

---

# Systemes dynamiques en biologie

---

Poly de cours - M1 IM - parcours modélisation pour les sciences du vivant - Univ.  
Côte-d'Azur

Simon Girel

[simon.girel@univ-cotedazur.fr](mailto:simon.girel@univ-cotedazur.fr)

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Problème de Cauchy, portrait de phase, analyse de l'espace des phases</b>	<b>3</b>
1.1	Rappels généraux : problème de Cauchy - système autonome linéaire et non linéaire . . . . .	3
1.1.1	Théorème de Cauchy-Lipschitz . . . . .	3
1.1.2	Équations autonomes - définitions de base . . . . .	5
1.1.3	Équilibres d'un système différentiel linéaire . . . . .	7
1.2	Étude qualitative des systèmes autonomes non linéaire - Stabilité des équilibres	8
1.2.1	1) En dimension 1 . . . . .	9
1.2.2	Théorème de Poincaré-Bendixson . . . . .	16
1.2.3	2) Stabilité locale par linéarisation . . . . .	19
1.2.4	3) Fonctions de Liapounov . . . . .	30
<b>2</b>	<b>Théorie des bifurcations</b>	<b>40</b>
2.1	En dimension 1 . . . . .	40
2.1.1	Bifurcation Col-Noeud . . . . .	40
2.1.2	Bifurcation fourche . . . . .	41
2.1.3	Bifurcation transcritique . . . . .	43
2.1.4	Bifurcation linéaire (ou verticale) . . . . .	43
2.1.5	Commentaire . . . . .	43
2.1.6	Le phénomène d'hystérèse . . . . .	44
2.2	Bifurcations en dimension $n = 2$ . . . . .	49
2.2.1	Bifurcation d'équilibres . . . . .	49
2.2.2	Bifurcation de Hopf . . . . .	52
<b>3</b>	<b>Perturbations singulières - systèmes lents-rapides</b>	<b>58</b>
3.1	Introduction - Définition . . . . .	58
3.2	Systèmes lents-rapides . . . . .	59
3.2.1	La surface critique . . . . .	61
3.2.2	Problème réduit lent . . . . .	61
3.2.3	Problème réduit rapide . . . . .	62
3.2.4	Hypothèses et résultats . . . . .	62
3.2.5	Solution composite . . . . .	64
<b>4</b>	<b>Quelques modèles classiques en écologie et épidémiologie</b>	<b>76</b>
4.1	Modèles à deux espèces en écologie . . . . .	76
4.1.1	Le modèle de Lotka-Volterra . . . . .	76

4.1.2	Compétition intra-spécifique - exemple de Lotka-Volterra avec croissance logistique pour les proies . . . . .	78
4.1.3	Équations de compétition inter-spécifique de Lotka-Volterra . . . . .	80
4.1.4	Équations de mutualistes de Lotka-Volterra . . . . .	81
4.2	Epidémiologie mathématique - variations autour du modèle SIR . . . . .	83
4.3	Section bonus : qu'appelle-t-on un <i>taux</i> . . . . .	86

# Chapitre 1

## Problème de Cauchy, portrait de phase, analyse de l'espace des phases

### 1.1 Rappels généraux : problème de Cauchy - système autonome linéaire et non linéaire

On rappelle brièvement quelques définitions et résultats fondamentaux, supposés connus.

#### 1.1.1 Théorème de Cauchy-Lipschitz

Soient  $n \in \mathbb{N}^*$ ,  $U \subset \mathbb{R}^n$  un ouvert connexe non vide,  $I \subset \mathbb{R}$  un intervalle ouvert non vide. Soit  $f : I \times U \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction continue (par rapport à ses deux variables). Soit  $(t_0, u_0) \in I \times U$ . Pour simplifier les notations, sans perte de généralité, disons  $t_0 = 0$ . On appelle *problème de Cauchy* le système

$$\begin{cases} u'(t) = f(t, u(t)), \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (\text{C})$$

**Remarque 1.1.1.** *puisque  $U \in \mathbb{R}^n$ , il s'agit d'un système d'équations, qui peut donc s'écrire*

$$\begin{pmatrix} u'_1(t) \\ u'_2(t) \\ \dots \\ u'_n(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(t, u_1(t), \dots, u_n(t)) \\ f_2(t, u_1(t), \dots, u_n(t)) \\ \dots \\ f_n(t, u_1(t), \dots, u_n(t)) \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} u_1(0) \\ u_2(0) \\ \vdots \\ u_n(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_{0,1} \\ u_{0,2} \\ \vdots \\ u_{0,n} \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^n$$

- La fonction  $f$  est appelée *champ de vecteurs*.
- On appelle *solution* du problème de Cauchy toute fonction de  $\mathcal{C}^1(J; \mathbb{R}^n)$ , où  $J \subset I$  est un intervalle contenant 0, satisfaisant l'équation différentielle de (C) pour tout  $t \in J$  et la condition initiale.
- Même lorsqu'il existe une solution, il est possible que celle-ci ne soit pas définie pour tout  $t \in I$  (un exemple classique est  $x' = x^2$ , donc la solution est  $u_0/(1 - u_0 t)$ ). On dit que  $u \in \mathcal{C}^1(J; U)$  est une solution *maximale* si elle ne peut pas être prolongée au delà de  $J$ . Dans toute la suite, *solution* signifiera *solution maximale*.

— Si  $J = I$  ( $I = \mathbb{R}$  dans le cas des équations autonomes), on dit que la solution est *globale*.

### Définition 1.1.1: Flot d'une EDO

L'application  $(t, u_0) \mapsto u(t)$ , la solution de (C) de condition initiale  $u_0$ , est appelée *flot* de (C) et on la notera  $\Phi_t(u_0)$ .

### Définition 1.1.2: Ensemble invariant par le flot

Un ensemble  $A \subset U$  est dit positivement (resp. négativement) invariant par le flot si  $\forall a \in A, \phi_t(a) \in A$  pour tout  $t \geq 0$  (resp.  $\leq 0$ ).

Dans ce cours, on travaillera essentiellement en dimension  $\leq 2$  et on ne considérera que des systèmes **autonomes**, i.e. pour lesquels  $f$  ne dépend pas de  $t$ . On énonce tout même le théorème dans le cas général.

### Théorème 1.1.1: Cauchy-Lipschitz

Soit  $u_0 \in U$  quelconque. On suppose que  $f$  est localement lipschitzienne par rapport à sa seconde variable alors

**Existence et unicité :** Il existe une unique solution maximale  $u$  de (C). Si  $f$  est lipschitzienne sur  $V \subset U$  et  $V$  est positivement invariant, alors toute solution maximale ayant sa condition initiale dans  $V$  est globale (pour les  $t$  positifs). En particulier, si  $U = \mathbb{R}^n$  et  $f$  est lipschitzienne par rapport à sa seconde variable, alors  $u$  est solution globale.

**Régularité :** Si de plus  $f$  est de classe  $\mathcal{C}^r$  ( $d \geq 1$ ), alors  $u$  est de classe  $\mathcal{C}^{r+1}$

**Exemple 1.1.2.** Le flot associé à l'équation  $u' = -u$  est  $\Phi_t(u_0) = u_0 e^{-t}$ . Les ensembles positivement invariants sont exactement  $\{0\}$ , les intervalles de  $\mathbb{R}$  ouverts en 0 et toute union de ces ensembles. Les ensembles négativement invariants sont exactement  $\{0\}$ , les intervalles de  $\mathbb{R}_+^*$  de la forme  $[a, +\infty[$ , les intervalles de  $\mathbb{R}_-^*$  de la forme  $] -\infty, a]$  et toute union de ces ensembles.

On sera amené plus tard à considérer des variations locales de la condition initiale  $u_0$  ou d'un paramètre  $\lambda$  intervenant dans la fonction  $f$  (par exemple  $x'(t) = f(t, u(t), \lambda) = x(t)^2 - \lambda$ ). Le *Théorème du flot* assure que si  $f$  est régulière, alors la solution de (C) est régulière par rapport à  $u_0$  et à  $\lambda$ . Plus précisément

### Théorème 1.1.2: Théorème du flot

**Régularité par rapport à  $u_0$  :** si  $f$  est de classe  $\mathcal{C}^1$ , alors le flot  $\Phi_t : u_0 \mapsto u(t)$  est de classe  $\mathcal{C}^1$ .

**Régularité par rapport à un paramètre (corollaire) :** si dans (C)  $f$  dépend en plus d'un paramètre  $\lambda \in \Lambda$ , où  $\Lambda$  est un ouvert d'un espace de Banach, et si  $f \in \mathcal{C}^1(I \times U \times \Lambda)$ , alors le flot  $\Phi_t : (u_0, \lambda) \mapsto u(t)$  est de classe  $\mathcal{C}^1$

### 1.1.2 Équations autonomes - définitions de base

On considère désormais le problème de Cauchy autonome.

$$\begin{cases} u'(t) = f(u(t)), \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (\text{CA})$$

où  $f : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  est supposée satisfaire les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz).

Évidemment tous les théorèmes énoncés plus haut sont encore valables dans ce cas particulier.

#### Définition 1.1.3: Orbite

Soit  $u$  une solution de  $u'(t) = f(u(t))$  sur un intervalle  $J$ . On appelle *orbite* de  $u$  l'ensemble

$$\{u(t), t \in J\} \subset \mathbb{R}^n.$$

**Remarque 1.1.3.** Dans le cas des équations autonomes, sous les hypothèses du théorème de C-L,  $\forall z \in U$ , il existe exactement une orbite passant par  $z$ . Autrement dit les orbites forment une partition de  $U$ .

Pour les équations non autonomes, deux solutions de  $u' = f(t, u)$  peuvent passer par un même point (à des instants différents).

#### Définition 1.1.4: Equilibre

Si  $u^* \in U$  satisfait l'équation  $f(u^*) = 0$ , on dit que c'est un *équilibre* de l'équation  $u' = f(u)$  (on dit aussi *point fixe*, ou *singulier*, ou *stationnaire* ou *critique*).

Par conséquent, la solution de condition initiale  $u^*$  est constante (i.e.  $\Phi_t(u_0)$  est constante vis à vis de  $t$ ).

#### Définition 1.1.5: Isoclines

Pour tout  $1 \leq i \leq n$ , on appelle  $i$ ème isocline, ou isocline pour la variable  $i$ , de l'équation  $u'(t) = f(u(t))$  l'ensemble des points pour lesquels la vitesse de  $u(t)$  dans la direction  $i$  est nulle, i.e.  $\{u \in U, f_i(u) = 0\}$

**Remarque 1.1.4.** Les équilibres de  $u' = f(u)$  sont par définition les points d'intersection des  $n$  isoclines.

Puisque  $f_i$  est continue, la  $i$ ème isocline sépare l'espace  $U$  en régions dans lesquelles la monotonie des  $x_i$  ne varie pas.

#### Définition 1.1.6: Portrait de phase

Le portrait de phase de l'équation  $u'(t) = f(u(t))$  est la représentation géométrique de suffisamment d'orbites (orientée) pour décrire qualitativement toutes les trajectoires possibles. On y reporte généralement les isoclines et les équilibres, en indiquant le sens de variation des  $u_i$  dans les régions définies par les isoclines et la stabilité des équilibres.

**Exemple 1.1.5.** Considérons le système  $x' = f(x, y) = x^2 - y, y' = g(x, y) = y - 2$ .

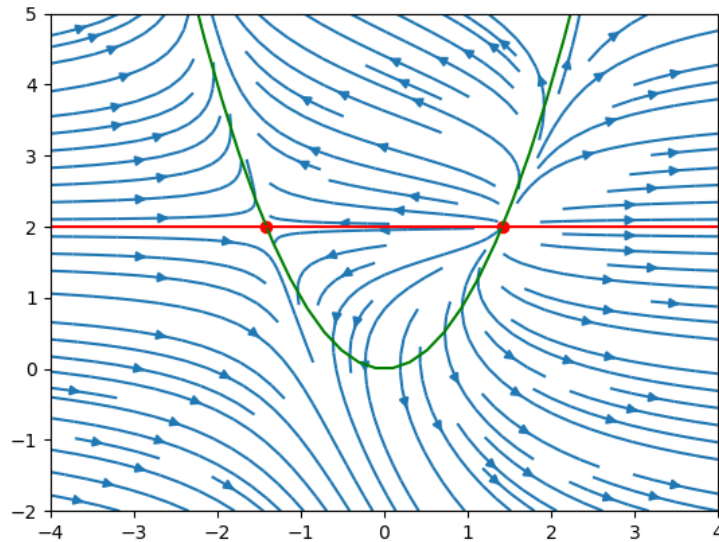


FIGURE 1.1 – En vert et rouge, les isoclines pour  $f$  et  $g$  respectivement. Les isoclines définissent deux équilibres et délimitent 5 régions de l'espace, dans lesquels le sens de variation ne change pas.

L'isocline pour la variable  $y$  est donnée par  $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2, g(x, y) = 0\}$ , c'est à dire  $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2, y = 2\}$ .

L'isocline pour la variable  $x$  est donnée par  $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2, f(x, y) = 0\}$ , c'est à dire  $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2, y = x^2\}$ .

Pour déterminer le sens de variation, on regarde le signe de  $f$  et de  $g$  dans les régions délimitées par les isoclines. On obtiens le portrait de phase présenté sur la figure 1.1.

### Fin cours 1

**Lemme 1.1.6.** *Lemme des bouts* Soit  $f : I \times U \rightarrow \mathbb{R}^n$  satisfaisant les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz et  $u : J = ]t^-, t^-[ \subset I \rightarrow U$  une solution maximale de  $u'(t) = f(t, u(t))$  alors

- soit  $t^+ = \sup(I)$
- soit  $t^+ < \sup(I)$  et  $u(t)$  sort définitivement de tout compact de  $U$  lorsque  $t \rightarrow t^+$

En particulier, dans le cas  $U = \mathbb{R}^n$ , toute solution maximale mais non globale tend vers  $+\infty$  (en norme) en temps fini.

### Définition 1.1.7: Stabilité

Soit  $u^*$  un équilibre de (CA).

— On dit qu'il est stable (au sens de Lyapunov) si

$$\forall \epsilon > 0, \exists \delta_\epsilon > 0, \text{ tel que } \forall t \geq 0, \|u_0 - u^*\| < \delta_\epsilon \Rightarrow \|\Phi_t(u_0) - u^*\| < \epsilon.$$

— Si de plus il existe  $\delta > 0$  tel que  $\|u_0 - u^*\| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} \|\Phi_t(u_0) - u^*\| = 0$  on dit que  $u^*$  est (localement) asymptotiquement stable. Si cette convergence est vraie pour tout  $u_0 \in U$  on dit que  $u^*$  est globalement asymptotiquement stable.

—  $u^*$  est instable si il n'est pas stable

—  $u^*$  est répulsif si il existe  $\delta > 0$  tel que  $\|u_0 - u^*\| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow -\infty} \|\Phi_t(u_0) - u^*\| = 0$

— L'ensemble des  $u_0 \in U$  pour lesquels  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\Phi_t(u_0) - u^*\| = 0$  s'appelle *bassin d'attraction de  $u^*$*

### Définition 1.1.8: Solution périodique - cycle limite

Une solution  $u$  est dite périodique si c'est une fonction périodique et si son orbite n'est pas réduite à un singleton (équilibre).

Une solution périodique  $u$  est appelée cycle limite si son orbite  $\mathcal{O}$  admet un voisinage dans lequel toute solution converge vers  $\mathcal{O}$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$  (attractif) ou  $-\infty$  (un cycle peut aussi être attractif dans une région et répulsif dans une autre).

### 1.1.3 Équilibres d'un système différentiel linéaire

Soient  $n \in \mathbb{N}^*$  et  $A \in M_n(\mathbb{R})$ . On considère l'équation différentielle linéaire

$$X'(t) = AX(t), t \in \mathbb{R} \tag{1.1}$$

C'est un cas particulier de (CA) où  $f(X) = AX$ .

### Résultats fondamentaux

#### Proposition 1.1.3: solution

Pour toute condition initiale  $X(0) = X_0 \in \mathbb{R}^n$  donnée, ce problème admet l'unique solution  $X(t) = e^{tA}X_0$ .

En particulier, lorsque  $A$  est diagonalisable, dans la base de vecteurs propres  $v_1, \dots, v_n$ , on a  $X(t) = \sum_i c_i e^{\lambda_i t} v_i$  où les  $c_i$  sont tels que  $\sum_i c_i v_i = X_0$ .

#### Remarque 1.1.7.

Quelle que soit  $A \in M_n(\mathbb{R})$ ,  $X^* = 0 \in \mathbb{R}^n$  est un équilibre de (1.1), appelé équilibre trivial. De plus si  $0 \notin Sp(A)$ , c'est le seul équilibre (sinon l'espace propre associé à  $\lambda = 0$  forme un continuum d'équilibres).

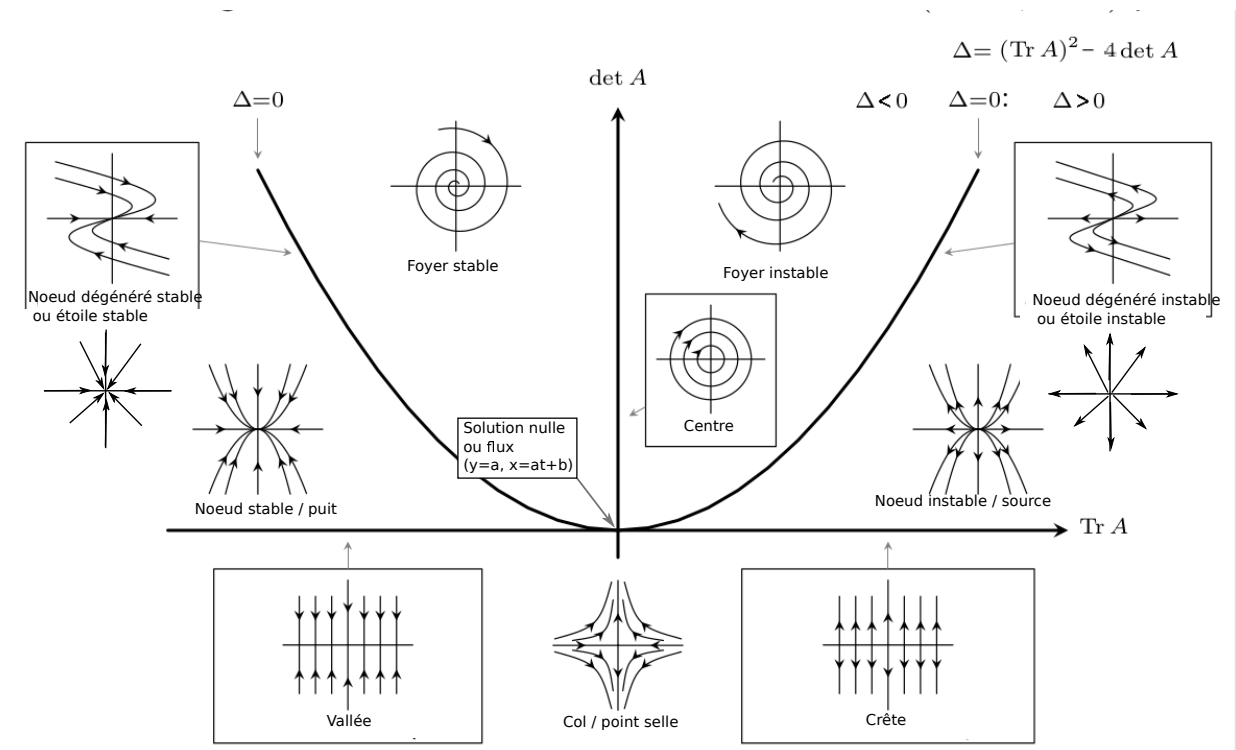


FIGURE 1.2 – Adapté de *wikipedia : Stability theory*.

### Proposition 1.1.4: Équilibre asymptotiquement stable (cas linéaire)

Dans le cas linéaire, il y a équivalence entre stabilité asymptotiquement locale et globale (sur  $\mathbb{R}^n$ ). De plus,  $X^* = 0$  est asymptotique stable ssi toutes les valeurs propres de  $A$  ont leur partie réelle strictement négative.

### Classification des équilibres en 2D (cas linéaire)

La nature de l'équilibre d'un système linéaire est donnée par son spectre. Tous les prototypes d'équilibres peuvent être observés dans  $\mathbb{R}^2$  (en dimension supérieure, on ne fait que combiner différentes propriétés déjà observables dans  $\mathbb{R}^2$ ).

Soit  $A \in M_2(\mathbb{R})$  avec  $Sp(A) = \{\lambda_1, \lambda_2\}$ . En utilisant les relations  $\chi_A(\lambda) = \lambda^2 - Tr(A)\lambda + \det(A)$ ,  $Tr(A) = \lambda_1 + \lambda_2$  et  $\det(A) = \lambda_1\lambda_2$ , on établit la classification suivante (supposée connue)<sup>1</sup> Tout équilibre d'un système linéaire de dimension 2 correspond, à un changement de base près, à l'une des formes citées sur la figure 1.2.

## 1.2 Étude qualitative des systèmes autonomes non linéaire - Stabilité des équilibres

Dans toute cette section on considère le problème de Cauchy autonome dans  $\mathbb{R}^n$  (CA).

1. Si besoin, on trouvera tout le nécessaire, par exemple, ici [http://bmm.univ-lyon1.fr/bmm/data/cours/BMM1\\_Cours2.pdf](http://bmm.univ-lyon1.fr/bmm/data/cours/BMM1_Cours2.pdf)

Pour comprendre le comportement qualitatif de ses solutions, la première étape est généralement d'étudier ses équilibres et leur stabilité.

Admettons qu'il existe un équilibre  $u^* \in U$ , c'est à dire  $f(u^*) = 0$ . Que peut-on dire de sa stabilité? Nous allons donner trois méthodes.

### 1.2.1 1) En dimension 1

Lorsque  $U \subset \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  il est relativement facile de déterminer la stabilité des équilibres et leur bassin d'attraction.

Les équilibres de  $u'(t) = f(u(t))$  sont exactement les intersections du graphe de  $f$  avec l'axe des abscisses. Pour étudier leur stabilité il suffit d'étudier le signe de  $f(u)$  (= le signe de  $u'$ ) de part et d'autre de l'équilibre. Les bassin d'attractions se déduisent immédiatement des intervalles sur lesquels  $f(u) < 0$  ou  $f(u) > 0$ .

On peut résumer ce raisonnement avec le théorème suivant

#### Théorème 1.2.1: Stabilité des équilibres scalaires

Soit  $u^* \in \mathbb{R}$  un équilibre isolé de  $u'(t) = f(u(t))$ .

- Si  $\exists \epsilon > 0$  tel que  $f > 0$  sur  $]u^* - \epsilon, u^*[$  alors  $u^*$  est asymptotiquement stable par valeurs inférieures et son bassin d'attraction est le plus grand intervalle  $]a, u^*[ \subset U$  sur lequel  $f > 0$  ( $a$  est le plus grand des équilibres inférieur à  $u^*$ , s'il en existe, et  $\inf(U)$ ) sinon). Sinon il est instable répulsif.
- Si  $\exists \epsilon > 0$  tel que  $f < 0$  sur  $]u^*, u^* + \epsilon[$  alors  $u^*$  est asymptotiquement stable par valeurs supérieures et son bassin d'attraction est le plus grand intervalle  $]u^*, a[ \subset U$  sur lequel  $f < 0$  ( $a$  est le plus petit des équilibres supérieurs à  $u^*$ , s'il en existe, et  $\sup(U)$ ) sinon). Sinon il est instable répulsif.
- En particulier, si  $f$  est dérivable en  $u^*$  alors *i*)  $f'(u^*) > 0 \Rightarrow u^*$  est instable répulsif. *ii*)  $f'(u^*) < 0 \Rightarrow u^*$  est asymptotiquement stable. Les réciproques sont fausses.

La preuve est triviale et laissée en exercice.

#### Fin cours 2

Traditionnellement, lorsque l'on trace le graphe de  $f$  on représente la stabilité des équilibres par des cercles colorés (si stable), blancs (si instable), ou à moitié coloriés si l'équilibre n'est instable que dans une direction : ce type d'équilibre est appelé *shunt* positif (resp. négatif) si la solution est croissante (resp. décroissante) dans son voisinage.

**Remarque 1.2.1.** Soit  $u$  une solution non constante de l'équation autonome  $u' = f(u)$  avec  $f$  satisfaisant les hypothèses de Cauchy-Lipschitz et définie sur un ouvert  $U \subset \mathbb{R}$ . Alors  $u$  est strictement monotone. De plus, soit  $u$  converge vers un équilibre soit  $u$  converge/diverge vers  $\inf(U)$  ou  $\sup(U)$  (finis ou non)<sup>2</sup>. Preuve en exercice.

---

2. Pour tout compact  $K \in U$  contenant  $u_0$ ,  $\exists T > 0$ ,  $t > T \Rightarrow u(t) \notin K$

### Exercice 1: "Contre-exemple" à Cauchy-Lipschitz (unicité)

Soit  $t_0, a \in \mathbb{R}$ . On considère l'équation  $y' = a\sqrt{|y|}$ ,  $t \in \mathbb{R}$ , avec la condition de Cauchy  $y(t_0) = 0$ .

1. Montrer que la fonction constante  $\forall t \geq 0, y_1(t) = 0$  est solution (globale).
2. Montrer que la fonction  $y_2(t) = 0$  si  $t < t_0$  et  $a^2(t - t_0)^2/4$  sinon est solution (globale).
3. Montrer que la fonction  $y_3(t) = -a^2(t - t_0)^2/4$  si  $t < t_0$ ,  $0$  si  $t = t_0$  et  $a^2(t - t_0)^2/2$  sinon est solution (globale).
4. Cela constitue-t-il un contre-exemple au théorème de Cauchy-Lipschitz ?

### Correction

- i) trivial
- ii) la dérivée de  $y$  est  $0$  sur  $] -\infty, 0[$  et  $a^2/2(t - t_0)$  sur  $]t_0, +\infty[$ . Par recollement,  $y$  est bien dérivable en  $0$ . On a bien  $y' = a\sqrt{|y|}$
- iii) idem
- iv) Non, car  $f$  non lipschitzienne en  $0$  donc on n'a pas unicité de la solution (on peut montrer l'existence locale par Cauchy-Peano-Arzelà). Plusieurs solutions peuvent donc se "croiser". En particulier, un équilibre peut être "traversé".

### Exercice 2: Monotonie des solutions

Prouver que sous les hypothèses du théorème de Cauchy Lipschitz, toute solution non constante de  $u' = f(u)$ , où  $f$  est définie sur  $\mathbb{R}$ , est strictement monotone. En déduire qu'elle ne peut que converger vers un équilibre ou diverger vers  $\pm\infty$ .

### Correction

Par l'absurde : pour changer de monotonie une solution non constante devrait passer par une annulation de sa dérivée (Thm des val. intermédiaires), il existerait donc  $t^*, u^* \in \mathbb{R}$  tels que  $u(t^*) = u^*$  et  $f(u^*) = 0$ . Par ailleurs, puisque  $f(u^*) = 0$ , la fonction constante définie sur  $\mathbb{R}$  par  $v(t) = u^*$  est également solution du problème de Cauchy  $y' = f(y)$ ,  $y(t^*) = u^*$ . Or cela contredirait l'unicité de la solution maximale (Cauchy-Lipschitz), donc  $u$  est strictement monotone.

Par suite,  $u$  étant strictement monotone et continue : soit elle diverge vers  $\pm\infty$ , soit elle converge (théorème de la limite monotone). Si elle converge c'est nécessairement vers un équilibre, en effet, si  $u$  converge on a  $\lim_{t \rightarrow +\infty} u'(t) = 0$ , i.e.  $\lim_{t \rightarrow +\infty} f(u(t)) = 0$ . Par continuité de  $f$ ,  $\lim_{t \rightarrow +\infty} f(u(t)) = f(\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t)) = 0$ , la limite de  $u$  est donc bien un équilibre. Si  $u$  ne converge pas, elle diverge soit vers  $+\infty$  soit vers  $-\infty$  (par stricte monotonie).

On pourrait montrer que, mais sans l'hypothèse "  $f$  localement lipschitzienne", les solutions de  $u' = f(u)$  sont nécessairement monotone. La fonction  $y_2$  de l'exercice précédent constitue un tel exemple de solution monotone (mais non strictement monotone !)

**Exercice 3: "Contre-exemple" à Cauchy-Lipschitz ( $f$  globalement lipschitzienne, solution non globale)**

Soit  $f$  définie<sup>a</sup> sur  $\mathcal{U} = \mathbb{R}_*^+$  par  $f(x) = -1 - xe^{-\sqrt{x}}$ .

1. Montrer que  $f$  est globalement lipschitzienne.
2. Montrer que pour toute condition initiale  $u(0) = u_0 > 0$ , la solution maximale de  $u'(t) = f(u(t))$ ,  $\forall t \geq 0$  n'est pas globale.
3. S'agit-il d'un contre-exemple au théorème de Cauchy Lipschitz ?

---

*a.*  $f$  est bien sûr définie sur  $\mathbb{R}^+$  mais dans les termes du théorème de Cauchy-Lipschitz  $f$  doit être définie sur un ouvert assurant que  $u'(t)$  soit bien définie pour tout  $t$ .

**Correction**

i)  $\forall x > 0$ ,  $f'(x) = e^{-\sqrt{x}} \left( \frac{\sqrt{x}}{2} - 1 \right)$ . qui est bornée (tab de variation, ou simplement en constatant que  $f'$  est continue et que ses limites en 0 et  $+\infty$  sont finies. Donc  $f$  globalement lipschitzienne.

ii) Très clairement,  $f(x) < -1$  pour tout  $x \in \mathbb{R}^+$ . Ainsi,  $u$  est strictement décroissante, et  $\forall t > 0$ , pour lequel  $u$  est bien définie,  $u'(t) < -1$ . On en conclue que  $u \leq v$ , où  $v$  est la solution de  $v' = -1$  de condition initiale  $v(0) = u(0)$ , i.e.  $v(t) = u_0 - t$ . Ainsi il existe  $t^+ < +\infty$  (et même  $< u_0$ ) tel que  $\lim_{t \rightarrow t^+} u(t) = 0$ , c'est à dire  $u$  sort de tout compact de  $\mathcal{U} = \mathbb{R}_*^+$ , et  $u$  n'est définie que sur  $[0, t^+]$ .

Ce n'est bien sûr pas un contre-exemple au théorème, cela vient du fait que  $U$  est borné et que  $u$  peut "sortir" du domaine de définition de  $f$ .<sup>a</sup>

---

*a.* Remarque : on aurait les mêmes conclusions avec  $f(x) = -1 - xe^{\sqrt{x}}$  bien que  $f$  ne soit pas lipschitzienne. En effet,  $f$  est lipschitzienne sur tout intervalle borné de  $\mathbb{R}^+$ , et la solution étant décroissante, elle ne prend ses valeurs que dans l'intervalle borné  $V = ]0, u_0[$ .

#### Exercice 4: Modèles historiques en dynamique des populations

Soit  $N$  décrivant la taille (continue) de la population d'une espèce. En l'absence de migration, l'équation d'évolution de  $N$  est de la forme  $N'(t) = \text{naissances} + \text{morts} \dots$

1. On considère les trois célèbres modèles historiques ci-dessous. Les interpréter, dresser leur portrait de phase et esquisser l'allure de leurs solutions.

**Malthus (1798)**  $N'(t) = bN(t) - dN(t)$ .

Le modèle de Malthus, ou à **croissance exponentielle** se caractérise par un taux de croissance individuel  $(b-d)$  indépendant de la taille de la population, et donc une absence d'interaction entre les individus. Il induit une croissance exponentielle. Il est souvent pertinent sur une échelle de temps limitée, mais se heurte aux limites physiques (espace, nourriture, etc.)

**Verhulst (1838)**  $N'(t) = rN(t)(1 - N(t)/K)$

Le modèle de Verhulst, ou à **croissance logistique**, suppose que le taux de croissance individuel  $(r(1 - N/K))$  décroît linéairement avec la taille de la population.  $K$  est appelée *capacité de charge*,  $r$  mesure la vitesse à laquelle  $K$  est atteint. Notons qu'on peut exprimer la solution exacte de cette équation

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}.$$

**Équation logistique + Effet Allee (1931)**  $N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)\left(\frac{N(t)-A}{K}\right)$

L'effet Allee correspond à un taux de croissance individuel *croissant* avec la taille de la population tant que celle-ci est faible. Il peut s'expliquer par plusieurs arguments : mécanismes d'entraide des individus, fréquence des rencontres entre individus reproducteurs, consanguinité... Dans l'équation présentée ici,  $A < K$  correspond à la taille de population à partir de laquelle le taux de croissance individuel est une fonction décroissante de la taille  $N$ .

2. Proposer une interprétation (biologique) à l'équation de Verhulst modifiée  $N'(t) = rN(t)(1 - N(t)/K) - P$ , avec  $P > 0$  fixé.

