

# Systèmes dynamiques différentiels

## Éléments de base

Considérons seulement les *systèmes à temps continu* et tenons pour équivalents les termes de stationnarité et d'équilibre définis par  $dx/dt = 0$ <sup>1</sup>. Vecteurs et matrices sont notés en caractères gras.

### A.1. Systèmes dynamiques

#### A.1.1. Définition

Par système dynamique nous entendons ici un ensemble d'équations de vitesse (dérivées premières du temps)

$$dx_i/dt = \dot{x}_i = f_i(x_1, \dots, x_n); i = 1, \dots, n; x_i \geq 0 \quad [1]$$

décrivant l'évolution temporelle de  $n$  variables d'état supposées être caractéristiques de tel processus biologique, comme la croissance d'un organe ou d'une population (dimensions, effectifs, concentrations...).

**Exemple** : croissance d'une population de cellules dont on peut considérer  $n$  classes d'état ou compartiments (cellules quiescentes, en grandissement, en multiplication, en différenciation, matures, sénescences). On s'intéresse à la variation des effectifs de chaque classe, résultant à la fois des variations (+, 0, -) intra-classe (réplication, maintien, lyse) et des transitions inter-classes (changement d'état).

#### A.1.2. Le problème

- rechercher le nombre et les conditions de *stationnarité* solutions de [1] :

$$dx_i/dt = 0$$

- préciser les propriétés de stabilité du ou des états stationnaires conditionnant l'évolution du système.

##### ► Quelques types importants de stationnarité

- existence d'un ou de plusieurs états stationnaires *ponctuels*, stables (attracteurs) ou instables (répulseurs), dénommés *points singuliers* ou *points fixes* ;
- existence d'*oscillations* : auto-entretenues, amplifiées ou amorties (*damped*) ;
- *multistationnarité* : existence de plusieurs états stationnaires donnant lieu à une partition du domaine des valeurs réelles positives des variables d'état en plusieurs bassins caractérisés par un comportement dynamique particulier. Par exemple : deux bassins délimités par une séparatrice dont le

<sup>1</sup> *Etat d'équilibre* : un système est dit en équilibre quand il y a égalité des flux d'entrée et de sortie. Par exemple : réaction chimique réversible à l'état d'équilibre. Equilibre thermodynamique : état d'un système à entropie constante ( $\Delta S = 0$ ). *Etat stationnaire* : état d'une variable ou d'un système ne variant pas au cours du temps. Pour toute variable d'état  $x$  :  $dx/dt = 0$ . Ce terme correspond généralement à l'appellation anglaise *steady state*. Celle-ci, toutefois, peut désigner, selon le contexte, la constance d'une vitesse de transformation  $dx/dt = 0$  ou de son taux (vitesse spécifique)  $(1/x)(dx/dt) = 0$ . Exemple : on parle de *steady state* pour caractériser une phase de croissance exponentielle (dite aussi phase logarithmique) qui correspond, non à une stricte stationnarité, mais à un taux invariant.

franchissement modifie qualitativement la dynamique, l'un pouvant être un attracteur et l'autre correspondant à une instabilité.

#### ► Représentation graphique

- dans l'espace des phases  $\{x_i\}$ , dit aussi *portrait de phase* : tracé des trajectoires  $F(x_1, \dots, x_n)$  visualisant la covariation des variables d'état (= courbe intégrale du système) ;
- *champ des vecteurs vitesse* (norme et direction) en différents points du portrait de phase (déplacement des points représentatifs) ;
- *cinétique* en fonction du temps et des conditions initiales  $x_i = f_i(x_i(0), t)$ .

### A.1.3. Différents types de systèmes dynamiques déterministes<sup>2</sup>

$\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$  étant la matrice des paramètres, et  $\mathbf{x} = \{x_i\}$  le vecteur des variables d'état, nous aurons à considérer les cas suivants :

- systèmes autonomes :  $dx_i/dt = f_i(\mathbf{A}, \mathbf{x}(t))$  ;  $\mathbf{A} = \text{Cte}$  (on dit aussi systèmes différentiels invariants, les suivants étant qualifiés de systèmes variants) ;
- systèmes à coefficients dépendant du temps :  $dx_i/dt = f_i(\mathbf{A}(t), \mathbf{x}(t))$  ;
- systèmes non autonomes : comportant des variables exogènes ou intrants  $\mathbf{y}$  (composition du milieu de culture, variables d'environnement) :

$$dx_i/dt = f_i(\mathbf{A}, \mathbf{x}, \mathbf{y})$$

Un cas important est celui où l'on fait intervenir une ou plusieurs variables de contrôle (voir chap. 22 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis). Sous sa forme la plus générale on écrit habituellement :

$$\frac{dx_i}{dt} = \mathbf{A}(t)\mathbf{x}(t) + \mathbf{B}(t)\mathbf{u}(t)$$

$\mathbf{u}$  étant les variables de contrôle (ou de commande) et  $\mathbf{B}(t)$  étant les paramètres des variables de contrôle.

### A.1.4. Evolution temporelle du système : étude de stabilité des états d'équilibre

► Dans le cas de *stabilité ponctuelle* la question essentielle est la mise en évidence d'une *stabilité asymptotique*, dite *stabilité à la Liapounov*  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i$ , définie par le théorème suivant qui permet de caractériser l'évolution temporelle du système au voisinage de tout point d'équilibre.

La propriété de stabilité signifie que tout écart (par exemple la survenue d'une perturbation) hors d'un point stationnaire S stable sera généralement suivi d'un retour vers celui-ci. Le théorème de Liapounov précise s'il y a effectivement retour (*stabilité asymptotique*). S'il n'y a pas retour, on parle de *stabilité neutre* : tout déplacement hors du point d'équilibre reste dans son voisinage sans jamais le rejoindre. Dans le cas d'un point *instable* tout écart tend à s'accroître, les trajectoires s'éloignant toujours de S.

#### *Théorème de stabilité de Liapounov*

Soit un système dynamique admettant l'origine comme point d'équilibre. Si au voisinage de ce point il existe une fonction réelle définie positive<sup>3</sup>  $L(x_i)$  dont les dérivées partielles  $\partial L/\partial x_i$  sont continues et telle que  $dL(x(t))/dt < 0$  soit définie négative (fonction de Liapounov forte), alors l'origine est un point asymptotiquement stable.

2 Citons pour mémoire les *systèmes stochastiques* comportant une part aléatoire définie par une fonction de probabilité donnée.

3 = fonction définie, différentiable, à différentielles continues, nulle à l'origine et strictement positive ailleurs.

- Si  $dL(x(t))/dt > 0$  ce point est instable.
- Si l'on a seulement  $dL(L(t))dt \leq 0$  on parle d'une fonction de Liapounov faible. Dans ce cas il y a stabilité de l'origine mais sans présenter nécessairement cette propriété asymptotique d'attraction vers S (stabilité neutre).

