soit  $G(z)$  est strictement croissante sur  $J$  ( $G'(z) > 0$ ), soit elle est strictement décroissante sur  $J$  ( $G'(z) < 0$ ). Dans tous les cas, il existe une fonction inverse  $G^{-1}$  de  $G$  telle que,

$$G^{-1} \circ G(z) = z \quad \text{pour tout } z \in J .$$

Ainsi, sur tout intervalle  $J \in \Omega$  tel que  $g(z) \neq 0$ , les solutions de (2.3) sont de la forme :

$$\phi(t) = G^{-1}(F(t) + C) \tag{2.6}$$

où  $C \in \mathbb{R}$  est une constante arbitraire.

**2.** Pour tout  $z_0 \in \Omega$  tel que  $g(z_0) = 0$ , l'équation 2.3 s'écrit

$$\frac{dz}{dt} = 0$$

et  $\phi(t) = z_0$  est une solution.

On a donc trouvé une solution à l'équation différentielle (2.3) pour tout  $z \in \Omega$ . Le théorème de Cauchy-Lipschitz nous assure qu'il n'existe pas d'autres solutions.

Ainsi, l'équation différentielle à variables séparables

$$\frac{dz}{dt} = g(z)f(t)$$

où  $g : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  et  $f : I \mapsto \mathbb{R}$  sont des fonctions continues,  $\Omega, I$  sont des intervalles ouverts a des solutions de la forme

- $\phi(t) = G^{-1}(F(t) + C)$ , où  $C$  est une constante réelle arbitraire,  $G$  est une primitive de  $g$ , et  $F$  une primitive de  $f$ .
- ou alors  $\phi(t) = z_0$ , où  $z_0$  est une constante telle que  $g(z_0) = 0$ .

Exemple : L'équation à intervalle de vie fini,  $z' = (z^2 + 1)t$ . Cette équation est à variables séparables,  $v(t, z) = (z^2 + 1)t$ ,  $t \in \mathbb{R}$ ,  $z \in \mathbb{R}$ . Puisque,  $z^2 + 1 > 0$ , l'équation est équivalente à :

$$\int \frac{dz}{z^2 + 1} = \int t dt$$

et

$$\arctan z(t) = \frac{t^2}{2} + C ,$$

ou  $C$  est une constante réelle arbitraire. Plus explicitement,

$$z(t) = \tan \left( \frac{t^2}{2} + C \right) .$$

Considérons la condition initiale,  $z(0) = 0$ . Donc  $0 = \tan C$  et on peut prendre  $C = 0$ . Par conséquent,  $z(t) = \tan(t^2/2)$  est définie seulement pour  $t \in ] -\sqrt{\pi}, \sqrt{\pi}[$ . L'interprétation de la formule analytique pour  $z(t)$  est que la solution  $z(t)$  s'échappe vers  $\infty$  en temps fini.

### 2.2.2 Équations à coefficients homogènes

Une fonction  $M(t, z)$  est homogène de degré  $s \in \mathbb{R}$  simultanément en  $t$  et  $z$  si pour tout  $t, z, \lambda \in \mathbb{R}$

$$M(\lambda t, \lambda z) = \lambda^s M(t, z) .$$

Les équations différentielles à coefficients homogènes du même degré sont séparables de la façon suivante.

**Theorème 6** Soit une équation différentielle (écrite sous la forme différentielle) à coefficients homogènes de degré  $s \in \mathbb{R}$ ,

$$M(t, z)dt + N(t, z)dz = 0 .$$

Alors, chacune des substitutions  $z = tu$  et  $t = zu$  rend l'équation différentielle séparable.

Exemple :  $2tzz' - z^2 + t^2 = 0$ .

On écrit l'équation sous la forme différentielle

$$(t^2 - z^2)dt + 2tzz' = 0 .$$

Puisque les coefficients  $M(t, z)$  et  $N(t, z)$  sont des fonctions homogènes de degré 2 en  $t$  et  $z$ , posons

$$z = tu \quad dz = dtu + tdu .$$

L'équation devient donc

$$(t^2 - t^2u^2)dt + 2t^2u(dtu + tdu) = 0 ,$$

$$(1 - u^2)dt + 2utdu + 2u^2dt = 0 ,$$

$$(1 + u^2)dt + 2utdu = 0 ,$$

$$\frac{dt}{t} + \frac{2u du}{1 + u^2} = 0 \quad t \neq 0 ,$$

$$\ln |t| + \ln(1 + u^2) = C$$

où  $C$  est une constante réelle. Par conséquence,

$$\left(1 + \frac{z^2}{t^2}\right) = \frac{D}{|t|} .$$

est une solution *implicite*, où  $D$  est une constante positive.

### 2.2.3 Équations différentielles linéaires d'ordre 1

On appelle EDO linéaire d'ordre 1, toute équation différentielle du type

$$\frac{dz}{dt} = a(t)z + b(t) , \tag{2.7}$$

où  $a(t), b(t) : I \mapsto \mathbb{R}$  sont des fonctions continues sur un intervalle  $I \subset \mathbb{R}$ .

Exemples :  $z' = 5z$ ,  $z' = z + t$ ,  $z' = z + \sin t$ ,  $z' = z - t^2$ .



Exemples :  $2tz' + z = 1$ ,  $tz' - z = t^2$ . Ces deux équations ne sont pas à proprement parler sous la forme d'une équation différentielle linéaire, mais on peut facilement les transformer. Si on se place sur l'intervalle  $]0, +\infty[$  pour  $t$ , la première devient :

$$z' = -\frac{1}{2t}z + \frac{1}{2t}$$

qui a la bonne forme.

### Résolution de l'équation homogène associée.

On dit qu'une équation différentielle linéaire est *homogène* (sans second membre) si la fonction  $b(t)$  dans (2.7) est nulle. Pour résoudre l'équation (2.7), on considère d'abord l'équation homogène associée à EDO (2.7) :

$$\frac{dz}{dt} = a(t)z . \quad (2.8)$$

Observons que la fonction constante  $z(t) = 0$  est une solution de l'équation (2.8). Le Théorème de Cauchy-Lipschitz implique que toute autre solution est soit strictement positive soit strictement négative. L'équation (2.8) est à variables séparables. On divise les deux côtés de l'équation (2.8) par  $z \neq 0$  et en intégrant on obtient que

$$\int \frac{dz}{z} = \int a(t)dt .$$

Soit  $A(t)$  une fonction primitive de  $a(t)$ . Alors,

$$\ln |z(t)| = A(t) + C ,$$

où  $C \in \mathbb{R}$  est une constante quelconque. On utilise la fonction exp pour obtenir,

$$|z(t)| = \exp(\ln |z(t)|) = \exp(A(t) + C) = \exp(C) \exp(A(t))$$

et

$$z(t) = \pm \exp(C) \exp(A(t)) .$$

La constante  $\exp(C)$  est une constante positive. Alors,  $\pm \exp(C)$  est une constante arbitraire différente de 0. On la note  $D$ . Si on admet aussi la valeur 0 pour  $D$ , on récupère la solution constante  $z(t) = 0$  pour tout  $t \in \mathbb{R}$ . En conclusion, toute solution de l'équation homogène associée est donnée par la formule :

$$z(t) = D \exp(A(t))$$

où  $D \in \mathbb{R}$  est une constante quelconque. Cette solution s'appelle *la solution générale* de l'équation homogène associée.

### Résolution de l'équation non-homogène.

Pour obtenir la solution d'une EDO linéaire d'ordre 1, il suffit de trouver une solution particulière quelconque, et de la superposer à la solution de l'équation homogène associée.

**Theorème 7 (Le principe de superposition)** Soit  $\phi_p : I \mapsto \mathbb{R}$  une solution quelconque (appelé particulière) de l'équation différentielle non-homogène (2.7). Alors, toute solution  $\phi : I \mapsto \mathbb{R}$  (appelé la solution générale) de l'équation différentielle non-homogène (2.7) est de la forme :

$$\phi(t) = D \exp(A(t)) + \phi_p(t) ,$$

où  $D \in \mathbb{R}$  est une constante arbitraire.

**Preuve:**

- a.) On montre tout d'abord que toute fonction  $\phi(t)$  de la forme  $\phi(t) = D \exp(A(t)) + \phi_p(t)$  est une solution de l'équation (2.7). On se rapellera ici que  $A(t)$  est une primitive de  $a(t)$ . Ainsi,

$$\begin{aligned} \frac{d\phi(t)}{dt} &= \frac{d}{dt} (D \exp(A(t)) + \phi_0) \\ &= D \frac{dA(t)}{dt} \exp(A(t)) + \frac{d\phi_0(t)}{dt} \\ &= D a(t) \exp(A(t)) + (a(t)\phi_0(t) + b(t)) \\ &= a(t) (D \exp(A(t)) + \phi_0) + b(t) \\ &= a(t)\phi(t) + b(t) . \end{aligned}$$

- b.) Réciproquement, toute les solutions  $\phi$  est de la forme postulée par Théorème 7, à savoir  $\phi(t) - \phi_p(t) = D \exp(A(t))$ . Pour voir ceci, on considère une fonction  $\phi$  solution de l'équation (2.7). Alors,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (\phi(t) - \phi_0(t)) &= \frac{d}{dt} \phi(t) - \frac{d}{dt} \phi_0(t) \\ &= a(t)\phi(t) + b(t) - (a(t)\phi_0(t) + b(t)) \\ &= a(t) (\phi(t) - \phi_0(t)) , \end{aligned}$$

et par conséquence  $\psi(t) = \phi(t) - \phi_0(t)$  est une solution de l'équation homogène associée, c'est-à-dire

$$\psi(t) = D \exp(A(t)) ,$$

où  $D$  est une constante réelle.

□

**Remarque :** Si les fonctions  $a(t), b(t)$  sont définies sur  $\mathbb{R}$  alors la solution générale est aussi définie sur  $\mathbb{R}$ .

## 2.2.4 Solutions particulière des EDO linéaires d'ordre 1.

**Méthode de la variation de la constante :** Cette méthode consiste à chercher une solution particulière  $\phi_p$  de l'équation non-homogène sous la forme

$$\phi_0 = D(t) \exp(A(t)) ,$$

où  $\exp(A(t)) \neq 0$  est une solution de l'équation homogène associée qui ne s'annule nulle part. On substitue  $D(t) \exp(A(t))$  dans l'équation (2.7) en réécrivant  $\phi'_p = a(t)\phi_p(t) + b(t)$  :

$$\phi'_p(t) = D'(t) \exp(A(t)) + D(t)a(t) \exp(A(t)) = a(t)(D(t)\exp(A(t)) + b(t)) . \quad (2.9)$$

L'équation (2.9) se simplifie aisément et devient

$$D'(t) \exp(A(t)) = b(t) .$$

Il ne reste plus qu'à trouver une primitive de  $b(t)\exp(-A(t))$ . Ainsi, nous avons trouvé une solution particulière de la forme :

$$\phi_p(t) = \left( \int b(t) \exp(-A(t)) \right) \exp(A(t)) = \left( \int b(t) \exp(-\int a(t)) \right) \exp(\int a(t)) .$$

### Superposition des solutions

D'abord on voudrait souligner que toute astuce est bonne pour trouver une solution particulière de l'équation non homogène. Parfois, la forme suivante du principe de superposition est utile. On décompose le second membre  $b(t) : I \mapsto \mathbb{R}$  de l'équation (2.7)

$$\frac{dz}{dt} = a(t)z + b(t)$$

en morceaux plus simples,

$$b(t) = b_1(t) + \dots + b_k(t) .$$

Si  $z_n : I \mapsto \mathbb{R}$  pour tout  $n = 1, 2, \dots, k$  est une solution particulière de

$$\frac{dz_n}{dt} = a(t)z_n + b_n(t) ,$$

alors  $z = z_1 + \dots + z_k : I \mapsto \mathbb{R}$  vérifie l'équation non homogène (2.7).

$$\frac{dz}{dt} = a(t)z + b(t) . \quad (2.10)$$

C'est ce qu'on appelle le *principe de superposition des solutions*.

**Existence d'une solution particulière explicite :** On peut souvent essayer de *deviner une solution particulière de la même forme que le second membre*.

Exemple : Considérons l'équation différentielle  $\frac{dz}{dt} = 3z + 2$ . La solution de l'équation homogène associée est  $De^{3t}$ . Le second membre est une constante. On recherche donc une solution particulière de la forme  $\phi_p(t) = C$  où  $C$  est une constante réelle. On résoud

$$\phi'_p(t) = 0 = 3C + 2$$

pour trouver  $C = -2/3$ . La solution est donc  $\phi(t) = De^{3t} - 2/3$ , où  $D$  est une constante réelle arbitraire.

Vous verrez d'autres exemples de cette méthode dans le chapitre suivant et durant les séances de travaux dirigés.

## 2.2.5 Solutions des EDO linéaires d'ordre 1, homogènes à coefficients constants

Considérons l'équation non-homogène à coefficients constants,

$$\frac{dz}{dt} = az + b(t), \quad (2.11)$$

où  $a \neq 0 \in \mathbb{R}$

Dans certains cas particuliers, on connaît *a priori* la forme d'une solution particulière.

**Le second membre est un quasi-polynôme :**  $b(t) = e^{\omega t} P(t)$   
avec  $\omega \in \mathbb{R}$  et  $P(x)$  polynôme réel de degré  $\deg P$ . On cherche une solution particulière de la forme  $e^{\omega t} Q(t)$  où  $Q(t)$  est un polynôme réel de degré  $\deg P$ . De plus, si  $\omega = a$  on peut choisir  $Q$  de la forme  $tQ(t)$ .

Exemple :

$$\frac{dz}{dt} = z + t^2 + t + 1.$$

Ici  $b(t) = t^2 + t + 1$ , ce qui revient à dire que  $\omega = 0$ . On cherche donc une solution de la forme

$$\phi_p(t) = At^2 + Bt + C.$$

En la portant dans l'équation, on trouve

$$2At + B = (A + 1)t^2 + (B + 1)t + C + 1.$$

L'identification des coefficients nous donne  $A + 1 = 0$ ,  $2A = B + 1$ , et  $B = C + 1$ . Ce système se résout facilement en  $A = -1$ ,  $B = -3$ , et  $C = -4$ . On a donc comme solution particulière  $\phi_p(t) = -t^2 - 3t - 4$ .

Exemple :

$$\frac{dz}{dt} = z + te^{t+1}.$$

Observons qu'ici,  $\omega = 1 = a$ . On cherche une solution de la forme  $\phi_p(t) = t(At + B)e^t$ . En substituant dans l'équation on trouve

$$e^t(At^2 + Bt + 2At + B) = e^t(At^2 + Bt + et),$$

ce qui donne  $2A = e$  et  $B = 0$ . La solution particulière est

$$\phi_p(t) = \frac{t^2}{2} e^{t+1}.$$

**Le second membre est un quasi-polynôme généralisé :**  $b(t) = P(t)e^{t\omega} \cos(\theta t)$  ou  $b(t) = P(t)e^{t\omega} \sin(\theta t)$ ,  $P$  est un polynôme de degré  $\deg P$ , et  $\theta$  est un réel différent de 0.

