

Systemes à dynamique oscillatoire

Présentons les éléments de base nécessaires à la modélisation de *rythmes biologiques* à l'aide d'un formalisme différentiel. En rapport avec l'objectif de cet ouvrage nous ne traiterons pas l'analyse d'un signal périodique par les méthodes des séries chronologiques (processus autorégressifs) et sa représentation spectrale avec la décomposition en harmoniques, ainsi que tout ce qui a trait expérimentalement aux problèmes d'entraînement par le milieu (rythmes exogènes, synchronisation). Sur ces questions méthodologiques on peut recourir aux manuels classiques de Box et Jenkins (1976) ou de Brockwell et Davis (2002), complétant divers ouvrages élémentaires d'initiation aux séries temporelles.

En préliminaire nous ferons appel à un système physique très simple, celui de la dynamique d'un ressort (un exemple mécanique analogue serait le mouvement d'un pendule). Nous esquisserons ensuite la variété des dynamiques que peuvent apporter les systèmes non linéaires, avant d'insister sur le système classique de *Liénard-Van der Pol*, archétype de la dynamique oscillatoire. Ce qui nous introduira à la question importante en Physiologie du couple «dynamique lente/rapide». Enfin nous développerons un peu la question des *cycles limites* avec le choix d'applications biologiques variées montrant que ces notions intéressent aussi bien la croissance de populations que celle présidant à un processus de morphogenèse.

B.1. Oscillateur harmonique¹

Ce type de système correspond, entre autres exemples, au mouvement d'une bille de masse m fixée à l'extrémité d'un ressort horizontal étiré à une distance x de sa position d'équilibre. La force de rappel est supposée déterminer seule le mouvement : on néglige toute perte d'énergie par frottement (*système conservatif*). Supposons en outre que cette force est proportionnelle à la distance x d'éloignement de la position d'équilibre (*ressort libre linéaire*).

D'un point de vue strictement mécanique, selon la loi de Newton, cette force s'écrit :

$$F = m \frac{d^2x}{dt^2} = -kx; \quad m, k > 0 \quad [1]$$

k étant la constante d'élasticité du ressort. Ce qui revient à :

$$m\ddot{x} + kx = 0$$

On sait que la solution de cette équation différentielle de 2^e ordre est de la forme générale :

$$x(t) = A \cos(\omega t) + B \sin(\omega t)$$

où $\omega = \sqrt{k/m}$. Pour les constantes d'intégration A et B convenons de les écrire comme $A = a \cos \varphi$ et $B = -a \sin \varphi$. Nous avons ainsi l'équation usuelle d'un mouvement sinusoïdal :

$$x(t) = a \cos(\omega t + \varphi) \quad [2]$$

¹ Le qualificatif *harmonique* signifie l'existence d'une fréquence unique. C'est dans ce sens qu'on l'emploie à propos de la décomposition d'un signal périodique en plusieurs harmoniques de fréquence donnée.

où ω (pulsation) est une caractéristique physique du système matériel considéré. Les constantes a et φ sont déterminées par les conditions initiales (position et vitesse) : $x(0) = a \cos \varphi$ et $\dot{x}(0) = -a \omega \sin \varphi$.

Pour la représentation par un système différentiel faisons appel à deux variables d'état classiques, la position x et la vitesse $v = \dot{x} = dx/dt$:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= v \\ \frac{dv}{dt} &= -\frac{k}{m}x \end{aligned} \quad [3]$$

L'état stationnaire unique de ce système linéaire est $S : (0, 0)$. Les valeurs propres étant imaginaires $\lambda = \pm(\sqrt{k/m})i$, nous avons une *dynamique oscillatoire entretenue* (S est un centre) (fig. B1b).

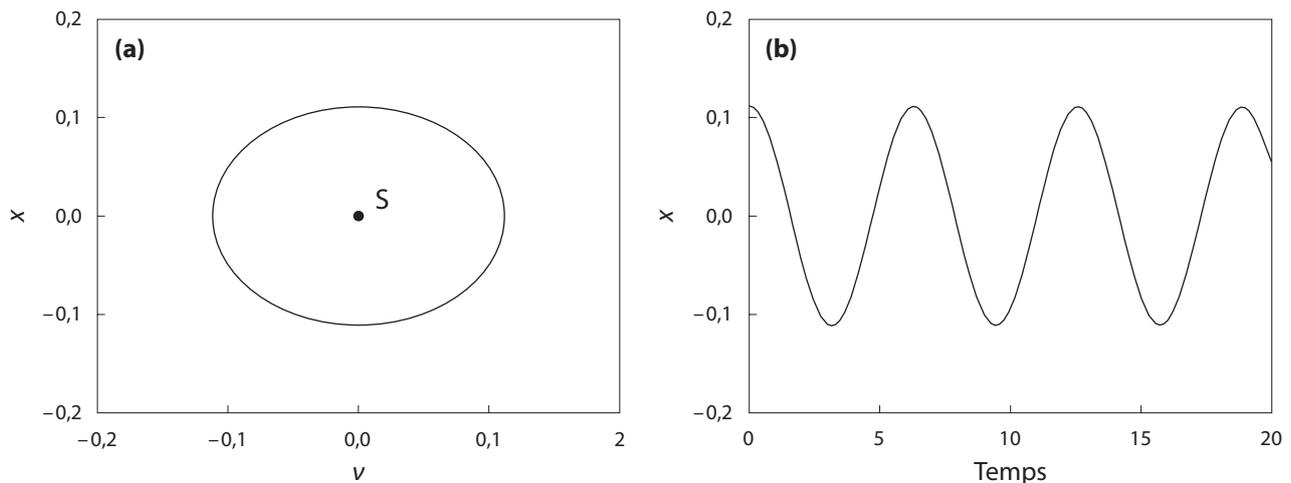


Figure B1 - Oscillateur harmonique

(a) portrait de phase (position, vitesse) selon [3] (b) position en fonction du temps

Remarque - Cette représentation avec les variables (x, v) est dite *lagrangienne*. Equivalent à ce formalisme nous pouvons utiliser comme variables d'état la position x et la quantité de mouvement $p = mv$ (représentation *hamiltonienne*). Ces notions sont reprises par ailleurs avec le contrôle optimal d'un système.