### Exercice 5: Synthèse de protéines

Soit l'équation suivante, pouvant décrire la quantité de protéines dans une cellule

$$x'(t) = f(x) = \frac{x^2}{K^2 + x^2} - \delta x$$

Le premier terme correspond à la vitesse de synthèse de la protéine, celle-ci étant soumise à une boucle de rétroaction positive entre le protéine et le gène codant (*équation de Hill*).

Le second terme correspond à une dégradation à taux constant.

1. Déterminer les équilibres de l'équation, pour  $K > 0$  fixé mais en discutant selon la valeur de  $\delta \geq 0$ .
2. Déterminer leur stabilité, dresser le portrait de phase et esquisser l'allure des solutions. Pour étudier la stabilité des équilibres, on pourra passer par une approche géométrique, en utilisant notamment le fait que  $x \mapsto x^2/(K^2 + x^2)$  est strictement convexe sur  $[0, \sqrt{K}[$  et strictement concave sur  $]\sqrt{K}[, +\infty[$ .

### Correction

1. Les équilibres sont  $x = 0$  et les racines de  $\delta x^2 - x + \delta K^2$ , dont le discriminant est  $\Delta = 1 - 4\delta^2 K^2$ .
  - Si  $\delta = 0$ , le seul équilibre est 0.
  - Si  $\delta = 1/(2K)$ , il y a deux équilibre : 0 et  $1/(2\delta) = K > 0$ .
  - $\delta > 1/(2K)$  : le seul équilibre est 0.
  - Si  $0 < \delta < 1/(2K)$ , on a trois équilibre 0,  $x_1$  et  $x_2$ , donnés par  $\frac{1 \pm \sqrt{1 - 4\delta^2 K^2}}{2\delta}$ .
2. La stabilité est donné par le signe de  $f$  de part et d'autre de l'équilibre, c'est à dire par le sens dans lequel  $x \mapsto x^2/(K^2 + x^2)$  et  $x \mapsto \delta x$  se croisent.
  - Si  $\delta = 0$ , toute solution positive diverge vers  $+\infty$  car  $f > 0$  sur  $\mathbb{R}^*$  (et les solutions négatives, qui ne nous intéressent pas, convergent vers 0), c'est donc un shunt positif.
  - Si  $\delta > 0$  on a  $f'(0) = -\delta < 0$ , donc 0 est localement asymptotiquement stable. Si  $\delta > 1/(2K)$  il est même glob. ass. stab. (car pas d'équilibres plus grands que 0)
  - Si  $\delta = 1/(2K)$ , l'équilibre  $K$  est un shunt négatif. (soit on étudie directement le signe de  $f(x) = x(-x^2 + 2Kx - K^2)/(2K(K^2 + x^2))$ , qui a bien sûr le signe de  $(-x^2 + 2Kx - K^2)$ , soit par approche géométrique.
  - Enfin si  $0 < \delta < 1/(2K)$ , alors  $x_1$  est instable et  $x_2$  est stable (comme précédemment). On parle de système **bistable**.)

### Exercice 6: Compétition inter-espèces (cellules cancéreuses)

On considère le système suivant décrivant l'évolution de la densité de cellules saines ( $s$ ) et de cellules porteuses d'une mutation ( $m$ ).

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \lambda_S \left(1 - \frac{s(t)+\alpha m(t)}{c_S}\right) s(t) - \mu_S s(t), \\ \frac{dm}{dt} = \lambda_M \left(1 - \frac{s(t)+m(t)}{c_M}\right) m(t) - \mu_M m(t). \end{cases} \quad (1.2)$$

Tous les paramètres sont strictement positifs et on ne s'intéressera qu'au solutions dans le cône positif  $\mathbb{R}_+^2$ , car des densités négatives n'ont pas de sens physique. Pour simplifier, on notera  $s^* = c_S \left(1 - \frac{\mu_S}{\lambda_S}\right)$  et  $m^* = c_M \left(1 - \frac{\mu_M}{\lambda_M}\right)$ .

1. Proposer une interprétation pour les différents termes du système.
2. Déterminer tous les équilibres de (1.2) dans  $\mathbb{R}_+^2$ , en discutant selon la valeur des paramètres.
3. Montrer que  $\mathbb{R}_+^2$  est invariant par le flot de (1.2), on dit que (1.2) préserve la positivité des solutions.
4. Montrer que pour toute condition initiale dans  $\mathbb{R}_+^2$ , la solution est globale.
5. Montrer que si  $\mu_S > \lambda_S$  et  $\mu_M > \lambda_M$ , alors  $(0, 0)$  est un équilibre globalement asymptotiquement stable dans  $\mathbb{R}_+^2$ .
6. Dresser un portrait de phase dans  $\mathbb{R}_+^2$  (isoclines, sens de variation, équilibres) pour (1.2) dans le cas  $\mu_S < \lambda_S$ ,  $\mu_M < \lambda_M$ ,  $\alpha < s^*/m^* < 1$ .
7. Idem dans le cas  $\mu_S < \lambda_S$ ,  $\mu_M < \lambda_M$ ,  $\alpha > s^*/m^* > 1$ .
8. Idem dans le cas  $\mu_S < \lambda_S$ ,  $\mu_M < \lambda_M$ ,  $\alpha > 1$  et  $m^* > s^*$ .

## Correction

1. croissance logistique en 2D + pression exercée par les  $m$  sur les  $s$  est différentes de la pression exercée par  $s$  sur  $s$  et par  $s$  et  $m$  sur  $m$  + taux de mort individuels constants.
2.  $(s, m) \in \mathbb{R}^2$  est un équilibre ssi

$$\begin{cases} 0 &= \lambda_S \left(1 - \frac{s+\alpha m}{c_S}\right) s - \mu_S s, \\ 0 &= \lambda_M \left(1 - \frac{s+m}{c_M}\right) m - \mu_M m. \end{cases} \quad (1.3)$$

La première équation a pour solution tout couple  $(s, m)$  tel que  $s = 0$  ou  $s + \alpha m = s^*$ .

La seconde équation a pour solution tout couple  $(s, m)$  tel que  $m = 0$  ou  $s + m = m^*$ .

On a donc déjà les équilibres  $E_0 = (0, 0)$ ,  $E_S = (s^*, 0)$  et  $E_M = (0, m^*)$ , les deux derniers étant dans  $\mathbb{R}_+^2$  ssi  $\lambda_S > \mu_S$  et  $\lambda_M > \mu_M$ , respectivement.

Il reste à étudier l'existence de solution au problème

$$\begin{cases} s + \alpha m &= s^* \\ s + m &= m^*. \end{cases} \quad (1.4)$$

— Si  $\alpha \neq 1$ , on aboutit à l'existence d'un quatrième équilibre  $E_c$  vérifiant

$$\begin{cases} s &= (\alpha m^* - s^*)/(\alpha - 1) \\ m &= (s^* - m^*)/(\alpha - 1). \end{cases} \quad (1.5)$$

et cet équilibre est dans  $\mathbb{R}_+^2$  ssi ( $s^* > m^*$  et  $\alpha > 1$  et  $\alpha m^* > s^*$ ) ou ( $s^* < m^*$  et  $\alpha < 1$  et  $\alpha m^* < s^*$ ), c'est à dire ss  $\alpha > s^*/m^* > 1$  ou  $\alpha < s^*/m^* < 1$ .

— Si  $\alpha = 1$ , on a  $s + m = s^*$  et  $s + m = m^*$ , donc  $s + m = m^* = s^*$ . Donc, soit  $s^* \neq m^*$  et il n'y a pas d'équilibres; soit  $s^* = m^*$  et on a une infinité d'équilibres, donnés par la droite  $m = m^* - s$ , et dans  $\mathbb{R}_+^2$  les équilibres sont sur le segment joignant  $E_M$  et  $E_S$ , i.e.  $tE_M + (1-t)E_S$ ,  $t \in [0, 1]$ .

3. On montre que les axes sont des orbites, et on conclue par l'unicité de la solution (Cauchy-Lipschitz).

Supposons qu'il existe une solution  $(s, m)$  ayant sa condition initiale dans  $\mathbb{R}_+^2$  mais dont l'orbite n'est pas contenue dans  $\mathbb{R}_+^2$ . Alors il existe un temps  $t^*$  tel que  $s(t^*) = 0$  ou  $m(t^*) = 0$ . Ces deux cas se traitent de la même façon, considérons uniquement le cas  $m(t^*) = 0$ ; et notons  $s(t^*) = s^*$ .

Puisque la fonction  $f_s : s \mapsto \lambda_S \left(1 - \frac{s}{c_S}\right) s - \mu_S s$  est localement lipschitzienne sur  $\mathbb{R}$ , il existe une fonction  $\tilde{s}$  telle que  $\forall t \geq 0$ ,  $\tilde{s}'(t) = f_s(\tilde{s})$  et  $\tilde{s}(t^*) = s^*$ . On vérifie alors trivialement que  $t \mapsto (\tilde{s}(t), 0)$  est solution de (1.2). Autrement dit : il existe une solution passant par  $(s^*, 0)$ , et dont l'orbite est contenue dans  $\mathbb{R}^+ \times \{0\}$ .

15

Par unicité de la solution,  $(s, m) = (s^*, 0)$ , ce qui est absurde car on a supposé que  $(s, m)$  sortait de  $\mathbb{R}_+^2$ .

## Correction

4. On commence par montrer que toute solution  $(s, m)$  (à condition initiale positive) est bornée. En effet, si  $s(t) + m(t) > m^*$ , alors  $m'(t) < 0$ . En particulier, si  $m(t) > m^*$ , alors  $m'(t) < 0$ . Ainsi, pour toute solution  $(s, m)$  ayant sa condition initiale dans  $\mathbb{R}_+^2$ ,  $m$  est bornée par  $\max(m(0), m^*)$ .

De même, si  $s(t) + \alpha m(t) > s^*$ , alors  $s'(t) < 0$ . En particulier  $s(t) > s^* \Rightarrow s'(t) < 0$ . Ainsi  $s$  est bornée par  $\max(s(0), s^*)$ .

Par invariance de  $\mathbb{R}_+^2$ ,  $s$  et  $m$  sont minorées par 0.

On conclue en utilisant le lemme des bouts, ou encore en utilisant le fait que pour tout  $r$  suffisamment grand ( $r > \max(s^*, m^*)$ ), on a  $[0, r]^2$  stable par le flot et  $f$  lipschitzienne sur cet ensemble.

5. on a  $s' \leq |\lambda_S - \mu_S|s$  et  $m' \leq |\lambda_M - \mu_M|m$ . Or les solutions d'une EDO du type  $x' \leq |\lambda - \mu|x$  décroissent exponentiellement vers 0 (lorsque  $\lambda - \mu < 0$ ).
6. dessin, sens de variation donné par la position vis à vis des droites  $s + m = m^*$  et  $s + \alpha m = s^*$ .
7. idem
8. idem

De la série d'exercice précédente, on retiendra les modèles de **Malthus** et **Verhulst** ainsi que l'**effet Allee**. Ces derniers sont à connaître car ils sont très fréquemment utilisés (écologie, épidémiologie,...). Parfois tels quels, et le plus souvent comme des *briques élémentaires* pour construire des équations plus complexes (dimension  $> 1$ , ajout d'immigration, de prédation, dépendance en  $N$  des paramètres, etc.).

On retiendra également que, sous les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz, si pour  $i \in \{1, \dots, n\}$  et pour un  $a \in \mathbb{R}$  l'hyperplan  $\{u \in U, u_i = a\}$  est une isocline pour  $u_i$  (i.e. si  $u_i(t) = a \Rightarrow u_i'(t) = 0$ ) alors il ne peut pas être "traversée" par une solution. En effet, en tout point de cet hyperplan passe une solution dont l'orbite est contenue dans l'hyperplan (dont la  $i$ ème coordonnée reste constante). En particulier, si pour tout  $i = 1, \dots, n$  l'hyperplan  $\{u \in U, u_i = 0\}$  est une isocline pour  $u_i$ , alors  $\mathbb{R}_+^n$  est invariant par le flot, i.e. si  $\forall i, u_i = 0 \Rightarrow u_i' = 0$ , alors  $\mathbb{R}_+^n$  invariant. Et en fait  $\forall i, u_i = 0 \Rightarrow u_i' \geq 0$  implique également  $\mathbb{R}_+^n$  invariant.

### 1.2.2 Théorème de Poincaré-Bendixson

**Remarque 1.2.2.** *En une dimension, il y a nécessairement une alternance entre équilibre attractifs / répulsifs (entre deux équilibres,  $f$  est soit  $> 0$ , soit  $< 0$ ). Ce n'est plus le cas en deux dimension. On pourrait croire que dans un système à deux équilibre, si l'un est instable, l'autre devrait au moins avoir une variété stable. Ce n'est pas le cas, comme le montre l'exemple suivant*

$$x' = xy - 1, \quad y' = y(y^2 - 1)$$

Le théorème suivant montre que, en dimension 2, il existe tout de même des contraintes sur la dynamique asymptotique des solutions bornées.

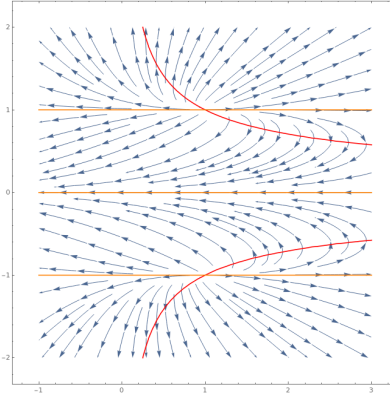


FIGURE 1.3 – Un exemple de système avec deux noeuds instables (les courbes correspondent aux isoclines).

### Théorème 1.2.2: de Poincaré-Bendixson

On suppose que  $U \subset \mathbb{R}^2$  et  $f \in \mathcal{C}^1(U)$ . Soit une solution  $u$  de  $u' = f(u)$ . Si il existe un compact  $V \subset U$  tel que  $\forall t \geq 0, u(t) \in V$  alors

- soit  $u$  converge vers un équilibre  $u^* \in V$
- soit  $u$  converge vers une fonction périodique qui peut être soit un cycle limite (une solution périodique) soit une réunion d'équilibres et d'orbites reliant ces équilibres.

Comme corollaire immédiat, on peut dire que si il existe un compact  $V \subset U$  qui soit positivement invariant par le flot et qui ne contienne aucun équilibre (ou uniquement des équilibres répulsifs) alors il existe un cycle limite dans  $V$ .

**Exemple 1.2.3.** Soit le système  $x' = y + \frac{1}{4}x(1 - 2r^2)$ ,  $y' = -x + \frac{1}{2}y(1 - r^2)$ , où  $r := \sqrt{x^2 + y^2}$ . Les éventuels équilibres sont les solutions de

$$\begin{cases} y = -\frac{1}{4}x(1 - 2r^2), \\ -x \left(1 + \frac{1}{8}(1 - 2r^2)(1 - r^2)\right) = 0. \end{cases} \quad (1.6)$$

Clairement  $(0,0)$  est équilibre. Tout autre équilibre doit vérifier  $2r^4 - 3r^2 + 9 = 0$ , or cette équation n'admet pas de solution réelle. Il y a donc un unique équilibre, en  $(0,0)$ .

Passons en coordonnées polaires  $x = r \cos(\theta)$ ,  $y = r \sin(\theta)$ . La dérivation de l'expression  $r^2 = x^2 + y^2$  donne  $2rr' = 2xx' + 2yy'$ , soit

$$\begin{aligned} rr' &= x\left(y + \frac{1}{4}x(1 - 2r^2)\right) + y\left(-x + \frac{1}{2}y(1 - r^2)\right) \\ &= \frac{x^2}{4}(1 - 2r^2) + \frac{y^2}{2}(1 - r^2) \\ &= \frac{r^4}{4} \cos^2(\theta) - \frac{r^4}{2} \cos(\theta)^2 + \frac{r^2}{2} \sin^2(\theta) - \frac{r^4}{2} \sin^2(\theta) \\ &= \frac{r^2}{4}(2 \sin^2(\theta) + \cos^2(\theta)) - \frac{r^4}{2} = \frac{r^2}{4}(1 + \sin^2(\theta)) - \frac{r^4}{2}. \end{aligned} \quad (1.7)$$

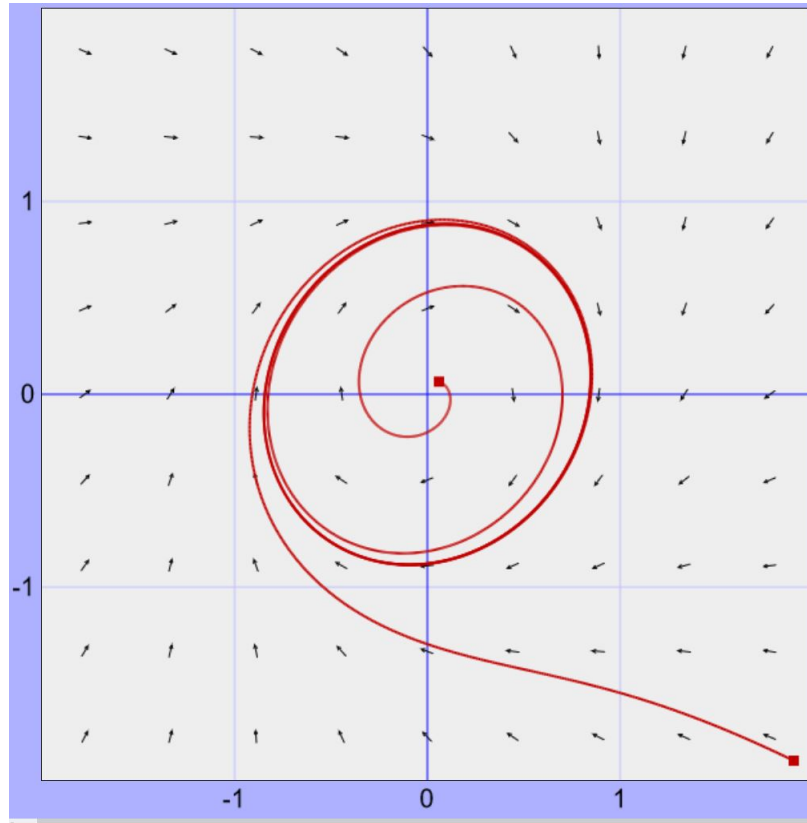


FIGURE 1.4 – Solutions issues de  $(0.1, 0.1)$  et  $(1.9, -1.9)$

Ainsi  $r' = \frac{r}{4} (1 + \sin(\theta)^2 - 2r^2)$ .

On sait que  $1 + \sin(\theta)^2 \geq 1$ . Ainsi, si  $2r^2 < 1$ , i.e. si  $r < 1/\sqrt{2}$ , on a  $\forall \theta, r' > 0$ .

De même,  $1 + \sin(\theta)^2 \leq 2$ . Donc si  $2r^2 > 2$ , i.e. si  $r > 1$ , on a  $\forall \theta, r' < 0$ .

Conclusion : les solutions ne peuvent pas quitter l'ensemble

$$V = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, 1/\sqrt{2} \leq \|(x, y)\| \leq 1\}.$$

$V$  est donc compact positivement invariant, et ne contient pas d'équilibre (puisque seul  $(0, 0)$  est équilibre). Le théorème garantit l'existence d'(au moins) un cycle limite contenu dans  $V$ .

#### Définition 1.2.1: Orbite homocline et hétérocline

Une orbite homocline est une orbite connectant un équilibre à lui même (dans le cas hyperbolique : connectant sa variété instable et sa variété stable).

Une orbite hétérocline est une orbite connectant deux équilibre (dans le cas hyperbolique, la variété instable d'un équilibre à la variété stable d'un autre)

Pour l'an prochain : ajouter la pro ci-dessous et pq pas le critère de Bendixson

### Proposition 1.2.3: Orbite périodique et équilibre

Dans  $\mathbb{R}^2$ , toute orbite périodique entoure<sup>a</sup> au moins un équilibre. De plus, si elle n'entoure qu'un seul équilibre, il ne peut pas s'agir d'un point selle.

a. dans le domaine ouvert et borné délimité par cette orbite

La preuve de cette proposition repose sur la théorie des indices (index theory)

### 1.2.3 2) Stabilité locale par linéarisation

La linéarisation consiste à approximer la fonction  $f$ , localement au voisinage d'un équilibre  $u^*$ , par une fonction linéaire. Elle se fonde sur le développement de Taylor

$$f(u^* + u) = f(u^*) + J_f(u^*)u + \mathcal{O}(\|u\|^2)$$

qui conduit, puisque  $f(u^*) = 0$ , à l'approximation  $f(u^* + u) \approx J_f(u^*)u$ .

Cette technique ne donne que des résultats **locaux** et ne dit rien de la taille du bassin d'attraction d'un équilibre.

### Définition 1.2.2: Matrice jacobienne

Soit  $V$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ ,  $v \in V$  et  $g : V \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction admettent des dérivées partielles en  $v$ . On appelle *matrice jacobienne* de  $g$  au point  $v$  la matrice de  $M_n(\mathbb{R})$

$$J_g(v) = \left( \frac{\partial g_i}{\partial v_j}(v) \right)_{1 \leq i, j \leq n}.$$

où  $\partial/\partial v_j$  désigne la dérivée partielle par rapport à la  $j$ ème variable, et  $g_i : U \rightarrow \mathbb{R}$  désigne la  $i$ ème composante de la fonction  $g = (g_1, g_2, \dots, g_n)$ .

**Exemple 1.2.4.** la matrice jacobienne de  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ ,  $(x, y) \mapsto (3x^2 + y, xy^3)$  est définie pour tout  $(x, y) \in \mathbb{R}^2$  par

$$J_f(x, y) = \begin{pmatrix} 6x & 1 \\ y^3 & 3xy^2 \end{pmatrix}$$

Dans ce cours nous ne considérerons que le cas d'équilibres *hyperboliques*.

### Définition 1.2.3: Equilibre hyperbolique

L'équilibre  $u^*$  de  $u'(t) = f(u(t))$  est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de  $J_f(u^*)$  ont une partie réelle non nulle.

**Remarque 1.2.5.** Dans  $\mathbb{R}^2$ , les équilibres non hyperboliques pour les systèmes linéaires correspondent soit à  $\det(A) = 0$  soit à  $\det(A) > 0$  et  $\text{Tr}(A) = 0$ .

L'hypothèse d'hyperbolicité est essentielle. Cela vient du fait que, dans un système linéaire non hyperbolique, une perturbation arbitrairement petite des valeurs propres de parties réelles nulles change radicalement la stabilité de l'équilibre (exp. passage d'un centre à un foyer stable ou instable, passage d'une vallée à un point selle ou à un noeud). La technique de

linéarisation n'est pas assez fine pour conclure sur la stabilité de l'équilibre pour le système non linéaire, il faut se tourner vers des techniques plus poussées (Cf. *théorie de la variété centrale*, éventuellement fonctions de Lyapunov)

#### Théorème 1.2.4: Hartman-Grobman

Si  $f \in \mathcal{C}^1(U)$  et  $u^* \in U$  est un équilibre hyperbolique de  $u'(t) = f(u(t))$ , alors il existe un voisinage  $\mathcal{U} \subset U$  de  $u^*$ , un voisinage  $\mathcal{V} \subset \mathbb{R}^n$  de 0 et un homéomorphisme (bijection continue et de réciproque continue)  $h : \mathcal{V} \rightarrow \mathcal{U}$  tel que  $\Phi_t(w) = h(e^{tJ_f(u^*)}h^{-1}(w))$  pour tout  $w$  dans  $\mathcal{U}$  et tant que  $\Phi_t(w)$  est défini.

On dit que, localement, le flot  $\Phi$  de  $u'(t) = f(u(t))$  est topologiquement conjugués à celui de l'équation linéaire  $X'(t) = J_f(u^*)X(t)$ .

La preuve, longue et technique, est omise.

Cela signifie que localement autour d'un équilibre hyperbolique  $u^*$ , les orbites de  $X'(t) = AX(t)$  sont envoyées par une bijection continue sur les orbites de  $u'(t) = f(u(t))$  autour de 0, en préservant le sens de parcours. En particulier, **l'équilibre  $u^*$  a la même stabilité que l'équilibre trivial du linéarisé.**

#### Corollaire 1.2.5: CNS de stabilité asymptotique, CS d'instabilité

Soit  $u^*$  un équilibre hyperbolique.

- Si  $J_f(u^*)$  admet au moins une valeur propre de partie réelle strictement positive, alors  $u^*$  est instable.
- $u^*$  est asymptotiquement stable ssi toute valeur propre de  $J_f(u^*)$  a une partie réelle strictement négative. <sup>a</sup>

---

<sup>a</sup>. L'implication "parties réelles  $< 0 \Rightarrow$  asympt. stable" est historiquement bien antérieur au théorème de *HG* et est attribuée à Lyapunov

### Fin cours 3

**Remarque 1.2.6.** *Attention, le théorème ne fait pas de distinction entre noeud, noeud dégénéré, étoile et foyer (de même stabilité). Un équilibre d'un de ces quatre types pour le linéarisé peut correspondre à n'importe lequel de ces quatre types pour  $u^*$  dans le système non linéaire.*<sup>3</sup>

*Un autre théorème de Hartman précise que sous les hypothèses supplémentaires i)  $f$  est de classe  $\mathcal{C}^2$  et ii) les parties réelles valeurs propres de  $J_f(u^*)$  sont toutes de même signe, alors si le linéarisé de  $u^*$  est un noeud (non dégénéré et non étoile) ou un foyer, l'équilibre  $u^*$  est de même nature.*<sup>4</sup>

En outre, le théorème suivant apportera des informations sur la géométrie des orbites au voisinage de  $u^*$ .

---

3. par exemple, un homéomorphisme peut envoyer un foyer sur un noeud

4. Dans ce cas,  $h$  est un  $\mathcal{C}^1$  difféomorphisme

### Définition 1.2.4: Variété stable ou instable

Soit  $u^*$  un équilibre hyperbolique de  $u'(t) = f(u(t))$ . On appelle

- Variété stable de  $u^*$  l'ensemble

$$W^s(u^*) = \{w \in U; \lim_{t \rightarrow +\infty} \Phi_t(w) = u^*\}$$

- Variété instable de  $u^*$  l'ensemble

$$W^i(u^*) = \{w \in U; \lim_{t \rightarrow -\infty} \Phi_t(w) = u^*\}$$

La variété instable ne coïncide généralement pas avec l'ensemble des conditions pour lesquelles la solution *s'éloigne* de l'équilibre. Par exemple dans le cas d'un système linéaire dont l'origine est un point selle, la variété stable (resp. instable) est donnée par l'espace propre associé à la valeur propre négative (resp. positive). En particulier, pour toute condition initiale hors de l'espace propre associé à la valeur propre positive, la solution diverge vers  $\pm\infty$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$  mais ne converge pas vers l'équilibre trivial lorsque  $t \rightarrow -\infty$  (elle diverge vers  $\pm\infty$ ).

**Remarque 1.2.7.** Dans le cas hyperbolique, variété stable est synonyme de bassin d'attraction<sup>5</sup>.

### Théorème 1.2.6: de la variété stable locale

Soit  $f \in \mathcal{C}^1(U)$  et  $u^*$  un équilibre hyperbolique de  $u'(t) = f(u(t))$ . On note  $E^s$  et  $E^i$  les variétés stables et instables de l'équilibre trivial du système linéarisé  $X'(t) = J_f(u^*)X$ . Alors il existe un voisinage  $\mathcal{U}$  de  $u^*$  tel que les ensembles

$$W_{loc}^s(u^*) = \{w \in \mathcal{U}; \lim_{t \rightarrow +\infty} \Phi_t(w) = u^*\} \text{ et } W_{loc}^i(u^*) = \{w \in \mathcal{U}; \lim_{t \rightarrow -\infty} \Phi_t(w) = u^*\}$$

- sont tangents (en  $u^*$ ) aux espaces affines  $u^* + E^s$  et  $u^* + E^i$ , obtenues par translation de  $E^s$  et  $E^i$  par le vecteur  $u^*$ , et de même dimension qu'eux.
- peuvent localement s'écrire comme les graphes de fonctions régulières (même régularité que  $f$ ) définies sur, respectivement,  $\mathcal{U} \cap (u^* + E^s)$  et  $\mathcal{U} \cap (u^* + E^i)$  dans  $\mathbb{R}$
- sont respectivement positivement et négativement invariants par le flot (pour tout  $t \geq 0$ ,  $\Phi_t(W_{loc}^s(u^*)) \subset W_{loc}^s(u^*)$  et  $\Phi_{-t}(W_{loc}^i(u^*)) \subset W_{loc}^i(u^*)$ )
- La convergence sur ces ensembles lorsque  $t \rightarrow \pm\infty$  est à vitesse exponentielle.

Les ensembles  $W_{loc}^s(u^*)$  et  $W_{loc}^i(u^*)$  s'appellent variété stable locale et variété instable locale de l'équilibre  $u^*$  de l'équation  $u' = f(u)$ .

Le théorème dit essentiellement que pour le système non linéaire la convergence (en  $\pm\infty$ ) vers  $u^*$  se fait à vitesse exponentielle et selon des orbites qui sont des déformations continues et tangentes à celles du système linéaire (translaté en  $u^*$ ).

**fin cours 3**

5. si  $u^*$  est non hyperbolique, on distingue  $W^s$  et  $W^i$  d'une *variété centrale*  $W^c$ , sur laquelle les vitesses de convergence ne sont pas exponentielles

## Intégrales premières

### Définition 1.2.5: Intégrale première

Soit  $U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  satisfaisant les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz. On dit qu'une fonction  $g : U \rightarrow \mathbb{R}$  est une intégrale première de  $u' = f(u)$  si elle est constante le long des solutions de cette équation (i.e.  $g$  est constante sur chaque orbite, i.e.  $t \mapsto g(\Phi_t(u_0))$  est constante).

**Remarque 1.2.8.** *Toute fonction constante est une intégrale première. Une intégrale première (même non constante) n'est jamais unique. En effet si  $g_1, \dots, g_k$  ( $k \geq 1$ ) sont des intégrales premières, alors pour n'importe quelle fonction  $h : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ , la fonction  $h \circ (g_1, \dots, g_k)$  est toujours une intégrale première.*

### Proposition 1.2.7: Équation satisfaite par une intégrale première

Soit  $g : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  admettant des dérivées partielles. Alors  $g$  est une intégrale première si et seulement si  $\forall u \in U, \sum \partial_i g(u) f_i(u) = 0$

**Preuve 1.2.9.** *La preuve est triviale. Pour toute solution  $u, t \mapsto g(u(t))$  est constante ssi sa dérivée est nulle, or celle-ci est donnée par  $\frac{d}{dt}g(u(t)) = \sum_{i=1}^n \partial_i g(u(t)) u'_i(t) = \sum_{i=1}^n \partial_i g(u(t)) f_i(u(t))$ . Puisque les orbites de  $u' = f(u)$  forment une partition de  $U$  (tout point de  $U$  appartient à une unique orbite), l'EDP ci-dessus doit être satisfaite en tout point.*

Un intérêt des intégrales premières est de montrer l'existence de solutions périodiques, et plus précisément la conservation des centres lors de la linéarisation.

Il existe des techniques qui fonctionnent parfois, mais pas de méthode générale pour trouver une intégrale première.

### Proposition 1.2.8: Conservation des centres dans $\mathbb{R}^2$

Soit  $g : U \subset \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  une intégrale première de  $u' = f(u)$  (satisfaisant Cauchy-Lipschitz) et  $u^*$  un équilibre pour lequel le système linéarisé présente un centre. Si  $g$  admet un extremum (strict) local en  $u^*$ , alors  $u^*$  est un centre pour  $u' = f(u)$ , i.e. il existe, dans le voisinage de  $u^*$ , des solutions périodiques autour de  $u^*$ .

**Preuve 1.2.10.** *Si  $g$  présente un extremum local en  $u^*$  alors, localement autour de  $u^*$ , les lignes de niveau de  $g$  (i.e. les ensembles  $L_a = \{u \in U, g(u) = a\}$ ) sont nécessairement des courbes fermées.*

**Remarque 1.2.11.** *Rappel Soit  $U$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ , et  $I : U \rightarrow \mathbb{R}$  admettant des dérivées partielles à l'ordre 2. Si le gradient de  $I$  s'annule en  $u^*$  et si les valeurs propres de la matrice Hessienne de  $I$  au point  $u^*$  sont  $> 0$  (resp  $< 0$ ) alors  $u^*$  est un minimum strict local (resp. maximum). Ce n'est pas une CNS car un extremum local peut s'accompagner de des valeurs propres nulles pour la hessienne (dl. de Taylor d'ordre supérieur).*

### Exercice 7: Protéine et ARNm

Soit le système suivant décrivant la production d'une protéine  $p$  et d'ARN messenger  $m$ , cette dernière étant régulée par un signal extérieur et constant  $s \geq 0$  et inhibé par la protéine  $p$  elle-même (*negative feedback*). Protéine et ARNm sont dégradées à taux constant = 1.

$$\begin{cases} m'(t) &= s \frac{1}{1+p(t)} - m(t), \\ p'(t) &= m(t) - p(t). \end{cases} \quad (1.8)$$

Montrer que ce système présente un unique équilibre dans le cône positif  $\mathbb{R}_+^2$  et que celui-ci est un foyer attractif (quelle que soit la valeur de  $s > 0$ ).