On cherche une solution de la forme

$$z(t) = e^{\omega t}(Q(t) \cos(\theta t) + R(t) \sin(\theta t))$$

où  $Q(t)$  et  $R(t)$  sont des polynômes réels tels que  $\deg Q = \deg R = \deg P$ .

Exemple :

$$\frac{dz}{dt} = z + te^t \cos t .$$

On cherche une solution de la forme

$$z(t) = e^t((A + Bt) \cos t + (C + Dt) \sin t) .$$

En la portant dans l'équation on trouve

$$e^t(-(A + Bt) \sin t + B \cos t + (C + Dt) \cos t + D \sin t) = te^t \cos t ,$$

donc pour tout  $t \in \mathbb{R}$ ,  $A + Bt = D$  et  $B + C + Dt = t$ . L'identification implique que  $B = 0$ ,  $A = D$ ,  $B + C = 0$ , et  $D = 1$ . D'où la solution particulière  $z(t) = e^t(\cos t + t \sin t)$ .

**Méthode des amplitudes complexes.** On peut réduire le cas du second membre de la forme d'un quasi-polynôme généralisé au cas d'un quasi-polynôme en constatant que  $b(t) = P(t)e^{t\beta} \cos(\theta t)$  est la partie réelle de  $X(t) = P(t)e^{(\beta+i\theta)t}$  et  $b(t) = P(t)e^{t\beta} \sin(\theta t)$  est la partie imaginaire de  $X(t)$ . On procède alors comme ci-dessus dans le cas quasi-polynômial avec  $\omega = \beta + i\theta$  complexe. Traitons l'exemple

$$\frac{dz}{dt} = z + te^t \cos t .$$

Le second membre est la partie réelle de  $X(t) = te^{(1+i)t}$ , donc  $\omega = 1 + i$ . On cherche une solution particulière de l'équation avec second membre  $X(t)$  de la forme  $(At + B)e^{\omega t}$ , où  $A, B \in \mathbb{C}$ . En remplaçant dans l'équation,

$$\frac{dz}{dt} = z + X(t) ,$$

on trouve par l'identification,

$$\omega(At + B) + A = At + B + t ,$$

d'où  $A = 1/(\omega - 1) = -i$  et  $B = -A/(\omega - 1) = 1$ . La solution particulière complexe est  $z(t) = (1 - it)e^{(1+i)t}$  et donc

$$\Re z(t) = e^t(t \sin t + \cos t)$$

est une solution particulière de l'équation proposée.

## 2.3 Points d'équilibres et stabilité en dimension 1

### 2.3.1 Point d'équilibre

Considérons l'équation différentielle autonome

$$\frac{dz}{dt} = v(z) \tag{2.12}$$

où  $v$  est le champ des tangentes, défini sur l'intervalle  $\Omega \subset \mathbb{R}$  et de classe  $C^1$ , i.e. la fonction  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  est continue et différentiable.  $z_0 \in \Omega$  est un point d'équilibre de l'équation (2.12) si  $v(z_0) = 0$ . Dans ce cas, la solution constante  $\phi(t) = z_0, \forall t \in \mathbb{R}$ , s'appelle *stationnaire*.

### 2.3.2 Stabilité d'un point d'équilibre

Un point d'équilibre est stable si toutes les trajectoires qui passent au voisinage de ce point d'équilibre convergent vers ce point. Pour étudier la stabilité du point d'équilibre, on s'intéresse aux trajectoires définies par des conditions initiales qui passent au voisinage de  $z_0$ . Soit  $\phi_\epsilon(t)$  une solution de (2.12) telle que  $\phi_\epsilon(0) = z_\epsilon$  proche de  $z_0$ . Le point d'équilibre  $z_0$  est stable si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (\phi_\epsilon(t) - z_0) = 0 .$$

#### Linéarisation de l'équation en $z_0$ .

Pour étudier la stabilité du point d'équilibre  $z_0$ , on cherche à calculer  $z(t) - z_0$  au voisinage de  $z_0$ . Pour cela, on utilise le théorème des accroissements finis en  $z_0$  :

$$v(z) = v(z_0) + \frac{dv}{dz}(z_0)(z - z_0) + o(z_0, z) = \frac{dv}{dz}(z_0)(z - z_0) + o(z_0, z) ,$$

où la fonction  $o(z_0, z)$  est un terme d'erreur tel que

$$\lim_{z \rightarrow z_0} \frac{o(z_0, z)}{z - z_0} = 0 .$$

L'équation (2.12) se transforme en

$$\frac{dz}{dt} = \frac{dv}{dz}(z_0)(z - z_0) + o(z_0, z) = \kappa(z - z_0) + o(z_0, z) ,$$

où  $\kappa = \frac{dv}{dz}(z_0)$  est une constante réelle. Si  $\frac{dv}{dz}(z_0) \neq 0$ , le terme d'erreur est négligeable et les équations (2.12) et (2.13),

$$\frac{dz}{dt} = \kappa(z - z_0) , \tag{2.13}$$

sont de même nature au voisinage de  $z_0$ .

Posons  $y = z - z_0$ . On calcule

$$\frac{dy}{dt} = \frac{d(z - z_0)}{dt} = \frac{dz}{dt} = \kappa(z - z_0) = \kappa y .$$

On retrouve soit l'équation de la croissance ( $\kappa > 0$ ), soit l'équation de la dégradation ( $\kappa < 0$ ). Si  $\kappa < 0$ ,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |z(t) - z_0| = \lim_{t \rightarrow +\infty} |y(t)| = |y_\epsilon| \exp(\kappa t) = 0$$

où  $y(0) = y_\epsilon = z_\epsilon - z_0$ . On constate que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |z(t) - z_0| = 0$$

pour toute solution à la condition initiale  $z(0) = z_\epsilon$  avec  $z_\epsilon$  assez proche de  $z_0$ . On dit que la solution stationnaire  $z(t) = z_0$ , ou le point d'équilibre  $z_0$ , est *stable*. De façon similaire, on constate que si  $\kappa > 0$ , la solution stationnaire  $z(t) = z_0$  est *instable*.

**Théorème 8** Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}$  un intervalle ouvert et

$$\frac{dz}{dt} = v(z) \quad (2.14)$$

une équation différentielle autonome avec le champ de vecteurs  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  continuellement différentiable. Soit  $z_0 \in \Omega$  un point d'équilibre,  $v(z_0) = 0$ , et posons  $\kappa = \frac{dv}{dz}(z_0)$ . Alors,

- $z_0$  est stable si  $\kappa < 0$ ,
- $z_0$  est instable si  $\kappa > 0$ ,
- si  $\kappa = 0$  on ne peut rien dire.

Exemple : l'équation  $z' = \tan z$  sur  $] -1, 1[$  a un unique point d'équilibre en 0. La dérivé de  $\tan z$  en 0 est  $1/\cos^2(0) = 1$ . Par le Théorème 8, le point 0 est instable.

La preuve du Théorème 8 utilise le Théorème de comparaison.

**Théorème 9 (Théorème de comparaison)** Soient  $v_1$  et  $v_2$  des fonctions réelles continues sur un intervalle  $\Omega$  telles que pour tout  $z \in \Omega$ ,

$$v_1(z) \leq v_2(z)$$

Soient  $\phi_1 : I \mapsto \mathbb{R}$  et  $\phi_2 : I \mapsto \mathbb{R}$  deux solutions des équations différentielles,  $z' = v_1(z)$  et  $z' = v_2(z)$ , respectivement, aux mêmes conditions initiales  $\phi_1(t_0) = z_0 = \phi_2(t_0)$ .

Alors pour tout  $t \geq t_0$ ,  $t \in I$ ,

$$\phi_1(t) \leq \phi_2(t)$$

et pour tout  $t \leq t_0$ ,  $t \in I$ ,

$$\phi_1(t) \geq \phi_2(t).$$

### Analyse graphique de la stabilité d'un point d'équilibre

**Théorème 10** Soient  $\Omega \subset \mathbb{R}$  un intervalle ouvert et

$$\frac{dz}{dt} = v(z) \quad (2.15)$$

une équation différentielle autonome avec le champ de vecteurs  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  continu. Soit  $z_0 \in \Omega$  un point d'équilibre,  $v(z_0) = 0$ .

- Si l'existe un intervalle  $]\alpha, \beta[$  contenant  $z_0$  tel que pour tout  $z \in ]\alpha, \beta[$ ,  $z \neq z_0$ ,

$$(z - z_0)v(z) < 0,$$

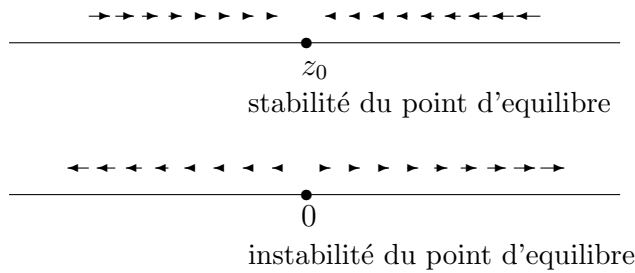
alors le point  $z_0$  est stable,

- Si l'existe un intervalle  $]\alpha, \beta[$  contenant  $z_0$  tel que pour tout  $z \in ]\alpha, \beta[$ ,  $z \neq z_0$ ,

$$(z - z_0)v(z) > 0,$$

alors le point  $z_0$  est instable.

Exemple : l'équation  $z' = -z^3$  a un unique point d'équilibre en 0. La dérivé en 0 de  $z^3$  est 0, donc on ne peut pas conclure à la stabilité en 0. Cependant,  $z(-z^3) = -z^4 > 0$  pour tout  $z \neq 0$ . Ainsi, de par le Théorème 10, le point 0 est stable.



### 2.3.3 Classification des points d'équilibre en dimension 1

**Points de selle** Le théorème 8 nous dit que l'on ne peut rien dire sur la stabilité du point d'équilibre lorsque  $\kappa = 0$ . En réalité, si  $v(z)$  est de classe  $C^2$  ou  $C^3$ , on peut utiliser un développement limité à l'ordre 2 ou 3. Supposons que  $v(z)$  soit de classe  $C^3$ . Alors, en utilisant la formule de Taylor,

$$v(z) = \kappa(z - z_0) + \kappa_1(z - z_0)^2 + \kappa_2(z - z_0)^3 + \epsilon(z)(z - z_0)^3$$

où  $\epsilon(z) \rightarrow 0$  quand  $z \rightarrow z_0$ .

En utilisant le théorème 10, on peut distinguer 3 types de points d'équilibre : attractifs (ou stables), répulsifs (ou instables) ou points de selle (ou semistables).

- Lorsque pour tout intervalle  $]\alpha, \beta[$  contenant  $z_0$ , on a  $(z - z_0)v(z) < 0$ , le point d'équilibre est attractif. Toutes les solutions convergent vers  $z_0$ .
- Lorsque pour tout intervalle  $]\alpha, \beta[$  contenant  $z_0$ , on a  $(z - z_0)v(z) > 0$ , le point d'équilibre est répulsif. Toutes les solutions s'éloignent de  $z_0$ .
- Dans les autres cas, le point d'équilibre est un point de selle. Par exemple, il peut être stable à droite et instable à gauche ( $\kappa = 0, \kappa_1 < 0$ ), ou le contraire ( $\kappa = 0, \kappa_1 > 0$ ).

**Bifurcation** Les points de selle présentent une autre particularité par rapport aux points attractifs et répulsifs, ils sont *structurellement instables*. On entend par là que la moindre perturbation peut faire disparaître le point selle au profit de l'apparition d'une paire de points d'équilibre stable-instable. Lorsque cette transition est obtenue sous l'effet d'une variation d'un paramètre  $\mu$  inhérent au modèle, on parle de *bifurcation*. Un tel effet ne peut se produire dans le cas des points d'équilibre stables ou instables qui sont dits par conséquent *structurellement stable*.

Exemple : l'équation  $x' = x^2 + \mu$  sur  $\mathbb{R}$  a un unique point d'équilibre en 0 pour  $\mu = 0$ . C'est un point de selle. Si  $\mu > 0$ , l'équation  $x' = x^2 + \mu$  n'a pas de points d'équilibre. Par contre, si  $\mu < 0$ , il y a 2 points d'équilibre : un point attractif en  $x_1 = -\sqrt{-\mu}$  et un point répulsif  $x_2 = \sqrt{-\mu}$ .

## 2.4 Système linéaire d'équations différentielles scalaires couplées

Considérons le système de deux équations différentielles linéaires,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by \\ \frac{dy}{dt} = cx + dy \end{cases}$$



### 2.4.1 Système découplé

Un cas relativement simple à résoudre est celui pour lequel  $b = 0$  ou  $c = 0$ . Supposons que  $b = 0$ . Alors, il est facile de résoudre le système en le découplant directement. La solution générale de la première équation  $\frac{dx}{dt} = ax$  est donnée par  $x(t) = Ee^{at}$ , où  $E \in \mathbb{R}$  est une constante arbitraire. Ensuite, on la substitue dans la deuxième équation pour obtenir l'équation différentielle linéaire non homogène

$$\frac{dy}{dt} = dy + cEe^{at},$$

avec le second membre de la forme d'un quasi-polynôme de degré 0. La solution générale est soit

$$y(t) = Ge^{dt} + \frac{cE}{a-d} e^{at} \quad (2.16)$$

si  $a \neq d$ , soit

$$y(t) = Ge^{at} + cEte^{at} \quad (2.17)$$

dans l'autre cas, avec  $G \in \mathbb{R}$  une constante arbitraire.

Le même argument fonctionne lorsque  $c = 0$ .

### 2.4.2 Méthode du changement de variables.

Dans le cas où  $b \neq 0$  et  $c \neq 0$ , on peut utiliser un changement de variable pour découpler le système. On cherche un changement de variables à un paramètre  $\omega \in \mathbb{C}$ ,

$$\begin{cases} \tilde{x} &= x + \omega y \\ \tilde{y} &= y, \end{cases}$$

tel que le système (2.4.2) dans les coordonnées  $(\tilde{x}, \tilde{y})$  devienne partiellement découplé

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{x}}{dt} &= \tilde{a}\tilde{x} \\ \frac{d\tilde{y}}{dt} &= \tilde{c}\tilde{x} + \tilde{d}\tilde{y} \end{cases}$$

On substitue  $\tilde{x}$  dans l'équation (2.4.2),

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{x}}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \omega \frac{dy}{dt} \\ &= ax + by + \omega(cx + dy) \\ &= a(\tilde{x} - \omega\tilde{y}) + b\tilde{y} + \omega(c(\tilde{x} - \omega\tilde{y}) + d\tilde{y}) \\ &= (a + c\omega)\tilde{x} - (c\omega^2 + (a - d)\omega - b)\tilde{y}. \end{aligned} \quad (2.18)$$

Le système (2.18) est dans la forme (2.4.2) si et seulement si

$$c\omega^2 + (a - d)\omega - b = 0 \quad (2.19)$$

Calculons le déterminant  $\Delta$  de l'équation quadratique (2.19) en  $\omega$ ,

$$\Delta = (a - d)^2 + 4bc.$$

1. Si  $\Delta \geq 0$  il existe au moins une solution réelle  $\omega$  de l'équation (2.19). Il y a toujours deux solutions de l'équation (2.19), qui sont distinctes quand  $\Delta \neq 0$ ,

$$\omega_1 = \frac{d - a + \sqrt{\Delta}}{2c} \quad \text{and} \quad \omega_2 = \frac{d - a - \sqrt{\Delta}}{2c},$$

et on peut prendre comme  $\omega$  n'importe laquelle d'entre elles. Mettons donc  $\omega = \omega_1$ .