Cet exemple peut être interprété d'une manière très simple en termes d'énergie, la bille étant soumise à tout instant à une énergie potentielle (sa position) et une énergie cinétique (sa vitesse ou sa quantité de mouvement). La variation de la part respective de ces deux formes d'énergie peut s'illustrer avec l'analogie fournie en 2D par le mouvement d'un point matériel se déplaçant librement (sans dissipation d'énergie par frottement) à l'intérieur d'une courbe parabolique (fig. B2). L'énergie cinétique

$$K = \frac{1}{2}mv^2 = \frac{1}{2}ma^2\omega^2 \cos^2(\omega t + \varphi) = \frac{1}{2}k(a^2 - x^2) \quad [4]$$

est maximale en 0 ($x = 0$) et nulle en A ($x = a$).

L'énergie potentielle dépend de la position et uniquement de celle-ci (système conservatif) :

$$U = \frac{1}{2}kx^2 \quad [5]$$

On dit que la vitesse correspond au gradient d'une fonction potentiel, celle-ci étant une fonction de champ (*i.e.* sur l'ensemble des positions parcourues) : dU/dx .

Dans un tel cas où la vitesse dérive d'une *fonction potentiel* quadratique, on voit que le point 0 est un *puits de potentiel* (minimum) correspondant à un état stable (fig. B2).

A partir de [4] et [5] on voit que l'énergie totale

$$\frac{1}{2}mv(t)^2 + \frac{1}{2}kx(t)^2 = \frac{1}{2}ka^2$$

est constante (système conservatif). C'est l'intégrale première ou solution de [3], *i.e.* l'équation paramétrique (a étant défini par les conditions initiales, voir [2]) d'orbites circulaires concentriques (fig. B1a).

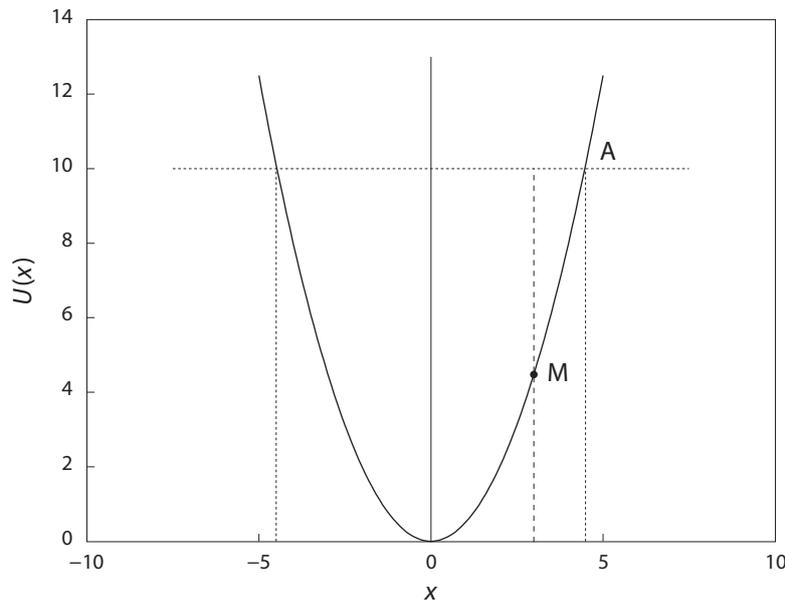


Figure B2 - Fonction potentiel quadratique $U(x)$ de l'oscillateur harmonique

Equation [5] ; A : position initiale $x(0)$. La distance du point M à l'axe Ox représente la valeur de la fonction potentiel à la position $x(t)$

B.2. Oscillateur anharmonique²

Ce type d'oscillateur est décrit par un système différentiel *non linéaire*. La fonction potentiel U correspondante peut présenter plusieurs minimums locaux, *i.e.* plusieurs puits de potentiel exprimant l'existence d'états stationnaires locaux, dits *métastables*. La figure B3 (fonction potentiel cubique) illustre le cas de deux états métastables A et B, séparés par une barrière de potentiel C. Selon les conditions initiales le système évolue vers A ou B. Le franchissement de la barrière C (cause externe par exemple) modifie l'évolution du système.

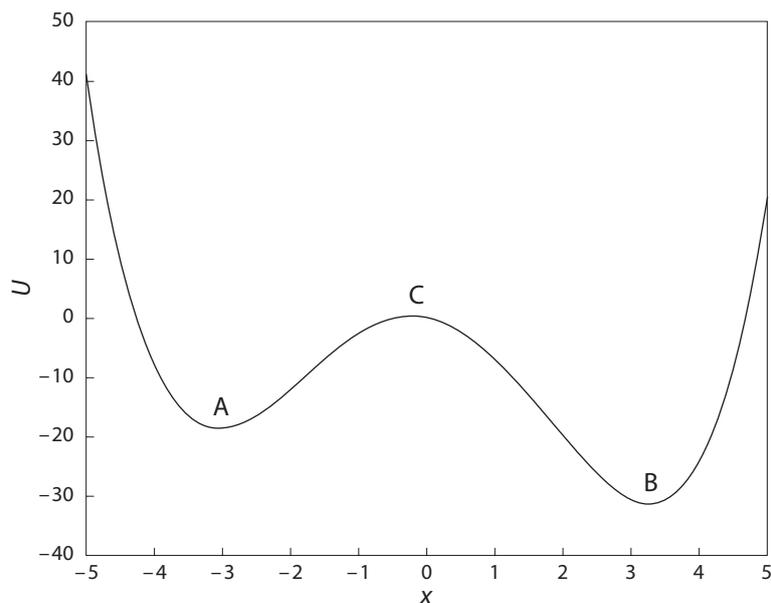


Figure B3 - Fonction potentiel $U(x)$ à deux minimums locaux A et B (états métastables)

² Le terme générique *anharmonique* se rapporte à un système exhibant une fréquence variable au cours du processus.

Une catégorie classique est celle des *oscillateurs de Duffing* de forme générale :

$$\ddot{x} + k_1 \dot{x} + (k_2 x^3 \pm k_3 x) = k_4 \cos(\omega t + \varphi)$$

Selon les valeurs des paramètres k_i cette équation peut décrire divers cas concrets. Par exemple la présence d'un second membre non nul concerne la dynamique d'un *ressort forcé*. Intéressons-nous ici à deux situations précises, hors de tout forçage.