► Divers systèmes possèdent une *stabilité non ponctuelle*, l'ensemble des points d'équilibre se trouvant sur une même trajectoire fermée, d'où il résulte une dynamique oscillante entretenue. Dans certains cas il y a multiplicité de trajectoires fermées, chacune dépendant des conditions initiales. Par exemple : le célèbre modèle de proie-prédateur de Lotka-Volterra. Le comportement le plus remarquable et biologiquement le plus intéressant est celui des *cycles limites* que présentent certains systèmes non linéaires. Ces cycles peuvent être stables ou instables, selon que tout écart conduit à une trajectoire qui revient vers le cycle dont il provient (dit attracteur), ou qu'il s'en éloigne.

### A.1.5. Le cas général des systèmes non linéaires

Sachant que l'on connaît exactement les propriétés de stabilité des systèmes dynamiques linéaires, l'étude des systèmes *non linéaires* nécessite leur transformation en un système linéaire approché, dit *système linéarisé*, ayant l'origine comme point d'équilibre. Hors cette solution analytique, il est possible par intégration numérique de [1] d'obtenir une simulation graphique des trajectoires pour diverses conditions initiales.

#### Linéarisation d'un système dynamique de dimension 2

Pour simplifier plaçons-nous dans le cas d'un système de dimension 2 :

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1, x_2)\end{aligned}\quad [2]$$

dont l'état stationnaire est noté  $S(x_1^*, x_2^*)$ .

Le développement en série de Taylor au voisinage de S donne :

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1^*, x_2^*) + (x_1 - x_1^*) \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{x_1^*, x_2^*} + (x_2 - x_2^*) \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{x_1^*, x_2^*} + \dots \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1^*, x_2^*) + (x_1 - x_1^*) \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right|_{x_1^*, x_2^*} + (x_2 - x_2^*) \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right|_{x_1^*, x_2^*} + \dots\end{aligned}$$

Posons :

$$\begin{aligned}x_1 &= x_1^* + X_1 \\ x_2 &= x_2^* + X_2\end{aligned}$$

$X_1$  et  $X_2$  exprimant de petites perturbations des variables d'état au voisinage de S.

Le système [2] s'écrit d'une manière approchée (en ne tenant compte que des termes de degré 1 du développement) :

$$\begin{aligned}\frac{dX_1}{dt} &= aX_1 + bX_2 \\ \frac{dX_2}{dt} &= cX_1 + dX_2\end{aligned}\quad [3]$$

Soit sous forme matricielle :

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{X}$$

Les paramètres  $\mathbf{A}$  de ce système linéarisé sont :

$$a = \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{x_1^*, x_2^*}; b = \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{x_1^*, x_2^*}; c = \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right|_{x_1^*, x_2^*}; d = \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right|_{x_1^*, x_2^*}\quad [4]$$

c'est-à-dire les éléments de la matrice jacobienne  $\mathbf{J}$  du système (dérivées partielles de  $f_1$  et  $f_2$ ).

A l'état stationnaire nous avons évidemment :  $X_1^* = X_2^* = 0$  permettant d'appliquer le théorème suivant.

### Théorème de linéarisation

En bref ce théorème établit qu'au voisinage de l'état d'équilibre  $(x_1^*, x_2^*)$  et si la partie réelle des valeurs propres de la matrice jacobienne  $\mathbf{J}$  est différente de zéro en  $(x_1^*, x_2^*)$ , les propriétés dynamiques du système initial [2] sont les mêmes que celles du système linéarisé [3] au voisinage de l'origine 0.

## A.2. Systèmes dynamiques linéaires

Examinons les différents cas de stabilité des systèmes linéaires en restant dans ce cas simple de dimension 2 et pour des équations homogènes (seulement des termes en  $x$ ) et à paramètres constants :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= ax_1 + bx_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= cx_1 + dx_2 \end{aligned} \quad \text{ou} \quad \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad [5]$$

On voit que le cas de  $x$  scalaire  $dx/dt = ax$  correspond à la loi exponentielle de croissance :

$$x(t) = x(0) \exp(at)$$

Plus généralement dans le cas multivariable ( $\mathbf{x}$  vectoriel) on montre l'existence d'une solution unique<sup>4</sup>, celle-ci comportant une somme des termes exponentiels du cas scalaire. Recherchons donc des expressions du type :

$$x_i(t) = k_i x_i(0) \sum_j \exp(\lambda_j t)$$

Pour résoudre le système [5] effectuons un changement de variables  $x \rightarrow z$  permettant de le transformer en un système de 2 équations indépendantes. Ce que permet le changement de base en utilisant les vecteurs propres  $\mathbf{U}$  de  $\mathbf{A}$ .

$$\mathbf{x} = \mathbf{U}\mathbf{z} \Leftrightarrow \mathbf{z} = \mathbf{U}^{-1}\mathbf{x} \quad [6]$$

$$\mathbf{U} = [\mathbf{u}_1 \ \mathbf{u}_2] = \begin{bmatrix} u'_1 & u'_2 \\ u''_1 & u''_2 \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres correspondantes  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont par définition :

$$\begin{aligned} \mathbf{A}\mathbf{u}_1 &= \lambda_1 \mathbf{u}_1 \\ \mathbf{A}\mathbf{u}_2 &= \lambda_2 \mathbf{u}_2 \end{aligned} \quad \text{ou} \quad \mathbf{A}\mathbf{U} = \mathbf{U}\mathbf{D}$$

Ce qui consiste à une diagonalisation de la matrice  $\mathbf{A}$  :  $\mathbf{A} = \mathbf{U}\mathbf{D}\mathbf{U}^{-1}$  où  $\mathbf{D} = \begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{bmatrix}$ .

Les valeurs propres sont donc solution de l'équation caractéristique de  $\mathbf{A}$ , *i.e.* l'annulation du déterminant ( $\mathbf{I}$  étant la matrice identité) :

$$\begin{aligned} |\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}| = 0, \text{ soit } \begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0 \\ \lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0 \end{aligned} \quad [7]$$

La transformation [6] donne :  $\frac{dz}{dt} = \mathbf{D}\mathbf{z}$

<sup>4</sup> On est en effet dans le cas d'une fonction lipschitzienne. Pour deux valeurs  $x$  distinctes d'une fonction réelle  $f$  on a  $|f(x_1, t) - f(x_2, t)| \leq k|x_1 - x_2|$ ,  $k$  indépendant de  $t$ .

$$\begin{aligned}\frac{dz_1}{dt} &= \lambda_1 z_1 \\ \frac{dz_2}{dt} &= \lambda_2 z_2\end{aligned}\quad [8]$$

Ce système [8], équivalent au système initial [5], a pour solution :

$$\begin{aligned}z_1 &= c_1 \exp(\lambda_1 t) \\ z_2 &= c_2 \exp(\lambda_2 t)\end{aligned}\quad [9]$$

avec  $c_1 = z_1(0)$  ;  $c_2 = z_2(0)$ .