### Correction

On trouve que  $(m_*, p_*)$  est équilibre ssi  $m_* = p_*$  et  $m_*^2 + m_* - s = 0$ . On a alors  $\Delta = 1 + 4s > 0$  et il y a deux solutions dans  $\mathbb{R}^2$ ,  $m_* = (-1 \pm \sqrt{1 + 4s})/2$ . Le seul équilibre positif est donné par  $m_* = (-1 + \sqrt{1 + 4s})/2$ ,  $p_* = m_*$ .

La matrice jacobienne du système (1.8) au point d'équilibre est donnée par

$$J(m_*, p_*) = \begin{pmatrix} -1 & -s/(1+p)^2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Sa trace vaut  $T = -2$ , son déterminant  $D = 1 + s/(1+p_*)^2 > 0$  et on a  $D > T^2/4$ , on a donc bien un foyer stable pour le linéarisé et, le champ de vecteur étant  $\mathcal{C}^\infty$  sur  $\mathbb{R}_+^2$ , il en est de même pour le système non linéaire (1.8).

### Exercice 8: Modèle de Dekker

Soit le système suivant, construit (H. Dekker, 1975) pour modéliser une population de lemmings. Les *émigrants* ( $x$ ) qui meurent/migrent lorsque la population est trop dense, et les *tolerants* ( $y$ ), dont le taux de croissance net  $d$  (qui inclue le taux de mort et le taux de naissance au sein de la pop  $y$  ans interactions avec les  $x$ ) est indépendant de la densité, les  $y$  peuvent aussi se reproduire avec les  $x$  (cela donne un  $y$ ).

On suppose  $a, b, c, d, e > 0$  et on ne considérera que les solutions dans  $\mathbb{R}_+^2$ ,

$$\begin{cases} x' &= x(a - by - cx), \\ y' &= y(-d + ex). \end{cases} \quad (1.9)$$

1. Montrer que, dans le cône positif  $\mathbb{R}_+^2$ , (1.9) admet soit deux, soit trois équilibres, selon la valeurs des paramètres  $\forall a, b, c, d, e > 0$ .
2. Jusqu'à la fin de l'exercice, on se place dans le cas de figure où il y a trois équilibres. Tracer les isoclines, indiquer les équilibres et le sens de variation de la solution.
3. Calculer la matrice jacobienne associée à (1.9) pour chacun de ces équilibres.
4. En déduire la stabilité et le type d'équilibre (noeud, foyer, point selle, centre)

## Correction

- on a toujours  $E_0 = (0, 0)$  et  $E_1 = (a/c, 0)$ . Lorsque  $ae > cd$ , on a aussi  $E_2 = (d/e, (ea - cd)/(eb))$ . Remarque : lorsque  $ea = cd$ ,  $E_2$  est bien dans  $\mathbb{R}_+^2$  mais et il coïncide avec  $E_1$ .
- L'isocline pour  $x$  est l'union des droites  $x = 0$  et  $y = (a - cx)/b$ , cette dernière intersecte les axes  $x$  et  $y$  en  $a/c$  et  $a/b$  resp.  
L'isocline pour  $y$  est l'union de la droite  $y = 0$  et la droite  $x = d/e$ . Notons que  $ae > cd$  peut aussi s'écrire  $a/c > d/e$ .
- La jacobienne est donnée par

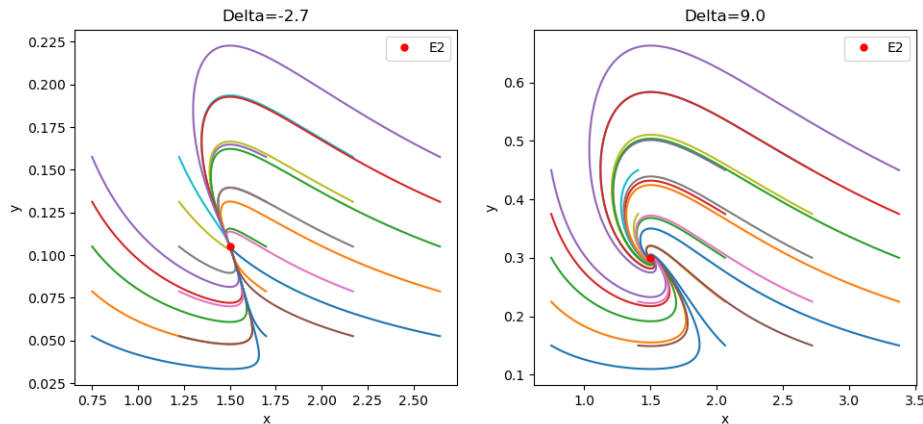
$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - by - 2cx & -bx \\ ey & -d + ex \end{pmatrix}$$

En particulier,

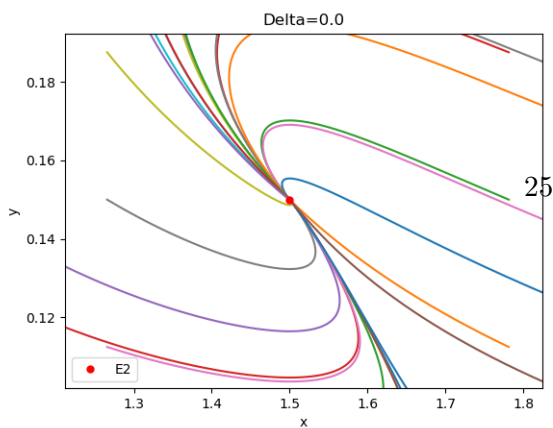
$$J(E_0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}, J(E_1) = \begin{pmatrix} -a & -ba/c \\ 0 & -d + ea/c \end{pmatrix}, J(E_2) = \begin{pmatrix} -cd/e & -bd/e \\ (ae - cd)/b & 0 \end{pmatrix}$$

- $Det(J(E_0)) = -ad < 0$ , donc  $E_0$  est un point selle (donc instable).  
—  $Det(J(E_1)) = a(d - ea/c) < 0$  car  $ae > cd$ , donc  $E_1$  est un point selle (donc instable).  
—  $Tr(J(E_2)) = -cd/e < 0$ ,  $Det(J(E_2)) = d(ae - cd)/e > 0$  car  $ae > cd$ . Donc l'équilibre est stable. De plus, en notant  $\Delta = 4Det - Tr^2 = 4d(ae - cd)/e - c^2d^2/e^2$ , il s'agit d'un noeud si  $\Delta < 0$ , d'un foyer si  $\Delta > 0$ , et on ne peut pas conclure si  $\Delta = 0$  (foyer, ou noeud, ou noeud dégénéré, ou étoile).  
Enfin, posons  $\alpha = ae/(cd) > 1$ . Alors on a un foyer  $\Delta > 0$  ssi  $4(\alpha - 1) > c/e$  ssi  $\alpha > c/(4e) + 1$ . Et idem, noeud ssi  $1 < \alpha < c/(4e) + 1$ .

Noeud et foyer :



Numériquement, on voit que le cas  $\Delta = 0$  est un noeud dégénéré



### Exercice 9: Deux systèmes quelconques

Dresser le portrait de phase des deux systèmes suivants (équilibres, nature et stabilité, isoclines, sens de variation). Lorsque c'est possible, on donnera la direction tangente aux variétés stables et instables au point l'équilibre.

Systeme 1

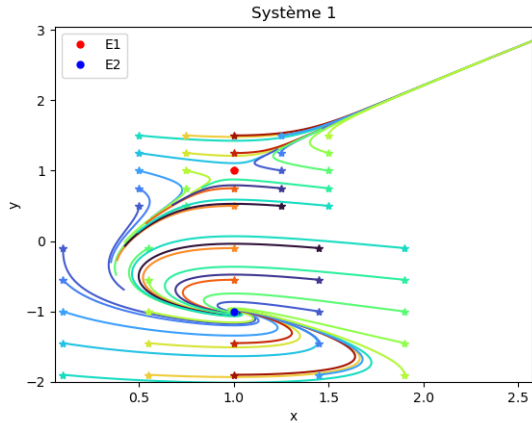
$$\begin{cases} p' = q^2 - p^2, \\ q' = p - 1. \end{cases} \quad (1.10)$$

Systeme 2

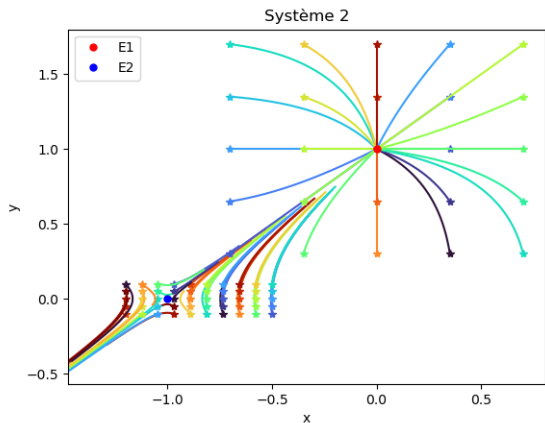
$$\begin{cases} p' = -pq, \\ q' = (1 + p)(1 - q). \end{cases} \quad (1.11)$$

## Correction

Systeme 1 : équilibres  $E_1 = (1, 1)$  et  $E_2 = (1, -1)$ . Ces éq sont hyperbolique et on peut conclure (via la spectre de la jacobienne) qu'ils sont respectivement un point selle et un foyer stable. Les variétés locales stables/instables du point selle sont tangentes aux espaces propres (associés aux deux valeurs propres du linéarisé) translatés en  $(1, 1)$ . Pour le foyer, la variété stable du linéarisé est  $\mathbb{R}^2$ . Donc ici encore la variété stable locale est un voisinage de  $(1, -1)$  dans  $\mathbb{R}^2$  (i.e. un ensemble de  $\mathbb{R}^2$  contenant un ouvert contenant  $(1, -1)$ ) (on ne peut donc pas la "dessiner" : elle entoure complètement l'équilibre).



Systeme 2 : équilibres  $E_1 = (0, 1)$  et  $E_2 = (-1, 0)$ . L'équilibre  $(0, 1)$  est stable et on ne peut pas conclure sur sa nature (foyer ou noeud (normal, dégénéré, ou étoile)).  $(-1, 0)$  est un point selle. Numériquement, on voit que  $(0, 1)$  se comporte une étoile. Les variétés locales stable et instable de  $(-1, 0)$  sont tangentes en ce point aux espaces propres du linéarisé translatés en  $(-1, 0)$  (engendrés par les vect. propres  $(1, -1)$  et  $(1, 1)$ , associés aux vp  $-1$  et  $1$ .)



### Exercice 10: Cas non hyperboliques (centre)

Soit les systèmes

$$\begin{cases} u' = u(u^2 + v^2) - v, \\ v' = v(u^2 + v^2) + u. \end{cases} \quad (1.12)$$

et

$$\begin{cases} u' = -u(u^2 + v^2) - v, \\ v' = v(u^2 + v^2) + u. \end{cases} \quad (1.13)$$

1. Vérifier que, pour chacun des systèmes,  $(0, 0)$  est un équilibre et calculer la jacobienne du système en ce point.
2. Pour chacun des deux systèmes, quelle est la nature de l'origine dans le système linéarisé?
3. Pour chacun des deux systèmes, que peut-on dire de l'équilibre  $(0, 0)$ ?
4. Réécrire le système (1.12) coordonnées polaires  $u = r \cos(\theta)$ ,  $v = r \sin(\theta)$ , c'est à dire  $r = \sqrt{u^2 + v^2}$ ,  $\tan(\theta) = v/u$ , et déterminer la stabilité et la nature de l'équilibre  $(0, 0)$ .

## Correction

1. Trivial
2. Au point d'équilibre, les deux systèmes ont la même matrice jacobienne

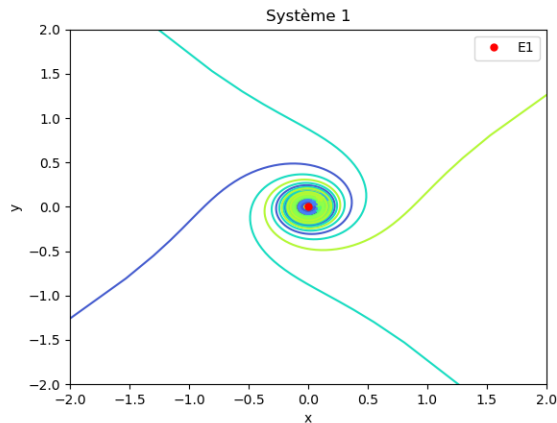
$$\begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

ils correspondent donc à des centres pour le linéarisé, et on ne peut pas conclure sur leur nature et leur stabilité.

3. *Premier système* :  $rr' = xx' + yy' \Rightarrow r' = \dots = r^3$ .

$\tan(\theta) = y/x$  or  $\tan(\theta)' = \frac{\cos(\theta)\theta' + \sin(\theta)\theta'^2}{\cos(\theta)^2} = \theta'/\cos(\theta)^2$  et  $(y/x)' = (y'x - xy')/x^2 = (x^2 + y^2)/x^2 = r^2/(r^2 \cos(\theta)^2) = 1/\cos(\theta)^2$ . D'où  $\theta' = 1$ .

On a donc  $r'(t) = r(t)^3$ ,  $\theta'(t) = 1$ . Donc un foyer instable (solutions qui spiralent dans le sens trigo en s'éloignant). Ce n'est pas très important ici, mais on pourrait noter que la solution de  $r' = r^3$  n'est pas globale (par exemple en la minorant par celle de  $u' = u^2$ , dont on a vu qu'elle explosait en temps fini). Donc on a  $\lim_{t \rightarrow t^*} r(t) = \pm\infty$ .



*Deuxième système* : idem, on trouve  $r' = -r^3$  et  $\theta = 1$ , donc foyer stable, avec oscillations en sens trigo convergeant vers  $(0, 0)$ .

### 1.2.4 3) Fonctions de Liapounov

Cette approche repose sur la construction de *fonctions de Liapounov*. Elle présente plusieurs intérêt. Par exemple cette méthode fonctionne pour des équilibres non hyperboliques. De plus, elle se généralise bien à la dimension infinie. Enfin, elle donne des informations (partielles) sur la taille du bassin d'attraction d'un équilibre asymptotiquement stable, en particulier elle peut être utilisée pour montrer la convergence globale. La difficulté principale est qu'il n'existe pas de méthode générale pour construire ces fonctions, mais plutôt un ensemble de techniques empiriques (que nous ne verrons pas).

#### Définition 1.2.6: Fonction définie positive

Une fonction  $V : U \rightarrow \mathbb{R}$  est définie positive au point  $v \in U$  si  $V(v) = 0$  et  $\forall u \in U \setminus \{v\}, V(u) > 0$ .

Notons qu'une fonction définie positive en  $u^*$  admet, par définition, un minimum strict en  $u^*$ .

#### Théorème 1.2.9: de Liapounov

Soit  $f \in \mathcal{C}^1(U)$ ,  $u^*$  un équilibre de  $u'(t) = f(u(t))$ , un voisinage  $\mathcal{U}$  de  $u^*$  et une fonction  $V : \mathcal{U} \rightarrow \mathbb{R}^+$  de classe  $\mathcal{C}^1$  et définie positive en  $u^*$ . Soit  $W \subset \mathcal{U}$  un voisinage de  $u^*$

- Si  $\forall u \in W \setminus \{u^*\}, \dot{V}(u) = \nabla V(u) \cdot f(u) \leq 0$ , alors  $u^*$  est stable, et on dit que  $V$  est une fonction de Liapounov faible
- Si  $\forall u \in W \setminus \{u^*\}, \dot{V}(u) = \nabla V(u) \cdot f(u) < 0$ , alors  $u^*$  est asymptotiquement stable, et on dit que  $V$  est une fonction de Liapounov forte. Si de plus  $W = \mathbb{R}^n$  et  $\lim_{\|u\| \rightarrow +\infty} V(u) = +\infty$ , alors  $u^*$  est globalement asymptotiquement stable. Plus généralement, si  $\lim V = +\infty$  sur le bord de  $W$ , alors  $u^*$  est globalement (dans  $W$ ) asymptotiquement stable.
- Si  $\forall u \in W \setminus \{u^*\}, \dot{V}(u) = \nabla V(u) \cdot f(u) > 0$ , alors  $u^*$  est instable.

Fin cours 4

#### Définition 1.2.7: Ligne de niveau et ensemble de sous-niveau

Soit  $V : U \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  et soit  $a \in \mathbb{R}$ . On appelle ligne de niveau  $a$  et ensemble de sous-niveau de niveau  $a$  les ensembles

$$L_a = \{x \in \mathcal{U}, V(x) = a\} = V^{-1}(\{a\})$$

et

$$S_a = \{x \in \mathcal{U}, V(x) \leq a\} = V^{-1}(] - \infty, a])$$

Notons que si  $V$  est continue ces ensembles sont fermés (comme images réciproques de fermés)

**Remarque 1.2.12.** — Pour tout  $u_0$ ,  $\dot{V}(\Phi_t(u_0)) = \nabla V(\Phi_t(u_0)) \cdot f(\Phi_t(u_0))$  correspond à la dérivée temporelle  $\frac{dV}{dt}(\Phi_t(u_0))$ , que l'on calcule par dérivation d'une composition de fonctions. Une fonction de Liapounov forte est donc une fonction de classe  $\mathcal{C}^1$

définie positive et qui décroît strictement le long des trajectoires. L'idée fondamentale est que les solutions sont contraintes d'évoluer en traversant les lignes de niveau de  $V$  de l'extérieur vers l'intérieur  $\dot{V} < 0$ , et réciproquement si  $\dot{V} > 0$ .

- Dans les problèmes issues de la physique et des sciences de la vie, on se restreint en général au quadrant positif  $\mathbb{R}_+^n$ , dans ce cas on peut quand même utiliser le théorème, en n'appliquant le résultat qu'à  $\mathbb{R}_+^n$ . En effet, on pourrait étendre le problème à tout  $\mathbb{R}^n$  en le dupliquant par symétrie

**Preuve 1.2.13.** Sans perte de généralité, on peut supposer que  $u^* = (0, 0)$ .

**Stabilité** On veut montrer que  $\forall R > 0, \exists r > 0$  tel que  $u_0 \in B_r \Rightarrow \Phi_t(u_0) \in B_R$ , où  $B_a$  désigne la boule fermée de rayon  $a$  et centre  $0$ .

Spdg on peut également supposer que  $B_R \subset W$ , en effet, si ce n'est pas le cas, il suffit que montrer le résultat pour un  $\tilde{R} < R$  tel que  $B_{\tilde{R}} \subset W$ , et puisque  $B_{\tilde{R}} \subset B_R$  la conclusion reste vraie.

Soit  $R > 0$  tel que  $B_R \subset W$  et soit  $m$  le minimum de  $V$  sur la frontière  $\partial B_R$ , i.e. le cercle de rayon  $R$  et de centre  $0$  ( $m$  existe car  $V$  continue). Soit  $0 < r < R$  tel que  $u \in B_r \Rightarrow V(u) < m$  (cette construction est possible car  $V$  est continue et définie positive en  $u^* = 0$ ). Soit  $u_0 \in B_r$ .

Supposons qu'il existe  $T > 0$  tel que la solution issue de  $u_0$  atteigne le bord de  $B_R$  i.e.  $\forall t < T \|\Phi_t(u_0)\| < R$  et  $\|\Phi_T(u_0)\| = R$ , alors  $V(\Phi_T(u_0)) \geq m$ .

Notons que puisque  $B_R \subset W$ , alors  $\forall t < T \Phi_t(u_0) \in W$ . Puisque  $\dot{V}(u) \leq 0$  sur  $W$  on a  $\forall t < T, V(\Phi_t(u_0)) \leq V(\Phi_0(u_0)) = V(u_0) < m$ . Ainsi  $\Phi_T(u_0) \geq m$  est absurde, donc  $\forall t \geq 0, \Phi_t(u_0) \in B_R$ .

**Stabilité asymptotique (locale)** Le cas précédent montre en particulier que pour  $u_0 \in B_r$ , la solution reste dans le compact  $B_R \subset W \setminus \{u^*\}$ . Puisque  $V > 0$  et  $\dot{V} < 0$  sur  $W$ , alors pour tout  $u_0 \in B_r, t \mapsto V(\Phi_t(u_0))$  (décroissante et minorée) converge vers une limite  $V_l \geq 0$ . Cela implique en particulier que  $\dot{V}(\Phi_t(u_0))$  converge vers  $0$ , or par hypothèse  $\dot{V}(u) = 0$  ssi  $u = u^*$ , donc  $\Phi_t(u_0)$  converge vers  $u^* = 0$ .

**Stabilité asymptotique globale** Soit  $u_0 \in W$ , notons  $V(u_0) = A$ .

Par l'hypothèse  $\lim V = +\infty$ , on sait que l'ensemble  $S_A = \{u \in W, V(u) \leq A\}$  est borné.

Par les mêmes arguments que précédemment, on sait que  $V(\Phi_t(u_0))$  décroît (donc  $\Phi_t(u_0) \in E_A$ ) et converge, ce qui implique en outre que  $\dot{V}(\Phi_t(u_0))$  converge vers  $0$ .

Or le seul point d'annulation de  $\dot{V}$  dans le compact  $S_A$  est  $u^*$ , donc  $\lim \Phi_t(u_0) = u^*$ .

**Instabilité** mêmes idées.

**Remarque 1.2.14.** Sur l'hypothèse  $\lim_{\|u\| \rightarrow +\infty} V(u) = +\infty$  ( $V$  radialement non bornée)

Celle-ci est nécessaire car car le cas contraire  $\dot{V}$  peut s'annuler "sur le bord de  $\mathbb{R}^n$ ".

Exemple Pour le système  $x' = -6x/(1+x^2)^2 + 2y, y' = -(2x+2y)/(1+x^2)^2$ , qui admet un unique équilibre en  $(0,0)$ , on peut montrer que

$$V(x, y) = \frac{x^2}{1+x^2} + y^2 \quad (1.14)$$

est bien une fonction de Lyapunov forte sur  $\mathbb{R}^n$ . En effet on a

$$\dot{V} = -\frac{12x^2 + 4(1+x^2)y^2}{(1+x^2)^4}$$

Cependant, si  $x \rightarrow \pm\infty$  avec  $y$  fixé, on a  $\lim V(x, y) = 1 + y^2 < +\infty$  et les lignes de niveau de  $V$  (pour les niveaux  $\geq 1$ ) ne sont pas refermées. Bien que  $V$  décroisse strictement le long des solutions, pour certaines conditions initiales la solution diverge (voir Figure 1.5).

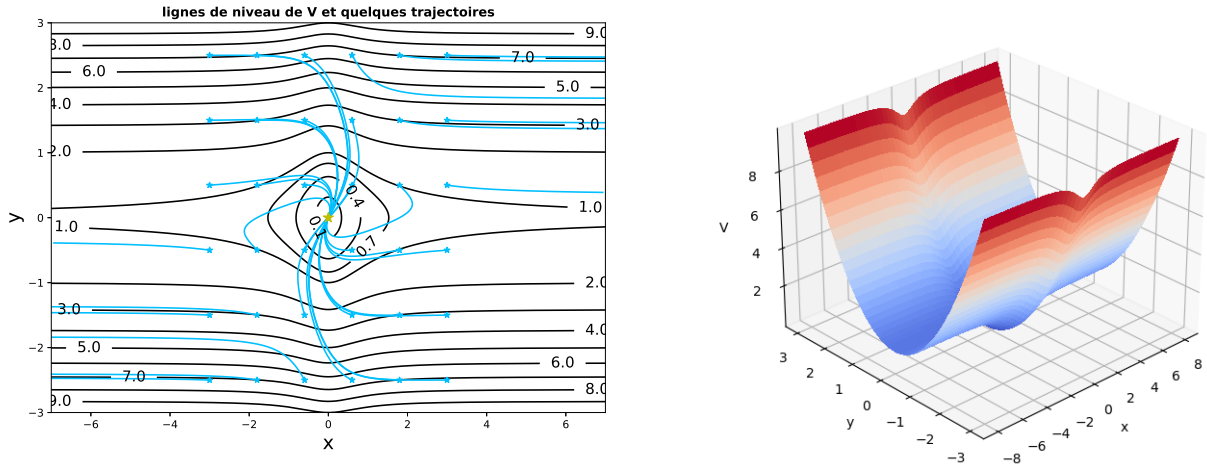


FIGURE 1.5 – (A) Courbes de niveau de  $V$  définie par (1.14) et quelques trajectoires. (B) surface  $V$

### Fin cours 5 sans la preuve

Un autre intérêt des fonctions de Liapounov est d'identifier des ensembles invariants. La proposition suivante dit grosso-modo que les ensembles de sous-niveau d'une fonction de Liapounov sont invariants

#### Proposition 1.2.10: Ensemble invariant

Soit  $\mathcal{W}$  un ouvert de  $U$  et  $V : U \rightarrow \mathbb{R}$  de classe  $\mathcal{C}^1$  tel que  $\dot{V}(u) = \nabla V(u) \cdot f(u) \leq 0$  pour tout  $u \in \mathcal{W}$ . Soit  $a \in \mathbb{R}$  et  $S_a$  l'ensemble de sous-niveau associé pour  $V$ .

Si  $S_a \cap \mathcal{W}$  est fermé, alors  $S_a \cap \mathcal{W}$  est positivement invariant pour le flot. <sup>a</sup>

En particulier, si  $S_a \subset \mathcal{W}$ , alors  $S_a$  est positivement invariant.

<sup>a</sup>  $S_a \cap \mathcal{W}$  fermé n'assure pas que la solution est globale (définie pour tout  $t \geq 0$ ). Elle l'est si on demande  $S_a \cap \mathcal{W}$  compact (condition suffisante mais clairement non nécessaire). Ainsi la solution, captive du domaine invariant est bornée et donc globale (lemme des bouts).

**Remarque 1.2.15. Bassin d'attraction** Dans le cas asymptotiquement stable, le bassin d'attraction de  $u^*$  ne coïncide généralement pas avec l'ensemble sur lequel  $\dot{V} < 0$ .

#### Proposition 1.2.11: Bassin d'attraction

Soit  $V$  une fonction de Liapounov forte pour l'équilibre  $u^*$  (définie positive en  $u^*$ ,  $\dot{V} < 0$  sur  $\mathcal{W} \setminus \{u^*\}$ ) et soit  $a > 0$ .

Si  $S_a \cap \mathcal{W}$  est compact, alors le bassin d'attraction de  $u^*$  contient  $S_a \cap \mathcal{W}$ .

Ainsi on peut obtenir une borne inférieure (au sens de l'inclusion) pour le bassin d'attraction de  $u^*$  en considérant l'intérieur de  $S_{a^*} \cap \mathcal{W}$  où  $a^* = \min\{a > 0, S_a \text{ intersecte la frontière de } \mathcal{W}\}$ ,

dans ce cas  $S_{a^*} \cap W$  n'est plus fermé (car  $W$  est ouvert). Voir exercice "Lyapunov et Bassin d'attraction" du TD3.

### Le principe d'invariance de LaSalle

Le théorème suivant peut permettre de conclure sur la stabilité asymptotique même lorsque  $V$  est une fonction de Liapounov faible, il est également utile pour détecter des cycles limites.

#### Théorème 1.2.12: Principe d'invariance de LaSalle

Soit  $u' = f(u)$  sur  $U \subset \mathbb{R}^n$  satisfaisant les hyp. de Cauchy-Lipschitz.

Soit  $\mathcal{U} \subset U$  ouvert et  $V$  une fonction définie sur  $\mathcal{U}$  de classe  $\mathcal{C}^1$  et telle que  $\dot{V} \leq 0$ . Soit  $K \subset \mathcal{U}$  compact et positivement invariant par le flot.

On note  $L$  le plus grand ensemble (au sens de l'inclusion) positivement invariant inclus dans  $\{x \in K, \dot{V}(x) = 0\}$ . Alors pour tout  $u_0 \in K$ ,  $\Phi_t(u_0)$  converge<sup>a</sup> vers  $L$

a. au sens  $\inf_{l \in L} \|\Phi_t(u_0) - l\| \rightarrow 0$

Notons qu'on ne demande pas à la fonction  $V$  d'être définie positive.

#### Corollaire 1.2.13

En particulier, si  $\{u^*\}$  est le seul espace positivement invariant sur lequel  $\dot{V}$  s'annule,  $u^*$  est attractif.

Enfin, au delà des théorèmes ci-dessus, l'approche consistant à utiliser une fonction  $V$  strictement croissante/décroissante le long des trajectoires sur un domaine peut permettre de mieux comprendre le comportement des solutions d'une EDO. Par exemple, si  $\dot{V} > 0$  sur un domaine, on sait que sur ce domaine les solutions évoluent dans une direction selon laquelle  $V$  est strictement croissante. Cette approche est notamment utilisée pour identifier des "pièges à orbites", i.e. des ensembles invariants, éventuellement attractants, sur lesquels appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson. **fin cours 6 (avec preuve Liapounov)**

### Exercice 11: Conservation des centres

Soit le système

$$\begin{cases} x' = 2y, \\ y' = 2x - 3x^2. \end{cases} \quad (1.15)$$

1. Trouver les équilibres et déterminer, lorsque c'est possible, leur stabilité et leur nature.
2. Montrer que pour tout  $r \in \mathbb{R}$ ,  $I : (x, y) \mapsto x^2 - x^3 - y^2 + r$  est une intégrale première de (1.15).
3. Montrer que l'un des équilibres du système non linéaire (1.15) est un centre. Pour simplifier les calculs, on pourra choisir d'utiliser une intégrale première prenant la valeur 0 en ce point.

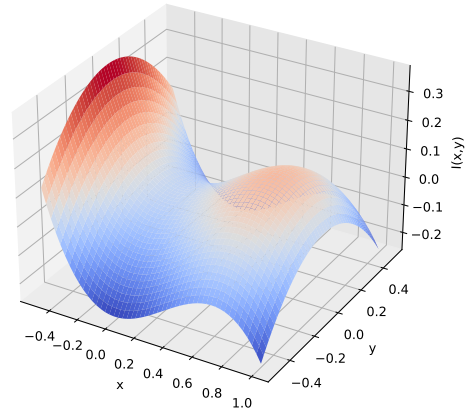
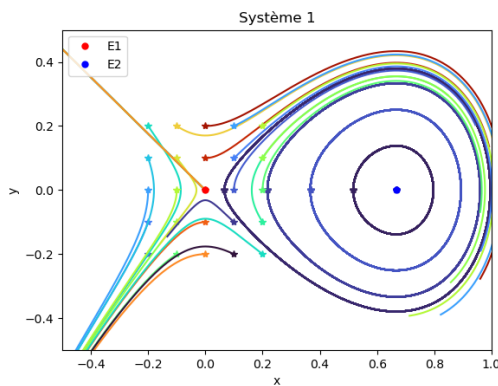
## Correction

1.  $e_1 = (0, 0)$  et  $E_2 = (2/3, 0)$ . Le premier est un point selle, le second donne un centre pour le linéarisé (donc un équilibre non hyperbolique et on ne peut pas conclure sur la stabilité de  $E_2$ ).
2. On vérifie facilement l'EDP  $\partial_x I x' + \partial_y I y' = 0$ .
3. On prend par exemple  $r = 0$ . On va montrer que  $(2/3, 0)$  est un extremum (en l'occurrence, un maximum) local strict de  $I$ . Il suffit pour cela de montrer que c'est un point d'annulation du gradient de  $I$  et que les valeurs propres de sa matrice Hessienne sont  $< 0$  (*Rightarrow* I stri. concave au voisinage de ce point).

$\nabla I(x, y) = (2x - 3x^2, -2y)$  s'annule bien.

$H_I(x, y) = \begin{pmatrix} 2 - 6x & 0 \\ 0 & -2 \end{pmatrix}$ , donc au point  $(2/3, 0)$  les valeurs propres sont égales à  $-2 < 0$ . Donc  $I$  atteint un maximum stric local en  $(2/3, 0)$ , ainsi les courbes de niveau de  $I$ , au voisinage de  $(2/3, 0)$  se referment autour de  $(2/3, 0)$  et elles correspondent à des orbites de solutions périodiques.

Les figures suivantes servent à illustrer ce résultat. La première présente quelques trajectoires caractéristiques (= plan de phase). La seconde correspond à la surface d'équation  $z = I(x, y)$  et permet de comparer les lignes de niveau de  $I$  aux trajectoires.