B.2.1. Système non amorti $k_1 = k_4 = 0$

Selon le système dynamique :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_1 - x_1^3 \end{aligned} \quad [6]$$

Les 3 points fixes sont : $S_1(-1, 0)$; $S_2(0, 0)$; $S_3(+1, 0)$. L'analyse de stabilité par linéarisation précise leur nature. S_1 et S_3 sont des centres (stabilité neutre) alors que S_2 est un point selle ou col (stabilité conditionnelle). La figure B4 visualise schématiquement le type d'oscillations entretenues de ce système. Dépendant des conditions initiales les orbites fermées peuvent avoir pour centre l'un ou l'autre des points stationnaires. Notons que cette diversité est en rapport avec le « niveau d'énergie » (information donnée par la vitesse x_2). À faible énergie le point représentatif tourne autour de S_1 ou de S_3 . À plus forte énergie les orbites sont centrées sur S_2 . La fonction potentiel est de degré 3 à deux puits locaux de potentiel (voir fig. B5).

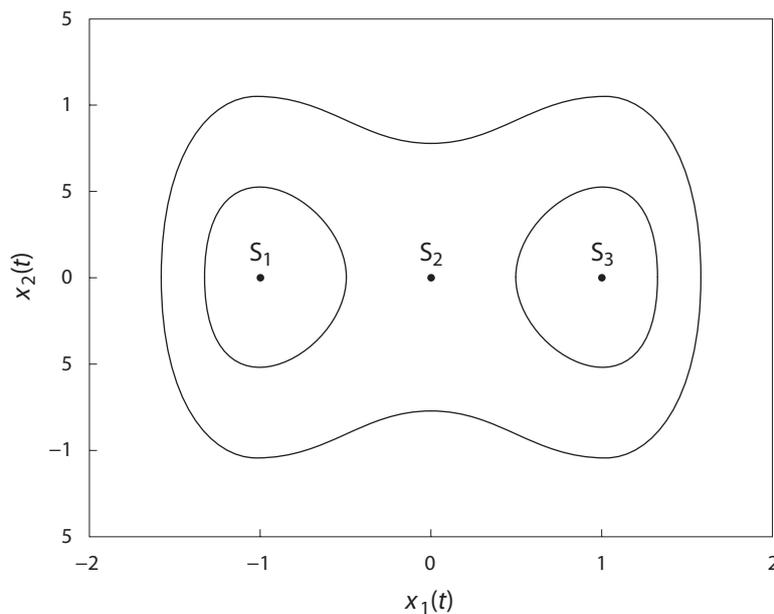


Figure B4 - Oscillateur de Duffing non-amorti : système [6]

Nous renvoyons aux références citées pour un panorama plus complet de ce comportement, y compris l'existence d'oscillations chaotiques.

B.2.2. Système amorti : $k_1 > 0$

Par exemple :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_1 - x_1^3 - x_2 \end{aligned} \quad [7]$$

Les points fixes, de même valeur que précédemment, sont de nature différente, S_1 et S_3 étant des foyers stables vers lesquels se dirigent les trajectoires selon les conditions initiales (fig. B5). Nous avons ici des oscillations amorties.

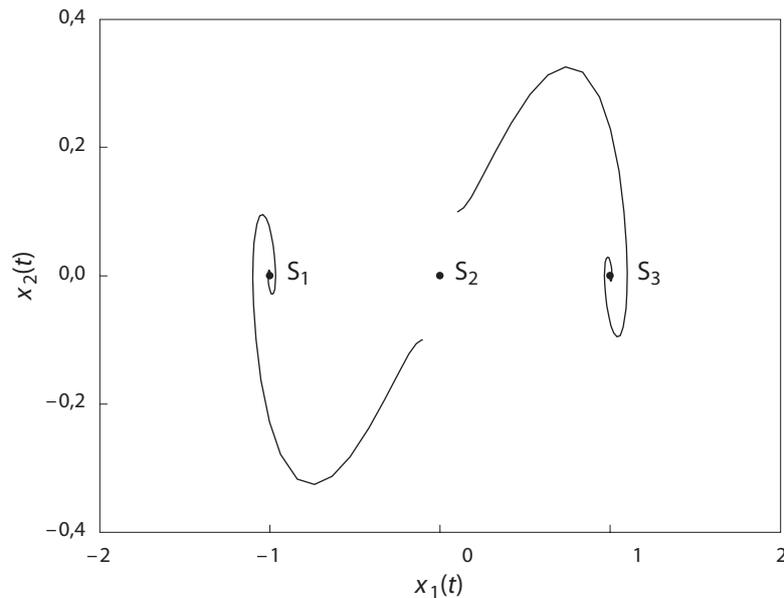


Figure B5 - Oscillateur de Duffing amorti : système [7]
Conditions initiales : $(0,1 ; 0,1)$; $(-0,1 ; -0,1)$

B.3. Contrôle des oscillations

Quittons le cadre des équations de Duffing et considérons plus généralement le principe d'un amortissement d'un régime oscillatoire comme dépendant d'une force extérieure. En reprenant le cas de l'oscillateur harmonique cela revient à introduire dans l'équation [1] une variable u exprimant cette action de freinage de la force de rappel de notre ressort. L'équation de base devient :

$$F = m \frac{d^2x}{dt^2} = -kx + u; \quad m, k, u > 0 \quad [8]$$

L'équation différentielle de 2^e ordre correspondante

$$m\ddot{x} + k(x - u) = 0$$

est équivalente au système dynamique :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= v \\ \frac{dv}{dt} &= -\frac{k}{m}(x + u) \end{aligned} \quad [9]$$

Voir l'analyse dans le cadre du contrôle optimal (chap. 22 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis) où l'on se propose de déterminer cette variable u (dite variable de contrôle ou de commande) en fonction de certaines contraintes *a priori*. Par exemple : minimiser le temps de retour à l'équilibre.