On obtient alors que

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{y}}{dt} &= \frac{dy}{dt} \\ &= cx + dy \\ &= c(\tilde{x} - \omega\tilde{y}) + d\tilde{y} \\ &= c\tilde{x} + (d - c\omega)\tilde{y}. \end{aligned} \tag{2.20}$$

2. Si  $\Delta < 0$ , alors il l'équation (2.19) a une solution complexe.

Dans tous les cas, on peut découpler le système qui devient :

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{x}}{dt} = (a + c\omega)\tilde{x} \\ \frac{d\tilde{y}}{dt} = c\tilde{x} + (d - c\omega)\tilde{y} \end{cases}$$

où  $\omega \in \mathbb{C}$  est solution de l'équation  $c\omega^2 + (a - d)\omega - b = 0$ .

### 2.4.3 Analyse graphique

Vous avez vu, dans les séances de travaux dirigés, quelques exemples d'analyse graphique de systèmes d'équations différentielles couplées.

# Chapitre 3

## Quelques exemples en Biologie

### 3.1 Introduction : des phénomènes qui se produisent au cours du temps

La plupart des phénomènes biologiques que l'on étudie se produisent au cours du temps. C'est vrai dans différentes disciplines de la biologie : l'étude du fonctionnement cellulaire (biochimie, biologie des systèmes), du développement, de l'écologie, de l'évolution. Bien sûr, les échelles de temps sont différentes. En biochimie, l'échelle de temps est la seconde, ou quelques minutes. Pour ce qui concerne le développement, on parle en heures ou en mois. En écologie, on parle en années ou en dizaines d'années. En évolution, on parle en centaines ou milliers d'années.

#### 3.1.1 Exemple : dégradation d'un substrat

L'exemple est la fraction des différents isotopes de carbone dans un organisme. Le  $C^{14}$  est un isotope instable qui se désintègre en  $N^{14}$ , isotope stable. En biochimie, vous avez appris que l'on caractérise une réaction par sa constante de vitesse, dont l'unité est un  $temps^{-1}$ , et qui caractérise le temps qu'il faut pour transformer une molécule de substrat en une molécule de produit. En fait, ce que l'on sait décrire, c'est la vitesse de la réaction, c'est-à-dire le phénomène instantané.

$$v = \frac{dx_t}{dt} = -kx_t$$

où  $x_t$  est la concentration de  $C^{14}$  au temps  $t$ . Considérons un système fermé, dans lequel il n'y a que du  $C^{14}$  au départ, en concentration  $x_0 = C_0$ . Au cours du temps, le  $C^{14}$  se désintègre en  $N^{14}$ . Soit  $y_t$  la concentration de  $N^{14}$  au temps  $t$ . Si le système est fermé, il n'y a pas de perte de matière, et

$$x_t + y_t = C_0$$

Maintenant, on connaît la vitesse de dégradation de  $C^{14}$  en  $N^{14}$ , mais on aimerait connaître la concentration  $x_t$  de  $C^{14}$  à un temps  $t$  quelconque. Les questions que l'on peut se poser sont par exemple, au bout de combien de temps le  $C^{14}$  aura-t-il disparu complètement ? Pour répondre à cette question, il faut résoudre l'équation

$$\frac{dx_t}{dt} = -kx_t \tag{3.1}$$

### 3.1.2 Équations, équations différentielles

$2x - 4 = 0$  est une équation dont la solution est un nombre ( $x = 2$ ). Par contre,  $2x - 4t = 5$  est une équation dont la solution est une *fonction* du temps. Toutes les valeurs de  $x$  qui satisfont l'équation sont des solutions. Ces valeurs se trouvent sur la droite d'équation  $x = 5/4 + 2t$  d'ordonnée à l'origine  $5/4$  et de pente 2.

Une équation différentielle est une équation qui implique la dérivée de  $x$ , et dont les solutions sont des fonctions. Par exemple, la dérivée de la fonction  $x = 5/4 + 2t$  est  $\frac{dx_t}{dt} = 2$ . Toutes les fonctions de la forme  $x_t = a + 2t$ , où  $a$  est un nombre réel, sont des solutions possibles de l'équation différentielle  $\frac{dx_t}{dt} = 2$ .

### 3.1.3 Solution générale d'une équation différentielle

La résolution de l'équation (3.1) demande un calcul intégral. On peut utiliser la méthode de la séparation des variables. Si  $x_t \neq 0$ ,

$$\frac{dx_t}{dt} = -kx_t \Leftrightarrow \frac{dx_t}{x_t} = -kdt$$

d'où

$$\int \frac{1}{x_t} dx_t = \int -kdt$$

ou encore

$$\log(|x_t|) = Cte - kt$$

La solution générale de (3.1) est

$$x_t = Ce^{-kt} \tag{3.2}$$

Il existe une infinité de solutions à (3.1), qui ont toutes la forme générale donnée par (3.2). Chaque solution est une fonction du temps, c'est-à-dire une courbe.

**Définition :** Une solution particulière d'une équation différentielle est appelée une courbe intégrale.

Le théorème de Cauchy-Libschitz permet de montrer qu'en général (la plupart des cas rencontrés en biologie), il existe des solutions à une équation différentielle et que les courbes intégrales ne se croisent pas.

### 3.1.4 Une solution particulière est déterminée par les conditions initiales

Une solution particulière est une courbe intégrale qui passe par les points définis par les conditions initiales.

Dans l'exemple de la désintégration du  $C^{14}$ , on sait qu'au temps  $t_0 = 0$ , la concentration de  $C^{14}$  vaut  $x_0 = C_0 = 200M$ . On peut donc chercher la valeur de  $C$  telle que

$$x_0 = Ce^{-k \cdot 0} = C_0$$

Donc,  $C = C_0$ . La solution particulière de (3.1) qui passe par la condition initiale considérée est donc

$$x_t = C_0 e^{-kt} \tag{3.3}$$

### 3.1.5 Paramètres

Dans l'équation (3.3),  $k$  est un paramètre du modèle. Si  $k$  change, la solution change. Dans la pratique, les paramètres peuvent être estimés expérimentalement, en mesurant la décroissance de  $x_t$  au cours du temps et en ajustant les points expérimentaux à la courbe théorique (la solution particulière) par régression non linéaire : cela revient à chercher la valeur de  $k$  pour laquelle l'ajustement entre les points expérimentaux et la courbe est le meilleur possible.

### 3.1.6 Système dynamique

Un *système dynamique* est un système d'équations différentielles dans lequel les variables sont des fonctions du temps. Les coefficients des équations sont appelés des *paramètres*. La résolution du système permet d'établir un ensemble de solutions, qui sont les *courbes intégrales* des variables au cours du temps. Une *solution particulière* est une courbe intégrale qui passe par les conditions initiales définies par l'observateur (l'expérimentateur).

Un système d'équation différentielles est un *modèle* permettant de décrire le comportement instantané d'un phénomène qui se déroule au cours du temps. Le modèle est établi en s'appuyant sur des connaissances biologiques, des lois physicochimiques ou des lois empiriques (établies par l'expérience).

Dans l'exemple de la désintégration du  $C^{14}$ , on a

**Modèle :** La vitesse de dégradation est une fonction linéaire de la concentration en substrat,

$$\frac{dx_t}{dt} = -kx_t$$

**Paramètres du modèle :** Le paramètre du modèle est la constante de vitesse  $k$  ( $s^{-1}$ ).

**Conditions initiales :** Ici, la condition initiale est la concentration initiale en substrat  $C_0 = 200M$ .

**Solution particulière :** Une solution particulière est  $x_t = C_0 e^{-kt}$ .

**Application :** On peut utiliser la solution particulière pour estimer la valeur de la constante de vitesse à partir de données expérimentales. On peut aussi s'en servir pour calculer au bout de combien de temps la moitié du substrat sera dégradé. On cherche alors le temps  $T_{50}$  au bout duquel  $x_{T_{50}} = C_0/2$ .

$$x_{T_{50}} = C_0 e^{-kT_{50}} = C_0/2 \Leftrightarrow e^{-kT_{50}} = 1/2 \Leftrightarrow T_{50} = \log(2)/k$$

## 3.2 Une histoire de vie ou de mort : la croissance

Dans la plupart des systèmes dynamiques considérés en biologie, on sait modéliser la vitesse d'évolution de variables qui sont des quantités (nombre de cellules, biomasse, nombre d'individus dans une population, nombres de copies d'un allèle) en séparant les mécanismes de croissance et les mécanismes de mort.

### 3.2.1 Croissance bactérienne

L'exemple le plus simple est celui de la division cellulaire. Considérons par exemple une population de cellules bactériennes. On s'intéresse ici au nombre de cellules  $N_t$  comme une fonction du temps. On sait que ce nombre augmente au cours du temps du fait de la division cellulaire. Dans une population de bactéries, la division n'est pas synchrone. Il s'agit d'un phénomène continu. A chaque instant, certaines cellules sont en train de se diviser, d'autres viennent de finir leur division, d'autres encore sont en phase de synthèse. Dans un premier temps, on peut considérer que la vitesse d'accroissement du nombre de cellules est une fonction linéaire de  $N_t$ , qui dépend d'une constante de vitesse  $r$ , qui est le taux de croissance instantané ( $h^{-1}$ ).

**Modèle :** Ce modèle peut se traduire sous la forme de l'équation différentielle suivante

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t \quad (3.4)$$

que l'on sait résoudre. Une solution particulière de (3.4) est :

$$N_t = n_0 e^{rt}$$

où  $n_0$  correspond aux conditions initiales, c'est-à-dire le nombre de cellules au départ.

Ce modèle n'est pas très réaliste, car il prédit que le nombre de bactéries s'accroît de façon exponentielle sans limites. Au bout d'un temps infini, on s'attend à avoir un nombre infini de bactéries.

Dans la réalité, aucune population d'êtres vivants n'est de taille infinie.

### 3.2.2 Limitation par les ressources

Un modèle plus réaliste consiste à prendre en compte le fait que les bactéries dépensent de l'énergie pour se diviser. La source de l'énergie est la nourriture consommée par les cellules, qui est en général en quantité limitée.

**Conservation de la matière** Prenons par exemple une culture bactérienne dans un tube à essai, se nourrissant d'un substrat unique, en quantité initiale  $S_0$ . Le tube à essai constitue un milieu fermé, dans lequel le substrat peut se trouver sous deux formes à chaque instant  $t$  : sous forme non consommée, en quantité  $S_t$ , ou à l'intérieur des bactéries. On suppose qu'une bactérie contient une quantité constante  $c$  du substrat. A chaque instant, la quantité totale de substrat se trouvant à l'intérieur des bactéries est  $cN_t$ . Si le système est fermé, l'équation de conservation de la matière nous donne :

$$S_0 = S_t + cN_t$$

Ceci implique qu'il existe une limite pour le nombre de cellules présentes dans le milieu. Lorsque le substrat est entièrement consommé, on aura  $S_t = 0$  et  $N_t = S_0/c$ .

La quantité  $K = S_0/c$  est un paramètre du modèle qui est appelé en écologie la *capacité biotique* du milieu. Il dépend de la quantité de ressources disponibles dans le milieu.

**Vitesse d'évolution du nombre de bactéries** Pour prendre en compte le fait que l'énergie nécessaire à la division cellulaire (le substrat) diminue au cours du temps, on peut supposer que

la vitesse d'augmentation du nombre de cellules est proportionnelle à la fois au nombre de cellules  $N_t$  et à la proportion de substrat restant dans le milieu  $S_t/S_0$ . On a donc,

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t \frac{S_t}{S_0}$$

En utilisant l'équation de conservation de la matière, on trouve,

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \quad (3.5)$$

Dans ce modèle, l'évolution du nombre de cellules bactériennes au cours du temps est décrit par une équation différentielle à deux paramètres, le taux de croissance  $r$  ( $h^{-1}$ ), et la capacité biotique du milieu  $K$  (nombre de cellules). Cette équation est appelée en écologie *l'équation logistique*.

### 3.2.3 Portrait de phase

A partir de l'équation différentielle (3.5), on aimerait pouvoir déterminer l'ensemble des courbes intégrales possibles, c'est-à-dire les fonctions  $N_t$  du temps qui satisfont (3.5). En réalité, ce que l'on connaît, c'est la valeur de la dérivée de la fonction  $dN_t/dt$  à chaque temps.

**Définition :** *Graphiquement, la dérivée d'une fonction que l'on peut représenter comme une courbe qui relie la variable étudiée au temps est la pente de la tangente à la courbe.*

Ainsi, la connaissance de la dérivée de la fonction permet de prédire une partie de la courbe intégrale. Si la dérivée est positive, cela veut dire que  $N_t$  va augmenter. Si la dérivée est négative, cela veut dire que  $N_t$  va diminuer. Si la dérivée est nulle, cela veut dire que  $N_t$  ne va pas changer.

On peut représenter les tangentes aux courbes intégrales en n'importe quel point de l'espace défini par  $N$  et  $t$ , c'est le *portrait de phase élargi*.

On peut remarquer que, dans l'équation (3.5), la fonction qui donne la dérivée  $dN_t/dt$  ne dépend pas du temps. On peut donc condenser l'information en ne s'intéressant qu'à l'axe des valeurs possibles de  $N_t$ , qui sont ici toutes les valeurs possibles entre 0 et  $+\infty$ . On dessine alors le *portrait de phase*. Pour chaque valeur de  $N$ , on représente par une flèche ce qui se passe si l'une des courbes intégrales atteint cette valeur :

- Si la dérivée est positive,  $N_t$  augmente, la flèche va dans la direction des valeurs croissantes de  $N$ .
- Si la dérivée est négative,  $N_t$  diminue, la flèche va dans la direction des valeurs décroissantes de  $N$ .
- Si la dérivée est nulle,  $N_t$  reste constant, il s'agit d'un point d'équilibre que l'on représente par un point.

### 3.2.4 Point d'équilibre

**Définition :** *Un point d'équilibre est une solution constante de l'équation différentielle, pour laquelle la dérivée par rapport au temps est nulle. Un point d'équilibre est aussi appelé état stationnaire.*

Dans notre exemple, il y a deux points d'équilibre, pour lesquels

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) = 0$$

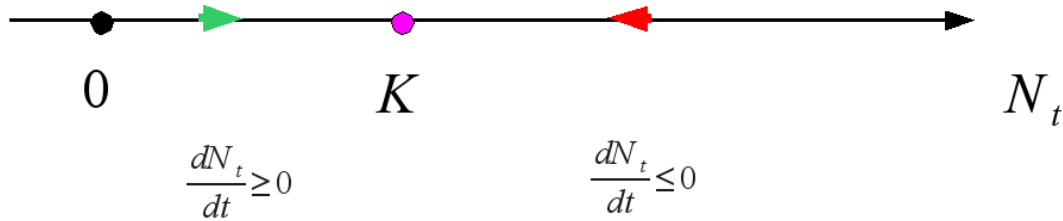


FIGURE 3.1 – **Portrait de phase pour l'équation logistique**  $\frac{dN_t}{dt} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$ . Pour cette équation, on peut représenter le signe de  $\frac{dN_t}{dt}$  en fonction des valeurs possibles de  $N_t$ .  $N_t$  varie entre zéro et  $+\infty$ . Le signe de la dérivée est le même (positif) pour toutes les valeurs de  $N_t$  dans l'intervalle  $]0, K[$ . On le représente par une flèche dirigée vers les valeurs croissantes de  $N_t$  dans l'espace des phases. De même, le signe de la dérivée est le même (négatif) pour toutes les valeurs de  $N_t$  dans l'intervalle  $]K, +\infty[$ . On le représente par une flèche dirigée vers les valeurs décroissantes de  $N_t$  dans le champ de direction. Enfin, il y a deux points particuliers, (0) et ( $K$ ) pour lesquels la dérivée s'annule.

qui sont  $N^{S1} = 0$  et  $N^{S2} = K$ .