Soit pour le système [9] :

$$\begin{aligned}\mathbf{z} &= \exp(\mathbf{D}t) \mathbf{C} ; \mathbf{C} = (c_1, c_2) \\ x_1(t) &= c_1 u'_1 \exp(\lambda_1 t) + c_2 u'_2 \exp(\lambda_2 t) \\ x_2(t) &= c_1 u''_1 \exp(\lambda_1 t) + c_2 u''_2 \exp(\lambda_2 t)\end{aligned}\quad [10]$$

Les propriétés de l'état stationnaire ( $x_1^*$ ,  $x_2^*$ ) et la forme des trajectoires dépendent du signe et de la nature réelle ou complexe des valeurs propres.

#### Remarques

- Les vecteurs propres associés à des valeurs propres distinctes sont *linéairement indépendants* et peuvent former une base ( $\mathbf{u}_1$  n'est pas une combinaison linéaire de  $\mathbf{u}_2$ ).
- Les vecteurs propres ne sont orthogonaux que si  $\mathbf{A}$  est symétrique.

#### Exemple numérique

Soit le système :

$$\begin{aligned}dx_1/dt &= 1,5x_1 - 0,6x_2 \\ dx_2/dt &= -0,5x_1 + 1,2x_2\end{aligned}$$

Les valeurs propres de la matrice des coefficients sont réelles positives :  $\lambda_1 = 1,9179$  et  $\lambda_2 = 0,7821$ .

L'état stationnaire  $x_1^* = x_2^* = 0$  est donc instable. Quelles que soient les conditions initiales ( $x_1(0)$  et  $x_2(0)$ ) les trajectoires tendent vers l'infini.

Les vecteurs propres  $\mathbf{U} = [\mathbf{u}_1 \mathbf{u}_2]$  normés par colonne donnent les nombres directeurs (cos et sin) de leurs directions :

$$\begin{bmatrix} 0,8623 & -0,8077 \\ 0,5063 & 0,5896 \end{bmatrix}$$

#### A.2.1. Les différents cas de stabilité

Se référant aux solutions [10] nous voyons que la stabilité de l'état stationnaire  $S(0, 0)$  dépend essentiellement des valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  racines de l'équation caractéristique [7], notamment le signe de son discriminant ( $ad - bc$ ) qui détermine leur nature réelle ou complexe. Notant  $\lambda_1 > \lambda_2$  résumons les différents cas avec la désignation des points d'équilibre.

► **Cas 1** :  $ad - bc \neq 0$  : aucune des valeurs propres n'est nulle

▷ **Cas 1a** : *valeurs propres réelles distinctes*

- 2 valeurs propres négatives  $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$  : *nœud asymptotiquement stable*
- 2 valeurs propres positives  $0 < \lambda_2 < \lambda_1$  : *nœud instable*
- valeurs propres de signes opposés  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$  : *col* ou *point selle*, non asymptotiquement stable

▷ **Cas 1b** : *valeurs propres complexes conjuguées* (égalité de leurs parties réelles)

- parties réelles négatives : *foyer asymptotiquement stable*
- parties réelles positives : *foyer instable*

- parties réelles nulles (valeurs propres imaginaires) : *centre* (stabilité neutre)
- ▷ *Cas 1c* : valeurs propres égales :  $\lambda_2 = \lambda_1$ 
  - vecteurs propres linéairement indépendants :
    - si valeurs propres négatives : *étoile asymptotiquement stable*
    - si valeurs propres positives : *étoile instable*
  - vecteurs propres non linéairement indépendants :
    - si valeurs propres négatives : *nœud dégénéré asymptotiquement stable*
    - si valeurs propres positives : *nœud dégénéré instable*
- ▶ *Cas 2* :  $ad - bc = 0$  : l'ensemble des points d'équilibre est une droite passant par l'origine  $(0, 0)$ . Pas de stabilité asymptotique.
- ▷ *Cas 2a* : valeurs propres négatives : les trajectoires sont des demi-droites parallèles à la droite des points d'équilibre « orientées » vers celle-ci ;
- ▷ *Cas 2b* : valeurs propres positives : les trajectoires sont également des demi-droites parallèles à la droite des points d'équilibre, mais « orientées » à l'opposé de celle-ci ;
- ▷ *Cas 2c* : valeurs propres nulles : tous les points d'équilibre sont situés sur l'axe  $Ox_1$  ; les trajectoires sont des droites parallèles à cet axe et toutes distinctes de celui-ci.

### A.2.2. Equations des trajectoires

Elles se déduisent aisément du système [5]. En se reportant aux solutions [10] les trajectoires en  $(z_1, z_2)$  s'écrivent sous forme explicite :

$$z_2 = \frac{c_2}{c_1^{\lambda_2/\lambda_1}} z_1^{\lambda_2/\lambda_1} \quad [11]$$

- Si les valeurs propres sont *réelles* et de même signe, les trajectoires sont donc de type parabolique à concavité vers l'axe  $Oz_2$ . Si elles sont de signe opposé les trajectoires sont de type hyperbolique. Les singularités sont respectivement un *nœud* ou un *point selle*.
- Dans le cas de *valeurs propres complexes*  $\lambda_i = a_i \pm ib_i$  réécrivons les solutions [10] sous leur forme trigonométrique (formule de Moivre) :

$$\exp(\lambda_1 t) = \exp[(a_i \pm ib_i)t] = \exp(a_i t) [\exp(\cos b_i t + i \sin b_i t)]$$

Sans recourir à une représentation dans un espace complexe il nous suffira de remarquer que le dernier terme montre l'existence d'oscillations (le point singulier est un *foyer*). Celles-ci sont amorties ou amplifiées selon la tendance donnée par le signe de leur partie réelle : évolution de  $\exp(a_i t)$  vers 0 ou  $\infty$  selon que les  $a_i$  sont  $<$  ou  $>$  0.

- Si les valeurs propres sont *imaginaires* nous remarquons que  $z_1^2 + z_2^2 = \text{Cte}$  : les trajectoires sont des courbes fermées concentriques, soit des cercles dans le plan  $(z_1, z_2)$  et des ellipses dans le plan des variables initiales  $(x_1, x_2)$  (le point singulier est un *centre*).

On trouvera dans les ouvrages cités l'ensemble exhaustif de ces différentes configurations graphiques. Présentons simplement ici des exemples illustrant les plus remarquables qui peuvent concerner les modèles de croissance dont nous avons à traiter.

#### ▶ Exemple 1 (fig. A1) : nœud stable

$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0,50 & -1,20 \\ 0,75 & -1,50 \end{bmatrix}$  ; valeurs propres  $\lambda_1 = -0,1838$  ;  $\lambda_2 = -0,8162$ .