## Exercice 12: Lyapunov 1

Etudier la stabilité des équilibres du système suivant, d'abord avec la linéarisation, puis en utilisant le théorème de Liapounov avec la fonction  $V$  ci-dessous.

$$\begin{cases} x' = -x - 2y^2, \\ y' = 2xy - y^3. \end{cases} \quad (1.16)$$

$$V(x, y) = 2(x^2 + y^2)$$

### Correction

$(0, 0)$  seul équilibre. La jacobienne prévoit une vallée, donc non hyperbolique, pas de conclusion.

On a une Lyapunov forte sur  $\mathbb{R}^2$  car  $\dot{V} = -4(x^2 + y^2)$  et  $V$  est bien radialement non bornée. donc l'origine est glob ass stab stable.

### Exercice 13: Lyapunov 2 + LaSalle (corollaire)

Montrer que l'EDO du second ordre suivante  $u'' + 6u^2u' + u = 0$  peut se réécrire sous la forme d'un système de deux EDO du premier ordre

$$\begin{cases} u' = \dots, \\ v' = \dots \end{cases} \quad (1.17)$$

Chercher ses équilibres et étudier leur stabilité, d'abord avec la linéarisation, puis en considérant la fonction  $L$  ci-dessous.

$$L(u, v) = u^2 + v^2$$

### Correction

Transformation classique : on pose  $v = u'$  et on obtient

$$\begin{cases} u' = v, \\ v' = -u - 6u^2v. \end{cases} \quad (1.18)$$

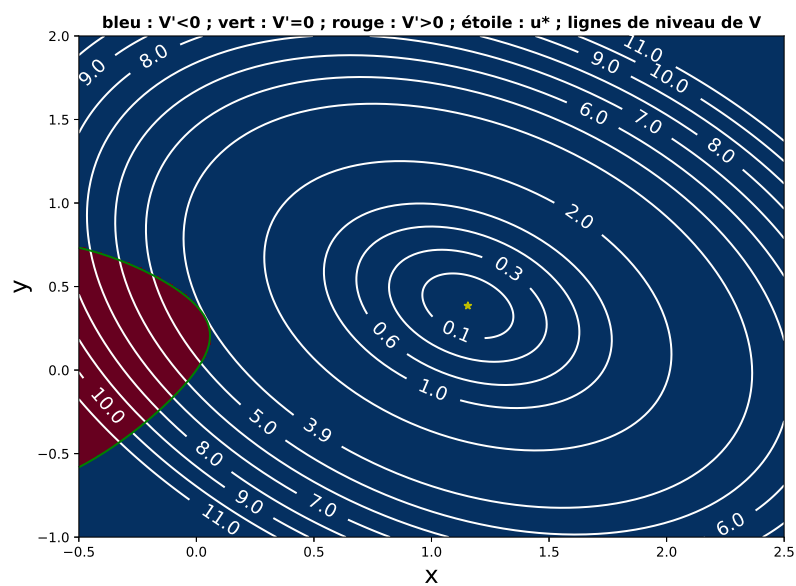
$(0, 0)$  est le seul équilibre. La jacobienne prévoit un centre, donc non hyperbolique, pas de conclusion.

On a une Liapounov faible sur  $\mathbb{R}^2$  car  $\dot{V} = -12x^2y^2$  donc l'origine est stable (Liapounov). De plus,  $u^* = (0, 0)$  est le seul invariant dans l'ensemble des points d'annulation de  $\dot{V}$ , donc l'origine est glob ass stab stable (LaSalle), avec localement une allure de foyer.

### Exercice 14: Lyapunov et Bassin d'attraction

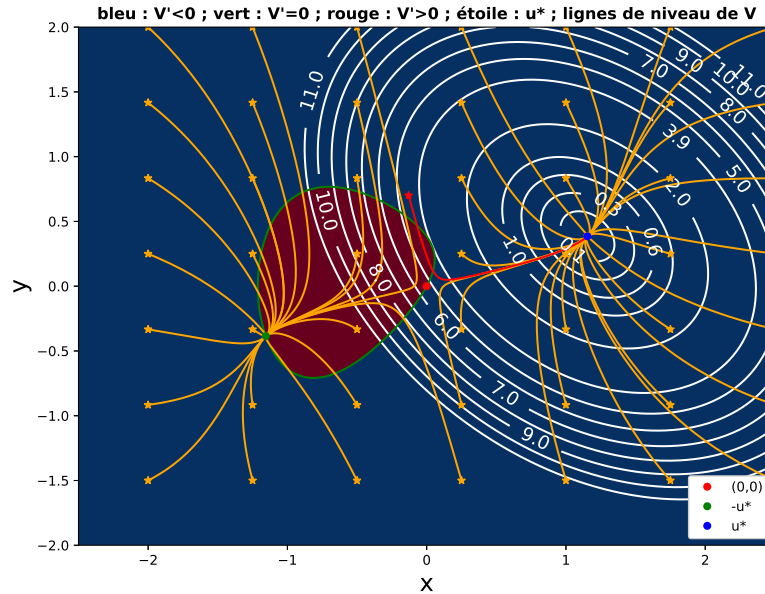
$$\begin{cases} x' = x - x^3 + y, \\ y' = x - 3y. \end{cases} \quad (1.19)$$

1. Montrer que (1.19) a exactement 3 équilibres, dont un seul dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , que l'on notera  $u^* = (x^*, y^*)$
2. Déterminer leur stabilité locale
3. Montrer que  $V : (x, y) \mapsto ((x - x^*) + (y - y^*))^2 + 2((x - x^*)^2 + (y - y^*)^2)$  est définie positive en  $u^*$ .
4. En utilisant la figure 4, que peut-on dire de la stabilité de  $u^*$  et de son bassin d'attraction.



## Correction

1.  $e_0 = (0, 0)$ ,  $(-2/\sqrt{3}, -2/(3\sqrt{3}))$  et  $u^* = (2/\sqrt{3}, 2/(3\sqrt{3}))$
2. Noeud pour  $u^*$ , ( $\det > Tr^2/4 > 0$ ) et  $(0, 0)$  est un point selle
3.  $V$  clairement nulle en  $u^*$  et clairement  $> 0$  sur  $\mathbb{R}^2 \setminus \{u^*\}$ .
4.  $u^*$  est loc. as. stab. car  $V' < 0$  sur un voisinage, donc  $V$  est une fonction de Lyapunov forte. De plus, on peut assurer que le bassin d'attraction de  $u^*$  est plus grand (au sens de l'inclusion) que l'intérieur de la ligne de niveau 3.9. On ne peut pas dire mieux. La figure ci-dessous montre que le bassin est plus grand. La trajectoire tracée en rouge illustre même que le bassin contient une partie de la région où  $\dot{V} > 0$ . Sur la figure, on voit les équilibres  $(0, 0)$  et  $-u^*$  (point-selle et noeud) à titre indicatif. Par définition de  $\dot{V}$ , il est normal que  $\dot{V} = 0$  en ces points. En revanche ils ne correspondent pas à des minimums locaux de  $V$  et on ne peut pas utiliser la fonction  $V$  pour déterminer, par exemple, le bassin d'attraction de  $-u^*$  (il faudrait trouver une autre fonction, qui soit de Liapounov pour  $-u^*$ ).



### Exercice 15: Lyapunov et LaSalle

1. En linéarisant, montrer que le système suivant possède un unique équilibre, qui est localement asymptotiquement stable

$$\begin{cases} x' = y, \\ y' = -x - (1 - x^2)y. \end{cases} \quad (1.20)$$

2. Montrer que pour cet équilibre la fonction  $V : (x, y) \mapsto x^2 + y^2$  est une fonction de Liapounov faible, en précisant le domaine  $\mathcal{W}$  sur lequel  $\dot{V} \leq 0$ .
3. Soit  $a > 0$ , on note  $D_a$  le disque fermé de centre  $(0, 0)$  et de rayon  $a$ . Montrer que si  $a < 1$ ,  $D_a$  est invariant par le flot de l'EDO.
4. En conclure que  $\forall a > 0$ ,  $D_a$  est inclus dans le bassin d'attraction de  $(0, 0)$ . *indic : utiliser LaSalle. La proposition du cours relative aux bassins d'attraction n'étant valable que pour les fonctions de Liapounov fortes.*

### Correction

Seul équilibre est  $(0, 0)$ , c'est un foyer stable pour le linéarisé, donc un équilibre hyperbolique, donc c'est un foyer stable.

$V$  est une fonction de Liapounov faible car  $\forall (x, y) \in \mathbb{R}^2$ ,  $\dot{V} = -2y^2(1 - x^2)$ . Ainsi  $\dot{V} \leq 0$  sur  $\mathcal{W} = [-1, 1] \times \mathbb{R}$ , et s'annule ssi  $y = 0$  ou  $x = \pm 1$ .

Pour tout  $a > 0$ ,  $D_a$  coïncide avec l'ensemble de sous-niveau  $S_{a^2} = \{(x, y), x^2 + y^2 \leq a^2\}$ . On a  $\dot{V} \leq 0$  sur  $\mathcal{W}$  et, pour tout  $a \in ]0, 1[$ ,  $D_a = S_{a^2} \subset \mathcal{W}$ , donc  $D_a \cap \mathcal{W} = S_{a^2} \cap \mathcal{W} = D_a$  (qui est fermé). Ainsi  $D_a$  est positivement invariant pour le flot (Proposition "Ensembles invariants")

$D_a$  est un compact invariant,  $\dot{V} \leq 0$  sur  $\mathcal{W}$  (donc sur son intérieur  $\mathcal{U} = \overset{\circ}{D}_a$ ) et  $D_a \subset \overset{\circ}{\mathcal{W}}$ . De plus  $\{(0, 0)\}$  est le seul invariant dans l'ensemble des points d'annulation de  $\dot{V}$  dans  $D_a$  ( $\{x \in D_a, \dot{V}(x) = 0\} = \{(x, 0), x \in ]-a, a[)\}$ ). En effet, si  $x(t) \neq 0$  et  $y(t) = 0$ , alors  $y'(t) \neq 0$  et donc on n'a pas  $\forall s \geq t, y(s) = 0$ . Par application du principe d'invariance de LaSalle,  $K = D_a$  est dans le bassin d'attraction de  $(0, 0)$ .

# Chapitre 2

## Théorie des bifurcations

Dans cette section, on considère l'équation autonome où le champ de vecteur  $f : U \times I \rightarrow \mathbb{R}^n$ , avec  $U \subset \mathbb{R}^n$  et  $I$  un intervalle de  $\mathbb{R}$ , dépend de manière  $\mathcal{C}^1$  d'un paramètre  $r \in R$ ,

$$u'(t) = f(u(t), r), \quad u(0) = u_0 \in U.$$

On a vu (théorème du flot) que dans ce cas le flot est lui même de classe  $\mathcal{C}^1$  par rapport à  $r$ .

### Définition 2.0.1: Bifurcation

On dit que l'équation différentielle  $u' = f(u, r)$  admet une bifurcation au point  $(x^*, r^*)$  si la variation du paramètre  $r$  (appelé *paramètre de bifurcation*) au voisinage de  $r^*$  (le **point de bifurcation**) provoque un changement topologique du portrait de phase au voisinage de  $x^*$ .

Le graphe représentant la valeur et la stabilité des équilibres et cycles limites du système en fonction du paramètre de bifurcation s'appelle **diagramme de bifurcation**

**Remarque 2.0.1.** *Comme on l'a vu, si  $f$  est  $\mathcal{C}^1$ , localement, un équilibre hyperbolique ne change pas de stabilité (continuité des valeurs propres par rapport au paramètre  $r$ ). Un changement de stabilité passe donc toujours par un état non hyperbolique.*

## 2.1 En dimension 1

En dimension 1 une bifurcation correspond à l'apparition, la disparition ou le changement de stabilité d'un équilibre de l'équation différentielle.

En 1D on définit quatre types de bifurcations (les autres bifurcations possibles en sont des variations).

### 2.1.1 Bifurcation Col-Noeud

Elle correspond à la réunion d'un équilibre instable et d'un équilibre stable, qui s'annulent l'un l'autre.

La forme typique, dite *normale*, de la bifurcation col-noeud en dimension 1, avec bifurcation en  $r = 0$  est

$$x'(t) = f(x(t), r) = r + x(t)^2 \tag{2.1}$$

Cette équation possède

- 0 équilibre si  $r > 0$
- l'unique équilibre  $x^* = 0$  si  $r = 0$
- deux équilibres  $x_1^* = \sqrt{-r}$  et  $x_2^* = -\sqrt{-r}$  si  $r < 0$

De plus, une rapide analyse de la fonction  $f$  dans les trois cas de figure donne la stabilité de  $x^*$ ,  $x_1^*$  et  $x_2^*$ , comme sur la figure 2.1

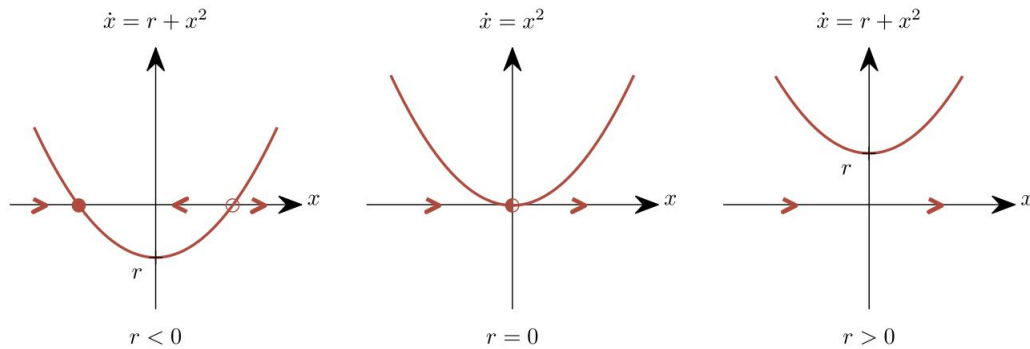


FIGURE 2.1 – Analyse de stabilité pour l'équation (2.1). Crédit T. Dauxois

Le diagramme de bifurcation est donc celui de la figure 2.2, avec un point de bifurcation en  $r = 0$ ,

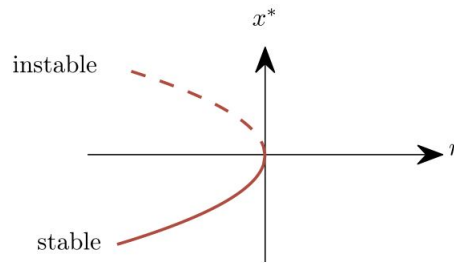


FIGURE 2.2 – Bifurcation col-noeud. Crédit T. Dauxois

Le nom "col-noeud" vient de la version 2D de cette bifurcation, que l'on verra plus tard.

On parle de bifurcation col-noeud quel que soit la valeur des équilibres et leurs positions relatives (l'équilibre stable peut-être plus grand que l'équilibre instable etc.)

Le phénomène inverse peut également se produire : une paire d'équilibre de stabilités contraires peut apparaitre en un point de l'espace des phases, on parle de bifurcation col-noeud inverse. C'est le cas de l'équation  $x' = r - x^2$ , associée au diagramme de bifurcation suivant (figure 2.3)

### 2.1.2 Bifurcation fourche

Lors d'une bifurcation fourche, le changement de stabilité d'un équilibre s'accompagne de l'apparition/la disparition de deux équilibres.

On distingue la bifurcation fourche surcritique (apparition ou disparition de deux équilibre stables) de la fourche sous-critique (apparition ou disparition de deux équilibres instables).

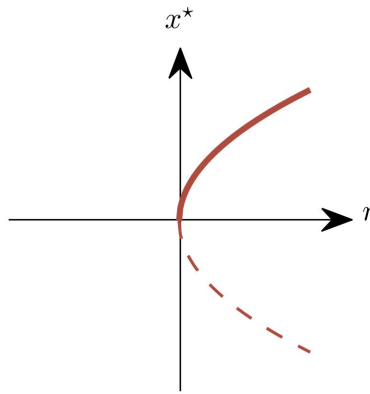


FIGURE 2.3 – Bifurcation col-noeud inverse. Crédit T. Dauxois

La forme normale de la bifurcation fourche surcritique est

$$x' = rx - x^3 \tag{2.2}$$

. L'analyse de la fonction  $f$  et le diagramme de bifurcation (en  $r = 0$ ) correspondant sont illustrés par la figure 2.4.

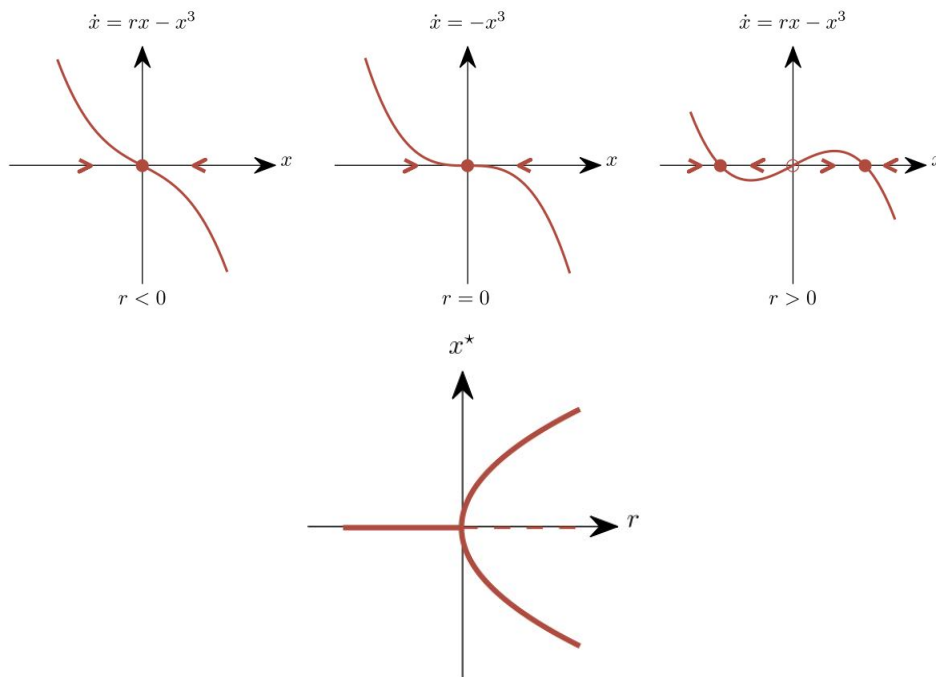


FIGURE 2.4 – Analyse de stabilité pour l'équation (2.2) et diagramme de la bifurcation fourche sur-critique. Crédit T. Dauxois

La forme normale de la bifurcation sous-critique est  $x' = rx + x^3$ , au point  $r = 0$  et son diagramme de bifurcation est donné par la figure 2.5

fin cours 7 22 octob

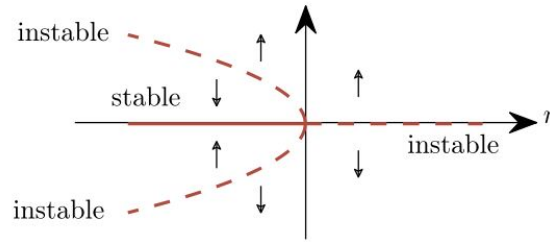


FIGURE 2.5 – Bifurcation fourche sous-critique. Crédit T. Dauxois

### 2.1.3 Bifurcation transcritique

Lors d'une bifurcation transcritique, deux équilibres se rencontrent et *échangent* leur stabilité.

Sa forme normale est donnée par

$$\dot{x}(t) = rx(t) - x(t)^2$$

L'analyse du champ de vecteur et le diagramme de bifurcation associés sont donnés par la figure 2.7.

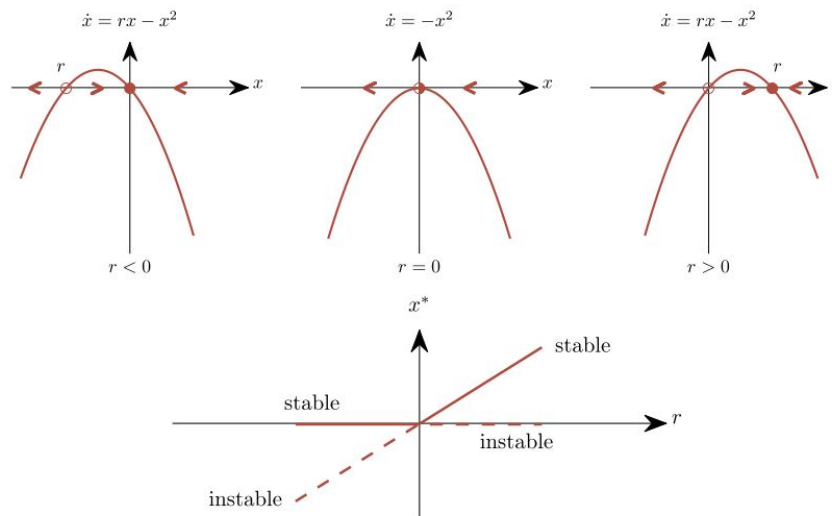


FIGURE 2.6 – Bifurcation transcritique. Crédit T. Dauxois

### 2.1.4 Bifurcation linéaire (ou verticale)

Elle correspond simplement au changement de stabilité d'un équilibre, sans création de nouveaux équilibres (sauf au point de bifurcation), sa forme normale est  $\dot{x} = rx$ .

### 2.1.5 Commentaire

1. Dans  $\mathbb{R}$  toutes les bifurcations sont équivalentes à celles présentées précédemment (à translation et déformation près, par exemple pour la fourche on peut imaginer une

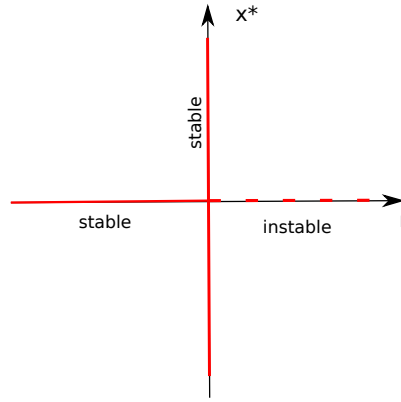


FIGURE 2.7 – Bifurcation linéaire (tout l’axe des ordonnées est constitué d’équilibres stables lorsque  $r = 0$ )

fonction  $f$  telle que les deux équilibres qui apparaissent soient des shunts, etc.)

2. On peut aussi considérer des cas un peut originaux tel que  $x' = -1 + rx$ .

Cette équation présente un comportement singulier en  $r = 0$  puisqu’on passe d’un équilibre stable ( $r < 0$ ) à un équilibre instable ( $r > 0$ ), avec disparition de l’équilibre au point  $r = 0$ . Ce n’est pas *stricto sensu* une bifurcation puisque la définition formelle impose qu’une bifurcation ait lieu en un point  $r^*, x^*$ , avec un changement topologique au voisinage de  $x^*$ , mais ici il n’y a pas d’équilibre  $x^*$  pour la valeur  $r^* = 0$ . En particulier, on n’a pas continuité de la valeur d’équilibre vis à vis de  $r$ , ni passage par un état non hyperbolique. C’est une affaire de définition, on aurait tout aussi bien pu considérer qu’il s’agit d’une bifurcation, pour laquelle il y a apparition ou disparition d’un équilibre. Du point de vue géométrique, un équilibre étant un point d’intersection du graphe de  $f$  avec l’axe des abscisses, l’apparition d’un unique équilibre se fait nécessairement au voisinage de  $\pm\infty$ .

### 2.1.6 Le phénomène d’hystérèse

Dans certains cas, un changement continu de la valeur du paramètre de bifurcation produit une bifurcation discoutinue (aussi appelées *catastrophes*) telle que même si celui-ci retourne à sa valeur initiale, le système dynamique ne retrouve pas son état d’origine. On parle alors d’**hystérèse**, ou *hystérésis*.

Un exemple illustré par la figure 2.9. Dans cette situation, un écosystème est soumis à une pression environnementale (rejets liés à l’industrie et à l’agriculture). La santé du système est mesurée par son niveau de végétation et phytoplanctons. Si la pression initiale est faible, le système est sain (situation a). Sous une pression environnementale modérée, et sans intervention extérieure, le système se dégrade de façon continue mais reste sain (situation b). À ce stade, une modification du système (par exp. suppression ou introduction de végétation) peut le placer dans le bassin d’attraction d’un équilibre sain ou dégradé, et le système s’y maintiendra (flèche orange). Une forte pression pousserait le système à rejoindre l’équilibre dégradé (situation e) et un retour à une pression intermédiaire ne permet pas de retrouver un environnement sain, il faut pour cela retrouver une pression très faible (situation a).

Finalement, la *trajectoire* du système n’est pas la même selon le sens dans lequel on fait varier le paramètre de bifurcation.

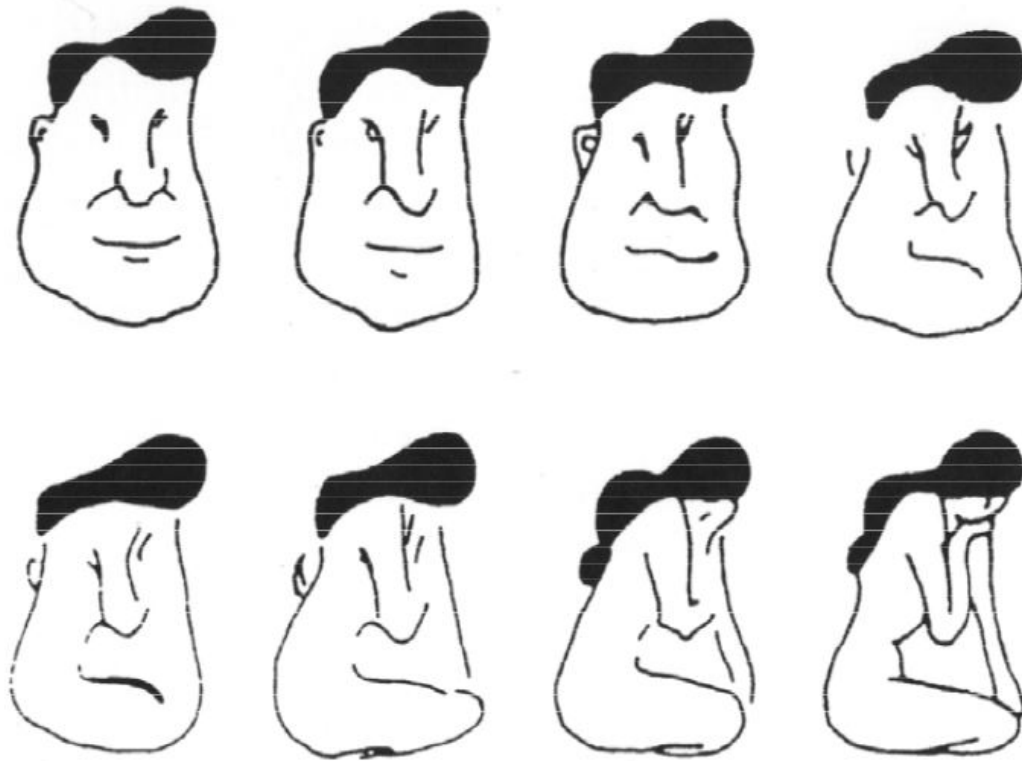


FIGURE 2.8 – Hystérèse de perception. Le point de bifurcation dépend du sens de lecture.  
 Source : Thomas Ditzinger 2010, Nonlinear Dynamics in human behavior

Les phénomènes d'hystérèse résultent de boucles de rétroaction qui maintiennent le système dans son état actuel (cercles vertueux/vicieux).

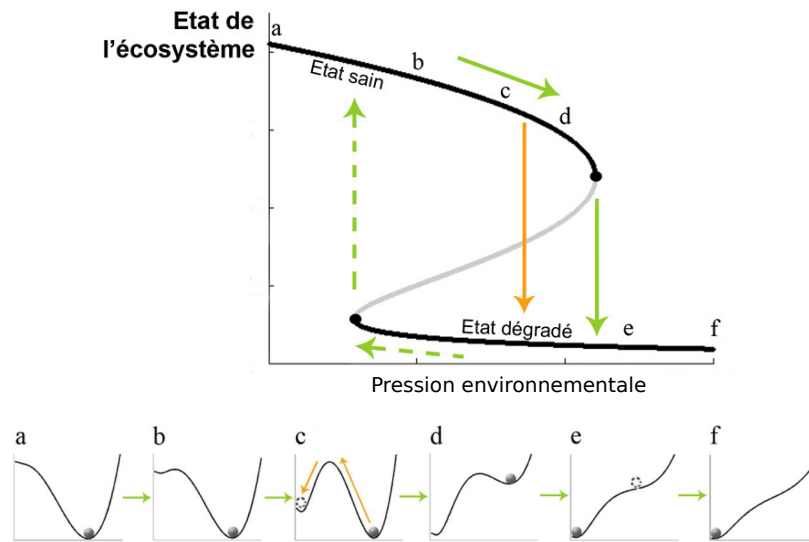


FIGURE 2.9 – Source : Sonia Kéfi, *Écosystèmes et transitions catastrophiques*

**Remarque 2.1.1.** Ce phénomène d’alternance entre deux états stables peut être irréversible si le paramètre de bifurcation ne peut pas (physiquement) excéder certaines valeurs, comme illustré par la figure 2.10.

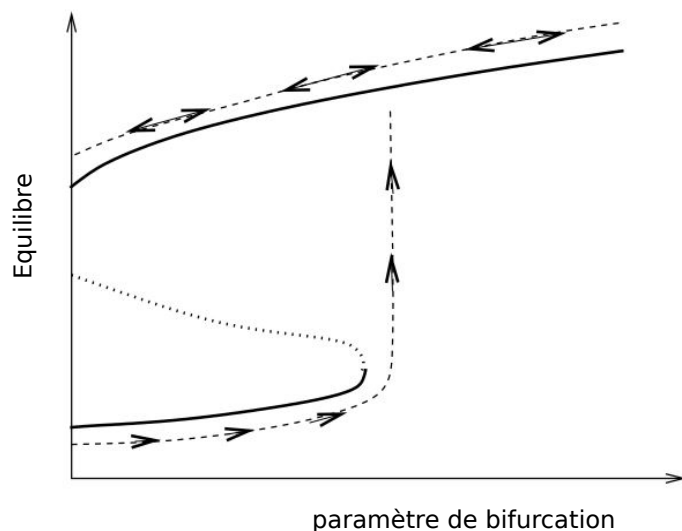


FIGURE 2.10 – Hystérèse irréversible

#### Exercice 16

Dresser le diagramme de bifurcation pour l'équation  $x' = f(x, r) = r + x - x^3$  qualitativement (i.e. sans calculer explicitement la valeur des équilibres). Identifier les types de bifurcation et justifier qu'on a une situation d'hystérèse

#### Correction

On cherche les solutions de  $x - x^3 = -r$ , pour ça on peut étudier la fonction  $g : x \mapsto x - x^3$  pour déterminer ses intersections avec la droite d'ordonnée  $r$ , et selon la position du graphe de  $g$  par rapport à cette droite (ou selon le signe de  $f' = g'$ ) on en déduira la stabilité des équilibres. Soit directement avec ce qu'on sait des fonctions  $x$  et  $x^3$ , soit en s'aidant d'un tableau de variation on trouve que  $\lim_{-\infty} g(x) = +\infty$ ,  $\lim_{+\infty} g(x) = -\infty$ ,  $g(x) = 0$  en  $x = -1, 1$  et  $0$ . La fonction  $g$  est strictement décroissante jusqu'en  $x = -1/\sqrt{3}$ , puis stric. croissante jusqu'en  $x = 1/\sqrt{3}$ , puis stric. décroissante. Et aux points d'inflexion  $g$  vaut  $\pm 2/(3\sqrt{3})$ .

Donc pour  $r > 2/(3\sqrt{3})$ , unique équilibre, qui est  $> 1$  et stable car  $g'(x) = f'(x) < 0$  pour tout  $x > 1$  (ou encore car  $g > -r$  à gauche de l'équilibre et  $< 0$  à sa droite). Pour  $-2/(3\sqrt{3}) < r < 2/(3\sqrt{3})$  trois équilibres (stable, instable, stable). Pour  $r < -2/(3\sqrt{3})$  un seul équilibre stable. Enfin en  $r = \pm 2/(3\sqrt{3})$  on a des shunts positifs et négatifs.

On a deux donc bifurcations col-noeud, et une hystérèse évidente (cf. exemple du cours). Voir figure 2.11

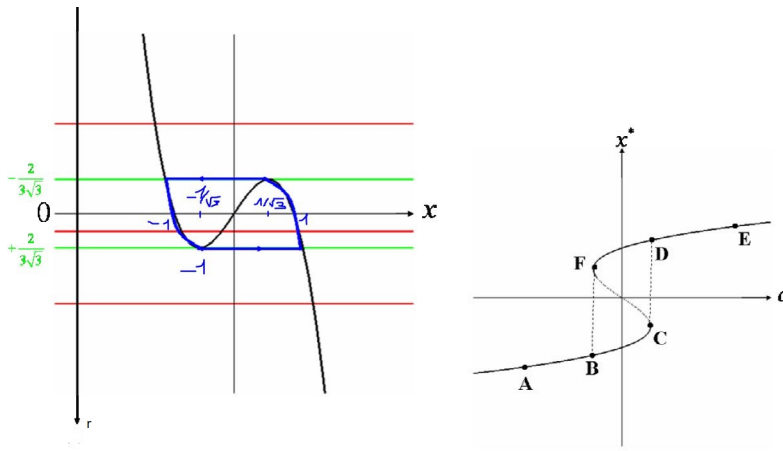


FIGURE 2.11 – Graphe de la fonction  $g$  et diagramme de bifurcation, avec hystérèse selon le cycle  $ABCDE$  ou  $EDCBA$ . Source S. Charles.