Les trajectoires qui passent par un point d'équilibre y restent.

### Stabilité d'un point d'équilibre

**Définition :** *Un point d'équilibre est stable si toutes les trajectoires au voisinage de ce point convergent vers lui.*

Une autre façon de définir la stabilité, au sens mathématique, d'un équilibre est la robustesse face aux perturbations. Si, sous l'effet d'une petite perturbation externe, une trajectoire s'écarte du point d'équilibre, elle y revient en un temps fini.

La stabilité d'un point d'équilibre  $N_t = N^S$  est déterminée de la façon suivante :

- $dN_t/dt$  est positif pour  $N_t < N^S$ .
- $dN_t/dt$  est négatif pour  $N_t > N^S$ .

Dans l'exemple de l'équation logistique, il existe un seul équilibre stable  $N^S = K$ . La stabilité d'un équilibre se trouve graphiquement en regardant le portrait de phase (Figure 3.1)

**NB** La stabilité au sens mathématique est une notion différente que la stabilité au sens biologique. On pourrait penser par exemple que  $N_t = 0$  est un point d'équilibre, car la génération spontanée n'existant pas, s'il n'y a aucune bactérie dans le tube à essai, il n'y en aura jamais. Cependant, ce que nous dit l'équation (3.5), c'est que si par hasard une bactérie arrive dans le tube à essai, alors la population va augmenter et se stabiliser à la valeur  $N_t = K$ .

### 3.2.5 La vie et la mort

La figure 3.2 montre quelques exemples de courbes intégrales déterminées par l'équation (3.5). On voit bien qu'il n'existe qu'un seul état stationnaire stable. En particulier, si l'on repique un nombre  $N_0 > K$  de cellules dans un milieu neuf, alors une partie des cellules vont mourir, jusqu'à atteindre  $N_t = K$ .



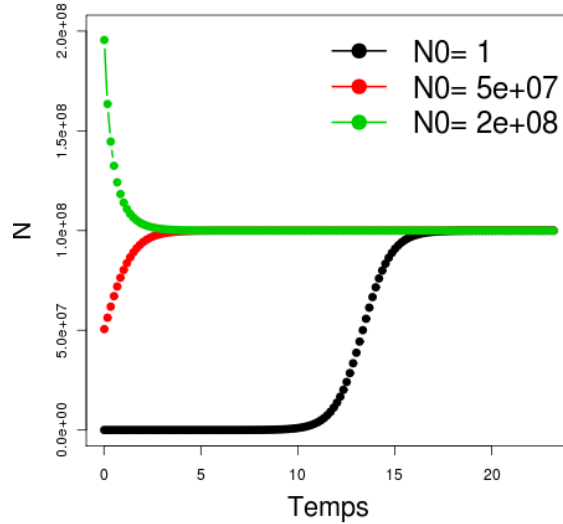


FIGURE 3.2 – Exemples de courbes intégrales pour l'équation logistique  $\frac{dN_t}{dt} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$ . Evolution de  $N_t$  au cours du temps pour différentes valeurs de  $N_0$ . Les paramètres de l'équation sont ici  $r = 0.023/\text{minute}$  et  $K = 10^8$  cellules. On remarque que toutes les courbes intégrales convergent vers l'état stationnaire  $N^S = K$ .

### 3.3 Chaîne alimentaire

On cherche à modéliser la dynamique d'une population d'individus au cours d'une saison, juste après la reproduction. La population est constituée d'adultes et de jeunes, issus de la reproduction des adultes. Les adultes utilisent une ressource unique pour le nourrissage des jeunes. L'évolution de la ressource au cours du temps est décrite par l'équation logistique en l'absence de prélèvement. Une partie des jeunes meurent du fait de la prédation. Pour simplifier, on fait l'hypothèse que le nourrissage des jeunes est un travail collectif, et l'on ne prend pas en compte le nombre de jeunes par adultes. La biomasse des jeunes est ici un indicateur du nombre de jeunes qui auront suffisamment grandi pour devenir de jeunes adultes à la fin de la saison.

**Variables** On suppose qu'au cours de la saison, le nombre d'adultes  $A$  reste constant. On s'intéresse à l'évolution de la quantité de ressources  $R_t$ , exprimée en unités arbitraires  $\mathcal{R}$ , et de la biomasse totale des jeunes  $J_t$ , exprimée en unité de biomasse  $\mathcal{B}$ .

**Modèle**

$$\begin{cases} \frac{dR}{dt} = r_R R \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - (\beta A) R \\ \frac{dJ}{dt} = r_J (\beta A) R - \mu_J J \end{cases}$$

<b>Paramètres</b>	$r_R$	$t^{-1}$	taux de croissance de la ressource
	$K_R$	$\mathcal{R}$	capacité biotique pour la ressource
	$\beta A$	$t^{-1}$	taux de prélèvement des ressources
	$\beta$	$A^{-1}.t^{-1}$	taux de prélèvement par adulte
	$r_J$	$\mathcal{BR}^{-1}$	gain en biomasse des jeunes par unité de ressource consommée
	$\mu_J$	$t^{-1}$	taux de prédation des jeunes

**Points d'équilibre** La vitesse d'évolution de la quantité de ressources ne dépend pas du nombre de jeunes dans la population. Il y a deux états stationnaires,  $R^{S1} = 0$  et  $R^{S2} = K_R \left(1 - \frac{\beta A}{r_R}\right)$ . Comme  $R$  ne peut être que positif ou nul,  $R^{S2}$  n'existe qu'à condition que

$$r_R > \beta A$$

On peut donc introduire un nouveau paramètre

$$K_A = \frac{r_R}{\beta}$$

qui définit le nombre maximal d'adultes pouvant se reproduire dans le milieu constitué par la ressource. Si le nombre d'adultes est inférieur à  $K_A$ , alors  $R^{S2} > 0$  n'existe pas. On appellera ce paramètre la capacité biotique du milieu pour les individus de la population. Notons que  $K_A$  dépend à la fois de la capacité du milieu à se régénérer ( $r_R$ ) et de l'efficacité du prélèvement des ressources ( $\beta$ ). Lorsque  $A = K_A$ , toutes les ressources produites sont consommées ( $R = 0$ ).

On peut aussi définir  $f = A/K_A$  comme une mesure du taux d'occupation de la niche écologique. Ainsi, le système est viable si  $0 < f < 1$ . Dans ce cas,  $R^{S2}$  est le seul état stationnaire stable :

$$R^{SS} = (1 - f) K_R$$

Pour ce qui concerne la biomasse des jeunes, il n'existe qu'un seul état stationnaire stable

$$J^{SS} = \frac{r_R}{\mu_J} \beta A R$$

La biomasse des jeunes est donc une fonction linéaire croissante de la quantité de ressources. Cependant, la quantité de ressources à l'état stationnaire dépend du nombre d'adultes dans la population. En utilisant  $R = (1 - f)K_R$  à l'état stationnaire pour les ressources, et en exprimant le nombre d'adultes en fonction du nombre maximal d'adultes  $A = fK_A$ , on trouve l'expression de la biomasse des jeunes à l'état stationnaire :

$$J^{SS} = f(1 - f) \frac{\beta r_R}{\mu_J} K_A K_R$$

A la fin de la saison, on trouve une relation non linéaire entre la biomasse des jeunes et la fraction  $f$  de la niche écologique occupée par les adultes. La biomasse des jeunes est maximale lorsque  $f = 0.5$ , c'est-à-dire quand le nombre d'adultes est égal à la moitié de la capacité biotique  $A = K_A/2$ .

**Conclusion** Même lorsque l'on ne sait pas résoudre analytiquement un système d'équation différentielle, l'étude du système permet de trouver les états stationnaires, et d'étudier leur stabilité et de faire des prédictions sur l'évolution du système en fonction des valeurs des paramètres.

# Annexe A

## Fonctions de plusieurs variables

On note par  $D(p, r)$  un disque de centre  $p \in \mathbb{R}^2$  et de rayon  $r > 0$ . Un ensemble  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  est un *ouvert* si pour tout point  $p \in \Omega$ , l'ensemble  $\Omega$  contient un disque  $D(p, r)$  de rayon  $r > 0$  quelconque. Une fonction de deux variables est une application d'un domaine du plan  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  dans  $\mathbb{R}$ . Un ouvert  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  est un *domaine* si  $\Omega$  est connexe, c'est-à-dire, si tous deux points  $p_1$  et  $p_2$  dans  $\Omega$  peuvent être joints par un chemin qui est composé d'un nombre fini de segments. Similairement, une fonction de trois variables est une application d'un domaine de l'espace  $\mathbb{R}^3$  dans  $\mathbb{R}$ . On peut de même définir des fonctions de  $n$  variables,  $n \geq 1$ .

**Exemples :**  $f(x, y) = \frac{e^x \sin x}{\sqrt{1-x^2-y^2}}$  est une fonction des deux variables  $x$  et  $y$  définie pour tout couple  $(x, y)$  tel que  $x^2 + y^2 < 1$ , donc à l'intérieur du cercle unité.

La fonction  $f(x, y, z) = \frac{x+y+z}{x+y}$  est une fonction de trois variables  $x, y$  et  $z$  définie en dehors du plan d'équation  $x + y = 0$ .

### A.1 Continuité

La notion de continuité d'une fonction de deux ou plusieurs variables est la même que pour une fonction d'une variable : plus le point  $p(x, y)$  est voisin du point donné  $p_0(x_0, y_0)$ , plus  $f(x, y)$  est proche de  $f(x_0, y_0)$ . Le point  $p(x, y)$  est proche du point  $p_0(x_0, y_0)$  si la distance euclidienne entre  $p$  et  $p_0$ ,

$$d_E(p, p_0) = \sqrt{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2},$$

est petite. On dit que  $p$  tend vers  $p_0$  ( $p \rightarrow p_0$ ) si  $d_E(p, p_0) \rightarrow 0$ . Donc, la continuité de  $f$  en  $p_0$  signifie que

$$\lim_{p \rightarrow p_0} f(p) = f_{p_0}.$$

En pratique, toutes les fonctions de plusieurs variables que l'on rencontrera en biologie seront continues dès qu'elles seront définies.

### A.2 Dérivées partielles

Soit  $f(x, y) : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  une fonction de deux variables. Fixons la valeur de  $y$  (on traite  $y$  comme un paramètre),  $x$  est alors la seule variable. Notons  $h(x) = f(x, y)$  et calculons sa dérivée  $h'(x)$  en point  $x$ . La dérivée  $h'(x)$  s'appelle dérivée partielle de  $f$  par rapport à  $x$  et se note  $\frac{\partial f}{\partial x}(x, y)$  ou bien

$f'_x(x, y)$  ou  $\partial_x f(x, y)$ . De même on notera  $\frac{\partial f}{\partial y}(x, y)$  ( $f'_y(x, y)$  ou bien  $\partial_y f(x, y)$ ) la dérivée partielle de  $f$  par rapport à  $y$ , obtenue en considérant que  $x$  est constant et en dérivant par rapport à  $y$ .

**Exemple :** Soit  $f(x, y) = x^3 + \sin(2x + 3y) + e^x \cos y + y^5$ . La dérivée partielle en  $x$  est

$$\frac{\partial f}{\partial x}(x, y) = 3x^2 + 2 \cos(2x + 3y) + e^x \cos y ,$$

lorsque la dérivée en  $y$  est

$$\frac{\partial f}{\partial y}(x, y) = 3 \cos(2x + 3y) - e^x \sin y + 5y^4 .$$

### A.3 Développements limités

Supposons que  $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  est une fonction de deux variables telle que les dérivées partielles  $\frac{\partial f}{\partial x}(x, y)$  et  $\frac{\partial f}{\partial y}(x, y)$  existent et sont continues partout dans  $\Omega$ . On dit alors que  $f$  est *une fonction de classe  $C^1$*  et on note  $f \in C^1(\Omega)$ . Quand on effectue un petit accroissement de  $\Delta x$  de  $x$ , avec  $y$  restant constant et égal à  $y_0$ , on pourra écrire

$$f(x_0 + \Delta x, y_0) = f(x_0, y_0) + \frac{\partial f}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \epsilon_1(x, y)\Delta x$$

où  $\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \epsilon_1(x, y) = 0$ . De même, un petit accroissement de  $\Delta y$  de la variable  $y$ , avec  $x$  constant, conduira à la formule,

$$f(x_0 + \Delta x, y_0) = f(x_0, y_0) + \frac{\partial f}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y + \epsilon_2(x, y)\Delta y$$

où  $\lim_{\Delta y \rightarrow 0} \epsilon_2(x, y) = 0$ .

Pour passer du point  $(x_0, y_0)$  au point  $(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y)$  on utilise l'identité suivante,

$$\begin{aligned} f(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y) - f(x_0, y_0) &= f(x_0 + \Delta x, y_0) - f(x_0, y_0) + \\ & f(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y) - f(x_0 + \Delta x, y_0) . \end{aligned}$$

Une valeur approchée de la première différence est  $\frac{\partial f}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x$  lorsque une valeur approchée de la seconde différence est  $\frac{\partial f}{\partial y}(x_0 + \Delta x, y_0)\Delta y$ . Par continuité de  $\frac{\partial f}{\partial y}(x, y)$  sur  $\Omega$ , on a

$$\frac{\partial f}{\partial y}(x_0 + \Delta x, y_0) = \frac{\partial f}{\partial y}(x_0, y_0) + \epsilon_3(x, y) ,$$

où  $\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \epsilon_3(x, y) = 0$ .

On note par  $\Delta f = f(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y) - f(x_0, y_0)$  l'accroissement de la fonction  $f$  entre les points  $(x_0, y_0)$  et  $(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y)$ . On note aussi  $\|(a, b)\| = \sqrt{a^2 + b^2}$  la norme euclidienne du vecteur  $(a, b) \in \mathbb{R}^2$ . Alors,

$$\Delta f = \frac{\partial f}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial f}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y + \epsilon(x, y) \|(\Delta x, \Delta y)\| , \quad (\text{A.1})$$

où  $\lim_{(x, y) \rightarrow (x_0, y_0)} \epsilon(x, y) = 0$ . L'équation (A.1) donne le développement limité de  $f$  à l'ordre 1 en  $(x_0, y_0)$ .