Vecteurs propres normés  $\mathbf{U} = \begin{bmatrix} 0,8688 & 0,6737 \\ 0,4951 & 0,7390 \end{bmatrix}$

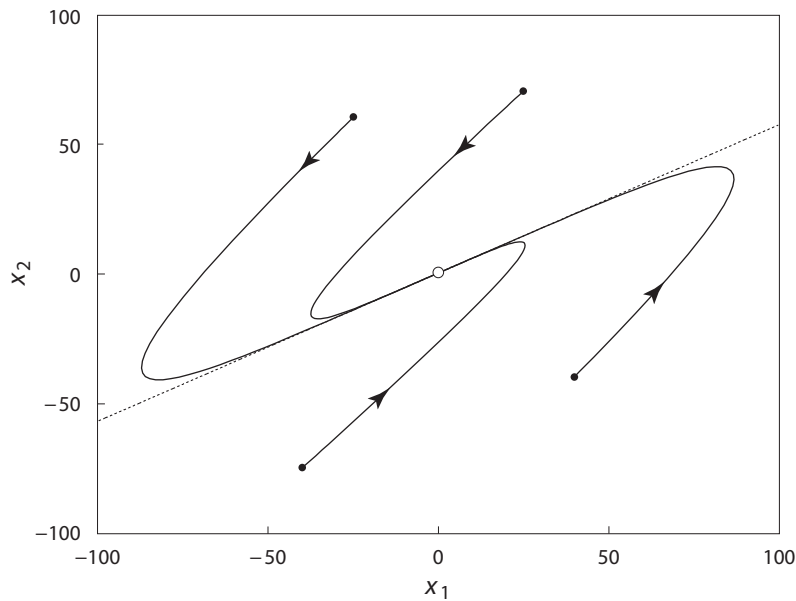


Figure A1 - Nœud stable  
L'axe en pointillé  $x_2 = \lambda_2 x_1$

► Exemple 2 (fig. A2) : point selle

$A = \begin{bmatrix} 0,3 & 0,7 \\ 0,3 & 0,2 \end{bmatrix}$ ; valeurs propres de signe opposé  $\lambda_1 = 0,711$  ;  $\lambda_2 = -0,211$ .

Les axes fléchés sont les directions des vecteurs propres (ici non orthogonaux).

Leurs nombres directeurs sont donnés par colonne (cosinus, sinus) :  $U = \begin{bmatrix} 0,8623 & -0,8077 \\ 0,5063 & 0,5896 \end{bmatrix}$ .

On voit que la direction  $u_2$  constitue la seule trajectoire conduisant à la stabilité (0,0). Tout écart à celle-ci visualise la propriété générale d'instabilité de ce système, *i.e.* de stabilité conditionnelle.

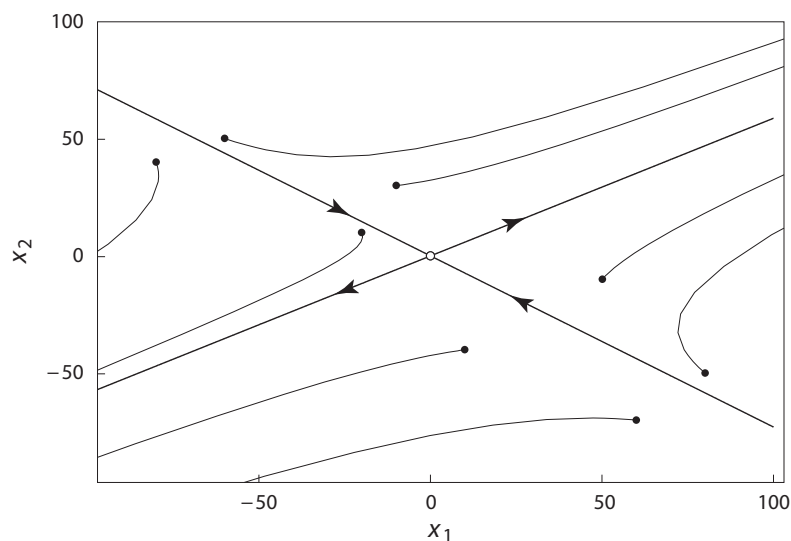


Figure A2 - Point selle ou col

► Exemple 3 (fig. A3) : foyer stable

$A = \begin{bmatrix} -0,6 & 0,8 \\ -0,7 & 0,4 \end{bmatrix}$ ; 2 valeurs propres complexes conjuguées, à partie réelle négative :  $-0,1 \pm 0,5568i$ .

Dynamique oscillante amortie.

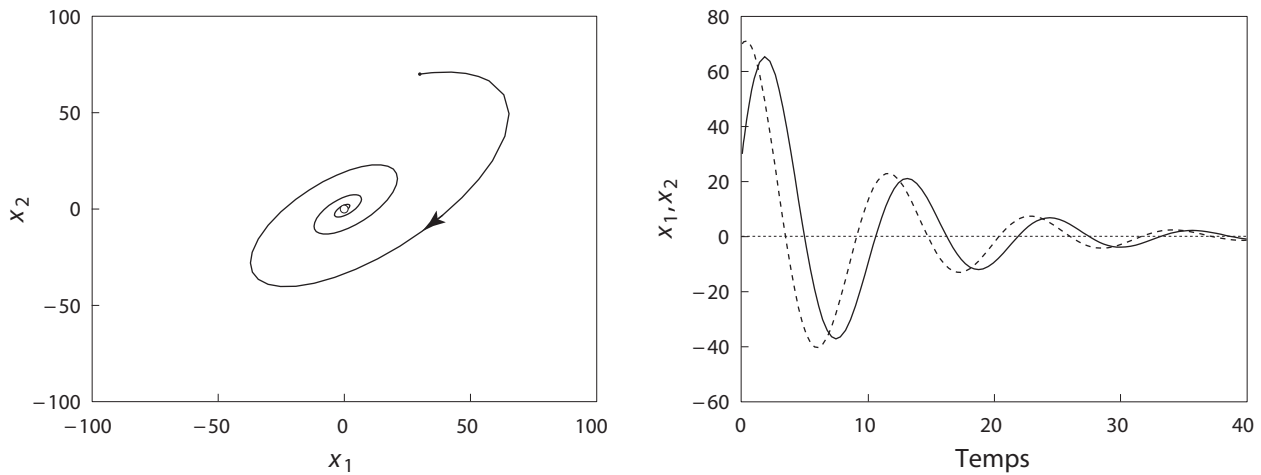


Figure A3 - Foyer stable : trajectoire et cinétique  
 $x_1(0) = 30 ; x_2(0) = 70$

La figure A4 visualise le champ des vecteurs vitesses, image du flux de déplacement de tout point représentatif du système.

