

Notes de cours pour Programmation Bio-mathématique

Félix Naef, SSV, felix.naef@epfl.ch

Semestre d'été 2008

Table des matières

1	Dynamique des populations pour une espèce	1
1	Systèmes dynamiques (formalisme et bases)	1
1.1	Définitions	2
1.2	Exemples simples de systèmes dynamiques non-linéaires	3
2	Solutions des systèmes dynamiques	3
2.1	Méthodes analytiques (pas souvent applicable)	4
2.2	Méthodes numériques (Matlab, Cours du Prof. Quarteroni)	4
2.3	Méthode géométrique et analyse qualitative	4
3	Analyse qualitative en 1-dimension ($1D$)	4
3.1	Procédure d'analyse qualitative par étapes	5
3.2	Points fixes (PFs) et leur stabilité linéaire	6
4	Modèles de croissance pour une espèce	8
4.1	Analyse de l'équation logistique (EL)	8
4.2	Analyse qualitative	9
2	Un interrupteur biochimique bistable en 1D	11
1	Construction du modèle	11
2	Analyse du modèle	13
3	Systèmes linéaires d'ordre deux, Stabilité linéaire en 2D.	17
1	Définitions	17
1.1	Points fixes	17
1.2	Champs de vecteurs en 2D	17
1.3	Portraits de phase en 2D	18
1.4	Exemple	18
2	Solutions et analyse de stabilité	21
2.1	Solution générale	21
2.2	Classification de la stabilité des PFs à partir du déterminant et la trace de la matrice M	21
2.3	Dessiner les portraits de phase autour des points fixes : résumé	22
4	Systèmes non-linéaires en 2D : modèles de prédateur-proie	25
1	Généralisation des concepts utilisés pour les systèmes 2D linéaires	25
2	Modèles de Prédateurs-Proies	26
3	Étude de cas : "Construction of a genetic toggle switch in E. coli"	29

Chapitre 3

Systemes linéaires d'ordre deux, Stabilité linéaire en $2D$.

Les systèmes à 2D non-linéaires montrent un comportement dynamique beaucoup plus riche que les systèmes en 1D. Ils vont permettre de considérer des modèles de populations en interaction, des systèmes génétiques à deux gènes, et mettre en évidence la possibilité de solution oscillantes (cycles limites).

Avant de s'attaquer aux systèmes non linéaires qui représentent les cas d'intérêt biologique, il faut introduire les outils préparatoires, c-à-d étudier les systèmes 2D linéaires.

1 Définitions

Un système linéaire d'ordre deux est de la forme :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax + by \\ \dot{y} &= cx + dy\end{aligned}$$

avec a, b, c, d des nombres réels. En forme matricelle :

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

et nous utiliserons aussi $X = (x, y)$.

Le but est de caractériser les trajectoires $X(t) = (x(t), y(t))$ en fonction de conditions initiales (x_0, y_0) .

1.1 Points fixes

Les PFs sont les points (x^*, y^*) tels que $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$, ou en écriture vectorielle $\dot{X} = 0$. $X^* = (0, 0)$ est toujours un point fixe.

1.2 Champs de vecteurs en 2D

Il s'agit de la représentation des vecteurs vitesse dans le **plan de phase** (x, y) . Il existe deux variantes de représentations :

- soit la longueur des vecteurs est fixe (souvent plus pratique)
- soit elle correspond à la norme du vecteur (\dot{x}, \dot{y})

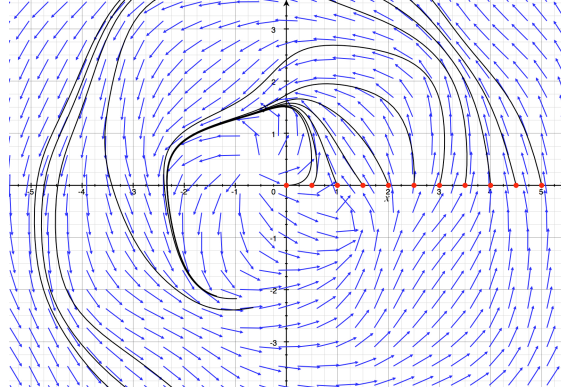


FIG. 3.1 – Champs de vecteur et portrait de phase à 2D. Exemple générique pour un système non-linéaire.

les **isoclines** sont les courbes définies par $\dot{x} = 0$ et $\dot{y} = 0$. Pour les systèmes linéaires il s'agit de droites.

1.3 Portraits de phase en 2D

C'est la représentation des trajectoires $(x(t), y(t))$ dans le plan de phase.