**Exemple :** Dans un laboratoire de biologie, on a besoin de construire une boîte cylindrique sans couvercle en métal renforcé de diamètre et de hauteur, respectivement, 10 et 8 mètres. L'épaisseur de paroi est estimée à 0.3 mètre. Trouver une valeur approchée du volume de métal que l'on est obligé d'utiliser pour la construction.

Le volume d'un cylindre de diamètre  $x$  et de hauteur  $h$  est  $V(x, h) = \frac{1}{4}\pi x h$ . On cherche la valeur de  $\Delta V = V(10.3, 8.3) - V(10, 8)$ . Les dérivées partielles en  $x$  et en  $y$  sont respectivement égales à  $\frac{1}{2}\pi x h$  et  $\frac{1}{8}\pi x^2$ . La valeur approchée de  $\Delta V$  est donc

$$\frac{1}{2}\pi x h \Delta x + \frac{1}{8}\pi x^2 \Delta h .$$

On obtient  $\Delta V \sim 37.68 + 11.77 = 49.46\text{m}^3$ . La masse de la boîte cylindrique faite en titane serait approximativement 248 tonnes (la densité du titane est  $5\text{kg}/\text{dcm}^3$ ). Le prix actuel du titane est 6 EUR/kg, donc la construction du cylindre coûterait au moins 1, 240, 000.00 EUR. Si le cylindre est fait en aluminium, son poids serait 134 tonnes (densité  $2, 7 \text{ kg}/\text{dcm}^3$ ). Le prix de l'aluminium est 1.8 EUR/kg donc le prix total serait 241, 055 EUR.

## A.4 Différentielle en plusieurs variables

L'expression  $\frac{\partial f}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial f}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y$  donne une valeur approchée de l'accroissement  $\Delta f$  de la fonction  $f$  entre les points  $(x_0, y_0)$  et  $(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y)$ . Comme pour les fonction d'une variable on introduit un opérateur linéaire  $df$  appelé différentielle de  $f$  et noté

$$df = \frac{\partial f}{\partial x}dx + \frac{\partial f}{\partial y}dy ,$$

où  $dx$  et  $dy$  sont des fonctions linéaires associant à un vecteur du plan ses coordonnées en  $x$  et en  $y$  respectivement.

**Gradient.** Soit  $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  une fonction de classe  $C^1$ . Pour tout point  $(x, y) \in \Omega$ , on définit le gradient de  $f$ ,

$$\text{grad}f(x, y) = \left( \frac{\partial f}{\partial x}(x, y), \frac{\partial f}{\partial y}(x, y) \right) .$$

On rappelle que le produit scalaire euclidien de deux vecteurs  $u = (u_1, u_2)$  et  $v = (v_1, v_2)$  dans  $\mathbb{R}^2$  est donné par

$$\langle u, v \rangle = u_1v_1 + u_2v_2 .$$

Alors,

$$df(v) = \frac{\partial f}{\partial x}dx(v) + \frac{\partial f}{\partial y}dy(v) = \frac{\partial f}{\partial x}v_1 + \frac{\partial f}{\partial y}v_2 = \langle \text{grad}f, v \rangle .$$

**Dérivées directionnelles.** Soit  $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  une application,  $(x_0, y_0)$  un point de  $\Omega$  et  $u = (u_1, u_2)$  un vecteur de  $\mathbb{R}^2$ . On appelle dérivée directionnelle de  $f$  en  $(x_0, y_0)$  dans la direction de  $u$  la dérivée en  $s = 0$ , si elle existe, de la fonction d'une variable

$$f_u : s \mapsto f((x_0 + su_1, y_0 + su_2)) .$$

On la note  $D_u f(x_0, y_0)$ .

Si  $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  est une application de classe  $C^1$  alors  $f$  admet en tout point  $(x, y) \in \Omega$  une dérivée directionnelle dans toute direction  $u$ , et on a :

$$D_u f(x, y) = \frac{\partial f}{\partial x} u_1 + \frac{\partial f}{\partial y} u_2 = \langle \text{grad} f, u \rangle .$$

**Exemple :** Supposons qu'une abeille part d'un point  $A \in \mathbb{R}^3$  dans l'espace et revient à ce même point  $A$  après un temps  $t_0$ . Soit  $u = (u_1, u_2, u_3) \in \mathbb{R}^3$  un vecteur de longueur 1. Supposons que le chemin de l'abeille est décrit par une fonction  $t \mapsto s : [0, t_0] \mapsto \mathbb{R}^3$  de classe  $C^1$ . Alors,  $s(0) = s(t_0) = A$ . Notons  $s_1(t), s_2(t), s_3(t)$  les coordonnées de la fonction  $s$ ,  $s(t) = (s_1(t), s_2(t), s_3(t))$ . La projection du chemin  $s(t)$  sur la droite du vecteur directeur  $u$  passant par  $A$  est un chemin  $h(t) = \langle u, s(t) \rangle : [0, t_0] \mapsto \mathbb{R}$ . Puisque  $h(0) = h(t_0)$ , le théorème des accroissements finis implique qu'il existe un point  $\xi \in ]0, t_0[$  tel que

$$0 = h'(\xi) = u_1 s'_1(\xi) + u_2 s'_2(\xi) + u_3 s'_3(\xi) = \langle u, s'(\xi) \rangle .$$

Ca signifie que la vitesse de l'abeille dans la direction  $u$  au moment  $\xi$  est égale à 0. Cette observation est vraie pour toute direction possible  $u \in \mathbb{R}^3$ . Le temps  $\xi$  dépend quand même de  $u$ .

## A.5 Dérivée d'une fonction composée

Soit  $\Omega$  un domaine dans  $\mathbb{R}^2$  et  $I$  un intervalle ouvert. On dit que  $\gamma : I \mapsto \Omega$  est de classe  $C^1$  si les deux fonctions coordonnées de  $\gamma(t) = (\gamma_1(t), \gamma_2(t))$  sont de classe  $C^1$ .

Supposons que  $f : \Omega \mapsto \mathbb{R}$  et  $\gamma : I \mapsto \Omega$  sont de classe  $C^1$ . Alors, la fonction  $h : I \mapsto \mathbb{R}$  donnée par la formule  $h(t) = f \circ \gamma(t) = f(\gamma(t))$  est de classe  $C^1$  et pour tout  $t \in I$ ,

$$h'(t) = D_{\gamma'(t)} f(t) = \langle \text{grad} f, \gamma'(t) \rangle = \frac{\partial f}{\partial x}(\gamma(t)) \gamma'_1(t) + \frac{\partial f}{\partial y}(\gamma(t)) \gamma'_2(t) . \quad (\text{A.2})$$

**Théorème des accroissements finis en deux variables.** Prenons deux points  $A = (x_0, y_0)$  et  $B = (x, y)$  dans  $\Omega$  tels que le segment  $S$  entre  $A$  et  $B$  est contenu dans  $\Omega$ . Alors, il existe un point  $(\xi_1, \xi_2)$  dans  $S$  tel que

$$f(x, y) = f(x_0, y_0) + \frac{\partial f}{\partial x}(\xi_1, \xi_2)(x - x_0) + \frac{\partial f}{\partial y}(\xi_1, \xi_2)(y - y_0) .$$

**Gradient et lignes de niveaux.** Soit  $a \in \mathbb{R}$  appartenant à l'ensemble  $f(\Omega)$ . On appelle *ligne de niveau*  $a$  l'ensemble  $\{(x, y) \in \Omega : f(x, y) = a\}$ . On dit que le chemin  $\gamma : I \mapsto \Omega$  est perpendiculaire au vecteur  $u \in \mathbb{R}^2$  en point  $\gamma(t_0) \in \Omega$  si

$$\langle \gamma'(t_0), \text{grad} f(\gamma(t_0)) \rangle = 0 .$$

**Théorème 11** *Le gradient de  $f$  est perpendiculaire en tout point à la ligne de niveau de  $f$  en ce point.*

Théorème 11 signifie que la direction de plus forte pente sur une montagne est perpendiculaire au chemin de même altitude. En effet, soit  $\gamma : I \mapsto \Omega$  un chemin de classe  $C^1$  tel que  $f(\gamma(t)) = a$  pour tout  $t \in I$ . Par la formule A.2,

$$0 = \frac{da}{dt} = \frac{d(f \circ \gamma)}{dt}(t) = \langle \text{grad} f(\gamma(t)), \gamma'(t) \rangle .$$

# Annexe B

## Compléments sur les EDO d'ordre 1

### B.1 Théorème de différentiabilité, équations aux variations.

Le théorème de différentiabilité par rapport aux paramètres est un outil efficace de calcul.

**Theorème 12** Si  $v(t, z, \mu)$  est un champ de vecteurs différentiables (classe  $C^r$ ,  $r \geq 1$ ) par rapport à  $z$ ,  $t$ , et  $\mu$ , alors l'équation

$$\frac{dz}{dt} = v(z, \mu)$$

admet une solution  $\phi(t)$  vérifiant la condition initiale  $\phi(t_0) = z_0$  et différentiable (classe  $C^r$ ) par rapport à  $\mu$ ,  $t_0$ , et  $z_0$ .

Ici,  $\mu$  est un paramètre de la fonction  $v$ . Si nous savons résoudre une équation différentielle non-perturbée

$$\frac{dz}{dt} = v(z, 0) \tag{B.1}$$

pour  $\mu = 0$ , on peut alors trouver une solution approchée pour les valeurs du paramètre  $\mu$  proches de 0. Pour cela il suffit de calculer la dérivée de la solution perturbée par rapport au paramètre :  $y = \frac{d\phi(t)}{d\mu}$ . Cette dérivée, notée par  $y$ , est une fonction du temps. Elle est elle même solution d'une certaine équation différentielle qu'on appelle *équation aux variations*. L'équation aux variations est toujours *linéaire non-homogène*,

$$\frac{dy}{dt} = \frac{\partial v(z, 0)}{\partial z}(\phi_0(t))y + \frac{\partial v}{\partial \mu}(\phi_0(t)),$$

où  $\phi_0(t)$  est la solution de l'équation non-perturbée (B.1). Notons aussi que lorsque la solution  $\phi(t)$  de l'équation perturbée  $\frac{dz}{dt} = v(z, \mu)$  satisfait toujours la même condition initiale quel que soit  $\mu$ , alors  $y$  vérifie également la condition initiale  $y(0) = 0$ .

Il n'est pas nécessaire de retenir la formule de l'équation aux variations. On peut la déduire dans chaque cas concret en effectuant un développement limité de la solution au voisinage de  $(\phi_0(t), 0)$  : Pour de petites valeurs de  $t$ ,

$$z = \phi_0(t) + \mu y + \mu^2 \epsilon(\mu)$$

où  $\epsilon(\mu) \rightarrow 0$  lorsque  $\mu$  tend vers 0 et  $y$  est la dérivée de  $z(t, \mu)$  par rapport à  $\mu$  en  $\mu = 0$ .

En mettant cette expression dans l'équation différentielle initiale, on obtient :

$$\frac{d\phi_0}{dt} + \mu \frac{dy}{dt} = v(\phi_0 + \mu y, \mu)$$

et on en déduit une expression pour  $\frac{dy}{dt}$ .

**Exemple.** Supposons que l'équation de la croissance ( $\alpha > 0$ ) est perturbée par un terme périodique  $\mu \sin z$  où  $\mu$  est un petit paramètre,

$$\frac{dz}{dt} = \alpha z + \mu \sin z .$$

Lorsque  $\mu = 0$ , on connaît la solution :

$$\phi_0(t) = z(0)e^{\alpha t} .$$

D'après le théorème de différentiabilité par rapport au paramètre, la solution (pour petites valeurs des  $t$ ) s'écrit sous la forme

$$z = \phi_0 + \mu y + \mu^2 \epsilon(\mu)$$

En mettant cette expression dans l'équation différentielle initiales nous obtenant une équation différentielle pour  $y$ ,

$$\frac{d\phi_0}{dt} + \mu \frac{dy}{dt} = \alpha(\phi_0 + \mu y) + \mu \sin(\phi_0) + \mu^2 \epsilon_1(\mu)$$

avec  $\lim_{\mu \rightarrow 0} \epsilon_1(\mu) = 0$ . Cette équation différentielle peut aussi s'écrire

$$\frac{d\phi_0}{dt} + \mu \frac{dy}{dt} = \alpha\phi_0 + \mu(\alpha y + \sin \phi_0)$$

Etant donné que cette équation différentielle est vraie quel que soit  $\mu$ , les coefficients de toute puissance de  $\mu$  sont les mêmes dans le premier et dans le deuxième membre. Nous avons en particulier,

$$\frac{dy}{dt} = \alpha y + \sin \phi_0 = \alpha y + \sin(z(0)e^{\alpha t})$$

avec la condition initiale  $y(0) = 0$ . L'équation obtenue est *l'équation aux variations* de l'équation initiale.

On trouve la solution avec la condition initiale  $y(0) = 0$  en utilisant les méthodes de Section 2.2.4,

$$y(t) = \left( \int_0^t e^{-\alpha s} \sin(z(0)e^{\alpha s}) ds \right) e^{\alpha t} .$$

Par conséquence,

$$z(t) = \left( z(0) + \mu \left( \int_0^t e^{-\alpha s} \sin(z(0)e^{\alpha s}) ds \right) \right) e^{\alpha t} + \mu^2 \epsilon(\mu) .$$



## B.2 Étude qualitative d'une équation différentielle

Même, si l'on ne sait pas résoudre explicitement une équation différentielle, il est en général possible d'en faire une étude qualitative donnant une bonne idée des solutions. Nous allons étudier qualitativement l'équation différentielle

$$\frac{dx}{dt} = x^2 + t^2 - 1 \quad (\text{B.2})$$

pour bien comprendre l'allure des courbes intégrales. Notons que l'équation est bien définie sur le plan entier  $\mathbb{R}^2$ . Le théorème de Cauchy-Schwartz affirme que pour tout point du plan il passe une et une seule courbe intégrale.

1. Le cercle trigonométrique sépare le plan en deux régions distinctes :

La dérivée  $\frac{dx}{dt}$  est nulle si et seulement si  $x^2 + t^2 = 1$ . Alors, les éventuels points à tangente horizontale d'une courbe intégrale sont sur le cercle trigonométrique. Ce cercle sépare le plan en deux régions :

- une région extérieure où  $x^2 + t^2 > 1$  : dans ce cas, la dérivée  $\frac{dx}{dt}$  est strictement positive et toute courbe intégrale dans cette région est strictement croissante de  $t$ .
- une région intérieure où  $x^2 + t^2 < 1$  : dans ce cas, la dérivée  $\frac{dx}{dt}$  est strictement négative et toute courbe intégrale dans cette région est décroissante de  $t$ .

2. Les courbes passant par  $(0, -1)$  et  $(0, 1)$  restent à l'extérieur du cercle trigonométrique :

Il y a deux courbes intégrales particulières, celle passant par  $(0, -1)$  et celle passant par  $(0, 1)$ . Les courbes sont tangentes au cercle unité en ces points, mais on va voir qu'elles restent toujours extérieures à ce cercle en y présentant un point d'inflexion.

Effectuons, par exemple, le développement limité de la solution  $\phi(t)$  passant par le point  $(0, 1)$ ,

$$\phi(t) = \phi(0) + \phi'(0)t + \phi''(0)\frac{t^2}{2} + \phi'''(0)\frac{t^3}{3!} + \epsilon(t)t^3.$$

On peut ensuite calculer  $\phi'(0)$ ,  $\phi''(0)$  et  $\phi'''(0)$ .