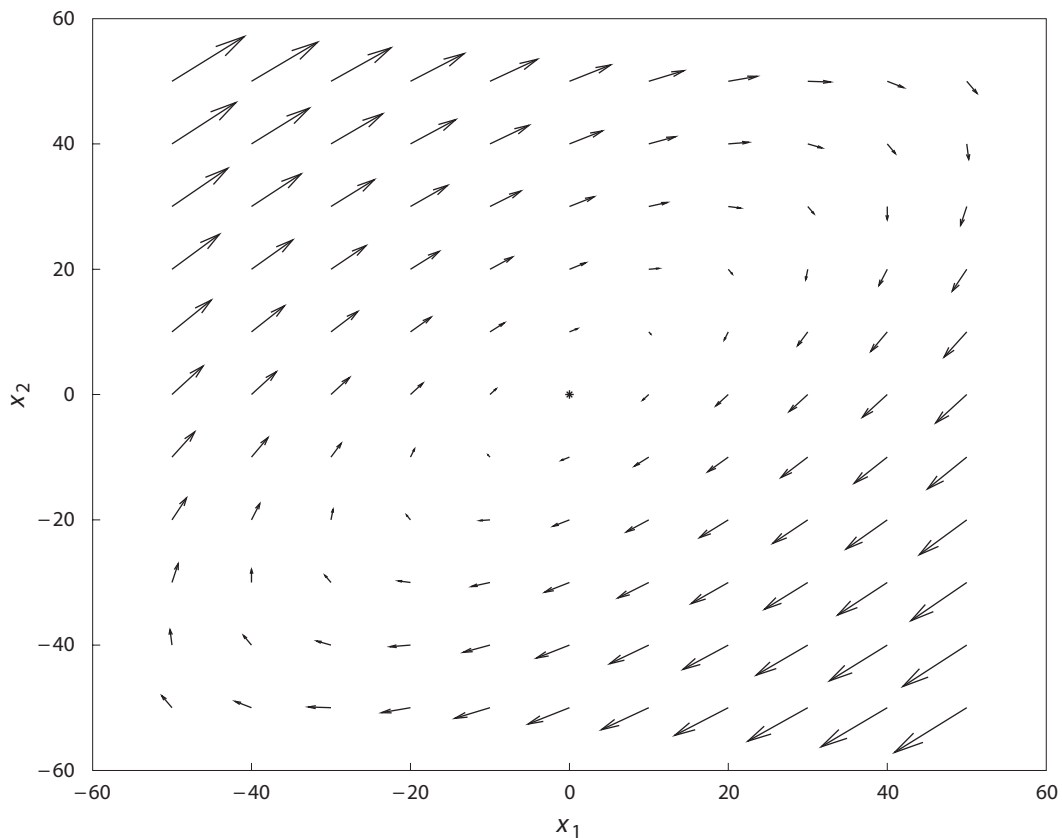


Figure A4 - Foyer stable : champ des vecteurs vitesses

► **Exemple 4 (fig. A5) : centre (stabilité neutre)**

$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0,7 & -0,5 \\ 1,2 & -0,7 \end{bmatrix}$ ; 2 valeurs propres imaginaires de signe opposé :  $\lambda_i = \pm 1,3317i$ .

Oscillations entretenues dont l'amplitude dépend de l'état initial.



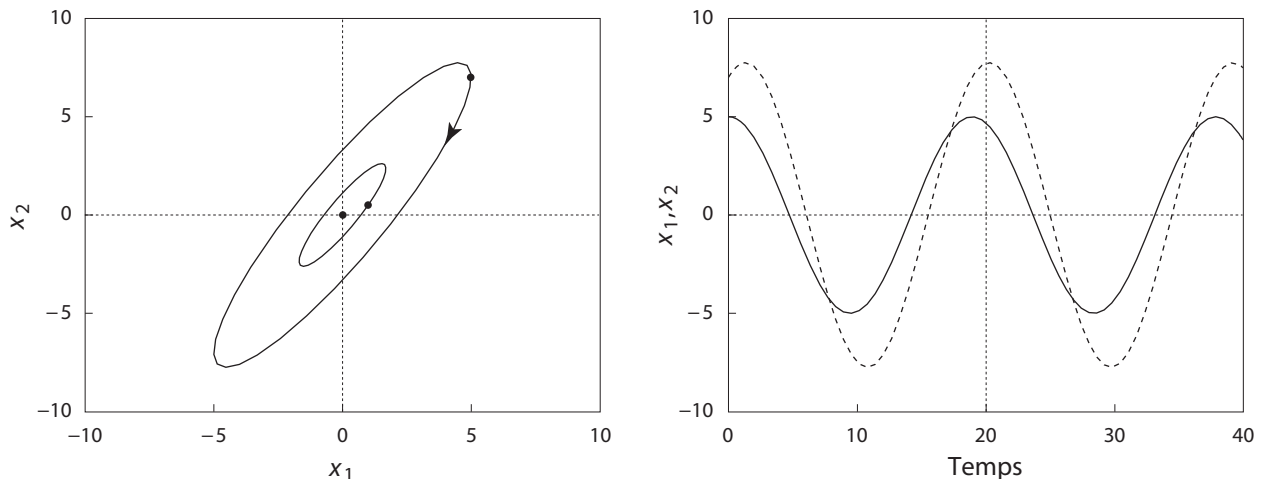


Figure 5 - Centre. • : conditions initiales

*Remarque* - Les présentes représentations graphiques sont obtenues à l'aide du logiciel *Matlab*® utilisant des procédures classiques comme *plot* (trajectoires, cinétiques) et *quiver* (champ de vecteurs). La résolution numérique des systèmes différentiels est donnée par la procédure ODE 23 ou ODE 45 (algorithmes pas à pas de Runge-Kutta selon l'ordre de développement en série de Taylor). Sur cette méthodologie et les propriétés de convergence on peut consulter par exemple Grivet (2013). Citons aussi le logiciel libre *Scilab* de l'INRIA.

### A.3. Quelques compléments

► *Système conservatif* : système qui présente une fonction constante pour toute solution  $(x_1(t), x_2(t))$  (*i.e.* le long de toute trajectoire).

Un cas particulièrement important est celui des *systèmes lagrangiens et hamiltoniens* dont les variables d'état sont la position et la vitesse (ou la quantité de mouvement) (voir chap. 22 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis).