### Exercice 17

Dresser le diagramme de bifurcation pour l'équation  $x' = (x^2 + r)(x - r)$  en indiquant les types de bifurcation.

### Correction

les équilibre sont sur la droite  $x^* = r$  ainsi que sur la parabole  $x^* = \pm\sqrt{-r}$ , pour  $r \leq 0$ . Il faut faire l'étude de stabilité en étudiant le signe de  $f$  de part et d'autre des équilibres. Cela demande de faire une disjonction des cas, selon le signe de  $x^2 + r$  et de  $x - r$ . Le tout est récapitulé par la figure 2.12

On a donc une transcritique en  $r = -1$  autour de l'équilibre  $x^* = -1$  et une fourche sous-critique en  $r = 0$  autour de l'équilibre  $x^* = 0$ .

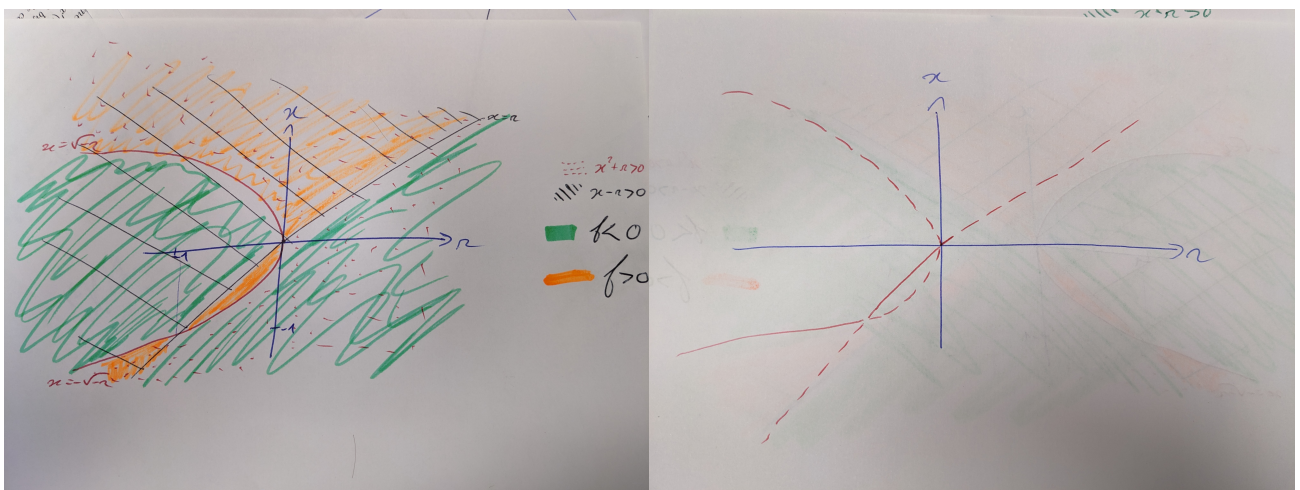


FIGURE 2.12 – signe de  $f(x, r)$  par zones et diagramme des deux bifurcations

### Exercice 18

L'équation ci-dessous modélise la taille d'une population de poisson dans un bassin dont on prélève à chaque instant une quantité donnée de poissons

$$x'(t) = kx\left(1 - \frac{x}{C}\right) - r$$

Dresser le diagramme de bifurcation vis à vis du paramètre  $r$  ( $k$  et  $C$  sont supposés  $> 0$ ). Discuter la validité biologique/physique de ce modèle.

L'équation suivante modélise le même problème mais où on prélève à chaque instant une *proportion* donnée de poissons

$$y'(t) = ky\left(1 - \frac{y}{C}\right) - ry$$

Dresser le diagramme de bifurcation vis à vis du paramètre  $r$  ( $k$  et  $C$  sont supposés  $> 0$ ).

### Correction

Pour  $x$ , un col noeud en  $r = kC/4$ . avec équilibres  $x_1^* = \frac{kC - \sqrt{c^2k - 4rkC}}{2k}$  instable et  $x_2^* = \frac{kC + \sqrt{c^2k - 4rkC}}{2k}$  stable, qui donne donc une parabole renversée, qui intersecte l'axe des ordonnées en 0 et en  $C$  et qui a sont point d'inflexion en  $r = kC/4$  (où  $x^* = C/2$ ). Physiquement, donne des populations négatives si  $r > kC/4$  ou si  $0 < r \leq 4C/4$  et  $x_1^*$ . Pour  $y$  une transcritique en  $r = k$ , avec équilibres  $x^* = 0$  et  $x^* = C - Cr/k$ .  $x^* = 0$  instable puis stable, réciproquement pour l'autre équilibre..

### Exercice 19

Un gène soumis à une boucle de rétroaction positive : le produit de ce gène (ARNm ou protéine) favorise la transcription de ce même gène. Par ailleurs, le produit est dégradé à taux constant. On considère donc l'équation suivante  $x'(t) = \frac{x^2}{1+x^2} - rx$ .

Dresser le diagramme de bifurcation en indiquant les types de bifurcation. La nature du problème appelle à ne considérer que le cas  $r \geq 0$ , mais on traitera le cas général  $r \in \mathbb{R}$ .

### Correction

Bifurcation transcritique en  $r = 0$ , où l'équilibre trivial passe de instable à stable, avec un shunt positif en 0.

Egalement une bif col noeud en  $x = 1/2$  et une autre en  $x = -1/2$ .

Notoirement, en  $r = 0$  on a une sorte de "bifurcation à l'infini", avec apparition d'un éq en  $+\infty$  pour  $r > 0$  et en  $-\infty$  pour  $r < 0$ . Ce n'est pas à proprement parler une bifurcation.

## 2.2 Bifurcations en dimension $n = 2$

On considère le système

$$\begin{cases} x' = f(x, y, r), \\ y' = g(x, y, r) \end{cases} \quad (2.3)$$

### 2.2.1 Bifurcation d'équilibres

En dimension 2, comme en dimension supérieure, les bifurcations liées à l'apparition/disparition/changement de stabilité des équilibres sont similaires à celles observées en dimension 1. En effet, on cherche les façons dont deux courbes isoclines (courbes) peuvent se croiser, ce qui est équivalent à chercher les façons dont une fonction scalaire peut s'annuler. Elles peuvent donc se ramener à un des quatre types suivants

**Bifurcation col-noeud** Deux exemples de col-noeud (inverses) :

$$x' = r - x^2, \quad y' = -y$$

et

$$x' = r + x^2, \quad y' = y$$

Le premier cas correspond à un col-noeud inverse pour lequel un col et un noeud stable apparaissent.

Remarque : au point de bifurcation, l'équilibre est non hyperbolique et dans cet exemple on étudie facilement sa stabilité.

Le second cas, à un col-noeud inverse avec apparition d'un col et d'un noeud instable.

Dans tous les cas, une bifurcation col-noeud se ramène à la topologie illustrée par la Figure 2.13, avec tous les sens de variation imaginables de part et d'autre des isoclines.

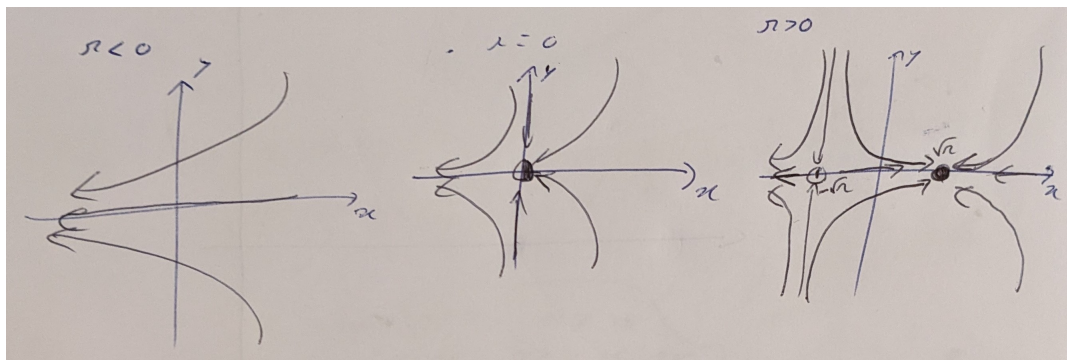


FIGURE 2.13 – Une bifurcation col-noeud (inverse) en 2D

Comme il est difficile de représenter le diagramme de bifurcation dans  $\mathbb{R}^2$ , on représente généralement la valeur d'une seule des coordonnées des équilibres (ici, on retrouve la Figure 2.3 en ne représentant que la coordonnée  $x$ ).

Cette bifurcation, ainsi que les deux suivantes est extrêmement liée à la dimension 1.

**Bifurcation transcritique** Une forme normale pour la bifurcation transcritique est

$$x' = rx - x^2, \quad y' = -y$$

Elle correspond à la rencontre d'un point selle et d'un noeud stable, qui "échangent" leur stabilité (Figure 2.14).

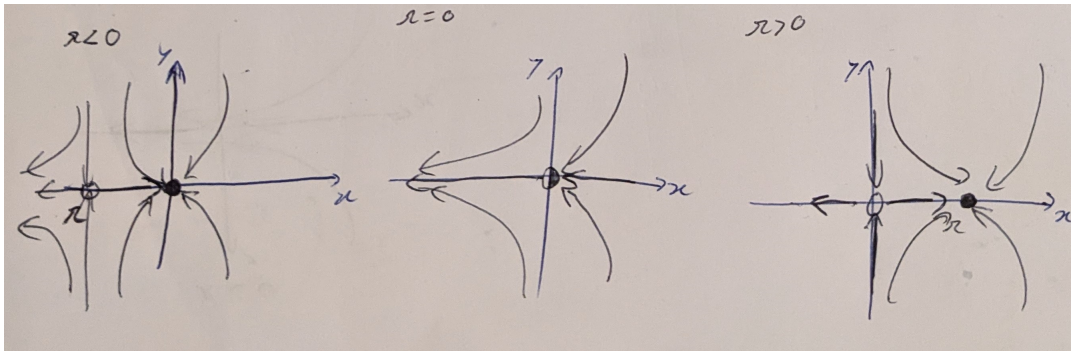


FIGURE 2.14 – Une bifurcation transcritique en 2D

Le diagramme de bifurcation (en ne représentant que la composante  $x$ ) est identique à la dimension 1.

**Bifurcation fourche** Une forme normale pour la bifurcation fourche surcritique est

$$x' = rx - x^3, \quad y' = -y$$

Elle correspond à la déstabilisation d'un noeud stable en point selle, accompagnée de l'apparition de deux noeuds stables (Figure 2.15).

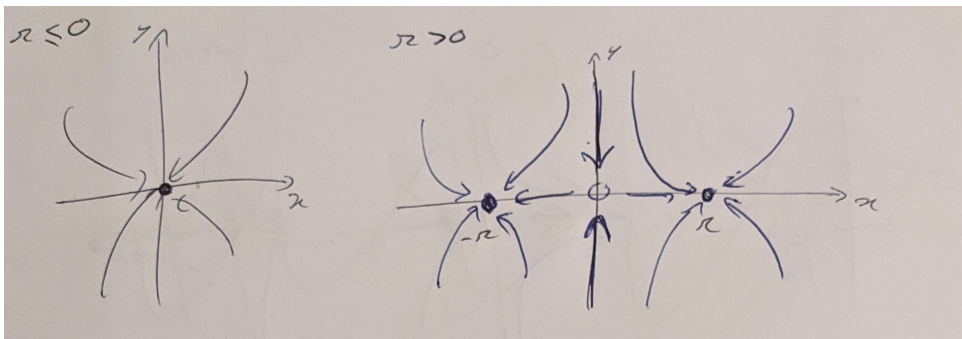


FIGURE 2.15 – Une bifurcation fourche surcritique en 2D

Et pour la bifurcation fourche sous-critique

$$x' = rx + x^3, \quad y' = -y$$

qui correspond à la disparition de deux points selles alors qu'un noeud stable devient instable (Figure 2.16).

Les diagrammes de bifurcation (en ne représentant que la composante  $x$ ) sont identique à la dimension 1.

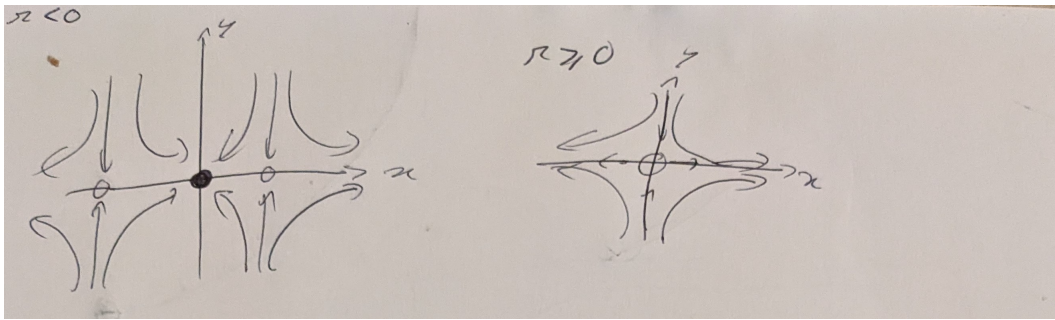


FIGURE 2.16 – Une bifurcation fourche sous-critique en 2D

**Bifurcation linéaire** Une forme normale pour la bifurcation fourche linéaire est

$$x' = rx, \quad y' = -y$$

Elle correspond à la déstabilisation d'un noeud stable en point selle en passant par une vallée (Figure 2.17).

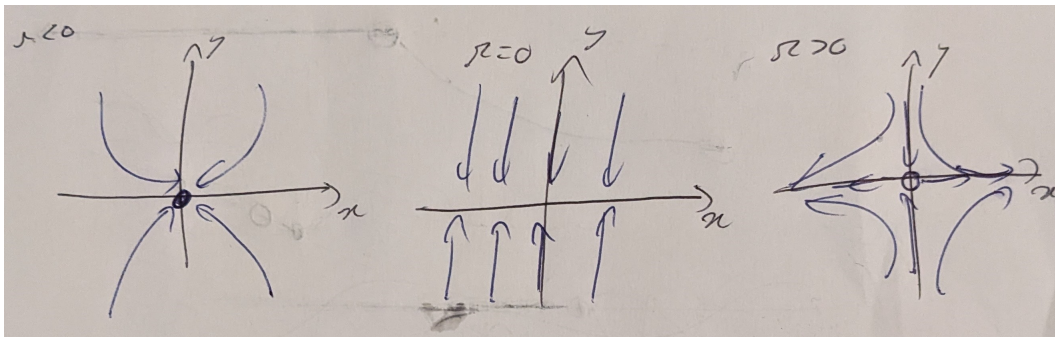


FIGURE 2.17 – Une bifurcation linéaire en 2D

Analysons une autre forme normale de bifurcation linéaire

$$x' = rx + y, \quad y' = -x + ry$$

La matrice jacobienne du système est

$$A(r) = \begin{pmatrix} r & 1 \\ -1 & r \end{pmatrix}$$

Clairement  $\det(A(r)) = r^2 + 1 \geq 1 > 0$  pour tout  $r$ , et  $\text{Tr}(A(r)) = 2r$  change de signe en  $r = 0$ . On est donc en présence d'un foyer stable qui se déstabilise, en passant par un centre (Figure 2.18).

Les diagrammes de bifurcation (en ne représentant que la composante  $x$ ) sont identique à la dimension 1.

Dans cet exemple, la bifurcation survient lorsque la trace change de signe avec un déterminant  $> 0$ . Autrement dit, lorsque la paire de valeurs propres  $(r \pm i)$  franchit l'axe des imaginaires pures.

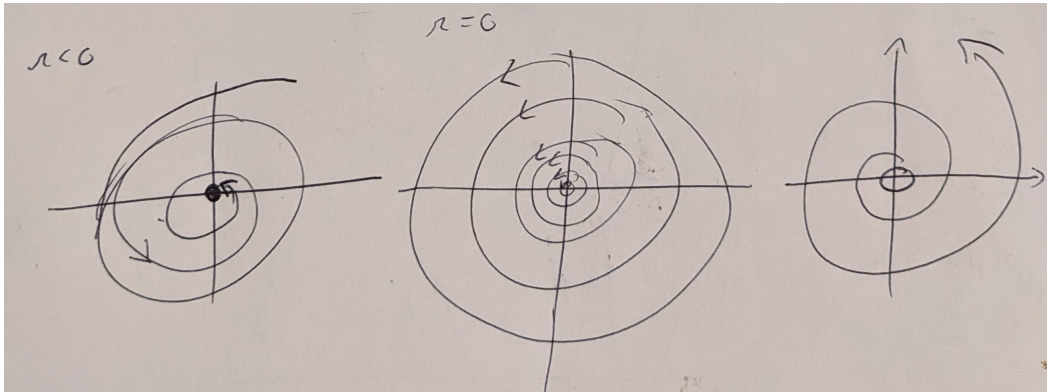


FIGURE 2.18 – Une seconde bifurcation linéaire en 2D

On va voir que, pour un système non linéaire, cela peut engendrer l'apparition de solutions périodiques (qui persistent après la bifurcation).

### 2.2.2 Bifurcation de Hopf

On sait qu'en dimension 2, la stabilité d'un équilibre est défini par le signe de la partie réelle des valeurs propres de la

Considérons le cas où la partie réelle d'une paire de valeur propre complexe (nécessairement conjuguées) change de signe. Dans ce cas, la linéarisation prévoit un changement de stabilité de l'équilibre (foyer stable/instable).

#### Théorème 2.2.1: Poincaré-Andronov-Hopf

Soit  $I$  un intervalle ouvert de  $\mathbb{R}$ . On suppose que pour tout  $r \in I$ , (2.3) admet un équilibre  $E(r) = (x^*(r), y^*(r))$ , paramétré continûment par  $r$ .

On suppose que, pour tout  $r \in I$ , la matrice jacobienne du système au point  $E(r)$  admet deux valeurs propres complexes conjuguées  $a(r) \pm ib(r)$ .

On suppose qu'il existe un unique  $r^* \in I$  tel que  $a(r^*) = 0$ ,  $b(r^*) \neq 0$  et  $a'(r^*) > 0$ .

Alors il existe trois situations possibles

- Soit  $E(r^*) = (x^*(r^*), y^*(r^*))$ , l'équilibre au point de bifurcation, est attractif. Alors pour tout  $r > r^*$ ,  $r \in I$  il existe, autour de l'équilibre instable  $E(r)$ , un cycle limite asymptotiquement stable, dont l'amplitude est proportionnelle à  $\sqrt{r - r^*}$ . C'est une **bifurcation de Hopf surcritique (ou super-critique)**
- Soit  $E(r^*)$ , l'équilibre au point de bifurcation, est instable. Alors pour tout  $r < r^*$ ,  $r \in I$  il existe, autour de l'équilibre asymptotiquement stable  $E(r)$ , un cycle limite instable, dont l'amplitude est proportionnelle à  $\sqrt{r^* - r}$ . C'est une **bifurcation de Hopf sous-critique**
- Soit  $E(r^*)$  est un centre (dans son voisinage, le portrait de phase est constitué de cycles concentriques). Dans ce cas on parle de **bifurcation de Hopf dégénérée** et on ne peut pas conclure sur l'existence et la stabilité de cycles limites pour  $r \neq r^*$ .

fin cours 8 (04 nov)

Dans le théorème, l'hypothèse  $a'(r^*) > 0$  est appelée condition de transversalité : la paire

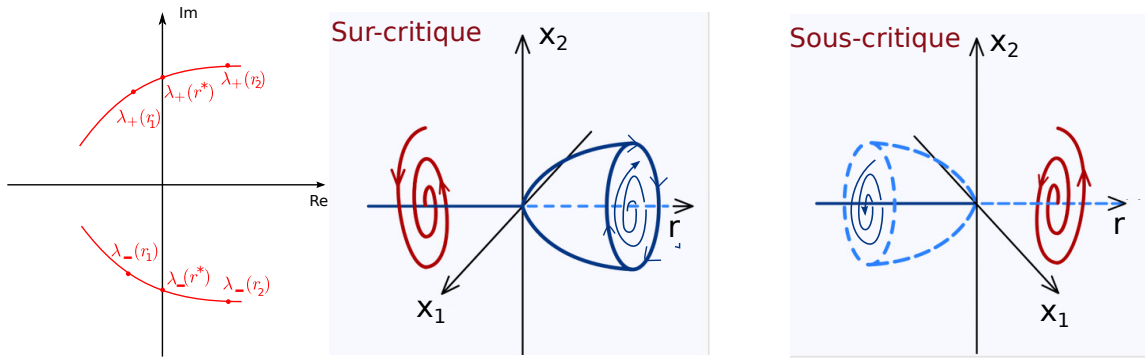


FIGURE 2.19 – A) Condition de transversalité sur les deux valeurs propres conjuguées  $\lambda_{\pm}$  et B) bifurcations de Hopf surcritique et sous-critique (attention la couleur du foyer ne correspond pas à sa stabilité).

de valeurs propres conjuguées franchit l'axe imaginaire du plan complexe, de la gauche vers la droite. En particulier, on passe d'un foyer stable à foyer instable.

On peut remplacer cette hypothèse par  $a'(r^*) < 0$  (stabilisation de l'équilibre), il suffit alors d'invertir les relations  $r < r^*$  et  $r > r^*$  dans les conclusions.

Remarque : la deuxième bifurcation linéaire  $2D$  que nous avons vu (de foyer stable vers instable) est un cas de bifurcation de Hopf dégénérée, sans cycle limites avant/après la bifurcation.

Comme pour les bifurcations précédentes, on dessine généralement le diagramme de bifurcation en 1D, en indiquant l'amplitude du cycle limite (e.g. la projection dans le plan  $x_1 = 0$  de la Figure 2.19).

**Remarque 2.2.1.** *Le théorème dit que trois situations différentes peuvent se présenter, selon la stabilité de l'équilibre au point de bifurcation, mais il ne permet pas de décider dans quelle situation on se trouve. Il faut donc étudier cette stabilité par un autre moyen. En particulier, la linéarisation ne fonctionne pas car, d'après les hypothèses du théorème, le linéarisé présente un centre.*

*Une approche classique consiste à utiliser une fonction de Liapounov ou une intégrale première. Une autre repose sur l'utilisation du premier coefficient de Liapounov (voir aussi, équivalent, indice de Marsden-McCracken et condition de généricité), que nous ne verrons pas dans ce cours.*

*Il se peut qu'on parvienne à montrer analytiquement l'existence d'une bifurcation de Hopf sans parvenir à déterminer son type, que l'on identifie alors par simulation numérique.*

fin TD du 06/11 (+ les deux derniers exos de bifurcations 1D et le 1er exo Hopf)

### Exercice 20

$$\begin{cases} x' &= f(x, y, r) = rx - y + xy^2, \\ y' &= g(x, y, r) = x + ry + y^3 \end{cases} \quad (2.4)$$

Montrer que cette équation admet une bifurcation de Hopf à l'origine au point de bifurcation  $r^* = 0$ . Pour montrer qu'elle est sous-critique on pourra passer en coordonnées polaires.

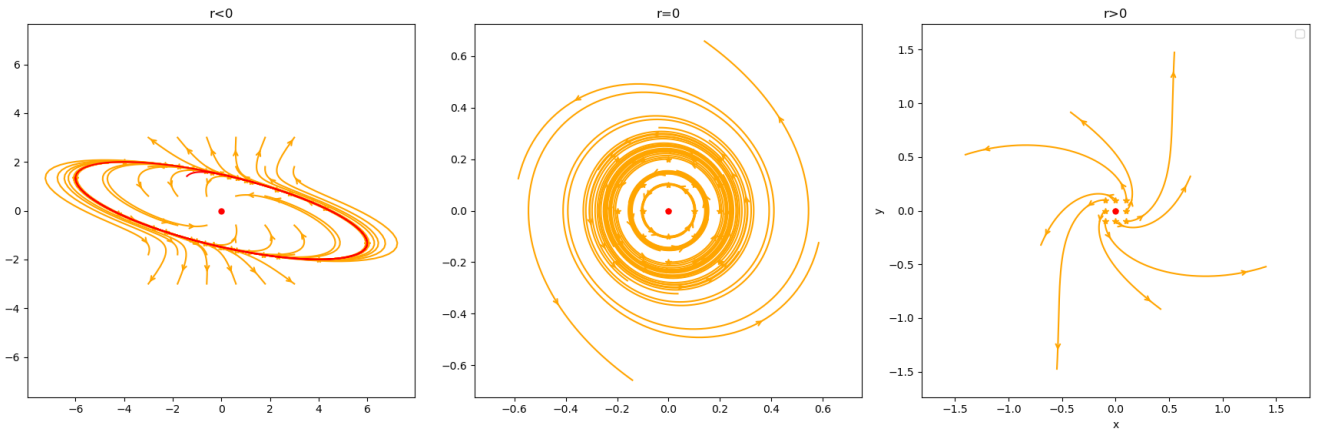


FIGURE 2.20 – Bifurcation de Hopf sous-critique de l'équation 2.4. Pour le cas  $r = 0$  on peut croire, à tort, qu'il y a des solutions périodiques car mais c'est simplement que la divergence depuis  $(0, 0)$  est très lente, ce qui n'est pas surprenant puisqu'une approximation de l'EDO à l'ordre 1 (linéaire) prévoit un centre.

### Correction

valeurs propres  $r \pm i$ , donc bifurcation de Hopf en  $r = 0$ , avec transversalité de la gauche vers la droite, i.e. déstabilisation d'un foyer stable.

En polaire,  $\rho = \sqrt{x^2 + y^2} \Rightarrow \frac{d\rho}{dt} = \rho(r + y^2)$ . (on pourrait aussi utiliser  $\rho = x^2 + y^2$ , qui donnerait  $\rho' = 2\rho(r + y^2)$ ), mêmes conclusions)

En particulier, pour  $r = 0$ ,  $\frac{d\rho}{dt} \geq 0 = \rho y^2 \geq 0$ .

On en déduit que pour  $r = 0$  l'équilibre  $(0, 0)$  n'est pas attractif (puisque aucune solution ne s'en approche). D'ailleurs on peut remarquer que (c'est inutile pour répondre à la question) pour  $r > 0$ ,  $\rho' \geq r\rho$ , donc  $\rho \rightarrow +\infty$  donc il n'y a pas de cycle limite autour de l'origine, ce qui confirme notamment qu'on n'a pas de bifurcation surcritique car pas de cycle limite (ni d'autre équilibre d'ailleurs).

D'après le théorème, la bifurcation est sous-critique si  $(0, 0)$  est instable, ou dégénérée si c'est un centre.

Si  $r = 0$ ,  $\rho' = \rho y^2 \geq 0$ , donc le rayon est croissant. De plus, pour  $y \neq 0$ , on a  $\rho' > 0$ .

Si il existait une trajectoire périodique on aurait, pour toute condition initiale sur cette trajectoire, soit  $\rho$  est constant, soit  $\rho$  est strictement croissant sur un intervalle et strictement décroissant sur un autre (puisque  $\rho(0) = \rho(T)$ , où  $T$  est la période). Ce n'est pas le cas ici donc il n'y a pas de trajectoire périodique autour de l'origine et ce n'est donc pas un centre. L'origine est donc instable et on a une bifurcation sous-critique. <sup>a</sup>

Voir Figure 2.20

<sup>a</sup>. on peut aussi renverser le temps et utiliser  $V = x^2 + y^2$  pour montrer qu'on a convergence vers 0 depuis toute condition initiale en utilisant le théorème de LaSalle.

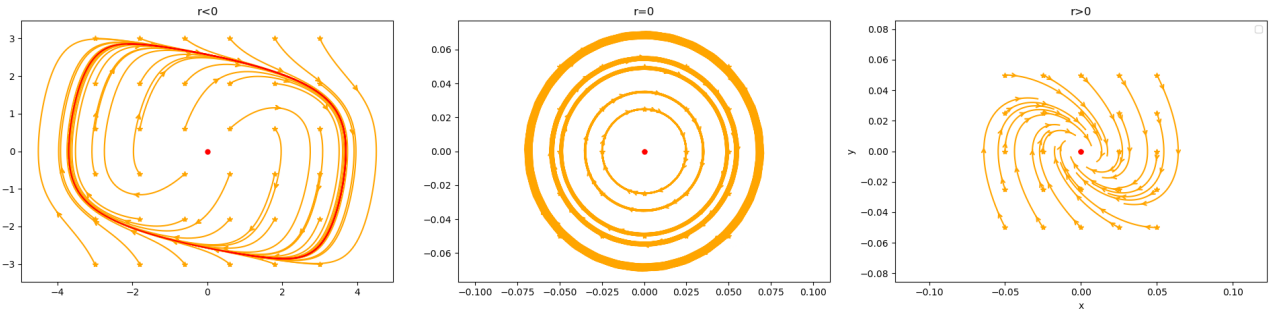


FIGURE 2.21 – Bifurcation de Hopf sur-critique de l'équation ???. Pour le cas  $r = 0$  on peut croire, à tort, qu'il y a des solutions périodiques car mais c'est simplement que la convergence vers  $(0, 0)$  est très lente, ce qui n'est pas surprenant puisqu'une approximation de l'EDO à l'ordre 1 (linéaire) prévoit un centre. De plus, contrairement à la Figure 2.19, le cycle limite apparaît pour  $r < 0$  car la condition de transversalité est satisfaite dans le sens opposé.

### Exercice 21

$$\begin{cases} x' = f(x, y, r) = y, \\ y' = g(x, y, r) = -x - ry - y^3/3 \end{cases} \quad (2.5)$$

Montrer que cette équation admet une bifurcation de Hopf à l'origine au point de bifurcation  $r^* = 0$ . Pour montrer qu'elle est sur-critique, on pourra considérer la fonction  $V(x, y) = x^2/2 + y^2/2$ .

### Correction

La jacobienne au point d'équilibre  $(0, 0)$  est donnée par  $J(r) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -r \end{pmatrix}$ , son déterminant est égal à 1 et sa trace à  $-r$ , on en déduit que l'équilibre est instable si  $r < 0$  et stable si  $r > 0$  et, pour  $|r|$  suffisamment petit il s'agit d'un foyer donc les hypothèses du théorème de H-A-P sont vérifiées avec, cette fois, la condition de transversalité satisfaite dans le sens inverse; ( $a'(0) < 0$ ). Précisément, les valeurs propres pour  $|r| < 2$  sont  $a(r) \pm ib(r)$  avec  $a(r) = -r/2$  et  $b(r) = \sqrt{4 - r^2}/2$ .

Lorsque  $r = 0$ ,  $\dot{V} = \partial_x V x' + \partial_y V y' = -y^4/3 \leq 0$ .

De plus, pour tout  $a > 0$ , l'ensemble de sous niveau associé est  $S_a = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, V(x, y) \leq a\} = \dots = B(0, \sqrt{2a})$ , la boule fermée de rayon  $\sqrt{2a}$  centrée en 0. On a  $B(0, \sqrt{2a}) \subset \mathbb{R}^2$  et celle-ci est fermée, donc invariante puisque  $\dot{V} \leq 0$  sur  $\mathbb{R}^2$  (Proposition "Ensemble Invariant"). Or sur une telle boule, le seul invariant sur lequel  $\dot{V}$  s'annule est  $(0, 0)$ . En effet, les points de  $B(0, \sqrt{2a})$  pour lesquels  $\dot{V} = 0$  sont les  $\{(x, 0), x \in [-\sqrt{2a}, \sqrt{2a}]\}$ . Mais pour toute condition initiale dans cet ensemble différente de  $(0, 0)$  on a  $y'(0) = -x(0) \neq 0$  donc il n'existe pas d'invariant dans cet ensemble qui contienne un autre point que  $(0, 0)$ .

Ainsi  $(0, 0)$  attractif, on a donc une bifurcation surcritique. Voir Figure 2.21.