B.4. Oscillateur de Liénard-Van der Pol. Systèmes à dynamique lente/rapide

Cet oscillateur se rattache à l'équation différentielle de Liénard de forme générale :

$$\ddot{x} + \dot{x}F'(x) + G'(x) = 0$$

En posant $y = \dot{x} + F(x)$ elle est équivalente au système :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= y - F(x) \\ \frac{dy}{dt} &= -G'(x) \end{aligned}$$

L'oscillateur de Van der Pol, proposé en 1926 pour des oscillations de relaxation électrique, vit ses possibilités d'applications s'étendre analogiquement à la physiologie animale (électrophysiologie), avant d'en envisager l'extension à bien d'autres processus biologiques et biochimiques. Il constitue de fait un exemple pédagogique intéressant dont nous allons considérer la formulation suivante :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x,y) = \frac{1}{\varepsilon} \left(x - \frac{x^3}{3} + y \right) \\ \frac{dy}{dt} &= g(x,y) = -x \end{aligned} \quad [10]$$

faisant intervenir un paramètre ε qui va déterminer le type de dynamique.

Stabilité du point stationnaire $S(0,0)$: à son voisinage la matrice jacobienne du système linéarisé est :

$$\begin{bmatrix} \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{0,0} = \frac{1}{\varepsilon} & \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_{0,0} = \frac{1}{\varepsilon} \\ \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_{0,0} = -\varepsilon & \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_{0,0} = 0 \end{bmatrix}$$

d'où les valeurs propres : $\lambda = (1/2\varepsilon) \pm \sqrt{1 - 4\varepsilon^2}$. La valeur de ε détermine la dynamique locale suivante :

- si $0 < \varepsilon < 1/2$: valeurs propres réelles positives : S est un nœud instable ;
- si $\varepsilon > 1/2$: valeurs propres complexes à partie réelle positive : S est un foyer instable.

Ces résultats nous indiquent seulement quelle est la stabilité au voisinage de S , mais ils ne nous disent rien sur le comportement du système quand t augmente. Dans le cas présent il nous suffira de recourir à l'intégration numérique de [10] pour connaître l'évolution du système. En outre la condition $\varepsilon \rightarrow 0$ avec ε petit ne suffit pas à conclure à l'existence d'un cycle limite stable (c'est le théorème de Poincaré-Bendixon qui en donne la démonstration, voir Françoise, 2005, p. 92).

Deux exemples de cinétique et de trajectoire sont indiqués à la figure B6 montrant un cycle limite dont la forme varie selon la valeur du paramètre ε . **(a)** : une forme plus ou moins quadrangulaire correspond à une propriété de dynamique de type lent/rapide. On dit qu'un tel système est caractérisé par deux échelles de temps et des oscillations de relaxation. **(b)** : avec un cycle limite de forme ovoïde nous avons au contraire des oscillations régulières pouvant être proches de variations sinusoïdales.

Complétons avec le tracé des *lignes isoclines* définies par l'annulation des dérivées de chacune des variables (fig. B7) :

- isocline $\frac{dx}{dt} = 0$: $y = \frac{x^3}{3} - x$
- isocline $\frac{dy}{dt} = 0$: $x = 0$

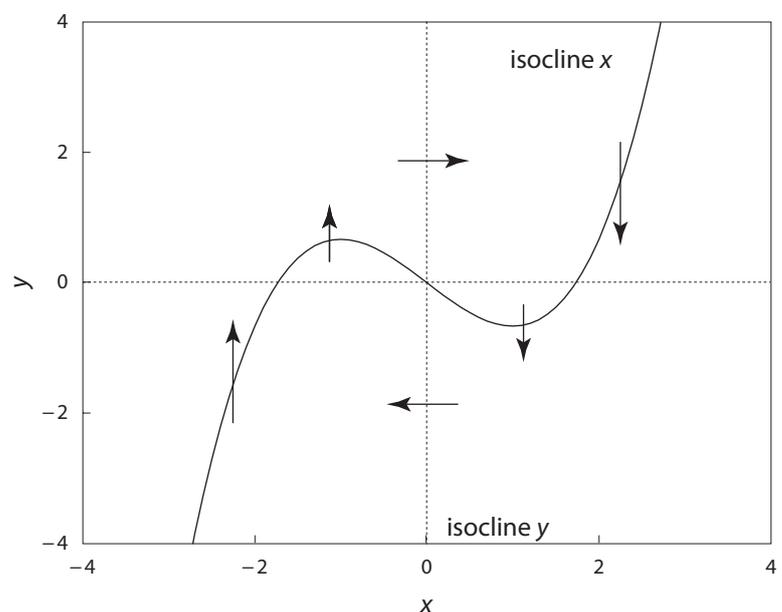


Figure B7
Oscillateur de Van der Pol
Isocline x cubique ; isocline y confondue
avec l'axe des ordonnées. Les flèches
schématisent le sens de variation de part
et d'autre des isoclines.