- La dérivée  $\phi'(0) = 0$  parce que le point  $(0, 1)$  appartient au cercle unité.
- Observons que

$$\frac{dx}{dt} = x^2 + t^2 - 1 \implies \frac{d^2x}{dt^2} = 2x\frac{dx}{dt} + 2t = 2x(x^2 + t^2 - 1) + 2t.$$

D'où,  $\phi''(0) = 0$ .

- De la même façon, on calcule  $\frac{d^3x}{dt^3} = 2 + 2x\left(\frac{dx}{dt}\right)^2 + 2\frac{d^2x}{dt^2}$  et donc  $\phi'''(0) = \frac{d^3x}{dt^3}(0) = 2$ .

Ainsi, au voisinage de  $(0, 1)$ , nous avons  $\phi(t) = 1 + \frac{t^3}{3} + \epsilon(t)t^3$ . En ce qui concerne le cercle unité, il se met sous la forme  $x(t) = \sqrt{1-t^2} = 1 - \frac{t^2}{2} + \epsilon_1(t)t^3$ . Au voisinage de zéro, on montre donc que  $\phi(t) > x(t)$ . La courbe représentative de  $\phi$  est au dessus (et donc à l'extérieur) du cercle unité. De même, au voisinage de  $(0, -1)$ , on trouve  $\phi(t) = -1 + \frac{t^3}{3} + \epsilon(t)t^3$ .

3. Les courbes intégrales possèdent deux asymptotes verticales.

Montrons maintenant que toute courbe intégrale possède deux asymptotes verticales, ce qui est équivalent, de par le Théorème des bouts, au fait que la durée de vie de toute solution

est un intervalle ouvert borné. De plus, puisque la dérivée  $\frac{dx}{dt}$  est strictement positive à l'extérieur du cercle unité, toute solution  $x(t)$  va décrire  $\mathbb{R}$ .

Considérons une courbe intégrale  $\Gamma$ , et un point  $(t_0, x(t_0)) \in \Gamma$ . Nous allons chercher une solution  $\phi_{INF}(t)$  d'une équation différentielle de la forme  $v_{INF}(t, x)$  telle qu'en tout point,  $\frac{dx}{dt} > v_{INF}(t, x)$ . Si  $\phi_{INF}$  admet une asymptote verticale, alors ce sera également vrai pour  $\Gamma$ .

— S'il existe  $t_0 \geq 2$ , alors pour tout  $t \geq 2$ , la dérivée  $\frac{dx}{dt}$  satisfait l'inégalité

$$\frac{dx}{dt} = x^2 + t^2 - 1 > x^2 + 1$$

qui s'intègre en

$$\int_x^{x_0} \frac{dx}{1+x^2} > \int_{t_0}^t dt$$

soit

$$\arctan x - \arctan x_0 > t - t_0 .$$

On en déduit que  $t < t_0 + \arctan x - \arctan x_0 < t_0 + \pi$  et donc  $\Gamma$  a une asymptote verticale au bout droit de son intervalle de vie.

— S'il existe  $t_0 \leq -2$ , le même argument montre que  $t > t_0 - \pi$ .

— Si la durée de vie de la solution est contenue dans  $] -2, 2[$ , il n'y a rien à démontrer.

Ainsi, toute courbe intégrale solution de l'équation (B.2) possède deux asymptotes verticales : les solutions explosent en temps fini.

#### 4. Allure des courbes intégrales

Observons que toute courbe intégrale coupe l'axe  $t$ . Appelons  $t_1$  et  $t_2$  les points où les courbes intégrales passant respectivement par  $(0, 1)$  et  $(0, -1)$  coupent l'axe du temps. On constate que toute courbe intégrale coupant l'axe du temps entre  $t_1$  et  $t_2$  possède un maximum et un minimum. Dans le cas contraire, la courbe est strictement croissante.

Finalement, on trouve une approximation d'ordre 3 pour la courbe intégrale passant par  $(t_0, 0)$ . Soit  $\phi$  une solution de l'équation (B.2) avec une condition initiale  $\phi(t_0) = 0$ . La valeur de la dérivée de  $\phi$  en 0 est  $t_0^2 - 1$ . Puisque  $\frac{d^2x}{dt^2} = 2x\frac{dx}{dt} + 2t$ , on obtient que  $\phi''(0) = 2t_0$ . Dans la même façon on calcule  $\phi^{(3)}(0) = 2 + 2(\phi'(0))^2 = 2 + 2(t_0^2 - 1)^2$ . On développe  $\phi$  en 0 en utilisant la formule de Taylor d'ordre 3,

$$\phi(t) = (t_0^2 - 1)t + t_0 t^2 + \frac{1 + (t_0^2 - 1)^2}{3} t^3 + t^3 \epsilon(t, t_0),$$

où  $\lim_{t \rightarrow 0} \epsilon(t, t_0) = 0$  pour tout  $t_0 \in \mathbb{R}$ .

A noter que l'approximation d'ordre 3 pour la courbe intégrale passant par  $(0, 0)$  est :  $\phi(t) = -t + \frac{2}{3}t^3 + t^3\epsilon(t)$ .

Ainsi, on peut deviner l'allure générale des courbes intégrales dans toute région de l'espace des phase élargi, sans avoir à calculer les solutions de l'équation différentielle. La figure B.1 illustre les développements ci-dessus.

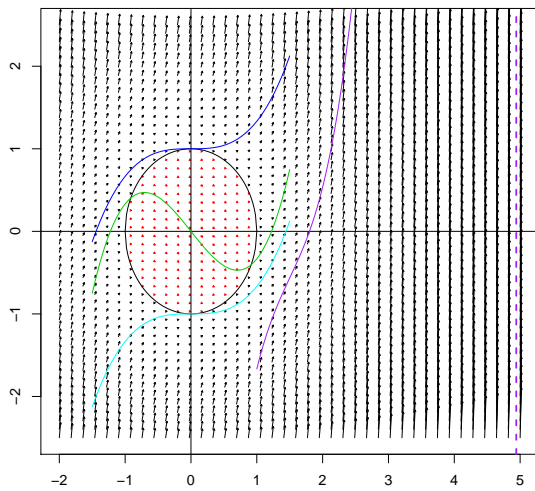


FIGURE B.1 – Portrait de phase élargi de l'équation différentielle  $\frac{dx}{dt} = x^2 + t^2 - 1$ . Les flèches représentent les vecteurs  $x^2 + t^2 - 1$ , en rouge lorsque la dérivée est négative, et en noir lorsque la dérivée est positive. Quelques courbes intégrales sont représentées en utilisant les approximations d'ordre trois passant par des points particuliers  $(t_0, x_0)$  :  $(0,1)$  en bleu foncé,  $(0,-1)$  en bleu clair,  $(0,0)$  en vert et  $(1.8,0)$  en pourpre. L'asymptote verticale  $1.8 - \pi$  est représentée de la même couleur.



# Annexe C

## Les systèmes d' équations scalaires couplées

Les équations différentielles planaires forment des systèmes de deux équations différentielles scalaires couplées.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = v_1(t, x, y) \\ \frac{dy}{dt} = v_2(t, x, y) \end{cases}$$

que l'on peut noter symboliquement  $\frac{dz}{dt} = v(t, z)$ . Ici,  $z = (x, y)$  est un point du plan représenté par ses coordonnées cartésiennes. La dérivée de  $z$  s'écrit :

$$\frac{dz}{dt} = \frac{d}{dt}(x, y) = \left( \frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt} \right),$$

et chaque fonction  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}^2$  est donnée en coordonnées cartésiennes par deux fonctions scalaires  $v_1(t, x, y)$  et  $v_2(t, x, y)$ . On écrit

$$v(t, z) = v(t, x, y) = (v_1(t, x, y), v_2(t, x, y)).$$

D'où l'équation en coordonnées qui se transforme en deux équations scalaires  $\frac{dx}{dt} = v_1(t, x, y)$  et  $\frac{dy}{dt} = v_2(t, x, y)$  couplées : l'évolution de  $x$  dépend à la fois de  $x$  et  $y$ , de même pour l'évolution de  $y$ .

Exemple : (Zentrum)

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y \\ \frac{dy}{dt} = x \end{cases}$$

La fonction  $v(x, y) = (-y, x)$  est vectorielle bien définie dans tout le plan  $\mathbb{R}^2$ . On peut choisir  $\Omega = \mathbb{R}^2$  comme l'espace des phases. L'intervalle du temps  $J = \mathbb{R}$  ou si on s'intéresse seulement au futur  $J = ]0, +\infty[$ .

Exemple : (le système non linéaire de Lotka-Volterra)

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy = ax \left( 1 - \frac{b}{a}y \right) \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy = -cy \left( 1 - \frac{d}{c}x \right) \end{cases}$$

où  $a, b, c, d$  sont des constantes positives. Le modèle de Lotka-Volterra met en jeu 2 populations, les proies en nombre  $x$  et les prédateurs en nombre  $y$ . Le système de Lotka-Volterra s'appuie sur les hypothèses suivantes :

- (i) les proies se multiplient proportionnellement au nombre de la population de proies en l'absence de prédateurs,
- (ii) les prédateurs meurent proportionnellement au nombre de la population de prédateurs en l'absence de proies,
- (iii) le nombre de rencontre entre les 2 populations est proportionnel au produit des 2 populations. Chaque rencontre augmente le nombre de prédateurs et diminue le nombre de proies.

On peut remarquer qu'il s'agit d'un système de 2 équations logistiques couplées. La fonction vectorielle  $v(x, y) = (ax - bxy, -cy + dxy)$  est bien définie dans tout le plan  $\mathbb{R}^2$ . On pose  $\Omega = \mathbb{R}^2$  et  $J = \mathbb{R}$ .

# Annexe D

## Stabilité dans le plan

On considère l'équation différentielle autonome planaire,

$$\frac{dz}{dt} = v(z), \quad (\text{D.1})$$

où  $\Omega$  est un ensemble ouvert dans  $\mathbb{R}^2$ , et  $v : \Omega \mapsto \mathbb{R}^2$ , est une fonction continue.

Si on pose  $z = (x, y)$  et  $v(z) = (v_1(x, y), v_2(x, y))$  on peut aussi écrire l'équation comme un système de 2 équations couplés,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = v_1(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = v_2(x, y) \end{cases} \quad (\text{D.2})$$

Supposons que  $z_0$  est un point d'équilibre, c'est-à-dire  $v(z_0) = 0$ . La condition d'équilibre peut aussi s'écrire comme un système de deux équations fonctionnelles pour  $z_0 = (x_0, y_0)$ ,

$$\begin{aligned} v_1(x_0, y_0) &= 0 \\ v_2(x_0, y_0) &= 0. \end{aligned}$$

**Definition D.0.1 (Stabilité asymptotique au sens de Lyapunov)** *On dit que la position d'équilibre  $z_0$  de l'équation (D.1) est asymptotiquement stable (au sens de Lyapunov) si*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \phi(t) = 0$$

*pour toute solution  $\phi$  vérifiant la condition initiale  $\phi(0) = \tilde{z}_0$  avec  $\tilde{z}_0$  située dans un voisinage suffisamment petit de  $z_0$ .*

Exemple : le système Zentrum

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y \\ \frac{dy}{dt} = x \end{cases}$$

a un seul point d'équilibre  $z_0 = (0, 0)$ . Puisque toute orbite est un cercle de centre  $(0, 0)$ , le point d'équilibre  $(0, 0)$  n'est pas asymptotiquement stable.

Finalement, on peut introduire le concept de la stabilité structurelle de point d'équilibre  $z_0$  de l'équation (D.1).

**Definition D.0.2 (Stabilité structurelle)** *On dit que le point d'équilibre  $z_0$  est structurellement stable s'il existe un voisinage  $U$  de  $z_0$  tel que pour toute équation différentielle*

$$\frac{dz}{dt} = w(z)$$

*assez proche de l'équation (D.1) au sens de la topologie  $C^1$ , il existe un seul point d'équilibre  $z_w$  dans  $U$  qui est asymptotiquement stable au sens de Lyapunov.*

### La méthode de la linéarisation.

Supposons que  $z_0 = (x_0, y_0)$  est un point d'équilibre de l'équation (D.2). Notons  $\Delta x = x - x_0$  et  $\Delta y = y - y_0$ . En utilisant le théorème des accroissements finis en  $z_0$  :

$$\begin{aligned} v_1(x, y) &= v_1(x_0, y_0) + \frac{\partial v_1}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial v_1}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y + o_1(x, y), \\ v_2(x, y) &= v_2(x_0, y_0) + \frac{\partial v_2}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial v_2}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y + o_2(x, y), \end{aligned}$$

où les fonctions  $o_1(x, y), o_2(x, y)$  sont des termes d'erreur qui sont négligeables par rapport aux termes linéaires si

$$\frac{\partial v_1}{\partial x}(x_0, y_0)\frac{\partial v_2}{\partial y}(x_0, y_0) - \frac{\partial v_1}{\partial y}(x_0, y_0)\frac{\partial v_2}{\partial x}(x_0, y_0) \neq 0.$$

Par conséquent, l'équation (D.2) se linéarise et prend la forme suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{\partial v_1}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial v_1}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y \\ \frac{dy}{dt} = \frac{\partial v_2}{\partial x}(x_0, y_0)\Delta x + \frac{\partial v_2}{\partial y}(x_0, y_0)\Delta y \end{cases} \quad (D.3)$$

Après la substitution  $x := \Delta x$  et  $y := \Delta y$  l'équation (D.3) devient

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by \\ \frac{dy}{dt} = cx + dy \end{cases} \quad (D.4)$$

où  $a = \frac{\partial v_1}{\partial x}(x_0, y_0)$ ,  $b = \frac{\partial v_1}{\partial y}(x_0, y_0)$ ,  $c = \frac{\partial v_2}{\partial x}(x_0, y_0)$ , et  $d = \frac{\partial v_2}{\partial y}(x_0, y_0)$ .

On peut étudier le système (D.4) à partir de son équation caractéristique

$$\lambda^2 - \text{tr } A + \det A = 0, \quad (D.5)$$

où

$$\text{tr } A = a + d, \quad (D.6)$$

$$\det A = ad - bc. \quad (D.7)$$

L'équation (D.5) a deux solutions complexes  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$ . On note  $\Re\lambda_1$  et  $\Re\lambda_2$  leur partie réelle.

**Theorème 13** *Soient  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$  deux solutions de l'équation caractéristique du système linéarisé (D.4),*

$$\lambda^2 - \text{tr } A + \det A = 0.$$

1. *Si  $\Re\lambda_1 < 0$  et  $\Re\lambda_2 < 0$ , la position d'équilibre  $(x_0, y_0)$  du système non linéaire (D.2) est structurellement stable.*
2. *Si  $\Re\lambda_1 > 0$  ou bien  $\Re\lambda_2 > 0$ , le point d'équilibre  $(x_0, y_0)$  du système non linéaire (D.2) est structurellement instable.*
3. *Si  $\det A = 0$  et en plus  $\Re\lambda_1 < 0$  et  $\Re\lambda_2 < 0$ , on ne peut rien dire sur la stabilité du système (D.2) en  $(x_0, y_0)$ .*



## Un peu d'algèbre complexe.

Soient  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$  deux solutions de l'équation caractéristique du système linearisé (D.4),

$$\lambda^2 - (\operatorname{tr} A) \lambda + \det A = 0$$

Alors,

$$(\lambda - \lambda_1)(\lambda - \lambda_2) = \lambda^2 - (\operatorname{tr} A) \lambda + \det A = 0$$

et par algèbre,  $\operatorname{tr} A = \lambda_1 + \lambda_2$  et  $\det A = \lambda_1 \lambda_2$ .