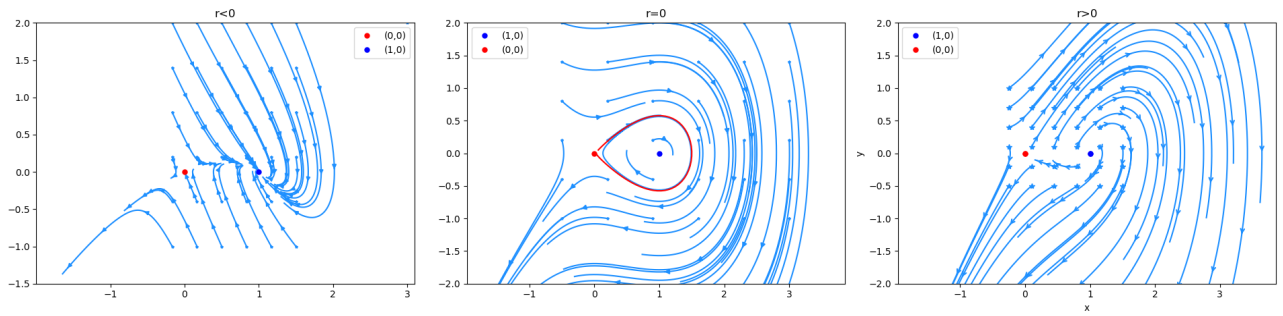


FIGURE 2.22 – Bifurcation de Hopf dégénérée de l'équation 2.6. La trajectoire rouge est une orbite homocline pour le point selle  $((0, 0))$ .

### Exercice 22: Orbite homocline

$$\begin{cases} x' &= f(x, y, r) = y, \\ y' &= g(x, y, r) = ry + x - x^2 \end{cases} \quad (2.6)$$

- déterminer les équilibres du système.
- Montrer qu'il y a une bifurcation de Hopf dégénérée **pour l'un des équilibres (corriger le poly distribué)** au point de bifurcation  $r^* = 0$ . On pourra montrer que la fonction  $V(x, y) = y^2 - x^2 + 2x^3/3$ , définie sur  $\mathbb{R}^2$ , est une intégrale première du système.

### Correction

Deux éq : l'origine et  $(1, 0)$ .

L'origine est un point selle, quel que soit  $r$ .

Au point  $(1, 0)$  on a  $\det = 1$  et  $Tr = r$ . Ainsi, pour  $-2 < r < 0$  on a un foyer stable, et instable pour  $0 < r < 2$ . On a bien les conditions du théorème de P-A-H avec condition de transversalité satisfaite "de la gauche vers la droite".

Et pour  $r = 0$ ?

On a  $\dot{V}(x, y) = 2y^2r = 0$  au point de bifurcation  $r^*$ . De plus  $\nabla V(1, 0) = (0, 0)$  et  $Hess(V) = (1, 0) = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$  admet des valeurs propres  $> 0$  donc  $V$  possède un minimum local en  $(1, 0)$  donc les courbes de niveau de  $V$  se referment localement autour de  $(1, 0)$  et il s'agit donc d'un centre, et donc d'une bifurcation dégénérée.

On peut remarquer que la courbe de niveau  $V(x, y) = 0$  est particulière, elle est donnée par  $y = \pm x\sqrt{1 - 2x/3}$  avec  $1 - 2x/3 > 0$ . C'est une courbe fermée qui contient le point  $(0, 0)$  (les deux branches se "recolent" en  $(x = 3/2, y = 0)$ ), il existe donc une orbite reliant de  $(0, 0)$  à lui même, une branche de la variété instables coïncide avec une branche de la variété stable du point selle à l'origine, c'est à dire une trajectoire homocline! Par simulation numérique, on voit que cette bifurcation dégénérée ne donne naissance à aucun cycle limite après la bifurcation.

### Exercice 23: Modèle de Griffith

On considère un gène codant une protéine qui stimule l'activité de ce même gène : le gène est donc soumis à une boucle de rétroaction positive. Deux protéines doivent agir de façon coopérative<sup>a</sup> et on modélise le nombre  $x$  de protéines et l'activité  $y$  du gène, mesurée par le nombre d'ARNm, et par

$$\begin{cases} x' &= f(x, y, r) = -rx + y, \\ y' &= g(x, y, r) = \frac{x^2}{1+x^2} - dy \end{cases} \quad (2.7)$$

Les paramètres sont les taux de dégradation de la protéine et des ARNm. On suppose  $d > 0$  fixé et on souhaite étudier l'effet du paramètre  $r > 0$ .

1. Déterminer les équilibres du système (2.7) en discutant selon la valeur de  $r > 0$ .
2. identifier les bifurcations induites par le paramètre  $r > 0$  et dessiner le portrait de phase avant et après le(s) point(s) de bifurcation.

---

a. voir plus loin dans le cours : systèmes lents-rapides et fonction de Hill

### Correction

Pas passionnant. Quasi identique au cas 1D.

L'origine est toujours stable.

On a un col-noeud en  $r^* = 1/(2d)$ , au point  $x^* = 1$ , où un col et un noeud stable se rencontrent.

La variété stable du noeud sépare l'espace en 2 bassins d'attractions, et joue le rôle de seuil au delà duquel est exprimé, et en deçà duquel il est silencieux.

Notoirement, si on regarde la cas  $r = 0$  on a une vallée pour le linéarisé, non hyperbolique donc non applicable. en étudiant le système avec  $r = 0$  on voit que  $x' = y$  donc croissant (on montre facilement  $y \geq 0$  et donc  $x \geq x_0$ ). On en déduit  $y \geq u$ , la solution de  $u' = g(x_0, u, r)$  de condition  $u(0) = y_0$ , qui ne tend pas vers 0, donc  $x' > 0$  et ne tend pas vers 0, donc  $x$  tend vers  $+\infty$ . Ainsi  $x^2/(1+x^2) \rightarrow 1$  et donc  $y \rightarrow 1/b$ . i.e. l'origine est le seul éq, et il est instable répulsif alors  $\lim$  en  $(+\infty, 1/b)$ , qui est en quelque sorte un prolongement de l'équilibre stable positif quand  $r > 0$ , dans  $\mathbb{R} \cup \{+\infty\}$ .

fin du TD (sur créneau cours) du 18/11 (pas de cours ni TD la semaine du 11/11)

## Chapitre 3

# Perturbations singulières - systèmes lents-rapides

### 3.1 Introduction - Définition

Considérons le problème générique *trouver*  $u_\epsilon$  *solution de*

$$M_\epsilon(u_\epsilon) = 0 \tag{3.1}$$

Où  $M_\epsilon$  est un opérateur (par exp. différentiel),  $\epsilon > 0$  est un réel supposé *très petit* (on notera  $0 < \epsilon \ll 1$ ) et  $u_\epsilon$  est la solution cherchée.

**Exemple 3.1.1.** *l'équation*  $\epsilon u_\epsilon'' + 2u_\epsilon' + u_\epsilon = 0$  *avec conditions de bords*  $y_\epsilon(0) = 0, y_\epsilon(1) = 1$ .  
*Remarque : dans ce cas, formellement,*  $M_\epsilon(y) = (\epsilon y'' + 2y' + y, y(0), y(1) - 1)$ .

Puisque  $0 < \epsilon \ll 1$ , il est tentant d'essayer d'approcher le problème (3.1) par le problème réduit (généralement plus simple à traiter) *trouver*  $u_0$  *solution de*

$$M_0(u_0) = 0 \tag{3.2}$$

Dans ce cas, il est important de s'assurer que la solution de (3.2) converge vers celle de (3.1) en un certain sens, i.e. que pour une certaine distance  $d$  (pour les problèmes différentiels, généralement la distance induite par la norme infinie, i.e. convergence uniforme)

$$\lim_{\epsilon \rightarrow 0} d(u_\epsilon, u_0) = 0.$$

Lorsque c'est le cas, la *perturbation* par  $\epsilon$  est dite régulière. Si cette limite n'est pas satisfaite, où si le problème réduit n'admet pas de solution, on parle de perturbation singulière. On verra que pour les systèmes différentiels, une perturbation singulière s'accompagne généralement d'une séparation des échelles (de temps, d'espace,...) opérant sur de petits intervalles, nommés *couches limites*<sup>1</sup>.

---

1. Cette terminologie historique provient de la mécanique des fluides

### Exemples :

**équation algébrique :** déterminer  $u_\epsilon$ , l'ensemble des solutions de  $\epsilon x^2 + 2x + 1 = 0$ .

On trouve (en utilisant le développement limité de  $\sqrt{1-\epsilon}$  qu'elles sont données par  $x_\epsilon = -1/2 + o(\epsilon)$  et  $\tilde{x}_\epsilon = -2/\epsilon + \mathcal{O}(1)$  (où les comparaisons asymptotiques sont faites pour  $\epsilon \rightarrow 0^+$ ). Or  $u_0 = -1/2$ .

**bifurcation :** Lorsque  $\epsilon$  est un paramètre de bifurcation, avec une bifurcation col-noeud en  $\epsilon = 0$ , provoquant le saut d'un équilibre vers un autre lorsque  $\epsilon > 0$ .

**problème aux bords régulier :** l'équation  $y''_\epsilon + 2\epsilon y'_\epsilon + y_\epsilon = 0$ ,  $y_\epsilon(0) = 0$ ,  $y'_\epsilon(0) = 1$ . On a alors  $y_\epsilon(t) = e^{-\epsilon t} \sin\left(t\sqrt{1-\epsilon^2}\right) / \sqrt{1-\epsilon^2}$  et  $y_0(t) = \sin(t)$ .

**problème aux bords singulier :** l'équation  $\epsilon y''_\epsilon + 2y'_\epsilon + y_\epsilon = 0$ ,  $y_\epsilon(0) = 0$ ,  $y_\epsilon(1) = 1$ . Le système réduit est alors  $2y'_0 + y_0 = 0$ ,  $y_0(0) = 0$ ,  $y_0(1) = 1$  qui est un problème d'ordre 1 qui ne peut pas vérifier les simultanément les deux conditions de bords. Dans ce cas, on peut montrer que  $y_\epsilon$  connaît une phase de croissance très rapide sur un intervalle de taille  $\mathcal{O}(\epsilon)$  autour de l'origine. Les techniques d'études des perturbations singulières permettent de décomposer le problème initial en deux problèmes réduits, l'un approximant  $y_\epsilon$  autour de l'origine, l'autre décrivant  $y_\epsilon$  sur le reste de l'intervalle.

Dans les sciences du vivants, un cas typique de perturbation singulière survient dans les *systèmes lents-rapides*, qui font intervenir deux échelles de temps.

## 3.2 Systèmes lents-rapides

Les systèmes lents-rapides sont très présent dans les sciences naturelles, e.g. rythme cardiaque (alternance de pulsations et de phases de relâchement), activité neuronale (idem), géologie (changements atmosphériques rapides par rapport aux rythmes des grands courants océaniques), régulation génique (processus génétiques plus lents que les processus métaboliques) etc.

Un système lents-rapide sous forme canonique (dite de Tikhonov) de dimension  $(m, n)$  s'écrit sous la forme

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y, \epsilon), & x(0) = \alpha \\ \epsilon \frac{dy}{dt} = g(x, y, \epsilon), & y(0) = \beta \end{cases} \quad (\text{Tik})$$

où  $f : D_f \subset \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^m$ ,  $g : D_g \subset \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$  et où  $0 < \epsilon \ll 1$ . On supposera de plus que  $f$  et  $g$  sont de classe  $\mathcal{C}^\infty$ , une telle régularité n'est pas toujours nécessaire, mais permet de simplifier l'énoncé des résultats. On suppose également que  $f(\cdot, \cdot, 0) \not\equiv 0$  et  $g(\cdot, \cdot, 0) \not\equiv 0$ .

Le système (Tik) peut également s'écrire sous la forme équivalente

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{x}}{dT} = \epsilon f(\tilde{x}, \tilde{y}, \epsilon), & \tilde{x}(0) = \alpha \\ \frac{d\tilde{y}}{dT} = g(\tilde{x}, \tilde{y}, \epsilon), & \tilde{y}(0) = \beta \end{cases} \quad (\text{Tik2})$$

Pour tout  $\epsilon > 0$ , les systèmes (Tik) et (Tik2) sont équivalents, en ce sens que l'on passe de l'un à l'autre par un simple changement de variable  $T = \theta(t) = t/\epsilon$ ,  $x = \tilde{x} \circ \theta$  (i.e.  $x(t) = \tilde{x}(T)$ ) et  $y = \tilde{y} \circ \theta$  (i.e.  $y(t) = \tilde{y}(T)$ ).

### Proposition 3.2.1: Équivalence entre représentations lente et rapide

Pour tout  $\epsilon > 0$ , on a  $\tilde{x} = x \circ \theta$ ,  $\tilde{y} = y \circ \theta$  où  $\theta : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ ,  $T \mapsto t = \epsilon T$

La démonstration est immédiate en calculant la dérivée d'une composition de fonctions.

Notons que la deuxième équation dans (Tik) peut s'écrire  $y'(t) = g(x(t), y(t), \epsilon)/\epsilon$ , ainsi la dérivée de  $y$  est *grande* dès que  $g(x, y, \epsilon) \not\approx 0$ .

De même, dans (Tik2), la dérivée de  $\tilde{x}$  est négligeable face à celle de  $\tilde{y}$  (sauf si  $g(\tilde{x}, \tilde{y}, \epsilon) \approx 0$ )

### Définition 3.2.1: Variables et systèmes lents ou rapides.

- Les inconnues équivalentes  $y, \tilde{y} : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^n$  sont appelées **variables rapides**, tandis que  $x, \tilde{x} : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^m$  sont appelées **variables lentes**.
- La variable de temps  $t$  (resp.  $T$ ) de l'équation (Tik) (resp. (Tik2)) est appelée **temps lent** (resp. **temps rapide**).
- Par extension, les systèmes équivalents (Tik) et (Tik2) s'appellent respectivement forme **lente** et forme **rapide** du même problème mathématique, que l'on qualifiera de problème **complet**.

Le changement de variable temporelle  $T = t/\epsilon$  a un effet de *microscope mathématique*, il dilate le temps au voisinage de l'origine des temps  $t = T = 0$ . Par exemple, il s'écoule le même temps lorsque  $T$  parcourt l'intervalle  $[0, 1]$  que lorsque  $t$  parcourt  $[0, \epsilon]$  (qui converge vers  $\{0\}$  lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ ).

Pour tout  $\epsilon > 0$  les deux représentations sont donc strictement équivalentes. L'idée fondamentale dans l'étude des systèmes lents-rapides est que, dans le cas limite  $\epsilon = 0$ , ces deux représentations ne sont plus équivalentes, et fournissent des approximations de la solution obtenue pour  $0 < \epsilon \ll 1$  sur des échelles de temps différentes.

Les définitions et résultats de ce chapitre seront illustrés sur le problème simple

#### Exemple 3.2.1.

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = -x, \\ \epsilon \frac{dy(t)}{dt} = x^2 - y. \end{cases} \quad (3.3)$$

**Exercice :** Dans le système (3.3), identifier les variables lente et rapide. Écrire ce système sous sa forme rapide<sup>2</sup>.

---

2. la variable rapide est  $y$ , la variable lente est  $x$ . La forme rapide, équivalente dès que  $\epsilon > 0$  est  $d\tilde{x}(T)/dT = \epsilon f(\tilde{x}, \tilde{y}, \epsilon)$ ,  $d\tilde{y}(T)/dT = g(\tilde{x}, \tilde{y}, \epsilon)$  avec le changement de variable  $T = t/\epsilon$ ,  $x(t) = \tilde{x}(t/\epsilon)$ ,  $y(t) = \tilde{y}(t/\epsilon)$ .

### Définition 3.2.2: Problèmes réduits lent ou rapide

Le cas limite  $\epsilon = 0$  du système (Tik) est appelé **problème réduit lent** (ou *outer problem*),  $\forall t \geq 0$

$$\begin{cases} \frac{dX(t)}{dt} = f(X(t), Y(t), 0), \\ g(X(t), Y(t), 0) = 0. \end{cases} \quad (\text{P.R.L})$$

Le cas limite  $\epsilon = 0$  du système (Tik2) est appelé **problème réduit rapide** (ou *de couche limite*, ou *layer problem*, ou *inner problem*),  $\forall T \geq 0$

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{X}}{dT}(T) = 0 \\ \frac{d\tilde{Y}}{dT}(T) = g(\tilde{X}(T), \tilde{Y}(T), 0) \end{cases} \quad (\text{P.R.R})$$

Où les conditions initiales ont volontairement été retirées, ce point sera discuté par la suite.

**Remarque 3.2.2.** Ces deux problèmes ne sont pas équivalents.

**Exercice :** Écrire les problèmes réduits lents et rapide associés à l'exemple (3.3)<sup>3</sup>.

#### 3.2.1 La surface critique

##### Définition 3.2.3: Surface critique

La surface critique est définie par

$$S = \{(u, v) \in D_g, g(u, v, 0) = 0\}$$

Les éléments de  $S$  constituent des équilibre pour le problème réduit rapide. On dit qu'ils sont des *quasi-équilibres* (ou *états quasi-stationnaires*) pour le problème complet. Notons également que la surface critique est invariante par le flot du système réduit lent, elle correspond même précisément à l'ensemble des orbites de ce système. En revanche elle n'est généralement pas invariante pour le système complet, quel que soit  $\epsilon > 0$ .

**Exercice :** Identifier la surface critique  $S$  de l'exemple (3.3). Déterminer la solution du problème réduit lent sur  $S$ .<sup>4</sup>

#### 3.2.2 Problème réduit lent

**Rôle :** fournir une approximation du système complet au voisinage de la *surface critique*  $S$  sur des échelles de temps macroscopiques, i.e. en  $t = \mathcal{O}(1)$ .

L'évolution de  $X$  suit une équation différentielle tandis que la valeur de  $Y$  est défini par l'équation algébrique  $g(X, Y, 0) = 0$ .

3. Système réduit lent :  $x' = -x$ ,  $x^2 - y = 0$ . Système réduit rapide :  $\tilde{x}' = 0$ ,  $y' = x^2 - y$

4. Elle est donnée par  $S = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2, v = u^2\}$ . La solution du problème réduit lent sur  $S$  est donc  $x(t) = x(0)e^{-t}$ ,  $y(t) = x(t)^2$ .

Sauf dans le cas très particulier  $g(\alpha, \beta, 0) = 0$ , (P.R.L) ne peut pas satisfaire les deux conditions initiales  $X(0) = \alpha$ ,  $Y(0) = \beta$ . Cela fait clairement apparaître qu'il s'agit d'un problème de perturbation singulière : dès que  $g(\alpha, \beta, 0) \neq 0$  la solution du système complet ne converge vers aucune solution du système réduit lent en  $t = 0$

Dans le cas particulier  $g(\alpha, \beta, 0) = 0$  (avec  $X(0) = \alpha$ ,  $Y(0) = \beta$ ) on a une perturbation régulière.

### 3.2.3 Problème réduit rapide

**Rôle :** fournir une approximation de du système complet loin de  $S$  (si  $g(\alpha, \beta, 0) \neq 0$ ) et sur des échelles de temps en  $t = \epsilon T = \mathcal{O}(\epsilon)$ . En effet, dans ces conditions, il est tentant de considérer que les variations la variable lente  $\tilde{x}$  sont négligeables par rapport à celles de la variable rapide.

Il peut être initialisée avec les conditions initiales du problème complet. Dans ce cas on a convergence uniforme de la solution (P.R.R) vers celle du problème initial (Tik2) sur tout intervalle compact  $[0, T_{\max}]$ . Toutefois, dans l'unité de temps lent  $t$  cela correspond à  $t \in [0, \epsilon T_{\max}]$ , qui est de longueur  $\mathcal{O}(\epsilon)$ .

**Conclusion :** le cas intéressant est celui où la solution de (P.R.R) converge vers un équilibre (qui appartient donc à la surface critique), car on tombe alors dans le domaine d'application de (P.R.L).

### 3.2.4 Hypothèses et résultats

#### Définition 3.2.4: Normalement hyperbolique (pour la variable rapide) - variété stable/instable

- Un ensemble  $C$  est dit *normalement hyperbolique* si en tout point  $(u, v) \in C$  les valeurs propres de la matrice jacobienne de  $g$  par rapport à sa seconde variable, c'est à dire

$$J_{g,y}(u, v) = (\partial g_i(u, v, \epsilon) / \partial y_i)_{i=1, \dots, n}$$

ont toutes leur partie réelle non nulles. Ici  $g = (g_1, \dots, g_n)$ ,  $y = (y_1, \dots, y_n)$ .

- Si de plus toutes ces parties réelles sont strictement négatives (resp. strictement positives), on dit que  $C$  est attractive (resp. répulsive).
- Pour tout point  $z \in C$ , on appelle variété stable (resp. instable) de  $z$ , notée  $W^s(z)$  (resp.  $W^i(z)$ ) l'ensemble des conditions initiales pour lesquelles le flot du système réduit rapide converge vers  $z$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$  (resp.  $t \rightarrow -\infty$ ). Elles sont invariantes par ce flot. La réunion des  $W^s(z)$  (resp.  $W^i(z)$ ) pour tous les  $z \in C$  définit  $W^s(C)$  (resp.  $W^i(C)$ ), la variété stable (resp. instable) de  $C$ .

**Remarque 3.2.3.** Par le théorème des fonctions implicites, si un ensemble  $C$  est normalement hyperbolique alors il peut être décrit comme une variété de dimension  $n$  paramétré par une application  $\varphi : U \subset \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$ , de même régularité que  $g$ .

**Exercice :** la surface critique  $S = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2, v = u^2\}$  de l'exemple (3.3) est-elle normalement hyperbolique pour  $\epsilon = 0$ ? Est-elle attractive? <sup>5</sup>

Dans le cas où  $S$  est attractive (localement) on peut avoir l'intuition que la solution du système *complet*, avec une condition initiale proche de  $W_s(S)$ , commence par se rapprocher rapidement de  $S$ , avec une dynamique proche de celle du (P.R.R), puis évolue lentement le long de  $S$ , avec une dynamique proche de celle du (P.R.L). C'est ce que décrivent les théorèmes de Fenichel réunis ci-dessous.

### Théorème 3.2.2: Théorèmes de Fenichel

Soit  $k \in \mathbb{N}^*$  et soit  $C_0 \subset S$  un sous-ensemble connexe, compact et normalement hyperbolique pour  $\epsilon = 0$  <sup>a</sup>. Par le TFI,  $C_0$  peut s'écrire

$$C_0 = \{(u, v) \in D_{g(\cdot, \cdot, 0)} : u \in U, v = \varphi(u)\}$$

où  $U \subset \mathbb{R}^M$  est compact et  $\varphi \in \mathcal{C}^\infty(U)$ . Alors

1. Il existe  $\epsilon_0 > 0$  tel que pour tout  $0 \leq \epsilon < \epsilon_0$ , il existe

$$C_\epsilon = \{(u, v) \in D_{g(\cdot, \cdot, \epsilon)} : u \in U, v = h(u, \epsilon)\}$$

invariante pour le système complet, tant que la variable lente reste dans  $U$ , avec  $h : U \times [0, \epsilon_0[$  est de classe  $\mathcal{C}^k$  par rapport à ses deux variables et satisfait  $h(x, \epsilon) = \varphi(x) + \mathcal{O}(\epsilon)$ , en particulier  $h(x, 0) = \varphi(x)$ . <sup>b</sup>

2.  $C_\epsilon$  converge vers  $C_0$ , pour la distance de Hausdorff <sup>c</sup>, lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ .
3.  $C_\epsilon$  a la même stabilité que  $C_0$  (tant que la variable lente reste dans  $U$ ). Autrement dit, il existe  $W^s(C_\epsilon)$  et  $W^i(C_\epsilon)$ , respectivement  $\mathcal{C}^k$ -difféomorphes à  $W^s(C_0)$  et à  $W^i(C_0)$ , appelées variétés stable et instable de  $C_\epsilon$ . Elles sont invariante par le flot du système complet tant que la variable lente reste dans  $U$  et pour tout  $(\alpha, \beta) \in W^s(C_\epsilon)$ , il existe  $(\alpha_\epsilon, h(\alpha_\epsilon, \epsilon)) \in C_\epsilon$  telles que les orbites issues de ces deux conditions initiales vérifient, en notant  $\Phi_t$  le flot du système complet,  $\|\Phi_t(\alpha, \beta) - \Phi_t(\alpha_\epsilon, h(\alpha_\epsilon, \epsilon))\| \leq Ae^{-ct/\epsilon}$ , avec  $A, c > 0$ , tant que la variable lente reste dans  $U$ .

<sup>a</sup> i.e. les valeurs propres de la jacobienne de  $g(x, y, \epsilon = 0)$  par rapport à  $y$  sont de parties réelles non nulles.

<sup>b</sup> Ainsi définie, la surface lente  $C_\epsilon$  n'est pas unique, mais toutes les variétés éligibles deviennent très rapidement arbitrairement proche lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ . Pour cette raison il est d'usage de parler de "la variété lente".

<sup>c</sup> Rappel :  $\forall A, B \subset \mathbb{R}^{n+m}$ ,  $d_H(A, B) = \max\{\sup_{a \in A} \inf_{b \in B} \|a - b\|, \sup_{b \in B} \inf_{a \in A} \|a - b\|\}$

### fin cours sur créneau TD du 20/11

Formellement, cela signifie que, localement, la surface critique  $C_0 \subset S$ , invariante pour le système réduit, *subsiste* pour le problème complet  $\epsilon > 0$  sous la forme d'une variété localement invariante  $C_\epsilon$ , appelée **surface lente**, arbitrairement proche de la surface critique, de même stabilité qu'elle, et munie de variétés stable et instable arbitrairement proches de celles du système réduit. <sup>6</sup>

<sup>5</sup> Oui pour les deux questions. En effet  $\partial_v g(u, v, 0) = -1 < 0$  pour tout  $u, v \in \mathbb{R}$  donc en particulier pour tout  $(u, v) \in S$

<sup>6</sup> Lorsque  $f$  et  $g$  sont polynomiales en  $y$  et en  $\epsilon$  on peut obtenir une expression arbitrairement précise de

**Cas particulier :** Le cas qui nous intéresse vraiment est celui où  $C_0$  est attractive. Par continuité de la transformation  $W^s(C_0) \leftrightarrow W^s(C_\epsilon)$ , il suffit que la condition initiale  $(\alpha, \beta)$  du système complet soit dans l'intérieur du bassin d'attraction de  $C_0$  (i.e.  $W^s(C_0)$ ) pour que, pour  $\epsilon$  assez petit,  $(\alpha, \beta)$  soit dans  $W^s(C_\epsilon)$  et que la solution converge à vitesse  $e^{-ct/\epsilon}$  vers la surface lente  $C_\epsilon$ .

**Remarquons également** que, par invariance de  $C_\epsilon$ , (Tik) se réécrit  $\tilde{x}' = f(\tilde{x}, h(\tilde{x}, \epsilon), \epsilon)$ ,  $\tilde{y} = h(\tilde{x}, \epsilon)$ , qui est un problème continu en  $\epsilon$  et converge lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$  vers  $\tilde{x}' = f(\tilde{x}, \varphi(\tilde{x}), 0)$ ,  $\tilde{y} = \varphi(\tilde{x})$ , c'est à dire vers le système réduit lent. Ainsi le système réduit lent est une bonne approximation (une perturbation régulière) du système complet dès que la solution de celui-ci est proche de la surface lente  $C_\epsilon$  ( $\epsilon \ll 1$ ). Autrement dit, **l'évolution de  $(\tilde{x}, \tilde{y})$  sur la surface lente converge vers celle de  $(\tilde{X}, \tilde{Y})$  sur la surface critique.**<sup>7</sup>

**Exercice :** illustrer le comportement attendu pour la solution de (3.3) lorsque  $0 < \epsilon \ll 1$  en faisant apparaître la surface critique et le sens de variation de la solution du système réduit lent et celui de la solution du système réduit rapide.<sup>8</sup>

### Définition 3.2.5: Quasi-steady state assumption (QSSA)

En modélisation, notamment en biochimie, une approche courante pour simplifier des systèmes lent-rapide consiste à n'utiliser que le système réduit lent, c'est à dire à négliger la phase rapide et à approximer la phase lente (qui évolue au voisinage de la surface lente  $C_\epsilon$ ) par le système réduit lent (qui évolue sur la surface critique  $C_0$ ).

Voir e.g. l'exercice sur Michaelis-Menten.

**Remarque 3.2.4.** Enfin, notons bien que le théorème n'est pas valide si  $C_0$  contient un point de  $S$  non normalement hyperbolique. C'est en particulier le cas si  $\partial_y g(x^*, y^*, 0) = 0$ , c'est à dire si  $S$  admet en ce point une tangente verticale et ne peut pas s'écrire comme une courbe paramétrée  $y = \varphi(x)$ .

Si lors de la phase lente, la variable lente sort de  $U$ , le théorème ne nous dit pas ce qu'il advient de la solution. Dans ce genre de situation, on sait qu'il se produit des bifurcations de quasi-équilibres, sur le même principe que les bifurcations d'équilibres vues précédemment. Leur étude demande un approfondissement de la théorie, qui n'est pas au programme de ce cours<sup>9</sup>.

### 3.2.5 Solution composite

On s'intéresse à la situation où la conditions initiales du problème complet  $(\alpha, \beta)$  se situe dans l'intérieur du bassin d'attraction (dans le sens du système réduit rapide) d'un quasi-équilibre  $(\alpha, \varphi(\alpha)) \in C_0$ .

$C_\epsilon$  en déterminant un développement limité à un ordre arbitrairement grand avancé pour la fonction  $h(x, \epsilon) = \varphi(x) + \epsilon h_1(x) + \epsilon^2 h_2(x) + \dots$  où les  $h_i$  sont déterminées en égalisant les puissances de  $\epsilon$  dans la relation  $\epsilon \partial_x h(x, \epsilon) f(x, h(x, \epsilon), \epsilon) - g(x, h(x, \epsilon), \epsilon) = 0$ , qui traduit le fait que  $C_\epsilon$  est invariante, i.e.  $x' = f(x, h(x, \epsilon), \epsilon)$  et  $y(t) = h(x(t), \epsilon) \Rightarrow y'(t) = \partial_x h(x, \epsilon) x'(t)$

7. On rappelle que si  $f$  est régulière par rapport à  $t$ ,  $x$  et au paramètre  $\epsilon$  (ce qui est le cas ici), le flot du problème de Cauchy est régulier par rapport à  $\epsilon$  et à la condition initiale.

8. correction : Figure 3.1

9. Voir, e.g. C. Kuehn - Multiple Time Scale Dynamics

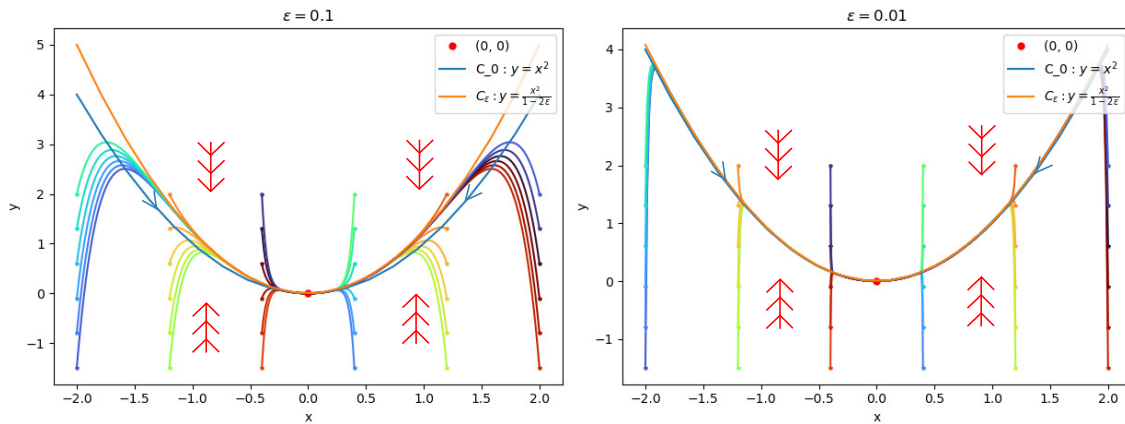


FIGURE 3.1 – Portrait de phase pour  $\epsilon = 0.1$  et  $\epsilon = 0.01$ . La surface critique  $S = \{(x, y), y = x^*\}$  est tracée ainsi que la surface lente  $C_\epsilon$ . Le théorème ne permet pas de déterminer l'équation de  $C_\epsilon$ , mais on peut deviner qu'elle se situe dans "l'intérieur" de la parabole critique  $S$  puisque cette dernière constitue une  $y$ -isocline (les solutions ne peuvent la franchir qu'horizontalement) et sur  $S$  on a  $x' > 0$  si  $x < 0$  et  $x' < 0$  si  $x > 0$ . Les solutions convergent donc rapidement vers  $C_\epsilon$  puis, au voisinage de  $C_\epsilon$ , suivent la dynamique imposée par le système réduit lent. Les triples flèches rouges indiquent le sens de variation du système réduit rapide, les flèches bleues celui du système réduit lent. Ici l'EDO peut même être résolue explicitement on peut en déduire une expression pour  $C_\epsilon$ . Remarquons qu'ici on peut prendre n'importe quel  $C_0 \subset S$  et donc n'importe quel  $U = [-a, a] \subset \mathbb{R}$  dans le théorème, donc la dynamique sur  $C_\epsilon$  converge vers celle sur  $C_0$  pour tout  $t$ )

Les résultats énoncés précédemment permettent de construire une approximation de la solution du problème complet valable pour tout  $t$  (tant que la variable lente reste dans le compact  $U$ ), appelée *solution composite*, vers laquelle converge effectivement la solution du problème complet lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ .