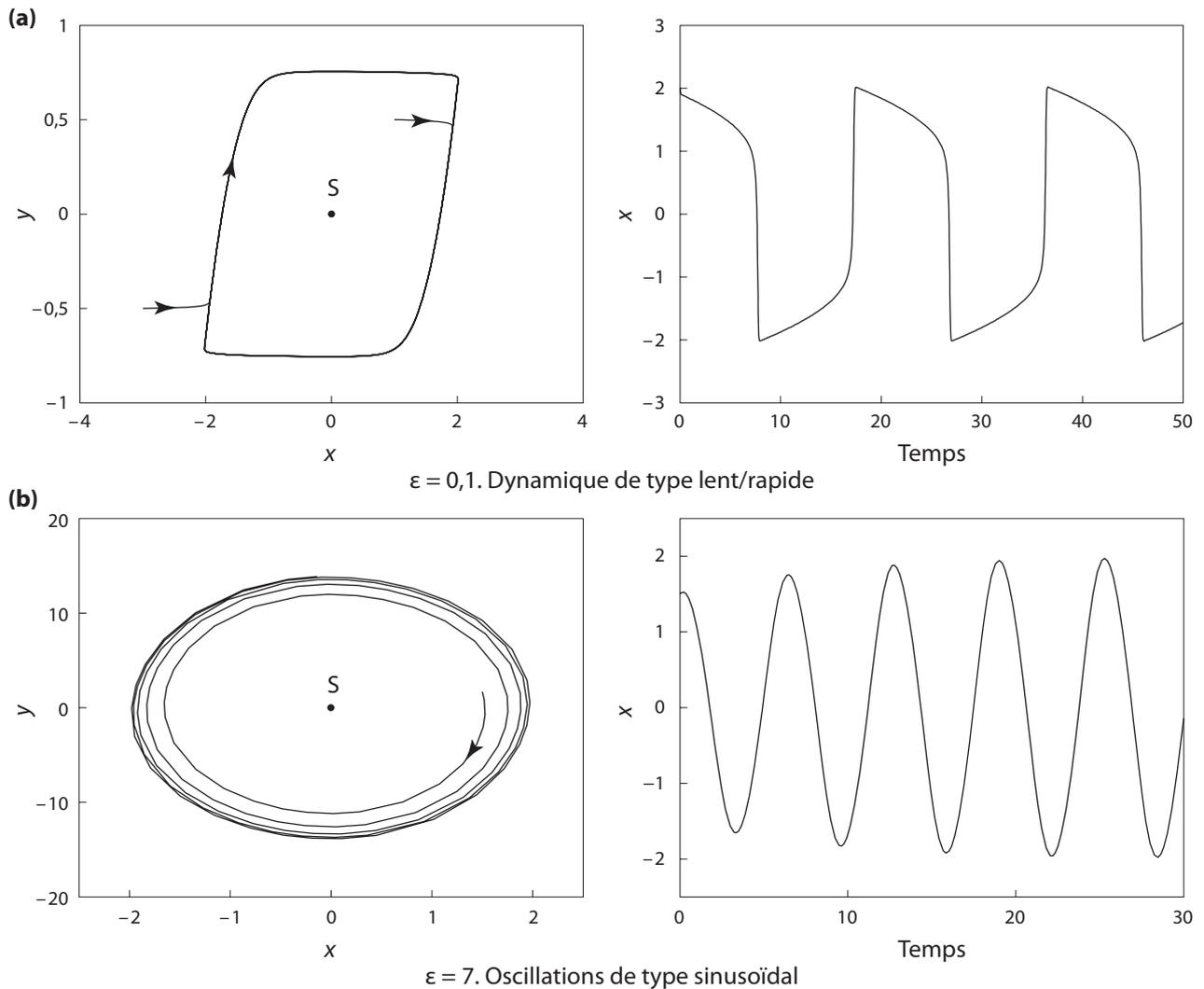


Figure B6 - Oscillateur de Van der Pol

La cinétique de la figure B6a montre une suite alternée de variations brusques (chaque saut quasiment en escalier) et de variations lentes. L'oscillateur de Van der Pol est un exemple classique de *système à dynamique lente / rapide*. On sait que cette phénoménologie s'observe dans divers phénomènes naturels caractérisés par l'existence de plusieurs échelles temporelles. D'une part il peut y avoir couplage de deux milieux physiques de nature différente, tel air/liquide (atmosphère à dynamique rapide / océan à dynamique lente). D'autre part il peut s'agir de l'association de deux ou plusieurs processus de cinétique différente, illustrée notamment par la physiologie des battements cardiaques avec la succession d'ondes auriculaires lentes (P), ventriculaires rapides (QRS), ventriculaires lentes (T). Autre exemple en électrophysiologie, la propagation de l'influx nerveux (potentiel d'action) ressort d'une modélisation inspirée de l'oscillateur de Van der Pol (système de Fitzhugh-Nagumo, simplifiant le modèle pionnier de Hodgkin-Huxley, voir Françoise 2005). Soulignons qu'en matière de croissance nous avons au niveau cellulaire une association de *variables rapides* (variables métaboliques) et de *variables lentes* (variables génétiques dans les processus de transcription et de traduction).

Le comportement périodique de nombreux systèmes biologiques est ainsi caractérisé par des *oscillations complexes*, pouvant être marquées dans certains cas bien nets par l'existence de véritables *salves (bursting)* à intervalles réguliers d'une variable d'état. Citons les exemples bien documentés des cellules nerveuses (étudiées notamment chez le Mollusque gastéropode *Aplysia*) et en chimie avec la réaction de Belousov-Zhabotinsky (générant une structuration spatiale du milieu).

B.5. Systèmes dynamiques à cycle limite

On appelle cycle limite une *trajectoire fermée isolée* au sens qu'il n'existe à son voisinage aucune autre trajectoire fermée. Cette situation se distingue qualitativement du cas où l'on a une famille d'orbites fermées concentriques gravitant autour d'un centre et où chacune est définie par les conditions initiales.

- *Cycle limite stable* : son existence est précisée par le *théorème de Poincaré-Bendixon* dont voici un énoncé sommaire. Soit un *domaine attractant* D , défini comme une région bornée telle que tout état situé sur son bord évolue selon une trajectoire entrant dans D . Alors toute trajectoire de ce domaine admet comme limite soit un point stationnaire, soit une orbite fermée, soit un ensemble des deux.
- *Cycle limite instable* : toute perturbation hors d'un tel cycle génère une trajectoire qui ne peut y revenir et s'en éloigne.
- *Cycle limite semi-stable* : cycle limite à «double stabilité», par exemple stable à son intérieur et instable à son extérieur.

On trouvera des exemples simples de ces situations, entre autres références, dans Auger *et al.*, 2010.

L'oscillateur de Van der Pol est un cas remarquable de système à un cycle limite stable unique. Ce type de dynamique s'observe en biologie chez divers phénomènes, notamment la propagation de l'influx nerveux (potentiel d'action) ou encore certaines oscillations biochimiques (glycolyse). Donnons ci-après deux exemples ayant trait à des processus de croissance.

B.5.1. Cycle limite en biologie cellulaire : modèles d'oscillateur mitotique

L'existence d'un cycle limite stable est un mode de représentation intéressant pour rendre compte du déclenchement de mitose dans les conditions expérimentales où la prolifération cellulaire se déroule selon un temps de génération constant. Sans en discuter ici les aspects physiologiques, résumons les hypothèses de Kauffman à la base de son modèle dit d'oscillateur ou horloge mitotique. Ce modèle s'appuie expérimentalement sur la multiplication nucléaire chez un organisme syncytial, le Myxomycète *Physarum polycephalum* :

- synthèse d'un précurseur X d'une «protéine mitogène» à vitesse constante a ,
- activation de X selon une cinétique de 1er ordre : $X \xrightarrow{b} Y$,
- autocatalyse de Y selon une cinétique de 2^e ordre : $X + 2Y \rightarrow 3Y$,
- dégradation de Y ,
- existence d'une concentration seuil Y_c conditionnant le déclenchement d'une mitose.