Rappelons que tout nombre complexe  $\lambda \in \mathbb{C}$  peut être représenté comme  $\lambda = \alpha + i\omega$  où  $\alpha, \omega \in \mathbb{R}$  et  $i$  est un nombre *imaginaire* tel que  $i^2 = -1$ .

On définit le nombre  $\bar{\lambda}$  conjugué à  $\lambda$  par la formule  $\bar{\lambda} = \alpha - i\omega$ . Définissons la partie réelle  $\Re \lambda = \alpha$  et la partie imaginaire  $\Im \lambda = \omega$ . Observons que  $\lambda$  est un nombre réel si et seulement si  $\bar{\lambda} = \lambda$ . En effet,

$$\bar{\lambda} = \lambda \iff \alpha + i\omega = \alpha - i\omega \iff \omega = 0.$$

Ainsi, puisque  $\operatorname{tr} A$  et  $\det A$  sont des nombres réels,  $\lambda$  est une solution de  $\lambda^2 - (\operatorname{tr} A)\lambda + \det A = 0$  si et seulement si

$$0 = (\bar{\lambda})^2 - (\overline{\operatorname{tr} A}) \bar{\lambda} + \overline{\det A} = (\bar{\lambda})^2 - (\operatorname{tr} A) \bar{\lambda} + \det A,$$

Il y a donc deux possibilités : soit  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont des nombres réels, soit  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont des nombres complexes conjugués, c'est-à-dire  $\lambda_1 = \alpha + i\omega$  et  $\lambda_2 = \alpha - i\omega$ , où  $\alpha, \omega \in \mathbb{R}$  et  $\omega \neq 0$ .

La condition  $\Re \lambda_1 < 0$  et  $\Re \lambda_2 < 0$  du Théorème 13 peut donc s'écrire de manière équivalente comme

$$0 < \lambda_1 \lambda_2 = \det A \quad \text{et} \quad 0 > \lambda_1 + \lambda_2 = \operatorname{tr} A.$$

De même, la deuxième condition du Théorème 13 correspond à  $\det A < 0$ . En résumé, on peut écrire le corollaire suivant :

**Corollaire 1** *Soit  $\lambda^2 - \operatorname{tr} \lambda + \det A$  l'équation caractéristique du système linearisé (D.4).*

1. *Si  $\det A > 0$  et  $\operatorname{tr} A < 0$  alors le point d'équilibre  $(x_0, y_0)$  du système non linéaire (D.2) est structurellement stable.*
2. *Si  $\det A > 0$  et  $\operatorname{tr} A > 0$  alors le point d'équilibre  $(x_0, y_0)$  du système non linéaire (D.2) est structurellement instable.*
3. *Si  $\det A < 0$  alors le point d'équilibre  $(x_0, y_0)$  du système (D.2) est instable.*

L'avantage pratique du Corollaire 1 par rapport au Théorème 13 est qu'il propose a un critère facile à vérifier pour la stabilité du point d'équilibre d'un système d'équations différentielles dans le plan.

### D.0.1 Classification des points d'équilibre en dimension 2

Nous pouvons classer tout point d'équilibre de l'équation D.4 selon le signe des valeurs propres de l'équation caractéristique.

- Si  $\lambda_1 \neq \lambda_2$  sont toutes 2 négatives  $\iff \det A > 0$ ,  $\det A < (\operatorname{tr} A)^2$ , et  $\operatorname{tr} A < 0$ , on parle de *puits* ou de *noeud stable*.

- Si  $\lambda_1 \neq \lambda_2$  sont toutes 2 positives  $\iff \det A > 0$ ,  $4 \det A < (\operatorname{tr} A)^2$ , et  $\operatorname{tr} A > 0$ , on parle de *source* ou de *noeud instable*.
- Si une des valeurs propres est positive et l'autre est négative  $\iff \det A < 0$ , il existe une direction stable et une direction instable, on parle de *point selle*.
- Dans le cas de deux valeurs propres identiques  $\iff \det A > 0$  et  $4 \det A = (\operatorname{tr} A)^2$ , il n'y a qu'une seule direction invariante (sauf si le système est decouplé :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \lambda x \\ \frac{dy}{dt} = \lambda y \end{cases}$$

où  $\lambda = \lambda_1 = \lambda_2$ ). On parle de *noeud impropre* stable si  $\operatorname{tr} A < 0$  ou instable si  $\operatorname{tr} A > 0$ .

- Si  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont conjuguées  $\iff \det A > 0$  et  $4 \det A > (\operatorname{tr} A)^2$ , les trajectoires sont des spirales logarithmiques lorsque la partie réelle des valeurs propres  $\alpha \neq 0$ , et on parle de *foyers* (stable  $\iff \operatorname{tr} A < 0$ , ou instable  $\iff \operatorname{tr} A > 0$ ). Si  $\alpha = 0 \iff \operatorname{tr} A = 0$ , les trajectoires sont périodiques, il s'agit de *centres*.

## D.0.2 Stabilité et fonctions de Lyapunov

Supposons que  $z_0 = (x_0, y_0)$  est un point d'équilibre du système autonome défini sur un ouvert  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ ,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = v_1(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = v_2(x, y) \end{cases} \quad (\text{D.8})$$

Soit  $U \subset \Omega$  un ouvert et  $f : U \mapsto \mathbb{R}$  une fonction non négative et continuellement dérivable avec la propriété que pour tout  $z = (x, y) \in U \setminus \{z_0\}$ ,

$$f(x, y) > f(x_0, y_0) = 0.$$

On appelle  $f : U \mapsto \mathbb{R}$  une *fonction de Lyapunov*.

Soit  $\phi(t) = (\phi_1(t), \phi_2(t))$  une solution du système (D.8) associée à la condition initiale  $\phi(0) = \tilde{z}_0 \in U$ , i.e.

$$\begin{cases} \frac{d\phi_1}{dt}(t) = v_1(\phi_1(t), \phi_2(t)) \\ \frac{d\phi_2}{dt}(t) = v_2(\phi_1(t), \phi_2(t)) \end{cases} \quad (\text{D.9})$$

et  $\phi_1(0) = \tilde{x}_0, \phi_2(0) = \tilde{y}_0$ .

Calculons,

$$\begin{aligned} \frac{d(f \circ \phi)}{dt}(t) &= \frac{\partial f}{\partial x}(\phi(t)) \frac{d\phi_1}{dt}(t) + \frac{\partial f}{\partial y}(\phi(t)) \frac{d\phi_2}{dt}(t) \\ &= \frac{\partial f}{\partial x}(\phi(t)) v_1(\phi(t)) + \frac{\partial f}{\partial y}(\phi(t)) v_2(\phi(t)) \\ &= \langle \operatorname{grad} f(\phi(t)), v(\phi(t)) \rangle, \end{aligned}$$

où  $\operatorname{grad} f(x, y)$  est un vecteur dans  $\mathbb{R}^2$ ,

$$\operatorname{grad} f(x, y) = \left( \frac{\partial f}{\partial x}(x, y), \frac{\partial f}{\partial y}(x, y) \right).$$

Si pour tout  $z \in U \setminus \{z_0\}$ , le produit scalaire

$$\langle \text{grad } f(z), v(z) \rangle < 0 ,$$

alors le point d'équilibre  $z_0$  est asymptotiquement stable.

En effet, les lignes  $\Gamma_C = f(x, y) = C$ , où  $C$  est une constante positive, correspondent à un cercle de centre  $z_0$ . Le fait que  $\frac{d}{dt}f(\phi(t)) < 0$  implique que l'orbite  $\phi(t)$ ,  $t \in I$ , croise les courbes  $\Gamma_C$  exactement une fois au point  $C(t)$ . La fonction  $C(t)$  est strictement décroissante et donc  $\lim C(t) = z_0$ . Par conséquence, quand  $t \mapsto +\infty$ , le point  $\phi(t)$  se rapproche de  $z_0$ .

Dans la façon similaire, on démontre que si pour tout  $z \in U \setminus \{z_0\}$ ,

$$\langle \text{grad } f(z), v(z) \rangle > 0 ,$$

alors le point d'équilibre  $z_0$  est instable.

Exemple : Considerons le système autonome,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y - xy^2 - x^3 \\ \frac{dy}{dt} = x + x^2y - y^3 . \end{cases}$$

Le point  $(0, 0)$  est un point d'équilibre. On linéarise l'équation en  $(0, 0)$ ,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y \\ \frac{dy}{dt} = x . \end{cases}$$

On obtient le système Zentrum. L'équation caractéristique est

$$\lambda^2 + 1 = 0$$

d'où  $\lambda = \pm i$ . Selon le Théorème 13, on ne peut pas conclure à la stabilité ou l'instabilité du système non linéaire, même si le système Zentrum est stable (mais pas asymptotiquement stable).

Pour étudier la stabilité du point d'équilibre  $(0, 0)$ , on utilise la méthode de Lyapunov. On prend  $f(x, y) = x^2 + y^2$  qui est une fonction de Lyapunov pour  $(0, 0)$ . On calcule,

$$\begin{aligned} \langle \text{grad } f(x, y), v(x, y) \rangle &= \frac{\partial f}{\partial x}(x, y)v_1(x, y) + \frac{\partial f}{\partial y}(x, y)v_2(x, y) \\ &= 2x(-xy^2 - y - x^3) + 2y(x^2y + x - y^3) \\ &= -2(x^4 + y^4) < 0 . \end{aligned}$$

**Problème 2** *Le système non linéaire considéré est-il structurellement stable en  $(0, 0)$  ?*

**Solution:** Non, le système n'est pas structurellement stable. Considérons le système perturbé avec un petit  $\epsilon > 0$ ,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \epsilon x - y - xy^2 - x^3 \\ \frac{dy}{dt} = x + x^2y - y^3 . \end{cases}$$

Le système linéarisé en  $(0, 0)$ ,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \epsilon x - y \\ \frac{dy}{dt} = x \end{cases}$$

a pour équation caractéristique  $\lambda^2 - \epsilon\lambda + 1$ . Puisque,  $\det A = 1$  et  $\text{tr } A = \epsilon > 0$ , on peut appliquer le Corollaire 1 et conclure l'instabilité du système non linéaire.

□



# Annexe E

## Exemple : les maladies à prion

L'exemple traité est inspiré de l'article scientifique suivant :

Michel LAURENT, 1996, Prion diseases and the "protein only" hypothesis : a theoretical dynamic study. Biochem. J. 318 : 35-39.

### E.0.1 Les maladies à prion

Les encéphalies spongiformes transmissibles (EST) sont des maladies neurodégénératives mortelles qui affectent différents mammifères (tremblante du mouton, ESB chez les bovins, maladie de Creutzfeld-Jacob chez l'homme). Durant longtemps, la nature de l'agent infectieux a été un mystère. L'on sait aujourd'hui qu'il s'agit d'une particule protéique infectieuse, appelée prion. La protéine est présente sous deux formes qui diffèrent par leur conformation. La forme native  $PrP^C$  est une protéine codée par un gène présent chez les mammifères. Elle est présente dans de nombreux tissus, mais très abondante dans le cerveau, en particulier dans les aires synaptiques. La forme infectieuse,  $PrP^{sc}$  diffère de la forme native par sa structure secondaire en feuillets *beta*. Elle a tendance à s'aggréger en polymères de plusieurs milliers d'unités qui forment des plaques amyloïdes, et présente une résistance aux protéases. C'est la résistance aux protéases de la forme infectieuse qui lui permet de se propager d'un individu à l'autre, à travers le partage de nourriture. Au sein d'un organisme, les interactions entre les deux formes conduisent à la conversion de la forme native  $PrP^C$  en forme infectieuse  $PrP^{sc}$ . Le tout confère le statut d'agent infectieux à la protéine  $PrP^{sc}$ . Les mécanismes exacts de l'interaction ne sont pas connus. L'hypothèse la plus vraisemblable semble être celle de la polymérisation (Masel et al, 1999) : la forme infectieuse ne serait présente uniquement sous forme de polymères et la forme non infectieuse sous forme de monomères. La multiplication des formes infectieuses serait alors assurée par des ruptures aléatoires des polymères suivies par des réactions de polymérisation utilisant les monomères  $PrP^C$ . Une hypothèse alternative, l'auto-catalyse coopérative (Eigen, 1996, Laurent, 1996), implique la conversion de  $PrP^C$  en  $PrP^{sc}$  au sein d'aggrégats de protéines par des réactions allostériques. Dans tous les cas, il s'agit de réactions auto-catalytiques au cours desquelles la protéine  $PrP^{sc}$  catalyserait sa propre conversion.

Les maladies à prion ont des caractéristiques épidémiologiques particulières. La maladie peut être causée par une infection, mais les formes spontanées de la maladie existent aussi, bien que rares. La maladie progresse fatalement après une infection, avec une période d'incubation particulièrement longue de plusieurs années. Les deux formes de la protéine peuvent être trouvées chez des individus sains. Enfin, il existe une forte variation inter-individuelle pour la sensibilité à la maladie. Chez les bovins, seuls quelques individus au sein d'un troupeau soumis au même

régime alimentaire développent la maladie. Chez les ovins, on trouve en général 10% à 15% de moutons contaminés au sein du troupeau.

## E.0.2 Modèle

On va présenter ici un modèle simplifié permettant de rendre compte des variations de concentration des deux formes de la protéine au cours du temps chez un individu. Les variables considérées sont la concentration  $x$  de la forme native  $PrP^C$ , et la concentration  $y$  de la forme infectieuse  $PrP^{Sc}$ . La forme native est synthétisée à un taux constant par l'organisme (la quantité d'ARNm reste inchangée lors d'une infection chez le mouton), et la synthèse peut être modélisée comme une réaction cinétique d'ordre zéro. La forme native de la protéine peut être dégradée, comme toute protéine. Elle peut aussi être convertie en forme infectieuse. Il s'agit d'une réaction autocatalytique et la vitesse de conversion est beaucoup plus rapide en présence de la forme infectieuse. Enfin, les monomères infectieux forment des agrégats.

L'ensemble du processus peut se résumer de la façon suivante (figure E.1) :

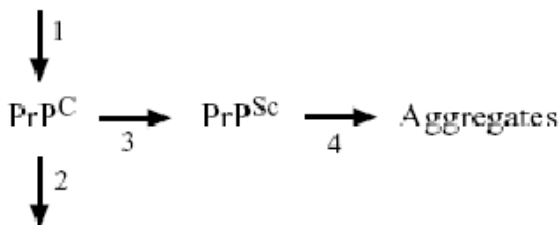


FIGURE E.1 – **Modèle cinétique.** La forme native des la protéine prion est synthétisée par l'organisme. Elle peut soit être dégradée, soit être convertie en forme infectieuse. La forme infectieuse forme des agrégats.