Règles fondamentales :

- Les trajectoires sont tangentes au champs de vecteur en chaque point.
- Deux trajectoires peuvent s'effleurer mais ne se croisent jamais (suit du théorème d'unicité des solutions d'équations différentielles : par tout point qui n'est pas un point fixe ne passe qu'une seule trajectoire).

1.4 Exemple

Soit le système linéaire

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Ici, on peut aussi résoudre le système explicitement puisqu'il est découplé :

- $\dot{x} = ax \rightarrow x(t) = x_0 e^{at}$
- $\dot{y} = -y \rightarrow y(t) = y_0 e^{-t}$

On voit qu'on condition initiale sur un axe reste sur cet axe pour tout temps t .

Cas $a = 1$

A. Esquisse du champs de vecteur pour $a = 1$:

- Commencer par dessiner le champs de vecteur sur **les isoclines**.
 - $\dot{x} = 0 \Rightarrow x = 0$ et donc les vecteurs vitesse sur cette droite sont purement dans la direction y . En plus ils ont le signe opposé à y et deviennent de plus en plus longs au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'origine.

- $\dot{y} = 0 \Rightarrow y = 0$ et donc les vecteurs vitesse sur cette droite sont purement dans la direction x .
- Puis déterminer la direction des vitesses dans les régions délimitées par les isoclines. Dans ces régions, ici les quadrants I, II, III, IV, les composantes des vitesses gardent le même signe.

B. Esquisse des trajectoires

- suivre les tangentes

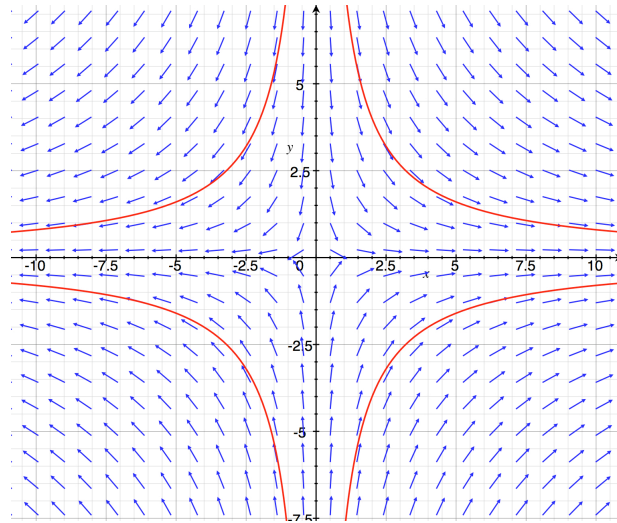


FIG. 3.2 – Champs de vecteur pour $a = 1$. C'est le cas prototype d'un **Point de selle**. Cf. ?? et la classification systématique 2.2. Quelques trajectoires typiques sont indiquées en rouge.

On trouve les autres cas suivant en fonction de a :

1. $a > 0$: **Point de selle** (saddle point) (Fig. 3.2). Une direction stable (y) et une direction instable (x) .
2. $a = 0$: cas marginal avec $x(t) = \text{cste}$. Il existe une ligne de points fixes comme dans la Figure 3.3 .

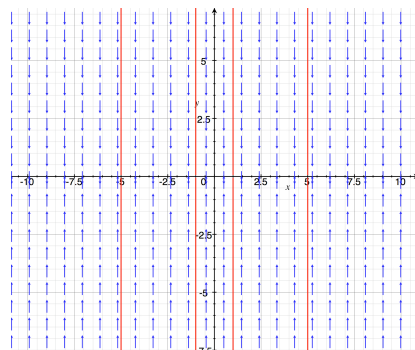


FIG. 3.3 – Champs de vecteur pour $a = 0$.

3. $-1 < a < 0$: **Point fixe stable** (stable node). La direction y décroît plus rapidement que la direction x ; x est la direction lente (cf. Figure 3.4) .
- Pour $t \rightarrow \infty$ les trajectoires sont parallèles à l'axe des x .
 - Pour $t \rightarrow -\infty$ elles sont parallèles à y .

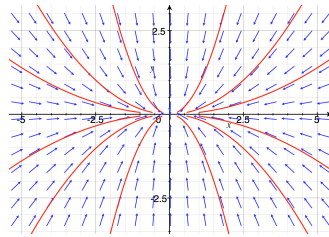


FIG. 3.4 – Champs de vecteur pour $-1 < a < 0$. Point fixe stable. Direction lente : x

4. $a = -1$ (cas marginal). Point fixe stable en étoile (stable star node). Figure 3.5 .