D'où la formulation :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a - bx - xy^2 \\ \frac{dy}{dt} &= bx + xy^2 - y \end{aligned} \quad [11]$$

Ce système présente un état stationnaire ponctuel : $x^* = a/(a^2 + b)$; $y^* = a$. Une analyse de stabilité par linéarisation de [11] précise l'ordre de grandeur des paramètres conditionnant l'existence d'un foyer instable à l'intérieur d'un cycle limite stable (fig. B8).

Au-delà de ces premières recherches d'un système dynamique pouvant simuler une horloge mitotique, l'utilisation de ce formalisme fut reprise plus en détail sur la base expérimentale du rôle des cyclines dans le contrôle du *cycle cellulaire* (données sur les oscillations d'une cycline, de la kinase cycline-dépendante cdc2 et d'une protéase). Un système à cycle limite rend compte de ces variations. Citons encore le cas remarquable des variations de l'AMP cyclique chez l'amibe *Dictyostelium discoideum* en relation avec les phases de développement au cours du passage entre la forme multicellulaire ou agrégée et la forme libre de ce protozoaire. Cette ontogenèse est ainsi caractérisée

spatio-temporellement par des ondes d'agrégation (déplacement d'amibes) et d'AMP cyclique. Pour ces deux exemples classiques on peut consulter entre autres Goldbeter (1990, 2010).

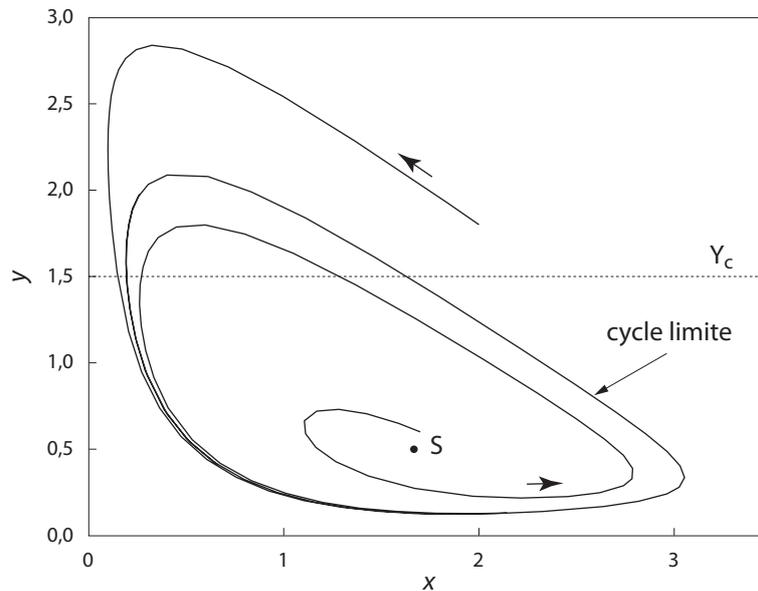


Figure B8 - Oscillateur mitotique de Kauffman [11]
 $a = 0,5 ; b = 0,05$

B.5.2. Cycle limite en dynamique des populations

Les premiers modèles mathématiques de dynamique des populations, dans les années 1920-30, ne pouvaient rendre compte de l'existence d'un comportement oscillatoire autonome, *i.e.* qui soit, pour un milieu donné, caractéristique des espèces en association. Dans les cas de compétition il s'agissait alors de préciser les bases mathématiques pouvant exprimer soit le principe d'exclusion compétitive (disparition d'une espèce), soit la possibilité de coexistence. Quant aux associations proie-prédateur ou hôte-parasite, si le modèle classique de Lotka-Volterra prévoyait bien l'existence d'oscillations des effectifs, les modalités de périodicité restaient strictement déterminées par les conditions initiales (voir par exemple les ouvrages classiques de Piélou ou de May). Ce fut la notion de cycle limite qui permit de pallier à cette difficulté.

Présentons succinctement, à titre d'exemple, le *modèle de Tanner* (appelé parfois à tort modèle de Holling-Tanner) qui fut l'un des premiers systèmes de prédation dont la dynamique comportait un cycle limite stable, expression d'oscillations endogènes autonomes. Ses hypothèses pour une association 1 prédateur et 1 proie se basent sur la vitesse spécifique de croissance de chaque espèce :

- la croissance de l'espèce-proie x_1 (en absence de prédateur) suit la loi logistique de Verhulst ;
- la croissance de l'espèce-prédateur x_2 dépend strictement de la quantité relative de proie x_1 à sa disposition, *i.e.* selon le rapport x_2/x_1 ;
- la consommation de proie par unité de prédateur présente une limite de type hyperbolique.

Ces deux dernières hypothèses correspondent, respectivement, aux notions dites de réponse numérique et fonctionnelle dans cette association d'espèces (voir les ouvrages d'écologie ou de dynamique de populations).

D'où le système dynamique :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{a_2}\right) - \frac{a_3 x_1 x_2}{a_4 + x_1} \\ \frac{dx_2}{dt} &= b_1 x_2 \left(1 - \frac{b_2 x_2}{x_1}\right) \end{aligned} \quad [12]$$

Les *isoclines* $\dot{x}_i = 0$ sont :

- proie : $x_2 = \frac{a_1}{a_2 a_3} x_1^2 + \frac{a_1(a_2 - a_4)}{a_2 a_3} x_1 + \frac{a_1 a_4}{a_3}$
- prédateur : $x_2 = \frac{1}{b_2} x_1$

Les propriétés de ce modèle dépendent de la position respective de l'intersection des deux isoclines et de l'extremum de l'isocline parabolique de x_1 en rapport avec l'analyse de stabilité du système linéarisé (pour les détails voir Tanner, 1975, ou May, 1981). Notons simplement que ce système est doté d'une grande diversité de comportement dynamique, allant de la stabilité ponctuelle *via* des oscillations amorties (foyer stable) à une « explosion » (foyer instable) en passant par l'existence d'un cycle limite stable. La figure B9 donne un exemple d'oscillations régulières des effectifs de ces deux espèces.