► *Système gradient* : équation différentielle définie par une fonction gradient (ou fonction potentiel), *i.e.* dépendant de la position du point représentatif :  $\mathbf{dx}/dt = -\mathbf{grad}(V(x))$

► *Stabilité structurelle* : intuitivement nous dirons simplement qu'il y a stabilité structurelle si les propriétés dynamiques d'un système ne sont pas modifiées qualitativement par un petit changement des valeurs des paramètres. *A contrario* certains systèmes dynamiques peuvent présenter un comportement complexe consistant dans le fait d'importants changements qualitatifs causés par une modification des paramètres au-delà d'un certain seuil. Le cas classique est celui de la *logistique discrète*, fonction de croissance univariée très simple à 1 seul paramètre :  $x(t+1) = ax(t)[1-x(t)]$ . Une suite de seuils se manifeste lorsqu'on fait varier le paramètre  $a$ , chacun de ces seuils conduisant à un changement de dynamique. On passe ainsi d'une stabilité ponctuelle  $x^* = 1$  (comme dans la logistique continue de Verhulst) à un comportement oscillant fluctuant, le nombre de périodes augmentant jusqu'à une dynamique chaotique très variable selon les conditions initiales. Nous avons là un exemple simple de système déterministe (pas de terme aléatoire dans l'équation de vitesse) à dynamique non prédictible (chaos dit déterministe) (voir plus loin [chap. B de ce site web](#)).

### A.4. Pour aller plus loin

Au-delà des notions de base exposées précédemment la formalisation d'un processus de croissance ou de morphogenèse nécessite de faire appel à des systèmes dynamiques plus élaborés, très généralement *non linéaires*. Notons principalement les points suivants que ceux-ci peuvent modéliser (voir les chapitres suivants) :

- processus oscillatoires autonomes de type cycle limite (rythmes biologiques endogènes ou non),
- existence de bifurcation : changement qualitatif de comportement, tel que la transition de développement végétatif → reproducteur,
- conditions d'une optimalité de croissance.

Ce dernier point revêt une importance essentielle dans de nombreux problèmes en écologie, agronomie et bioindustrie. L'introduction dans le modèle de variables de contrôle constitue un prolongement tout à fait d'actualité en vue d'un pilotage de systèmes concrets (gestion raisonnée de ressources, maîtrise des effets d'intrants, prévision de production...), mais aussi très étudié en médecine, tout particulièrement pour le contrôle de la croissance cancéreuse. Mais en ce domaine très diversifié notre objectif doit se limiter aux principes de base d'optimisation de croissance selon ce que nous avons exposé au chapitre 22 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis compte tenu des références citées.

L'exemple suivant illustre cette perspective d'extension avec un système présentant deux des types de stabilité que nous venons de définir dans le cadre des systèmes linéaires.

#### A.4.1. Un exemple de multistationnarité

Soit le système non linéaire :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{1}{2}(1 - x_1^2) \end{aligned} \quad [12]$$

dont les solutions sont données par la famille de courbes (voir Jones et Sleeman, 1983) :

$$x_2^2 = x_1 - (1/3)x_1^3 + \text{Cte}$$

Les points stationnaires sont  $S_1 : (-1, 0)$  (*point selle*) et  $S_2 : (+1, 0)$  (*centre*). Sans recourir ici à une analyse précise de stabilité (linéarisation, recherche des valeurs propres) la figure A6, obtenue par intégration numérique, visualise la stabilité de ces deux points singuliers. De cette multistationnarité résulte une *partition du plan de phases* en une région de stabilité neutre (orbites fermées autour de  $S_2$ ) et un domaine dont la dynamique est régie par l'existence d'un point-selle (dont nous avons vu précédemment sa particularité de stabilité conditionnelle). Notons que le domaine de  $S_2$  ne correspond pas à des oscillations autonomes puisque période et amplitude dépendent fortement des conditions initiales. Nous verrons que seuls les systèmes à cycle limite stable peuvent répondre à cette propriété particulièrement importante d'autonomie pour la croissance de systèmes biologiques.

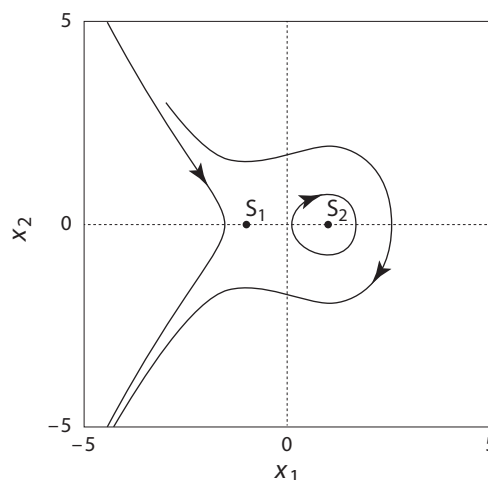


Figure A6 - Système multistationnaire [12]

$S_1$  : point-selle,  $S_2$  : centre. Diversité des trajectoires selon les conditions initiales

### A.4.2. Multistationnarité et bifurcation

Nous venons de voir que l'évolution des trajectoires de certains systèmes peut être fortement dépendante des conditions initiales. Une autre sorte de dépendance est liée à un changement de la valeur des paramètres avec l'existence de valeurs critiques (seuils). Un exemple classique très simple à 1 dimension est celui de la logistique discrète qui sera examiné au [chapitre B](#) dans le cadre des comportements oscillatoires. En amont de ce cas particulier il convient d'élargir un peu cette question de *stabilité structurelle* en présentant quelques cas remarquables de ce genre de comportement dynamique dénommé *bifurcation*.

Par *bifurcation* on entend le changement qualitatif des propriétés de stabilité d'un système dynamique qui est déterminé par une variation de la valeur des paramètres. En nous limitant au cas d'un seul paramètre à prendre en compte, nous examinerons brièvement deux types de bifurcation illustrant cette question de stabilité structurelle. Nous soulignerons notamment la question importante de l'existence d'un cycle limite stable dont on sait l'intérêt fondamental en différents secteurs de la Biologie. Des compléments mathématiques sur le sujet sont donnés dans Murray (2002), ou encore Guckenheimer et Holmes (1986). Son rapport avec la théorie des catastrophes de Thom est bien explicité par Françoise (2005).

#### ► Bifurcation selle-nœud (ou pli)

Considérons d'abord l'équation de vitesse en dimension 1 :

$$dx/dt = a - x^2$$

dont les propriétés de stationnarité dépendent de la valeur de  $a$  :

- $a < 0$  : aucun point stationnaire :  $dx/dt < 0 \forall x$  ; de plus  $x$  étant réel la solution théorique  $x^* = \pm\sqrt{a} \in \mathbb{C}$  ne peut être retenue ;
- $a = 0$  : un seul point stationnaire :  $x^* = 0$ , instable puisque la vitesse est toujours négative ;
- $a > 0$  : deux points stationnaires :  $x_1^* = +\sqrt{a}$  (stable) et  $x_2^* = -\sqrt{a}$  (instable).

On dit qu'il y a bifurcation à la valeur  $a = 0$  passant de l'absence d'équilibre pour  $a < 0$  à l'instauration de 2 états stationnaires, un instable et un stable, pour  $a > 0$ . La figure A7 montre le diagramme des points stationnaires en fonction de  $a \geq 0$  (fig. A7a) et la cinétique  $x(t)$  pour quelques valeurs de  $a$  (fig. A7b).