**Hypothèses** En se basant sur les observations cliniques, on peut faire les hypothèses suivantes pour décrire les cinétiques de chaque étape :

1. L'étape **1** est une réaction d'ordre 0. La forme native de la protéine est synthétisée à un taux constant, qui ne dépend ni de  $x$  (la concentration en protéine  $PrP^C$ ), ni de  $y$  (la concentration en protéine  $PrP^{Sc}$ ).

$$v_1 = k_1$$

$k_1$  ( $\mu M/s$ ) est la vitesse de synthèse de la forme native de la protéine

2. Les étapes **2** et **4** sont des réactions cinétiques d'ordre 1. La vitesse de dégradation de la protéine  $PrP^C$  et la vitesse d'aggrégation de la protéine  $PrP^{Sc}$  sont proportionnelles à leur concentration.

$$v_2 = -k_2x$$

$$v_4 = -k_4y$$

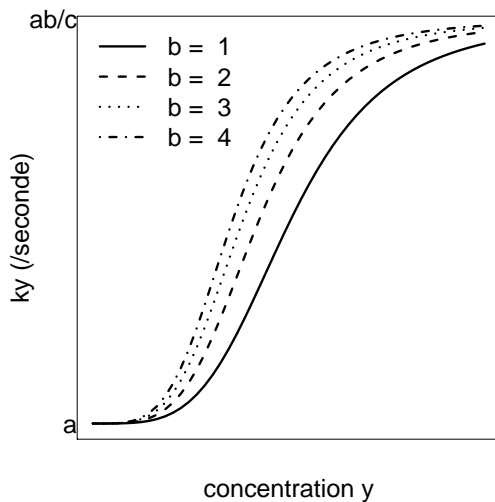
$k_2$  et  $k_4$  ( $/s$ ) sont des constantes de vitesse. Plus  $k_2$  est élevé, plus la vitesse de la réaction est rapide.

3. L'étape **3** est une réaction cinétique non linéaire catalysée par la protéine  $PrP^{Sc}$ . En d'autres termes, la vitesse de la réaction de conversion est d'autant plus élevée que  $y$  est grand. Une façon de modéliser ce type de réaction est de considérer que la vitesse de la réaction est

proportionnelle à la concentration  $x$  de la forme native de la protéine, avec une constante de vitesse  $k_y$  qui est une fonction non linéaire de la concentration de la forme infectieuse :

$$k_y = a \frac{1 + by^n}{1 + cy^n}$$

Ici,  $a$  (/s) est la constante de vitesse de conversion de la protéine native  $PrP^C$  en l'absence de forme infectieuse. Le processus de conversion spontanée doit être très lent. On suppose donc que  $a$  est beaucoup plus petit que  $k_1$  et  $k_2$ . Lorsque la concentration  $y$  est très élevée, la vitesse de la réaction est augmentée d'un facteur  $b/c$ , avec  $b$  plus grand que  $c$ . Les paramètres  $b$  et  $n$  déterminent les valeurs de  $y$  à partir desquelles le processus d'autocatalyse devient efficace. Le processus est illustré sur la figure E.2.



**FIGURE E.2 – Réaction d'autocatalyse.** Relation entre la constante de vitesse  $k_y$  de la réaction de conversion de  $PrP^C$  en  $PrP^{Csc}$  et la concentration  $y$  de la forme infectieuse de la protéine.

**Système d'équations différentielles** L'ensemble du processus peut donc être décrit par un système de deux équations différentielles

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = k_1 - k_2x - ax \frac{1+by^n}{1+cy^n} = v_x(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = ax \frac{1+by^n}{1+cy^n} - k_4y = v_y(x, y) \end{cases}$$

### E.0.3 Portrait de phase du système

On peut représenter les valeurs prises par  $x$  et  $y$  dans l'espace des phases.

#### Isoclines nuls

La courbe  $dx/dt = 0$  représente les valeurs de  $x$  et  $y$  pour lesquelles la concentration de la forme native de la protéine reste constante au cours du temps.

$$\frac{dx}{dt} = 0 \Leftrightarrow x = \frac{k_1}{k_2 + a \frac{1+by^n}{1+cy^n}} = v_x^0(y)$$

$v_x^0(y)$  est une fonction décroissante de  $y$  comprise entre

$$v_x^0(0) = \frac{k_1}{k_2 + a}$$

pour la borne supérieure, et

$$\lim_{y \rightarrow +\infty} (v_x^0(y)) = \frac{k_1}{k_2 + ab/c}$$

pour la borne inférieure.

La courbe  $dy/dt = 0$  représente les valeurs de  $x$  et  $y$  pour lesquelles la concentration de la forme infectieuse de la protéine reste constante au cours du temps.

$$\frac{dy}{dt} = 0 \Leftrightarrow x = \frac{k_4 y(1 + cy^n)}{a(1 + by^n)} = v_y^0(y)$$

$v_y^0(y)$  admet deux points d'inflexion, qui correspondent aux valeurs de  $y$  pour lesquelles  $dv_y^0(y)/dy = 0$ . En effet,

$$\frac{dv_y^0(y)}{dy} = \frac{k_4}{a} \left[ \frac{(1 + by^n)(1 + cy^n + ncy^n) - nby^n(1 + cy^n)}{(1 + by^n)^2} \right]$$

se comporte comme un polynôme de degré deux et possède deux racines, c'est-à-dire deux valeurs de  $y$  pour lesquelles  $dv_y^0(y)/dy = 0$  (pour le voir, faire une transformation de variable avec  $z = y^n$ ). d'autre part,  $v_y^0(y)$  est comprise entre 0 et  $+\infty$  :

$$\forall y, \quad v_x^0(0) \geq 0 \quad ; \quad v_y^0(0) = 0 \quad ; \quad \lim_{y \rightarrow +\infty} (v_x^0(y)) = +\infty$$

Les deux isoclines nuls sont représentés dans l'espace des phases sur la figure E.3.

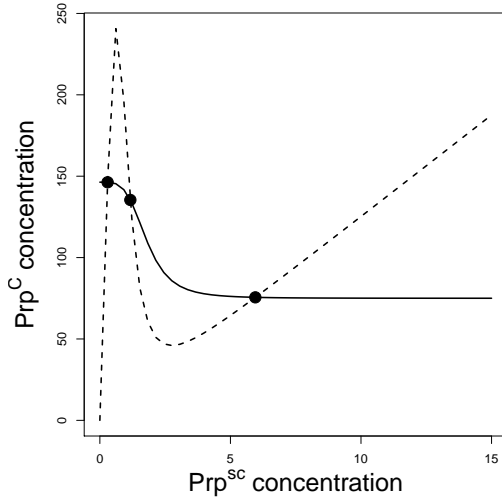


FIGURE E.3 – **Isoclines nuls dans l'espace des phases.** les isoclines nuls  $dx/dt = 0$  (courbe en traits pleins) et  $dy/dt = 0$  (courbe en traits pointillés) sont représentés dans l'espace des phases du système d'équations différentielles, ainsi que les trois points d'équilibre (ronds noirs)

## Points d'équilibres

Les points d'équilibres sont les couples de valeurs  $(x, y)$  qui satisfont :

$$\begin{cases} v_x^0(y) = 0 \\ v_y^0(y) = 0 \end{cases}$$



Graphiquement, les points d'équilibre sont les intersections entre les courbes isoclines nuls (Figure E.3). Avec le jeu de paramètres utilisé dans la Figure E.3, on trouve graphiquement trois points d'équilibre. Analytiquement, on peut rechercher les points d'équilibre en remplaçant  $v_x^0(y)$  et  $v_y^0(y)$  par leur valeur :

$$\begin{cases} x = \frac{k_4 y(1+cy^n)}{a(1+by^n)} \\ \frac{k_4 y(1+cy^n)}{a(1+by^n)} = \frac{k_1}{k_2+a} \frac{1+by^n}{1+cy^n} \Leftrightarrow k_4\left(\frac{k_2c}{a} + b\right)y^{n+1} - k_1by^n + k_4\left(\frac{k_2}{a} + 1\right)y - k_1 = 0 \end{cases}$$

Malheureusement, il n'existe pas de solution analytique à ce système d'équations. On peut cependant proposer une solution approchée pour les deux points d'équilibre correspondant aux très petites valeurs de  $y$  et aux très grandes valeurs de  $y$ . En effet,  $y^n$  tend plus vite vers 0 que  $y$ . De même, quand  $y$  devient grand,  $1 + by^n$  tend vers  $b$ . On a donc,

$$\lim_{y^n \rightarrow 0} v_x^0(y) = \frac{k_1}{k_2 + a} \quad ; \quad \lim_{y^n \rightarrow 0} v_y^0(y) = \frac{k_4}{a} y$$

et

$$\lim_{y^n \rightarrow +\infty} v_x^0(y) = k_1 \frac{ab/c}{k_2 + ab/c} \quad ; \quad \lim_{y^n \rightarrow +\infty} v_y^0(y) = \frac{k_4c}{ab} y$$

Les points  $(v_x^0(y_L), y_L)$  et  $(v_x^0(y_H), y_H)$  sont donc des points d'équilibre, avec

$$y_L \approx \frac{k_1}{k_4} \left( \frac{a}{k_2 + a} \right) \quad ; \quad y_H \approx \frac{k_1}{k_4} \left( \frac{ab/c}{k_2 + ab/c} \right)$$

On peut remarquer ici que  $y_L$  correspond à la valeur attendue la la concentration en protéine infectieuse lorsque la constante de vitesse de conversion de  $Prp^C$  en  $Prp^{sc}$  est celle attendue en l'absence de formes infectieuses. Le point d'équilibre  $(v_x^0(y_L), y_L)$  correspond donc à l'état "sain". De même,  $y_H$  correspond à la valeur attendue la la concentration en protéine infectieuse lorsque la constante de vitesse de conversion de  $Prp^C$  en  $Prp^{sc}$  est maximale. Le point d'équilibre  $(v_x^0(y_H), y_H)$  correspond donc à l'état "pathogène".

Il existe un troisième point d'équilibre pour lequel on ne connaît pas de solution approchée, qui correspond à une concentration intermédiaire de  $y$ .

## E.0.4 Stabilité des points d'équilibre

### Etude graphique

On peut ici rechercher graphiquement la stabilité des états d'équilibre en étudiant le signe de  $dx/dt$  et  $dy/dt$ . En revenant au système d'équations différentielles, on peut remarquer que pour tout  $x$  plus grand que  $v_x^0(y)$ ,  $dx/dt$  est négatif. De même, pour tout  $x$  plus petit que  $v_x^0(y)$ ,  $dy/dt$  est négatif.

On voit sur la figure E.4 que les points d'équilibres  $(v_x^0(y_L), y_L)$  et  $(v_x^0(y_H), y_H)$  sont des équilibres stables, alors que le point d'équilibre intermédiaire est instable.

### Etude numérique

La matrice jacobienne s'écrit :

$$\begin{bmatrix} -k_2 - a \frac{(1+by^n)}{(1+cy^n)} & -\frac{an(b-c)xy^{n-1}}{(1+cy^n)^2} \\ a \frac{(1+by^n)}{(1+cy^n)} & \frac{an(b-c)xy^{n-1}}{(1+cy^n)^2} - k_4 \end{bmatrix}$$

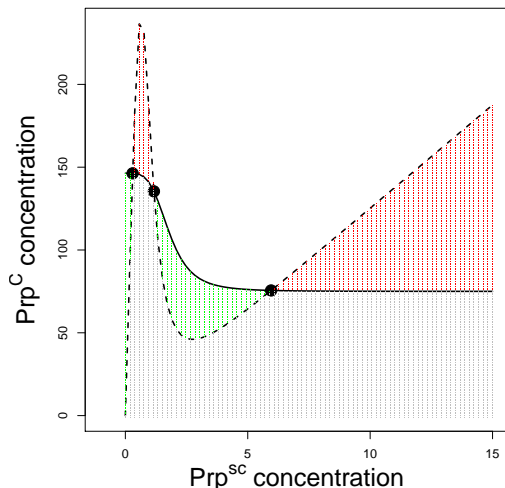


FIGURE E.4 – **Analyse graphique de la stabilité des états d'équilibre.** On peut "découper" l'espace de phase en quatre types de régions selon les signes de  $dx/dt$  et  $dy/dt$ . Chaque région correspond à un type de trajectoire. BLANC =  $x$  diminue et  $y$  augmente. NOIR =  $x$  diminue et  $y$  diminue. GRIS FONCE =  $x$  et  $y$  augmentent. GRIS CLAIR =  $x$  augmente et  $y$  diminue.

Encore une fois, une étude analytique complète est impossible. Par contre, on peut étudier numériquement la stabilité des états d'équilibre pour des valeurs particulières des paramètres.

point d'équilibre	$(x, y)$	$tr(J)$	$det(J)$	stabilité
état "sain"	(146, 0.3)	-52.60	199.25	noeud stable
état intermédiaire	(135, 1.2)	15.84	-29.28	point de selle
état "pathologique"	(76, 6.0)	-56.41	396.85	noeud stable

### E.0.5 Interprétation

Les deux points d'équilibre stables correspondent aux deux états physiologiques connus : l'état "sain"  $(x_H, y_L)$  avec une concentration élevée de la forme normale de la protéine, et une concentration faible de la forme infectieuse, et l'état "pathologique"  $(x_L, y_H)$ , avec une concentration plus faible de la forme normale, et une concentration élevée de la forme infectieuse. Ce modèle simple permet d'expliquer les deux formes de la maladie :

- La forme infectieuse de la maladie est atteinte suite à une augmentation de la concentration de la forme infectieuse (par contagion) à partir de l'état sain. On passe de  $(x_H, y_L)$  à  $(x_H, y_L + \Delta)$ . L'état stable le plus proche devient alors l'état pathologique  $(x_L, y_H)$ .
- La forme spontanée de la maladie peut s'expliquer par une diminution de la constante de dégradation de la forme normale de la protéine  $k_2$ , qui correspondrait à un défaut métabolique. Si  $k_2$  diminue,  $v_x^0(0)$  augmente et il n'existe plus qu'un seul état d'équilibre stable  $(x_H, y_L)$  (voir figure E.5).

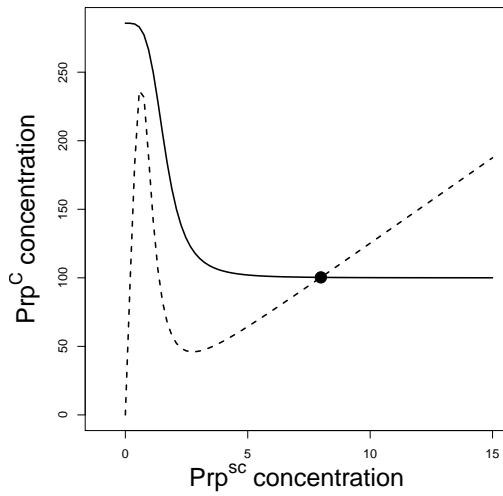


FIGURE E.5 – **Isoclines nulles lorsque la constante de dégradation  $k_2$  est faible.** Il n'existe alors qu'un seul état d'équilibre stable correspondant à l'état "pathogène", avec une concentration élevée de la forme infectieuse de la protéine.