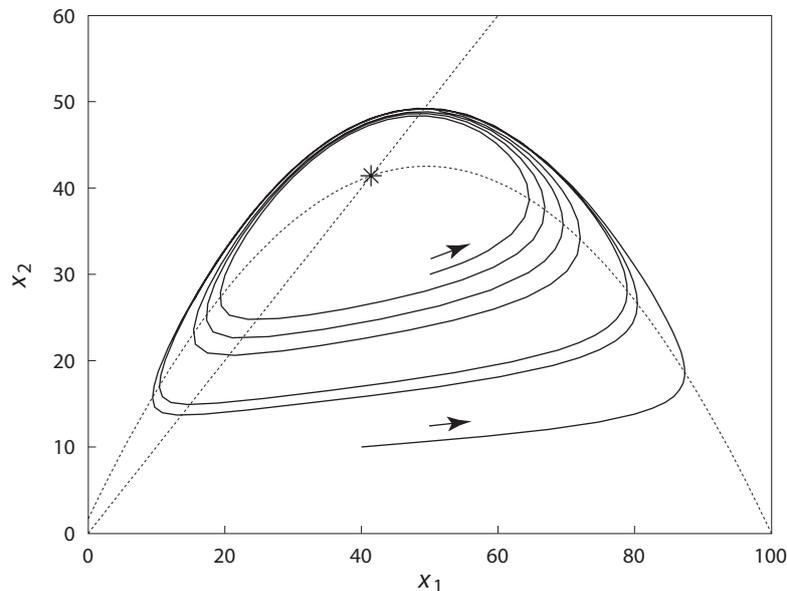


Figure B9 - Système proie-prédateur de Tanner [12]
* : point stationnaire à l'intersection des deux isoclines

Ce genre de modèles est bien développé en écologie animale qui offre des cas variés et nombreux d'oscillations endogènes maintenues expérimentalement sur une longue durée (grand nombre de générations) illustrant la notion de cycle limite stable. Bien connu pour les relations de prédation telles que présentées ci-dessus, il a sa place également pour les associations d'espèces en compétition (Gilpin, 1975).

B.6. Dynamique chaotique

Nous ne pouvons qu'évoquer l'extension de ces études dans le cadre de systèmes multidimensionnels. Une illustration bien connue est fournie par le modèle de Lorenz en météorologie. Bien que relativement simple (seulement 3 variables d'état) et de nature déterministe (pas de terme stochastique) ce système exhibe une *dynamique chaotique*. Non prédictible son comportement dépend fortement des conditions initiales. Les oscillations résultent en effet de l'existence, non d'un cycle limite stable, mais d'un attracteur variable (*attracteur étrange*, voir Guckenheimer et Holmes, 1986 ; Ruelle, 1991). Un formalisme analogue se retrouve en cinétique chimique. Pour une présentation simple de ce genre de cas voir par exemple Kaplan et Glass (1995, p. 248-253). D'un point de vue plus général un exposé très clair est donné par Bergé *et al.* (1988).

Cette propriété de *chaos déterministe* peut s'observer dans des systèmes dynamiques non linéaires d'une très grande simplicité. L'exemple type est celui de la *logistique discrète*. Sous ce terme on

entend un modèle théorique discret à 1 dimension inspiré de la loi logistique continue de Verhulst (chap. 5 du livre *Biomathématiques de la croissance* de R. Buis). Celle-ci, dont nous avons vu maints exemples pour la croissance de diverses espèces végétales, est réécrite sous la forme de l'équation de récurrence suivante en posant comme limite $K = \lim_{t \rightarrow \infty} y_t = 1$:

$$y_{t+1} = y_t + \Delta y_t = y_t + a y_t (1 - y_t) = y_t (1 + a - a y_t)$$

habituellement simplifiée par : $y_{t+1} = a y_t (1 - y_t)$ [13]

dont le comportement dynamique lui est similaire.

On trouvera l'étude de la dynamique de [13] dans divers ouvrages de biologie mathématique (May ou Murray par exemple). Citons plus particulièrement Kaplan et Glass (1995) qui en donnent une présentation claire et détaillée avec figures pour différents cas. Résumons simplement les principales conclusions.

$0 < a < 3,0$	1 point d'équilibre stable $y^* = 1$ (sigmoïde)
$3 < a < 3,4495$	oscillations à 2 points
$3,4495 < a < 3,5441$	oscillations à 4 points
$3,5441 < a < 3,5644$	oscillations à 8 points
$3,5644 < a < 3,5688$	oscillations à 16 points
.....	oscillations à 32, 64... points
$a > 3,570$	chaos : cycles dits apériodiques

La figure B10 en donne un aperçu pour les cas suivants. **(a)** : oscillations amorties vers un point fixe stable (intersection entre la bissectrice et la courbe [13]), **(b)** : oscillations entretenues à 4 points (4 extremums), **(c)** : oscillations chaotiques.

La dynamique de cette logistique discrète est caractérisée par une *séquence de bifurcations* (changements qualitatifs de comportement) avec «doublement de période» pour $a = 3 ; 3,4495 ; 3,5441 ; 3,5644 ; \dots$, le nombre de périodes à la $n^{\text{ième}}$ itération étant 2^n . La transition entre un comportement périodique stable et l'instauration d'un chaos (comportement dit apériodique) a lieu pour $a = 3,2570$.

Si l'on désigne par Δ_n l'intervalle de a pour lequel il y a maintien du nombre n de périodes, on a la propriété suivante :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\Delta_n}{\Delta_{2n}} = 4,6692$$

Il est remarquable que cette valeur, dite *nombre de Feigenbaum*, se retrouve dans d'autres modèles théoriques et s'observe également sur des systèmes expérimentaux où il y a «route vers le chaos».

B.7. Oscillateur biochimique de Goodwin

En complément des systèmes dynamiques précédents citons le modèle de Goodwin (1965) qui décrit une séquence de n réactions biochimiques où le produit final (synthèse d'une protéine) inhibe la première réaction selon une boucle de *feed-back*. Son formalisme est simple : cinétiques linéaires sauf pour le processus d'inhibition $x_n \rightarrow x_1$ qui fait appel à une fonction de Hill (paramètre ρ entier). Soit le système :

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{k_1}{1 + x_n^\rho} - b_1 x_1 \\ &\dots \\ \frac{dx_i}{dt} &= k_i x_{i-1} - b_i x_i \quad i = 2, \dots, n \end{aligned} \quad [14]$$

Une distinction qualitative est à faire entre $\rho = 1$ et $\rho \geq 2$ qui entraîne une inhibition coopérative.