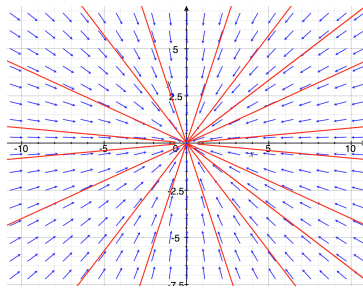


FIG. 3.5 – Champs de vecteur pour $a = -1$. Point fixe stable en étoile.

5. $a < -1$ **Point fixe stable** (stable node). C'est maintenant la direction x qui décroît plus vite que y . Figure 3.6 .

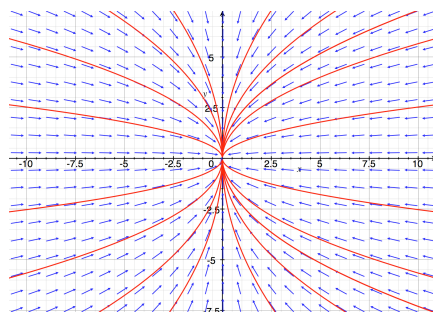


FIG. 3.6 – Champs de vecteur pour $a < -1$. Point fixe stable. Direction lente : y

2 Solutions et analyse de stabilité

2.1 Solution générale

La solution générale pour

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \equiv M \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

s'écrit comme

$$X(t) = c_1 v_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 v_2 e^{\lambda_2 t}$$

où

- λ_1, λ_2 et v_1, v_2 sont les valeurs et vecteurs propres de la matrice M
- c_1, c_2 sont des coefficients constants fixés par les conditions initiales. Ce sont les projections de la condition initiales sur v_1 et v_2 .

Note : Toutes ces quantités peuvent prendre des valeurs complexes.

Interprétation : c_1 et c_2 sont les coefficients du vecteur $X(t=0)$ dans la base (v_1, v_2) .

La base peut-être non-orthogonale, en fait c'est le cas le plus fréquent.

Preuve que la forme est bien la solution :

$$MX(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} M v_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} M v_2 = c_1 e^{\lambda_1 t} \lambda_1 v_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} \lambda_2 v_2 = \dot{X}(t)$$

Corollaire : Une condition initiale sur une direction propre reste sur cette direction pour tout temps.

Rappel d'algèbre linéaire

L'équation caractéristique $\det(M - \lambda I) = 0$ donne lieu à $\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0$, avec $\Delta = ad - bc$ le déterminant et $\tau = a + d$ la trace de M . Le déterminant et la trace sont des invariants (indépendants de la base) et par conséquent s'expriment en fonction des valeurs propres comme $\tau = \lambda_1 + \lambda_2$ et $\Delta = \lambda_1 \cdot \lambda_2$.

Exemple : $\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 4 & -2 \end{pmatrix}$ prends comme valeurs propre $\lambda_1 = 2, \lambda_2 = -3$ et les vecteurs associés sont $v_1 = (1, 1)$ et $v_2 = (1, -4)$.

Donc le système $\dot{X} = MX$ prend comme solution

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_1 e^{2t} + c_2 e^{-3t} \\ c_1 e^{2t} - 4c_2 e^{-3t} \end{pmatrix},$$

où c_1, c_2 sont à fixer en fonction de la condition initiale (cf Figure 3.7)

2.2 Classification de la stabilité des PFs à partir du déterminant et la trace de la matrice M

On peut efficacement classifier la stabilité des points fixes pour des modèles en fonction de la trace et du déterminant de la matrice M (Figure 3.8).

Cas 1. $\Delta < 0$: Point de selle (saddle node)

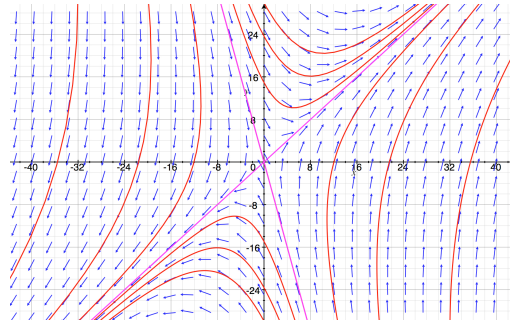


FIG. 3.7 – Esquisse du portrait de phase. Les directions propres sont en violet.

Cas 2. $\Delta > 0$ et $\tau < 0$: Point fixes stables (stable node)

Cas 2a. Si $\tau^2 - 4\Delta > 0$ on trouve un point fixe stable.

Cas 2b. Si $\tau^2 - 4\Delta < 0$ on trouve une spirale stable (les valeurs propres sont complexes).

$2\lambda_{1,2} = \tau \pm i\sqrt{|\tau^2 - 4\Delta|}$ sont conjuguées complexes.