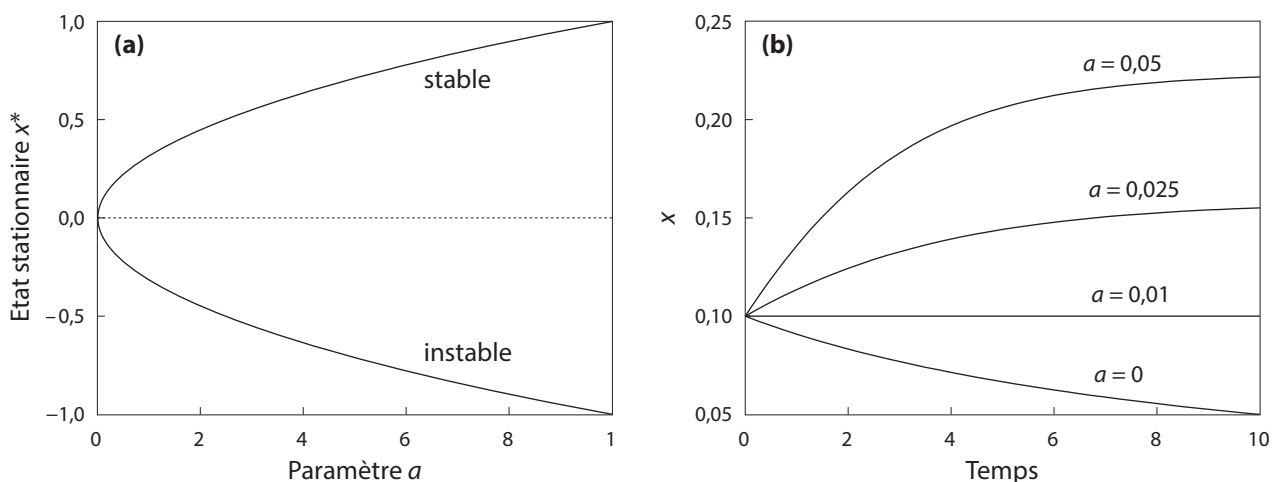


Figure A7 - Bifurcation selle-nœud en dimension 1 pour  $a \geq 0$   
 (a) condition initiale  $x(0) = 0,1$ . (b)  $x(t)$  pour différentes valeurs de  $a$ .

Ce type de bifurcation se retrouve en *dimension 2* avec le système :

$$\begin{aligned} dx/dt &= a + x^2 \\ dy/dt &= -y \end{aligned} \quad [13]$$

qui présente théoriquement les points stationnaires :

$$S_1 : (-\sqrt{-a}, 0) \text{ et } S_2 : (+\sqrt{-a}, 0)$$

L'analyse de stabilité à partir de la matrice jacobienne de [13] linéarisé

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} +2x & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}$$

nous montre l'existence de différents cas selon les valeurs propres de  $\mathbf{J}$  au voisinage de chacun des points stationnaires. De l'équation caractéristique

$$\lambda^2 - (2x - 1)\lambda - 2x = 0 \quad [14]$$

on déduit les propriétés suivantes :

- $a < 0$  : les deux valeurs propres sont réelles, toutes deux négatives pour  $S_1$  qui est donc un *nœud stable*, mais de signe opposé pour  $S_2$  qui est un *point selle (col)*. L'évolution dépend alors des conditions initiales.
- $a = 0$  : un seul point stationnaire  $(0, 0)$ . Les deux équations de [13] sont découplées. D'une part on a  $dy/dt > 0$  si  $y < 0$  et  $dy/dt < 0$  si  $y > 0$ . Mais la stabilité de  $(0, 0)$  implique que conjointement on ait  $x \neq 0$ . D'autre part, pour  $x$  il y a toujours instabilité puisqu'on a  $dx/dt > 0, \forall x$ .
- $a > 0$  : le système est instable,  $x$  étant continûment croissant et  $y$  continûment décroissant.

Ainsi le système passe d'une situation à 2 points stationnaires (1 nœud stable et 1 point selle) pour  $a < 0$  à l'absence de tout équilibre pour  $a > 0$ .

Différents cas numériques de ce système sont bien illustrés graphiquement dans Auger *et al.* (2010).

Comme autre type de bifurcation proche de ce comportement citons en dimension 1 :

- la *bifurcation transcritique* avec le système  $dx/dt = ax + x^2$
- la *bifurcation froncée* de forme générale

$$dx/dt = a + bx + cx^3$$

Pour  $a = 0$  on parle de *bifurcation fourche (pitchfork)*.

Des exemples sont donnés par Auger *et al.* (2010).

#### ► *Bifurcation de Hopf (ou de Poincaré-Andronov-Hopf)*

Bien différente des précédentes cette bifurcation est particulièrement intéressante car elle peut conduire à une dynamique en cycle limite.

Soit le système dynamique de dimension 2 dépendant d'un seul paramètre  $a$  :

$$\begin{aligned} dx/dt &= y + x(a - x^2 - y^2) \\ dy/dt &= -x + y(a - x^2 - y^2) \end{aligned} \quad [15]$$

l'origine  $(0, 0)$  étant un point stationnaire. Le comportement dynamique de ce système se résume comme suit :

- $a \leq 0$  : le point stationnaire  $(0, 0)$  est un *foyer stable* ;
- $a > 0$  : existence d'un *cycle limite stable*.

La figure A8 montre l'occurrence d'un cycle limite stable en **(a)** et **(b)** (atteint plus ou moins rapidement), et d'un foyer stable en **(c)** et **(d)**.

A titre d'exercice on peut vérifier que les valeurs propres de la matrice jacobienne de [15] sont complexes avec partie réelle négative lorsque  $a \leq 0$ .

Sur l'existence d'un cycle limite si  $a > 0$ , il faut se référer au *théorème de Hopf* (voir par exemple Auger *et al.*, 2010, Murray, 2002, ou encore Guckenheimer et Holmes, 1983). Ce théorème considère le cas où pour une valeur donnée  $a_c$  du paramètre les valeurs propres sont des imaginaires purs (partie réelle nulle :  $\lambda(a) = \alpha(a) \pm i\beta(a)$ ,  $\alpha = 0$ ). On suppose en outre  $d\alpha/da_c > 0$ . Sous ces conditions cette valeur critique  $a_c$  est une valeur de bifurcation :

- pour  $a < a_c$  : il existe une valeur  $a_1$  telle que pour  $a \in [a_1, a_c[$  le point  $(0, 0)$  est un foyer stable ;
- pour  $a > a_c$  : pour tout voisinage  $U$  de l'origine il existe une valeur  $a_2$  telle que pour  $a \in [a_c, a_2[$  l'origine est un foyer instable situé à l'intérieur d'un cycle limite stable (contenu dans  $U$ ) dont l'amplitude croît avec l'écart  $(a - a_c)$ .