- Pour $\rho = 1$: le point d'équilibre localement stable est un attracteur global ; il n'y a pas de solution périodique.
- Pour $\rho \geq 2$ assez grand : il est toujours possible d'avoir un équilibre instable avec au moins une solution périodique.

Pour une étude de stabilité en dimension 3 avec divers exemples voir Segel (1980).

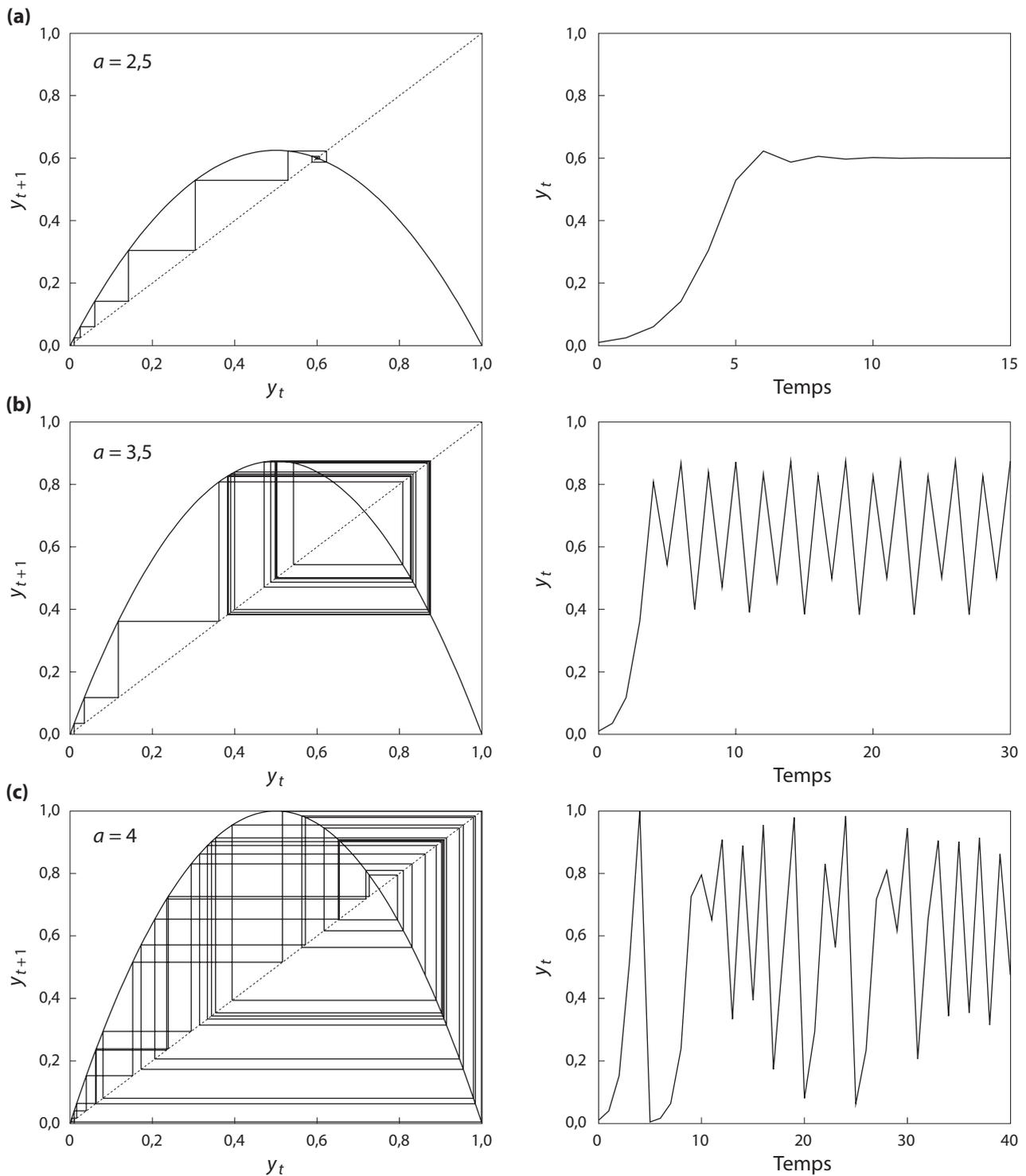


Figure B10 - Logistique discrète pour différentes valeurs du paramètre a
 Les graphiques de gauche sont les diagrammes de récurrence en escalier (*cobweb*) montrant, via la bissectrice et la parabole de [13], le passage entre valeurs successives.

Références

- Bergé P., Pommeau Y., Vidal C., 1988, *L'ordre dans le chaos*, XVI+353 p., Hermann
- 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
- Gilpin M.E., 1975, *Amer. Nat.*, **109**:51-60
- Goldbeter A., 1990, *Rythmes et chaos dans les systèmes biochimiques et cellulaires*, 304 p., Coll. Biologie théorique, Masson
- Kauffman S. & Wille J.J., 1975, *J. theor. Biol.*, **55**:47-93
- Kaplan D., Glass L., 1995, *Understanding nonlinear dynamics*, 420 p., Springer
- Pielou E.C., 1969, *An Introduction to Mathematical Ecology*, Wiley
- May R.M., *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd ed., Blackwell Sci. Public.
- Tanner J.T., 1975, *Ecology*, **56**:855-867
- Segel L.A., 1980, *Mathematical models in molecular and cellular Biology*, 757 p., Cambridge Univ. Press
- *Pour aller plus loin*
- Goldbeter A., 1996, *Biochemical oscillations and cellular rhythms*, 605 p., Cambridge Univ. Press
- Goldbeter A., 2010, *La vie oscillatoire : au cœur des rythmes du vivant*, 367 p., Editions Odile Jacob
- Guckenheimer J., Holmes P., 1986, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, 2nd ed., 459 p., Coll. Applied Mathematical Sciences 42, Springer
- Hayashi C., 1964, *Nonlinear oscillations in physical systems*, McGrawHill
- Ruelle D., 1991, *Hasard et chaos*, 248 p., Editions Odile Jacob
- Winfrey A.T., 2001, *The geometry of biological time*, 2nd ed., Springer
- *Pour les séries temporelles*
- Box G., Jenkins G., 1976, *Time series analysis : forecasting and control*, Holden-Day
- Brockwell P.J., Davis R.A., 2002, *Introduction to time series and forecasting*, 2nd ed., Springer