### Définition 3.2.6: Solution composite

Sous les hypothèses énoncées ci-dessus, la solution composite est définie par

$$(x_c(t), y_c(t)) = (\tilde{X}(t/\epsilon), \tilde{T}(t/\epsilon)) + (X(t), Y(t)) - (\alpha, \varphi(\alpha))$$

où  $(\tilde{X}, \tilde{Y})$  est la solution du problème réduit rapide avec les conditions initiales du problème complet  $(\alpha, \beta)$  et  $(X, Y)$  est la solution du problème réduit lent initialisé avec la condition initiale  $(\alpha, \varphi(\alpha))$

Remarque, la condition initiale  $(\alpha, \varphi(\alpha))$  est choisie afin que

$$\lim_{T \rightarrow \infty} (\tilde{X}(T), \tilde{Y}(T)) = (L_1, L_2) = \lim_{t \rightarrow 0^+} (X(t), Y(t))$$

Ce raccordement porte le nom de *matched asymptotic expansion*. L'idée est qu'on suppose que les approximations rapide et lente, respectivement valables pour  $t = \mathcal{O}(\epsilon)$  et  $t \gg \epsilon$  coïncident lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$  pour des échelles de temps intermédiaire

$$\epsilon \ll t \ll 1.$$

Par exemple, si on pose  $t = \sqrt{\epsilon}$ , on a bien  $T = t/\epsilon = 1/\sqrt{\epsilon} \rightarrow +\infty$  et  $t = \sqrt{\epsilon} \rightarrow 0$  lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ .

### Exercice 24: Un cas "simple"

Pour le système (3.4) ci-dessous, déterminer les systèmes réduits lent et rapide. Déterminer la surface critique  $S$  et sa stabilité ainsi que la solution du problème réduit lent sur  $S$ . En déduire le comportement attendu pour les solutions de (3.4).

$$\begin{cases} x'(t) &= 1, \\ \epsilon y'(t) &= x - y. \end{cases} \quad (3.4)$$

Remarque : dans ce cas simple, on pourra même calculer la solution explicite pour vérifier les résultats.

## Correction

Le système réduit lent est  $x'(t) = 1$ ,  $x(t) - y(t) = 0$ .

Le système réduit rapide est  $\tilde{x}'(T) = 0$  et  $\tilde{y}'(T) = \tilde{x}(T) - \tilde{y}(T)$ .

La surface critique est donnée par  $S = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2, g(u, v, 0) = 0\} = \{(u, u), u \in \mathbb{R}\}$ .

On a pour tout  $(u, v) \in S$ ,  $\partial g(u, v, 0)/\partial v = -1 < 0$  donc la surface critique est attractive. La solution du P.R.L. est  $x(t) = x(0) + t$ ,  $y(t) = x(t)$ .

Ainsi toute solution de (3.4) convergent rapidement (en  $e^{t/\epsilon}$ ) vers une orbite portée par la surface lente  $C_\epsilon$ , voisine (et convergent vers, lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ ) d'une orbite du P.R.L portée par la surface critique.

Remarquons qu'ici  $U = \mathbb{R}$  donc la dynamique sur  $C_\epsilon$  converge vers celle sur  $C_0$  pour tout  $t$ ), voir Figure 3.2.

La solution explicite est facile à déterminer. Pour toute condition initiale  $x(0) = x_0$ ,  $y(0) = y_0$  : clairement  $x(t) = x_0 + t$  et  $y$  s'obtient par variation de la constante, on trouve

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 + t \\ (y_0 - x_0 + \epsilon)e^{-t/\epsilon} + x_0 + t - \epsilon \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 + t \\ x_0 + t - \epsilon \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ (y_0 - x_0 + \epsilon)e^{-t/\epsilon} \end{pmatrix} \quad (3.5)$$

On constate bien qu'elle s'écrit comme la somme d'une composante qui se contracte verticalement à vitesse  $e^{-t/\epsilon}$ , et une composante plus lente. Cette dernière est portée par la droite  $C_\epsilon$  d'équation  $y = x - \epsilon$ . On peut vérifier que celle-ci est bien invariante par le flot (prendre  $y_0 = x_0 - \epsilon$  et seule la composante  $\subset C_\epsilon$  demeure) et qu'elle converge bien vers la surface critique lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ .<sup>a</sup>

---

<sup>a</sup>. Si  $U = [x_1, x_2]$ , toute orbite définie par l'expression (3.5) avec condition initiale  $x_0 < x_1$  est un candidat qui convient pour  $C_\epsilon$  (on rappelle qu'on a non unicité de  $C_\epsilon$ ). Lorsque celle-ci entre dans  $U$  (i.e. quand  $x(t)$  atteint  $x_1$ , elle sera arbitrairement proche de la droite  $y = x - \epsilon$ , elle même arbitrairement proche de  $S$ ).

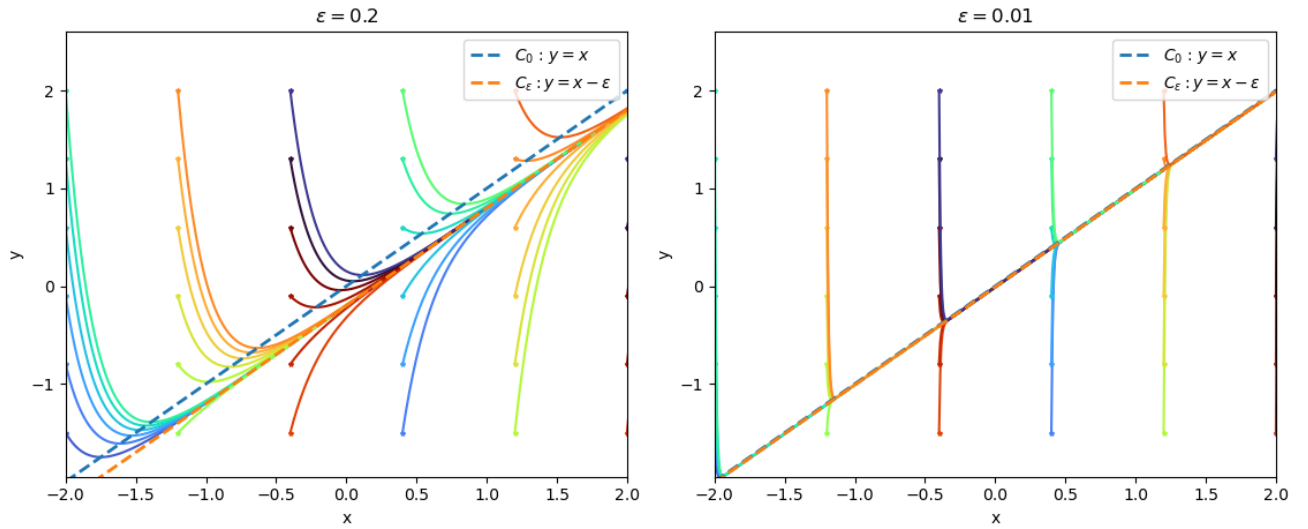
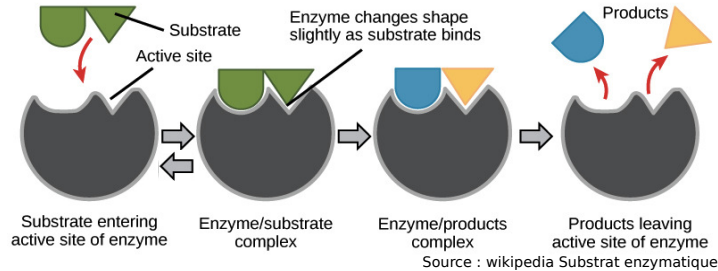


FIGURE 3.2 – Portrait de phase pour  $\epsilon = 0.2$  et  $\epsilon = 0.01$ . La surface critique  $S = \{(x, y), y = x\}$  est tracée ainsi que la surface lente  $C_\epsilon$ . Le théorème ne permet pas de déterminer l'équation de  $C_\epsilon$ , mais on peut deviner qu'elle se situe dans sous de la droite critique  $S$  puisque cette dernière constitue une  $y$ -isocline (les solutions ne peuvent la franchir qu'horizontalement) et sur  $S$  on a  $x' > 0$ .

## Exercice 25: Cinétique enzymatique de Michaelis-Menten

On considère une molécule  $S$  pouvant se lier à une enzyme  $E$  pour former un complexe  $C$ . Ce dernier peut se dissocier avant ou après avoir catalysé la transformation de  $S$  en molécule  $P$ . La réaction s'écrit donc



On dit que  $S$  est un substrat enzymatique et  $P$  un produit. Ce type de réaction est très courant, par exemple lors de la transformation du glycogène en glucose.

On note  $s$ ,  $e$ ,  $c$  et  $p$  les concentrations de  $S$ ,  $E$ ,  $C$  et  $P$  et on modélise leur évolution en utilisant la loi d'action de masse

$$\begin{cases} s'(T) &= -k_1 e(T) s(T) + k_{-1} c(T), \\ e'(T) &= -k_1 e(T) s(T) + (k_{-1} + k_2) c(T), \\ c'(T) &= k_1 e(T) s(T) - (k_{-1} + k_2) c(T), \\ p'(T) &= k_2 c(T). \end{cases} \quad (3.7)$$

avec conditions initiales positives.

- Justifier que  $e(T) + c(T)$  est constante. Utiliser cette relation pour réécrire (3.7) comme 3 EDOs (portant sur  $x$ ,  $c$  et  $p$ ) et une équation algébrique pour  $e$ .

Généralement, la concentration d'enzyme est initialement très faible par rapport à celle du substrat, on va voir que cela conduit à une séparation des échelle de temps. On suppose donc que  $s(0) = s_0 > 0$ ,  $e(0) = e_0 \epsilon$ ,  $c(0) = c_0 \epsilon$  et  $p(0) = p_0 \geq 0$  avec  $\epsilon \ll 1$ . Puisque  $e + c$  est constant, l'ordre de grandeur de  $c$  et  $e$  est  $\epsilon$ .

- Normaliser  $c$  en posant  $d = c/\epsilon$  et montrer qu'on aboutit à un système lent-rapide sous sa forme rapide. Identifier variables lentes et rapides.
- Identifier la surface critique. Déterminer si elle est normalement hyperbolique ainsi que sa stabilité (pour  $\epsilon = 0$ ). On ne considérera que le cas  $s, d, p \geq 0$ .
- Les théorèmes de Fenichel assurent la convergence rapide du système vers surface lente  $C_\epsilon$ , arbitrairement proche de la surface critique. À la place, considérer plutôt l'hypothèse de quasi-équilibre (QSSA) pour réduire le système à deux équations différentielles sur  $s$  et  $p$  et une équation algébrique sur  $d$ . Vérifier qu'alors  $s$  et  $p$  satisfont

$$\begin{cases} s'(T) &= -As/(s + B), \\ p'(T) &= As/(s + B) \end{cases} \quad (3.8)$$

Avec  $A$  et  $B$  à expliciter.

La vitesse de conversion de  $s$  vers  $p$  ainsi obtenue s'appelle **cinétique de Michaelis-Menten**. Elle modélise une vitesse de conversion d'un réactif en produit limitée par la quantité totale d'enzymes. On l'obtient en projetant  $d$  sur la surface critique, puis en utilisant le système réduit lent. C'est donc un système approximatif sur la surface critique (et non sur la surface lente). On peut aussi le réécrire avec l'unité de temps lent  $\tau = t\epsilon$  pour obtenir une expression de  $A$  indépendante de  $\epsilon$ .

## Correction

1.  $e'(T) + c'(T) = 0$  pour tout  $T$  donc  $e(T) + c(T) = e(0) + c(0)$  pour tout  $t$ .

$$\begin{cases} s'(T) &= -k_1(e(0) + c(0) - c(T))s(T) + k_{-1}c(T), \\ c'(T) &= k_1(e(0) + c(0) - c(T))s(T) - (k_{-1} + k_2)c(T), \\ p'(T) &= k_2c(T). \end{cases} \quad (3.9)$$

$$e(T) = e(0) + c(0) - c(T)$$

2. Après changement de variables, et en posant  $d_0 = c_0 + e_0$ , i.e.  $d(0) = d_0\epsilon$ ,

$$\begin{cases} s'(T) &= \epsilon(-k_1(d_0 - d(T))s(T) + k_{-1}d(T)), \\ d'(T) &= k_1(d_0 - d(T))s(T) - (k_{-1} + k_2)d(T), \\ p'(T) &= \epsilon k_2d(T). \end{cases} \quad (3.10)$$

3. Ainsi  $d$  est variable rapide tandis que  $s$  et  $p$  sont lentes.

Posons  $g : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}$ ,  $(s, d) \mapsto k_1(d_0 - d)s - (k_{-1} + k_2)d$ . Alors la surface critique est donnée par  $S = g^{-1}(0) = \{(s, d) \in \mathbb{R}^2, d = \varphi(s)\}$ , avec  $\varphi(s) = d_0 \frac{s}{s+K}$  et  $K = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}$ .

On a  $\partial g(s, d)/\partial d = -k_1s - (k_{-1} + k_2) < 0$  pour tout  $s \geq 0$ ,  $d \in R$ , donc en particulier sur  $S$  et pour  $\epsilon = 0$ . Ainsi la surface critique est attractive, en particulier elle est normalement hyperbolique. On pourrait même noter qu'elle est globalement attractive puisque  $\partial g(s, d)/\partial d < 0$  pour tout  $d$ , donc  $d' < 0$  si  $d > \varphi(s)$  et  $d' > 0$  si  $d < \varphi(s)$ .

4. Le QSSA consiste à utiliser l'approximation (donc fausse)  $d = \varphi(s)$ . Cela conduit (après substituer de  $d$  par  $\varphi(s)$  et simplifications) à

$$\begin{cases} s'(T) &= -\epsilon d_0 k_2 s / (s + K), \\ p'(T) &= \epsilon d_0 k_2 s / (s + K), \\ d(T) &= d_0 s / (s + K). \end{cases} \quad (3.11)$$

ou encore, dans l'unité de temps lent  $t = \epsilon T$ , en notant  $s_L(t) = s(T)$ ,

$$\begin{cases} s'_L(t) &= -d_0 k_2 s_L / (s_L + K), \\ p'_L(t) &= d_0 k_2 s_L / (s_L + K), \\ d_L(t) &= d_0 s_L / (s_L + K). \end{cases} \quad (3.12)$$

Sur la figure 3.3 on voit qu'en effet il est raisonnable de considérer que  $c$  est en état de quasi-équilibre, et que le temps nécessaire pour que  $c$  rejoigne ce quasi-équilibre peut être négligé.

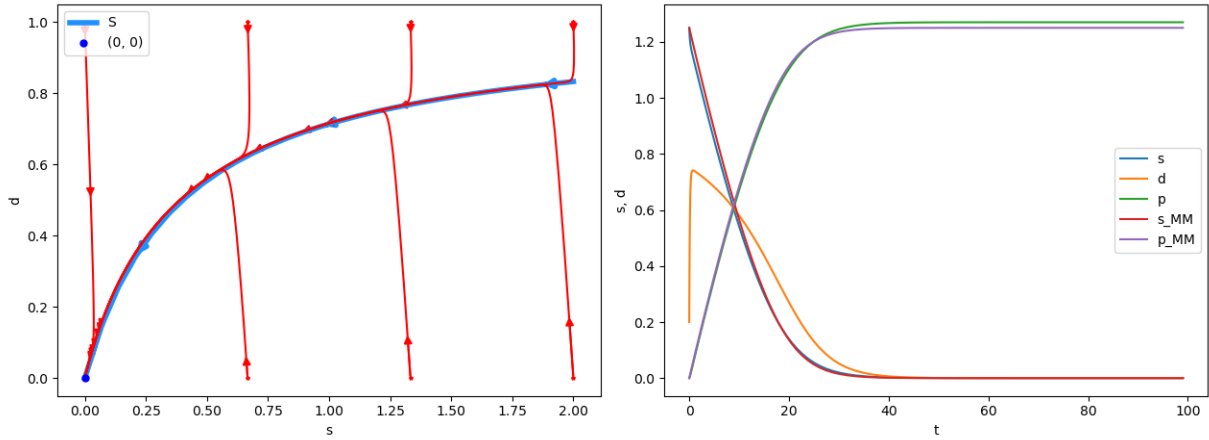


FIGURE 3.3 – Portrait de phase pour  $\epsilon = 0.1$  ( $k_1 = 5$  et tous les autres paramètres = 1) et graphe d’une solution du problème original comparée à la solution du système approché de Michaelis-Menten. La surface critique  $S = \{(s, d), d = \varphi(s)\}$  est tracée en bleu.

### Exercice 26: Fold point

Dans cet exercice, on observe sur un cas simple la situation où la surface critique n’est pas partout normalement hyperbolique et, en particulier, non paramétrable partout par une fonction  $\varphi$ . On considère le système

$$\begin{cases} x'(t) = \epsilon, \\ y'(t) = x + y^2 \end{cases} \quad (3.13)$$

1. Identifier la variable lente, la variable rapide et la surface critique  $S$ .
2. Montrer que, pour  $\epsilon = 0$ , la surface critique peut s’écrire comme l’union disjointe  $S = S^- \sqcup S^+ \sqcup S^0$  où  $S^-$  est attractif,  $S^+$  est répulsif et  $S^0$  n’est pas normalement hyperbolique (pour  $\epsilon = 0$ ).
3. Justifier que les théorèmes de Fenichel ne s’appliquent pas directement à  $S$ , ni à  $S^-$ , ni à  $S^+$ .
4. Justifier qu’il est possible d’appliquer ces théorèmes sur des restriction de  $S^-$  et  $S^+$ .
5. Esquisser le portrait de phase du système réduit lent (porté par la surface critique)
6. Esquisser le portrait de phase du système réduit rapide (utiliser une notation différente, par exemple des doubles flèches).
7. Esquisser les surfaces lentes assurées par les théorèmes de Fenichel et réaliser le portrait de phase de (3.13). Il faudra discuter séparément les situations pour lesquelles les théorèmes de Fenichel ne s’appliquent pas, ou cessent de s’appliquer.

Dans cet exercice, on observe une situation où la solution ”sort” du domaine sur lequel le théorème s’applique. Les solutions convergent rapidement vers une surface lente, la suivent, puis ”repartent” à vitesse rapide. Ce cas s’appelle un ”fold point”

## Correction

1.  $x$  variable lente,  $y$  rapide.  $S = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x \leq 0 \text{ et } y = \pm\sqrt{-x}\}$ .
2. En notant  $g(x, y) = x + y^2$ , on a  $\partial g / \partial y(x, y) = 2y$ , donc sur la surface critique  $S$  on a  $\partial g / \partial y(x, y) = \pm 2\sqrt{-x}$ . Ainsi  $S = S^- \sqcup S^+ \sqcup S^0$  avec

$$S^+ = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x \leq 0 \text{ et } y = \sqrt{-x}\}, S^- = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x \leq 0 \text{ et } y = -\sqrt{-x}\}$$

et  $S^0 = \{(0, 0)\}$ .  $S^-$  est normalement hyperbolique et attractive,  $S^+$  est normalement hyperbolique mais répulsive. Enfin  $\{(0, 0)\}$  n'est pas normalement hyperbolique.

3.  $S$  n'est pas normalement hyperbolique.  $S^-$  et  $S^+$  ne sont pas compactes.
4. En revanche, pour tout intervalle  $U = [x_1, x_2] \subset \mathbb{R}_-$ , les théorèmes de Fenichel s'appliquent à  $C_0^+ = S^+ \cap (U \times \mathbb{R}^+)$  et  $C_0^- = S^- \cap (U \times \mathbb{R})$ .
5. Le PRL s'écrit  $X'(\tau) = 1$ ,  $X(t) + Y(\tau)^2 = 0$ , ainsi pour toute condition initiale  $X(0) < 0$ , le PRL admet deux solutions distinctes qui évoluent sur la surface  $S$  avec  $X$  strictement croissante jusqu'à atteindre  $(0, 0)$  (non définies ensuite). Voir figure.
6. le problème rapide s'écrit  $x(t) = x_0$  constant et  $y'(t) = x_0 + y(t)^2$ , ainsi  $y_0$  décroît si  $x_0 \leq 0$  et  $y_0(t) \in [-\sqrt{-x_0}, \sqrt{-x_0}]$  et croît (strictement) sinon.
7. Les théorèmes de Fenichel assurent que pour  $x < 0$  on a existence d'une surface lente  $C_\epsilon^-$  proche de  $C_0^-$ , invariante tant que  $x \in U$  et attractive, sur lequel le flot est arbitrairement proche (pour  $\epsilon$  arbitrairement petit) de celui du PRL porté par  $S^-$ .

De même, il existe  $C_\epsilon^+$  proche de  $C_0^+$ , invariante et répulsive tant que  $x$  reste dans  $U$ , sur laquelle le flot est proche de celui du PRL porté par  $S^+$ .

Remarque : en général  $C_\epsilon$  n'est pas unique mais, pour un intervalle  $U$  fixé, toutes les surfaces lentes éligibles tendent à converger les unes vers les autres à vitesse  $e^{-c/\epsilon}$  lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ . Nous n'approfondirons pas ce point ici.

Lorsque  $x \geq 0$ , le système est suffisamment simple pour que l'on montre que  $y$  croît de plus en plus rapidement et que  $x$  croît lentement. Plus précisément, lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$ , cette solution tend à suivre l'axe  $x = 0$  et diverger vers  $y = +\infty$  en temps fini. Pour toute condition initiale  $x_0 < 0$ ,  $y_0 < \sqrt{-x_0}$ , l'orbite issue de  $(x_0, y_0)$  tend à converger, lorsque  $\epsilon \rightarrow 0$  vers l'union de  $S^-$  et de  $\{0\} \times [0, +\infty]$ .

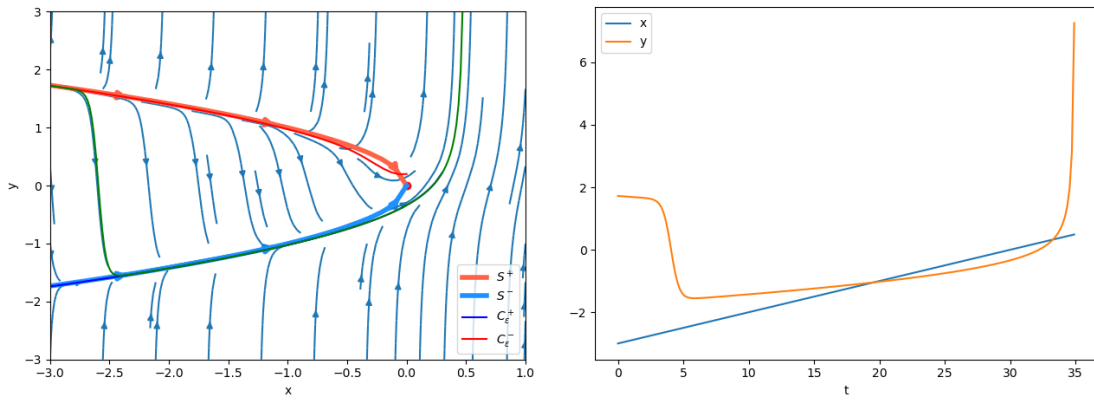


FIGURE 3.4 – (A) Portrait de phase pour  $\epsilon = 0.1$ . Deux candidats pour les variété lentes attractive et répulsive sont tracés (valables pour  $U = [-3, -0.1]$ , dans le sens où si  $\epsilon \rightarrow 0$ , celles-ci tendent vers  $C_0^-$  et  $C_0^+$  sur  $U$ ). (B) Graphe au cours du temps la solution correspondant à l'orbite tracée en vert sur la figure A



FIGURE 3.5 – Identique à la Figure 3.4 avec  $\epsilon = 0.01$ .

### Exercice 27: Oscillateur de Van der Pol

L'oscillateur de Van der Pol est un exemple célèbre de système lent-rapide faisant apparaître des cycles limites et ayant quelques applications en physique.biologie <sup>a</sup>.

Soit le système

$$\begin{cases} x'(t) = -y, \\ \epsilon y'(t) = x + y - \frac{y^3}{3} \end{cases} \quad (3.14)$$

1. Déterminer l'équation de la surface critique  $S$ .
2. Ecrire  $S$  comme l'union disjointe de sous-ensembles normalement hyperboliques et de points isolés.
3. Déterminer la stabilité (pour  $\epsilon = 0$ ) de chacune des composantes **normalement** hyperboliques.
4. Tracer  $S$  en indiquant le sens de variation de la solution du problème réduit lent sur  $S$ .
5. En utilisant les principes des théorèmes de Fenichel (sans nécessairement chercher à tracer des candidats pour les variétés lentes), tracer le portrait de phase attendu pour (3.14) avec  $\epsilon \ll 1$ .

<sup>a</sup>. Il a notamment été utilisé (dans une version légèrement plus complète) par FitzHugh et Nagumo pour décrire le potentiel d'action des axones du calmar.

### Correction

On note  $f(x, y, \epsilon) = -y$  et  $g(x, y, \epsilon) = x + y - y^3/3$ .

1.  $S = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x = \frac{y^3}{3} - y\}$
2.  $S = S^1 \sqcup S^2 \sqcup S^3 \sqcup \{(2/3, -1)\} \sqcup \{(-2/3, 1)\}$  avec  $S^1 = \{x, y) \in S, y < -1\}$ ,  $S^2 = \{x, y) \in S, -1 < y < 1\}$  et  $S^3 = \{x, y) \in S, y > 1\}$  avec en effet  $\forall (x, y) \in S^1 \cup S^2 \cup S^3, \partial_y g(x, y, 0) = 1 - y^2 \neq 0$ .
3. La stabilité de la surface critique pour  $\epsilon = 0$  (et le bassin d'attraction) est donnée par le signe de  $\partial_y g(x, y, 0)$  ainsi  $S^1$  et  $S^3$  sont attractives et  $S^2$  est répulsive.
4. Le PRL, défini sur  $S$  évolue selon  $X'(t) = -Y(t)$ ,  $g(X(t), Y(t)) = 0$ . Le sens de variation de  $X$  est donc donné par le signe de  $Y$ , tandis que  $Y$  est contraint à par  $g(X, Y) = 0$  (il peut exister plusieurs solutions, mais on demande à  $(X, Y)$  d'être continue)
5. Voir Figure 3.6, on pourrait ajouter le sens de variation du système rapide (donné par la stabilité des branches de  $S$ ).

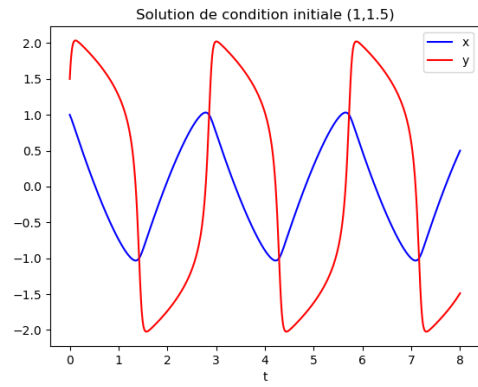
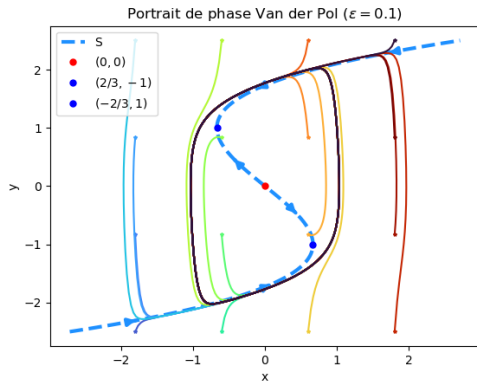


FIGURE 3.6 – Portrait de phase et une solution particulière pour le modèle (3.14) avec  $\epsilon = 0.1$

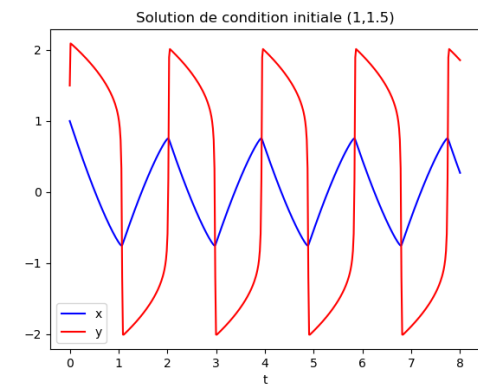
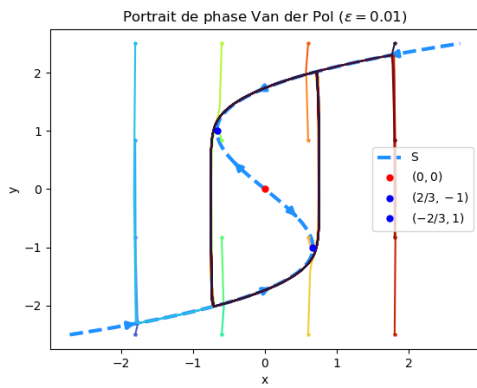


FIGURE 3.7 – Portrait de phase et une solution particulière pour le modèle (3.14) avec  $\epsilon = 0.01$

# Chapitre 4

## Quelques modèles classiques en écologie et épidémiologie

### 4.1 Modèles à deux espèces en écologie

#### 4.1.1 Le modèle de Lotka-Volterra

Celui-ci a été introduit indépendamment par Alfred James Lotka Vito Volterra, en 1925 et 1926, pour décrire les variations périodiques des tailles de populations animales dans un rapport proie-prédateur. En notant  $x$  le nombre de proie et  $y$  celui de prédateurs, ce modèle s'écrit

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) = ax - bxy, \\ y' &= g(x, y) = -cy + dxy \end{cases} \quad (4.1)$$

On assume donc que les proies se reproduisent à taux constant mais sont consommé, à une vitesse proportionnelle à  $xy$  (lié à la proba de rencontre entre proie et prédateur). Réciproquement, la vitesse de reproduction des prédateurs repose sur leur alimentation et est donc proportionnelle à  $xy$ , et meurent à taux constant. On suppose  $a, b, c, d > 0$  et on ne considère que les conditions initiales  $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$ .

**Lemme 4.1.1. (*Problème bien posé*)** *Pour toute condition initiale, le système (4.1) admet une unique solution maximale, préserve la positivité ( $\mathbb{R}_+^2$  est invariant, et même  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  est invariant), de plus sa solution maximale est globale. Elle possède deux équilibres  $E_0 = (0, 0)$  et  $E_1 = (c/d, a/b)$ .*

**Preuve 4.1.2. Lotka-Volterra Solution unique :**  $h : (x, y) \mapsto (f(x, y), g(x, y))$  est localement lipschitienne.

*Positivité :* on montre que les axes  $x = 0$  et  $y = 0$  sont respectivement des isoclines pour  $x$  et  $y$ , on en conclue qu'ils correspondent à des orbites et donc sont invariants et ne peuvent être "traversés".

*Globale :* si la solution n'est pas globale, elle sort de tout compact de  $\mathbb{R}^2$  en temps fini. Or on a  $x' \leq ax$ , donc (lemme de Gronwall)  $x(t) \leq x_0 e^{at}$  (donc  $x$  ne diverge pas en temps fini) et de même, pour tout  $t \geq 0$ ,  $y'(t) \leq dx(t)y(t) \leq dyx_0 e^{at}$ , donc  $y(t) \leq y_0 e^{d \int_0^t x(s) ds} \leq y_0 e^{dx_0 \int_0^t \exp(as) ds}$  qui ne diverge pas en temps fini.

*La détermination des équilibres est triviale.*

### Proposition 4.1.1: Solution périodique

Pour toute condition initiale dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , la solution de (4.1) est périodique.

**Preuve 4.1.3.** On montre facilement que  $p : (x, y) \mapsto dx + by - c \ln(x) - a \ln(y)$  définie sur  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  est une intégrale première de (4.1).

À ce stade, on pourrait montrer que  $p$  admet un max local en  $E_1 = (c/d, a/b)$ , ce qui implique l'existence de solutions périodiques localement autour de cet équilibre. Mais on souhaite un résultat global (dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ ).

Numériquement, on observe facilement que les lignes de niveaux de  $p$  sont des courbes fermées, et donc des orbites, ce qui donne le résultat attendu.

Pour le prouver analytiquement on peut procéder comme suit. On définit quatre régions de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$

$$R_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, 0 < x < c/d, 0 < y < a/b\}, \quad R_2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x > c/d, 0 < y < a/b\}$$

$$R_3 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, x > c/d, y > a/b\}, \quad R_4 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2, 0 < x < c/d, y > a/b\}$$

1. On montre que pour toute condition initiale dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2 \setminus \{E_1\}$  la solution traverse successivement les quatre zones. Autrement dit si il existe  $t_i \in \mathbb{R}$  tel que  $(x(t_i), y(t_i)) \in R_i$ , alors il existe  $t_{i+1} > t_i$  tel que  $(x(t_{i+1}), y(t_{i+1})) \in R_{i+1}$  (avec  $R_5 = R_1$ ).