La condition  $a > a_c$  n'est donc pas suffisante pour observer l'existence d'un cycle limite puisqu'on ne connaît pas la valeur  $a_2$  qui fixe le domaine de son existence.

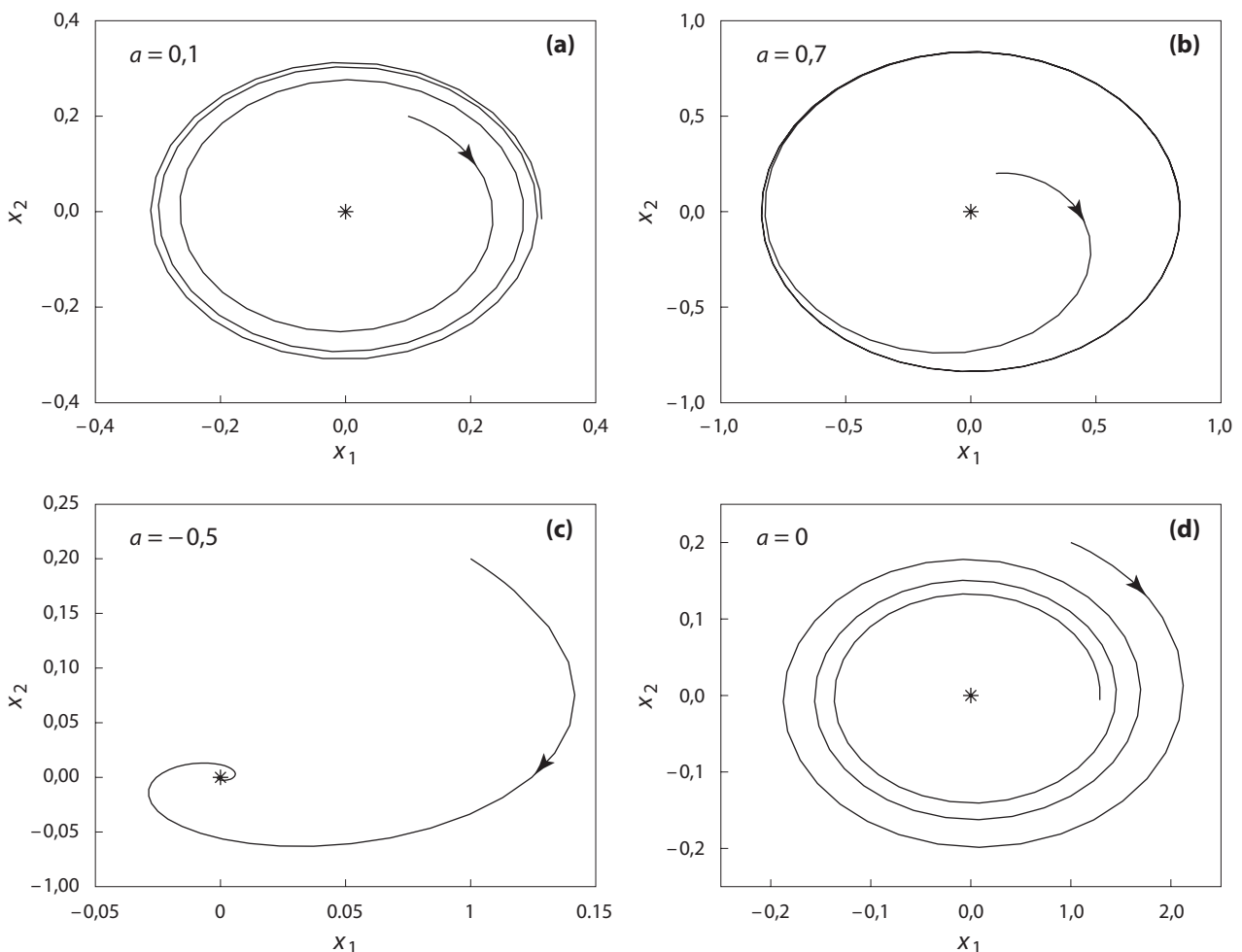


Figure A8 - Bifurcation de Hopf

Le point stationnaire  $(0,0)$  est un foyer instable en (a) et (b) à l'intérieur d'un cycle limite stable, et un foyer stable en (c) et (d).

La bifurcation de Hopf est bien connue en biochimie (par exemple dans la glycolyse). En rapport avec un processus de croissance citons le système de signalisation cellulaire de Goldbeter et Segel (1977). Ce modèle concerne le développement du protiste *Dictyostelium discoideum* marqué par la transition agrégation  $\rightleftharpoons$  forme libre. Ce changement qualitatif brutal constitue une « bifurcation morphogénétique » (fructification en phase d'agrégation) déterminée par l'évolution de l'AMP cyclique qui exerce un rôle chimiotactique. Les variables d'état considérées sont les concentrations de l'ATP

intracellulaire et de l'AMP cyclique intra- et extracellulaire<sup>5</sup> (voir Segel, 1980 ; Golbeter, 1990). En dynamique des populations un cas bien étudié est celui du modèle proie-prédateur de Tanner qui présente différents types de dynamique dont un cycle limite stable expliquant l'existence d'oscillations autonomes endogènes des deux espèces associées (ce modèle sera présenté au [chapitre B](#) de ce site web compagnon).

## Références

- Auger P., Lett C., Poggiale J.-C., 2010, *Modélisation mathématique en Ecologie.*, 293 p., Coll. Sciences Sup. SMAI (Master), Dunod
- Bruter C.P., 1974, *Topologie et perception*, I, 254 p., Coll. Recherches interdisciplinaires, Maloine-Douin
- Buis R., 2016, *Biomathématiques de la croissance, Le cas des végétaux*, 608 p., Coll. Grenoble Sciences, EDP Sciences
- Françoise J.-P., 2005, *Oscillations en Biologie.* 179 p., Coll. Mathématiques et Applications, Springer
- Goldbeter A., 1990, *Rythmes et chaos dans les systèmes biochimiques et cellulaires*, 304 p., Coll. Biologie théorique, Masson
- Grivet J.-P., 2013, *Méthodes numériques appliquées pour le scientifique et l'ingénieur*, 391 p., Coll. Grenoble Sciences, EDP Sciences
- Guckenheimer J., Holmes P., 1986, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, 2<sup>nd</sup> ed., 459 p., Coll. Applied Math. Sci., Springer
- Jones D.S., Sleeman B.D., 1983, *Differential equations and mathematical Biology*, 339 p., George Allen & Unwin
- Murray J.D., 2002, *Mathematical biology* (3<sup>rd</sup> ed.), I: *An introduction*, XXIII+551 p., Springer
- Rosen R., 1970, *Dynamical system theory in Biology*, 302 p., Wiley

---

5 ATP : adénosine-triphosphate, AMPc : adénosine-monophosphate cyclique