— Supposons  $(x(t_1), y(t_1)) \in R_1$ . Alors on a  $x' > 0$  et  $y' < 0$ . Ainsi, soit la solution passe dans  $R_2$ , soit elle converge dans  $[x(t_1), c/d] \times [0, y(t_1)]$ . Or, si  $(x, y)$  converge, c'est vers un équilibre (puisque  $(x', y')$  convergerait vers  $(0, 0)$ ), mais aucun des équilibres ne se trouve dans  $[x(t_1), c/d] \times [0, y(t_1)]$ . Donc il existe  $t_2 > t_1$  tel que  $(x(t_2), y(t_2)) \in R_2$ .

— Pour le passage de  $R_2$  à  $R_3$  et les transitions suivantes, le raisonnement est le même sauf qu'on ne peut pas utiliser le fait que  $x$  et  $y$  sont bornés (car les  $R_i$  ne le sont pas). On montre donc ce point en utilisant la fonction  $p$ .

On montre simplement (tableau de variation) qu'il existe  $m \in \mathbb{R}$  tel que, pour tout  $z > 0$ ,  $dz - c \ln(z) > m$  et  $bz - a \ln(z) > m$ .

Ensuite (idem) il existe  $Z > 0$  tel que pour tout  $z > Z$ ,  $c \ln(z) < dz/2$  et  $a \ln(z) < bz/2$ .

On en conclut que pour tout  $x > Z$  et pour tout  $y > 0$  on a

$$p(x, y) > dx - dx/2 + by - a \ln(y) > dx/2 + m, \quad \text{i.e. } x < \frac{2}{d}(p(x, y) - m)$$

De même pour tout  $y > Z$  et pour tout  $x > 0$

$$p(x, y) > by/2 + m, \quad \text{i.e. } y < \frac{2}{b}(p(x, y) - m)$$

En utilisant le fait que  $p$  est constante le long des trajectoires, on a

$$x(t) \leq \max\{Z, \frac{2}{d}(p(x_0, y_0) - m)\} \quad \text{et} \quad y(t) \leq \max\{Z, \frac{2}{b}(p(x_0, y_0) - m)\}$$

Ainsi pour toute condition initiale,  $x$  et  $y$  sont bornés et on peut appliquer le raisonnement  $a$ -utilisé pour  $R_1$ .

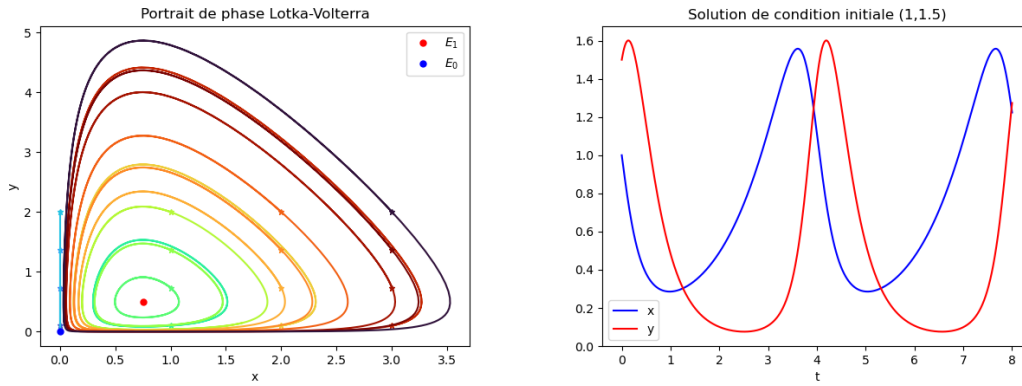


FIGURE 4.1 – Portrait de phase et une solution particulière pour le modèle de Lotka-Volterra (4.1) ( $a=1, b=2, c=3, d=4$ )

2. On a montré que les solutions dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2 \setminus \{E_1\}$  oscillent autour de  $E_1$  dans le sens trigonométrique, il reste à prouver qu'elles sont périodiques, on va montrer qu'à chaque tour, la trajectoire passe par le même point de la frontière entre  $R_1$  et  $R_2$ . Soit  $(x, y)$  une solution de condition initiale  $(x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \setminus \{E_1\}$  et soient  $t_5 > t_1$  deux temps tels que  $x(t_1) = x(t_5) = c/d$  et  $0 < y(t_1), y(t_5) < a/b$ .

On sait que  $p(x(t_1), y(t_1)) = p(x(t_5), y(t_5))$ , c'est à dire

$$by(t_1) - a \ln(y(t_1)) = by(t_5) - a \ln(y(t_5))$$

Or la fonction  $z \mapsto bz - a \ln(z)$  est strictement croissante sur  $]0, a/b[$ , donc elle est injective sur cet intervalle, donc  $y(t_1) = y(t_5)$ .

On a montré que  $(x, y)$  prend deux fois la même valeur, donc elle est périodique.

Du point de vue écologique, cette périodicité peut être interprétée ainsi : lorsque les proies sont nombreuses, les prédateurs prolifèrent. Par conséquent ils épuisent leurs ressources et déclinent. Les proies profitent de ce déclin et leur population croît à nouveau, et le même cycle se répète.

Ce modèle est bien sûr très simpliste mais possède plusieurs propriétés pertinentes. Premièrement, des oscillations sont observées dans certains systèmes écologiques proie-prédateur (voir e.g. lynx-lièvre).

De plus on peut remarquer que l'équilibre du nombre de proies (resp. prédateurs), i.e.  $c/d$  (resp.  $a/b$ ) dépend uniquement des paramètres propres au prédateur,  $c$  et  $d$  (resp. proies,  $a$  et  $b$ ). Paradoxalement, augmenter, par exemple,  $a$  (en limitant la pêche par exemple) résulte en une augmentation de l'équilibre des prédateurs sans affecter celui des proies. Ce phénomène a été observé pour plusieurs espèces (voir e.g. paradoxe des pesticides)

#### 4.1.2 Compétition intra-spécifique - exemple de Lotka-Volterra avec croissance logistique pour les proies

On peut remarquer qu'en l'absence de prédateurs, le modèle de Lotka-Volterra donne une croissance exponentielle, non bornée, du nombre de proies. On peut le modifier en supposant

par exemple une croissance logistique des proies (=compétition intra-spécifique), le système de Lotka-Volterra devient

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) = ax(1 - \frac{x}{K}) - bxy, \\ y' &= g(x, y) = -cy + dxy \end{cases} \quad (4.2)$$

### Exercice 28: Portrait de phase pour Lotka-Volterra logistique

Etudier la positivité des solutions pour le système (4.2) ainsi que l'existence d'équilibres dans  $\mathbb{R}_+^2$  et leur stabilité. On se contentera d'étudier les situations où les équilibres sont hyperboliques et on déterminera précisément les bassins d'attraction.

#### Correction

3 équilibres :  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  et  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}(1 - \frac{c}{Kd}))$ , le dernier étant positif ssi  $c \leq Kd$  (coïncide avec  $(K, 0)$  si  $c = Kd$ ).

Par linéarisation on trouve que l'origine est un point selle.

L'équilibre  $(K, 0)$  est un point selle (dont la variété stable est le demi axe  $\{x > 0, y = 0\}$ ) si  $c < Kd$  et un noeud stable si  $c > Kd$ .

Enfin, si  $c < Kd$  le troisième équilibre est dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  et est un noeud stable si  $ac > 4Kd(Kd - c)$  et un foyer stable si  $<$ .

Dans tous les cas, si  $x(0) = 0$  alors  $x \equiv 0$  et  $y(t) \rightarrow 0$ . Si  $y(0) = 0$  alors  $y \equiv 0$  et  $x(0) \rightarrow K$ .

Ainsi, si  $c > Kd$  les prédateurs vont s'éteindre (on prouve que la stabilité est globale dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  par le théorème de Poincaré-Bendixson en montrant que les traj sont bornées et qu'il ne peut exister de sol périodique, puisqu'une orbite périodique doit entourer au moins un équilibre, et qu'ici les deux équilibres ne peuvent être entourés par une trajectoire puisque les axes  $x = 0$  et  $y = 0$  ne peuvent être traversés.)

à finir

**Remarque 4.1.4.** On aurait pu modifier le modèle de Lotka-Volterra de bien d'autres façon. Par exemple, le terme de prédation (en  $xy$ ) est ici proportionnel à  $x$ , donc non bornée, cela signifie en particulier que chaque prédateur peut manger un nombre arbitrairement grand de proies (si  $x$  est grand).

On aurait, par exemple, pu utiliser une forme proportionnelle à  $x/(1 + cx)$ , qui sature lorsque  $x \rightarrow \infty$ , donc

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) = ax(1 - \frac{x}{K}) - b\frac{xy}{1+cx}, \\ y' &= g(x, y) = -cy + d\frac{xy}{1+cx} \end{cases}$$

On aurait aussi pu considérer qu'il y a (au delà de l'effet indirect via la prédation des proies) une compétition intra-spécifique chez les prédateurs, avec éventuellement une capacité de charge dépendante du nombre de proie, c'est le modèle de Holling-Tanner

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) = ax(1 - \frac{x}{K}) - b\frac{xy}{1+cx}, \\ y' &= g(x, y) = -cy(1 - \frac{y}{dx}) \end{cases}$$

### Définition 4.1.1: réponses fonctionnelles de Holling

En écologie mathématique les formes  $x \mapsto bx$ ,  $x \mapsto b\frac{x}{1+ex}$  et  $x \mapsto b\frac{x^n}{1+ex^n}$ , similaires respectivement à la loi d'action de masse, la cinétique de Michaelis-Menten et la fonction de Hill sont appelées **réponses fonctionnelles de Holling** de type *I*, *II* et *III*.

### 4.1.3 Équations de compétition inter-spécifique de Lotka-Volterra

Ce modèle classique décrit l'évolution de deux populations en compétition pour les mêmes ressources, il s'écrit par exemple

$$\begin{cases} X' &= r_x X \left(1 - \frac{X}{K_x} - \frac{b_x Y}{K_x}\right), \\ Y' &= r_y Y \left(1 - \frac{b_y X}{K_y} - \frac{Y}{K_y}\right) \end{cases} \quad (4.3)$$

#### Exercice 29: Équations de compétition de Lotka-Volterra

Dans le cas de deux populations en compétition pour les mêmes ressources, on peut considérer le modèle suivant <sup>a</sup>

$$\begin{cases} X' &= r_x X \left(1 - \frac{X}{K_x} - \frac{b_x Y}{K_x}\right), \\ Y' &= r_y Y \left(1 - \frac{b_y X}{K_y} - \frac{Y}{K_y}\right) \end{cases} \quad (4.4)$$

Où les paramètres sont  $> 0$  et on suppose  $b_x b_y \neq 1$ .

1. Adimensionner le système avec les changements de variables  $x = X/K_x$ ,  $y = Y/K_y$ ,  $c = b_x K_y/K_x$  et  $d = b_y K_x/K_y$
2. Identifier les équilibres de ce système, préciser sous quelles conditions sur le paramètres ces équilibres ont un sens biologique (i.e. sont positifs).
3. Calculer la jacobienne du système et l'évaluer en chacun des points d'équilibres
4. Déterminer, en discutant selon les valeurs de  $c$  et  $d$  la stabilité locale des points d'équilibres (on traitera uniquement les équilibres positifs et hyperboliques). Pour l'équilibre de coexistence des deux espèces, on ne cherchera pas à distinguer noeud et foyer.
5. dessiner le portrait de phase (uniquement le quadrant  $\mathbb{R}_+^2$ ) du système pour les cas  $c, d > 1$ ,  $c < 1 < d$ ,  $d < 1 < c$  et  $c, d < 1$  (dans ce dernier cas, on pourrait montrer qu'il n'y a pas de foyer).

<sup>a</sup>. Pour ce modèle et ses variantes, on parle souvent d'équations de **compétition** de Lotka-Volterra, par analogie avec les équations de prédation de L-V, et non pour de véritables raisons de paternité. Notons qu'ici il y a compétition intra- et inter-spécifique

## Correction

1.

$$\begin{cases} x' = f(x, y) = r_x x(1 - x - cy), \\ y' = g(x, y) = r_y y(1 - dx - y) \end{cases} \quad (4.5)$$

2.  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$ , et  $E = \left(\frac{c-1}{cd-1}, \frac{d-1}{cd-1}\right)$ . Ce dernier est positif ssi  $c, d < 1$  ou  $c, d > 1$ .

3.

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r_x(1 - 2x - cy) & -cr_x x \\ -dr_y y & r_y(1 - 2y - dx) \end{pmatrix}$$

Donc

$$J(0, 1) = \begin{pmatrix} r_x(1 - c) & 0 \\ -dr_y & -r_y \end{pmatrix}, \quad J(1, 0) = \begin{pmatrix} -r_x & -cr_x \\ 0 & r_y(1 - d) \end{pmatrix}$$

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_x & 0 \\ 0 & r_y \end{pmatrix}, \quad J(E) = \begin{pmatrix} r_x \frac{1-c}{cd-1} & cr_x \frac{1-c}{cd-1} \\ dr_y \frac{1-d}{cd-1} & r_y \frac{1-d}{cd-1} \end{pmatrix}$$

4.  $(0, 0)$  est un point selle.

$(1, 0)$  est un point selle si  $d < 1$  et un noeud attractif de  $d > 1$ .

$(0, 1)$  est un point selle si  $c < 1$  et un noeud attractif de  $c > 1$ .

$\det(J(E)) = r_x r_y \frac{(1-c)(1-d)}{1-cd}$  et  $Tr(J(E)) = \frac{r_x(1-c) + r_y(1-d)}{cd-1}$ . Le déterminant est  $< 0$  si  $c, d > 1$  donc c'est un point selle. Si  $c, d < 1$  on a déterminant  $> 0$  et trace  $< 0$  donc c'est un équilibre attractif (noeud/foyer).

### 4.1.4 Équations de mutualistes de Lotka-Volterra

On dit qu'il y a mutualisme lorsque l'interaction entre différentes espèces est avantageuse pour chacune d'elles. On peut penser par exemple à l'interaction entre plante à fleur et insecte pollinisateur.

Dans ce cas, on peut considérer un modèle de la forme

$$\begin{cases} x' = f(x, y) = r_x x \left(1 - \frac{x - b_x y}{K_x}\right), \\ y' = g(x, y) = r_y y \left(1 - \frac{b_x x - b_y y}{K_y}\right) \end{cases} \quad (4.6)$$

## Correction

1.

$$\begin{cases} x' = f(x, y) = r_x x(1 - x + cy), \\ y' = g(x, y) = r_y y(1 + dx - y) \end{cases} \quad (4.7)$$

dont les équilibres sont  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et  $E = (\frac{c+1}{1-cd}, \frac{d+1}{1-cd})$ , le dernier n'a de sens biologique que si  $cd < 1$ .

2.

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r_x(1 - 2x + cy) & -cr_x x \\ -dr_y y & r_y(1 - 2y + dx) \end{pmatrix}$$

Le cas  $(0, 0)$  est identique, on trouve toujours un nœud instable (valeurs propres  $r_x$  et  $r_y$ ).

$$J(0, 1) = \begin{pmatrix} r_x(1 + c) & 0 \\ -dr_y & -r_y \end{pmatrix}$$

Donc  $(0, 1)$  est un point selle.

Par symétrie du problème,  $(1, 0)$  est aussi un point selle.

Enfin,

$$J(E) = \begin{pmatrix} r_x \frac{1+c}{cd-1} & cr_x \frac{1+c}{cd-1} \\ dr_y \frac{1+d}{cd-1} & r_y \frac{1+d}{cd-1} \end{pmatrix}$$

et lorsque cet équilibre est positif (i.e.  $cd < 1$ ) on a

$\det(J(E)) = r_x r_y \frac{(1+c)(1+d)}{(cd-1)^2} (1 - cd) > 0$  et  $Tr(J(E)) < 0$  donc l'équilibre de coexistence est attractif.

## 4.2 Épidémiologie mathématique - variations autour du modèle SIR

En épidémiologie mathématique, il est courant d'utiliser des modèles compartimentaux décrivant le nombre d'individus infectés dans une population.

Le prototype de ces modèles est le modèle *SIR* ci-dessous (Kermack et McKendrick, 1927)

$$\begin{cases} S'(t) &= -\beta I(t)S(t), \\ I'(t) &= \beta I(t)S(t) - \gamma I(t) \\ R'(t) &= \gamma I(t) \end{cases} \quad (4.8)$$

où  $S$ ,  $I$  et  $R$  sont respectivement les nombres d'individus **susceptibles** (sain et pouvant se faire contaminer), **infectieux** et **retirés** (rétablis et immunisés, ou mort).

Les paramètres  $\beta, \gamma > 0$  sont les taux d'infection et de rémission.

### Exercice 30

1. Identifier les équilibres du modèle. *SIR* (4.8)
2. Montrer que la quantité  $S + I + R$  est constante, on note  $N = S(0) + I(0) + R(0)$ .
3. On note  $\mathcal{R}_0 = S(0)\beta/\gamma$ . Montrer que si  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  alors  $I$  est strictement décroissante et converge vers 0, il n'y a donc pas d'épidémie.
4. Remarquer que si  $N \leq \gamma/\beta$  alors il ne peut pas y avoir d'épidémie et que si  $N > \gamma/\beta$  il existe un  $f^* \in ]0, 1[$  tel que

$$I(t) + R(t) > f^*N \Rightarrow R_t = S(t)\beta/\gamma < 1 \Rightarrow I$$

décroit et converge vers 0. Autrement dit si une fraction  $f > f^*$  de la population est infectée ou immunisée, l'épidémie s'éteint : c'est l'immunité de groupe.

5. Montrer que si  $\mathcal{R}_0 > 1$ ,  $I$  commence par croître, puis qu'on a encore  $\lim_{t \rightarrow +\infty} I(t) = 0$ , il y a donc épidémie.
6. Montrer que  $V(I, S) = S + I - \frac{\gamma}{\beta} \ln(S)$  est une intégrale première de (4.8).
7. On suppose que  $\mathcal{R}_0 > 1$  et on note  $S_\infty = \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t)$  et  $x = 1 - \frac{S_\infty}{S(0)}$  la fraction d'individus infectés au cours de l'épidémie. Montrer que  $S_\infty$  est l'unique solution dans  $]0, \gamma/\beta[$  (existence et unicité sont immédiates avec un tableau de variation, admis) de

$$S_\infty - \frac{\gamma}{\beta} \ln(S_\infty) = S(0) + I(0) - \frac{\gamma}{\beta} \ln(S(0))$$

et donc  $x$  est l'unique solution dans  $]0, 1[$  de

$$R_0 x + \ln(1 - x) = -I(0) \frac{\beta}{\gamma}$$

**Remarque 4.2.1.** *Le nombre de reproduction de base  $\mathcal{R}_0$ . Le seuil  $\mathcal{R}_0$  exhibé dans l'exercice précédent est un indicateur récurrent des modèles d'épidémiologie (son expression dépend bien sûr du modèle). Il s'appelle **nombre de reproduction de base**. Historiquement, il est décrit comme le nombre de contaminations secondaires engendrées par un unique individu*

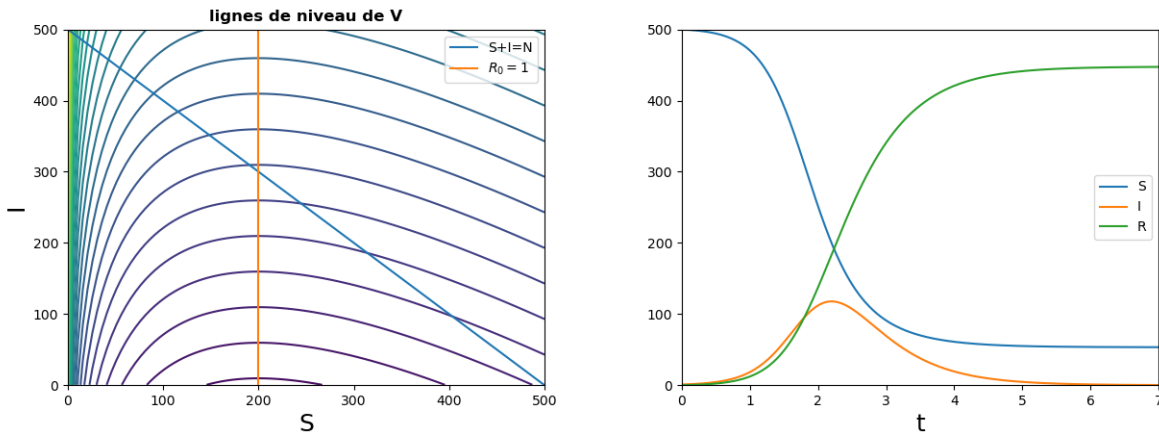


FIGURE 4.2 – a) Lignes de niveau de  $V$  et b) trajectoires du système (4.8) pour  $\gamma = 2$ ,  $\beta = 0.01$ ,  $N = 500$  ( $\mathcal{R}_0 = 2.5$ )

*infecté dans une population de susceptibles, i.e. le nombre de personne qui seront contaminées directement par cet individu.*

*Mathématiquement, le  $\mathcal{R}_0$  peut être vu comme un paramètre de bifurcation tel que les équilibres sains (aka. disease free equilibrium, i.e. pour lesquels  $I = 0$ ) sont stables si  $\mathcal{R}_0 < 1$  et instables si  $\mathcal{R}_0 > 1$ .*

Ici, le taux d'infection  $\beta I$  est proportionnel à la densité d'individus infectieux (loi d'action de masse). Pour certaine épidémies, il est plus judicieux de considérer un taux proportionnel à la fréquence de l'infection dans la population, i.e. en  $\beta I/N$ . Par exemple, pour le SIDA, multiplier la taille de la population par 10 en gardant la même proportion d'individus infectés ne changera pas le taux (individuel) de contamination.

Ce modèle de base connaît un nombre considérable de variations plus complexes : mort, naissance, multiples infections, structuration en âge, effets de confinement, migration,... dont nous ne verrons qu'un exemple.

### Exercice 31: Modèle SIRS avec démographie

On considère le modèle suivant dans lequel les individus immunisés peuvent perdre leur immunité (avec taux  $\alpha$ ). On suppose de plus que les individus meurent à taux constant  $\omega$ , avec un supplément de mortalité chez les individus infectés ( $\omega_I$ ). Enfin, pour simplifier, on suppose qu'à chaque instant il y a un nombre de naissance  $f(t)$  qui compense le nombre de morts<sup>a</sup>. Ainsi la taille de population  $N = S + I + R$  reste constante (avec  $f(t) = \omega N + \omega_I I$ ).

$$\begin{cases} S'(t) = \omega N + \omega_I I - \beta SI - \omega S + \alpha R, \\ I'(t) = \beta SI - (\gamma + \omega + \omega_I)I \\ R'(t) = \gamma I - (\omega + \alpha)R \end{cases} \quad (4.9)$$

1. Dessiner un graphe (noeuds reliés par des arêtes pondérées) représentant les compartiments et les flux de ce modèle.
2. Vérifier que  $N = S + I + R$  est constante.

En utilisant la relation  $S = N - I - R$  et le changement de variables  $\mu = \gamma + \omega + \omega_I$ ,  $\rho = \omega + \alpha$ , le système se réécrit

$$\begin{cases} I'(t) = \beta(N - I - R)I - \mu I \\ R'(t) = \gamma I - \rho R \end{cases} \quad (4.10)$$

3. Montrer que (4.10) admet pour équilibre l'équilibre trivial  $(0, 0)$  et une infinité d'équilibres  $(I^*(N), R^*(N))$ , paramétrés par  $N$ , en discutant les conditions sur les paramètres pour que les équilibres soient dans  $\mathbb{R}_+^2$
4. On pose  $\mathcal{R}_0 = \beta N / \mu$ . Montrer que  $\mathcal{R}_0 \leq 1 \Rightarrow I$  décroît et converge vers 0.
5. En remarquant que, à l'équilibre, on a  $\beta(I^* + R^*) = \beta N - \mu$  et  $\gamma I^* - \rho R^* = 0$ , montrer que (4.10) peut se réécrire

$$\begin{cases} I'(t) = \beta((I^* - I) + (R^* - R))I \\ R'(t) = -\gamma(I^* - I) + \rho(R^* - R) \end{cases} \quad (4.11)$$

6. Soit  $N$  fixé tel que  $\mathcal{R}_0 > 1$ . Montrer que  $U : (I, R) \mapsto I - I^* \ln(I) + \frac{\beta}{2\gamma}(R - R^*)^2 - I^*(1 - \ln(I^*))$  est une fonction de Liapounov forte pour (4.11) sur  $]0, +\infty[ \times \mathbb{R}$ .
7. Montrer que pour toute condition initiale dans  $\{(I, R) \in \mathbb{R}_+^2, I > 0, I + R \leq N\}$ , la solution de (4.10) converge vers  $(I^*, R^*)$ .

Conclusion : si  $\mathcal{R}_0 > 1$ , on a persistance de l'infection dans la population. L'équilibre  $(S^*, I^*, R^*)$  (où  $S^* = N - I^* - R^*$ ) s'appelle équilibre **endémique**. Dans le cas contraire, l'infection tend à disparaître de la population.

<sup>a</sup>. hypothèse raisonnable si à chaque instant le supplément de morts liées à l'épidémie est petit par rapport au nombre de mort à l'équilibre sans épidémie  $\omega_I * I \ll \omega N$

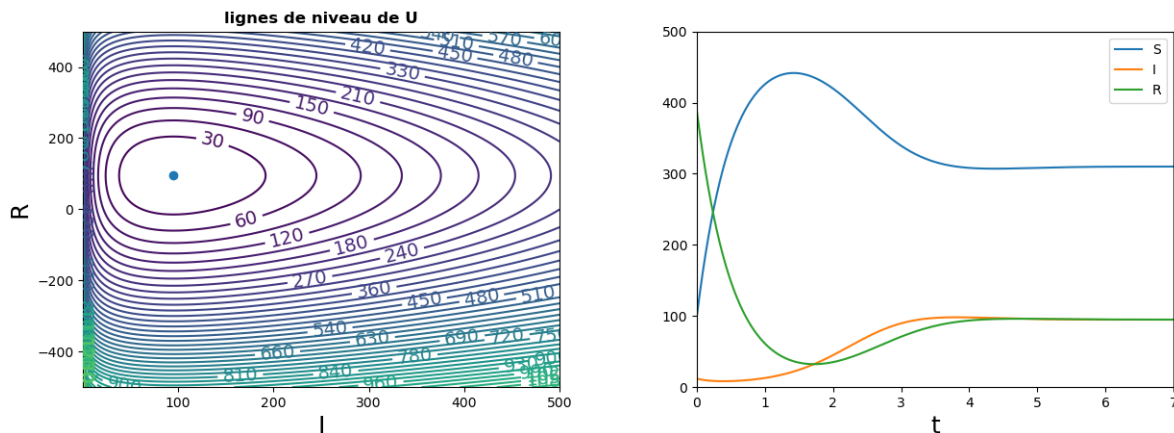


FIGURE 4.3 – a) Lignes de niveau de  $V$  et b) trajectoires du système (4.8) pour des paramètres tels que  $\mathcal{R}_0 = 2.5$

### 4.3 Section bonus : qu'appelle-t-on un *taux*

#### Exercice 32: Une approche naïve

Considérons une population cellulaire dans laquelle les cellules se divisent en moyenne toutes les 8 heures, donc avec une vitesse de  $3j^{-1}$ . À  $t = 0$  il n'y a qu'une seule cellule. On considère donc, avec le jour comme unité de temps, l'équation  $x'(t) = 3 \times 2x(t) - 3x(t) = 3x(t)$ ,  $x(0) = 1$ , où le premier terme de l'EDO correspond à la naissance des deux cellules filles, et le second à la disparition de la cellule mère.

- Donner la solution de cette EDO, en particulier, quelle sera la taille de la population au jour  $n$ ,  $n \geq 0$  ?

Par ailleurs si considère que les cellules se divisent exactement toutes les  $8h$ , on a donc une population qui double toutes les  $8h$ , donc une multiplication  $2^3$  chaque jours. Pour tout  $n \geq 0$ , la taille de la population cellulaire au jour  $n$  évolue donc selon une suite géométrique de raison  $2^3$

- Donner le nombre  $y_n$  de cellules au jours au jour  $n$ . Comparer  $y_n$  et  $x(n)$ .
- Quel taux de croissance aurait-il fallu utiliser dans l'EDO  $x' = ax$  pour que la population cellulaire double de taille toutes les  $8h$  ?

On a donc un facteur  $\ln(2)$  entre le nombre de division par jour pour la suite géométrique et le taux, exprimé en  $j^{-1}$  de l'EDO.

Il faut donc distinguer le nombre de doublement par jour ( $k = 3$ ) dans l'exercice et le taux de division  $a = 3$  (on pourrait l'appeler plus précisément *taux instantané de division*.  $a$  est également exprimé en  $j^{-1}$  mais il ne signifie pas qu'une cellule se divise exactement  $a$  fois par unité de temps. Il exprime une relation de proportionnalité entre croissance instantanée ( $x'$ ) et taille ( $x$ ).

**Remarque 4.3.1.** On peut toutefois en donner une interprétation basée sur la nature discrète du problème, non pas en considérant des divisions tous les  $1/a$  jours, mais en considérant que la durée entre deux division est aléatoire, de loi exponentielle de moyenne  $1/a$ , i.e. distribués selon la loi  $\mathcal{E}(a)$ , de densité  $f(x) = 1_{x \geq 0} a e^{-ax}$ .

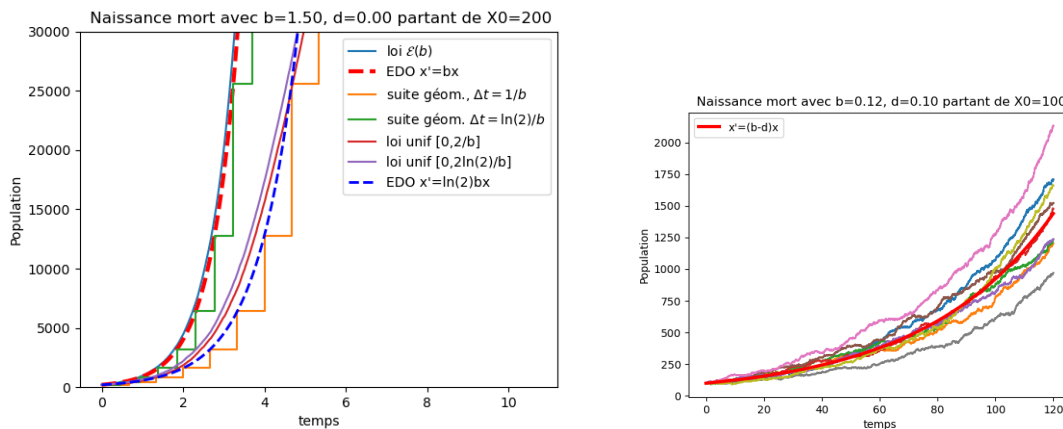


FIGURE 4.4 – A) Comparaison entre EDO, loi géométrique et processus stochastique avec temps d’attentes exponentiels ou uniformes. B) un exemple avec naissance et mort

Plus généralement, considérons le processus aléatoire  $Z$ , de condition initiale  $Z(0) = Kz_0$ , où  $K \in \mathbb{N}$ , décrivant la taille d’une population (par exemple cellulaire) où chaque cellule. Lorsque la population est de taille  $i \in \mathbb{N}$ , chaque cellule peut soit se diviser, soit mourir, avec des taux respectifs  $\lambda$  et  $\mu$ . Ce processus fait donc des sauts d’amplitude  $\pm 1$ .

Alors le processus renormalisé  $z = Z/K$  converge presque sûrement, lorsque  $K \rightarrow +\infty$  vers la solution de l’équation différentielle  $x' = (\lambda - \mu)x$  (voir Figure 4.4.A).

On peut montrer que ce n’est pas le cas avec d’autres loi (voir e.g. loi uniforme sur Figure 4.4.B). Ce résultat est intrinsèquement lié aux propriétés Markoviennes des processus exponentiels.

Ce résultat se généralise au cas où les taux de naissance et mort dépendent de la taille de la population, et l’EDO limite est alors non linéaire (voir e.g. Ethier et Kurtz 1986, théorème 2.1 chapitre 11).

Conclusion : une EDO peut être interprétée comme l’approximation d’un processus stochastique de naissance/mort pour lequel

- tous les individus ont des taux de naissance/mort identiques (pouvant dépendre de la taille de la population)
- les temps entre chaque événement suivent une loi exponentielle
- le nombre d’individus est grand