“Pourquoi ça tourne ?” En raison des valeurs propres complexes :

$e^{(a+ib)t} = e^{at}(\cos(bt) + i\sin(bt))$ avec $a = 2\tau$ et $b = 2\sqrt{|\tau^2 - 4\Delta|}$, on obtient donc une spirale exponentielle de fréquence b . Cf. calcul dans la série 5, exercice 1.

Cas 3. $\Delta > 0$ et $\tau > 0$: Point fixes instables (unstable node)

Cas 3a. Si $\tau^2 - 4\Delta > 0$ on trouve un point fixe instable.

Cas 3b. Si $\tau^2 - 4\Delta < 0$ on trouve une spirale instable (valeurs propres complexes).

Pour les cas marginaux $\Delta = 0$ et $\tau = 0$, cf. le livre de Strogatz.

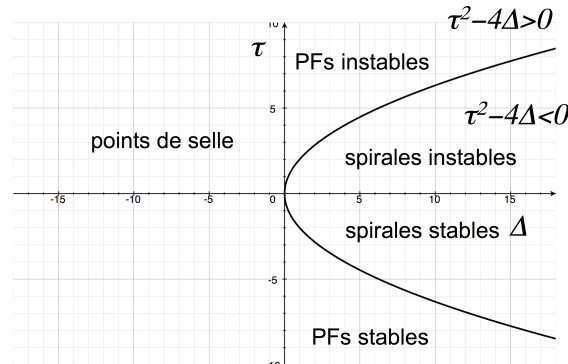


FIG. 3.8 – Représentation des régions de stabilité dans le plan (Δ, τ) .

2.3 Dessiner les portraits de phase autour des points fixes : résumé

S'aider de 4 directions (seulement 2 dans les cas des spirales) :

- 2 isoclines
- 2 directions : les vecteurs propres de la matrices M (les spirales donnent des vecteurs propres complexes qui ne peuvent pas être représentés comme des directions)

A. Points fixes stable : $\Delta > 0$ et $\tau < 0$. Ordonnons les valeurs propres tel que $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$. Alors v_2 s'appelle la direction rapide car elle décroît plus vite que v_1 .

1. les trajectoires pour $t \rightarrow \infty$ tendent vers le point fixe de façon tangente à la direction lente v_1 .
2. les trajectoires pour $t \rightarrow -\infty$ sont parallèles à la direction rapide v_2 .

Exemples vus : Fig. 3.2

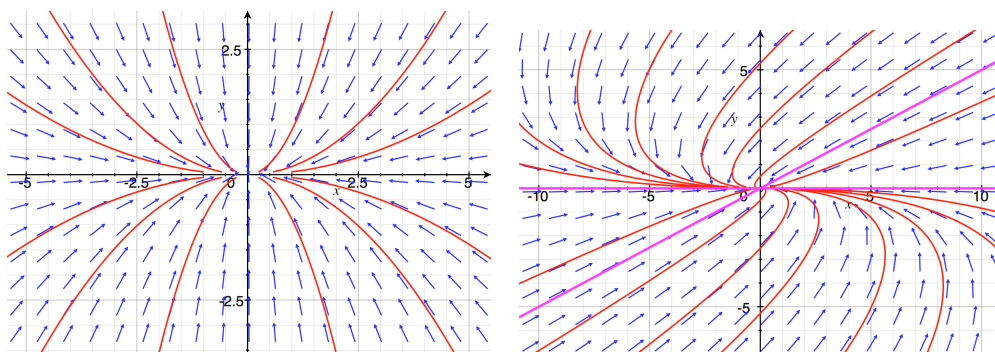


FIG. 3.9 – Point fixe stable. Gauche : $v_1 \perp v_2$. Droite : cas général. Les directions propres sont en violet. La direction lente est $v_1 = (1, 0)$ dans les deux cas.

B. Points fixes instable : $\Delta > 0$ et $\tau > 0$. Ordonnons les valeurs propres tel que $0 < \lambda_1 < \lambda_2$: v_2 s'appelle la direction rapide car elle croît plus vite que v_1 .

- les trajectoires pour $t \rightarrow -\infty$ tendent vers le point fixe de façon tangente à la direction lente v_1 . les trajectoires s'éloignent de zéro tangentes à la direction lente.
- les trajectoires pour $t \rightarrow \infty$ divergent parallèles à la direction rapide v_2 .

Exemples : Comme pour le cas A mais en inversant le sens des trajectoires.

C. Points de selle : $\Delta < 0$. Ordonnons les valeurs propres tel que $\lambda_2 < 0, \lambda_1 > 0$. v_1 s'appelle la direction instable et v_2 la direction stable.

D. Spirales. Pour déterminer le sens de rotation dessiner le champs de vecteurs sur les isoclines. Exemple (cf série 5, exercice 1)

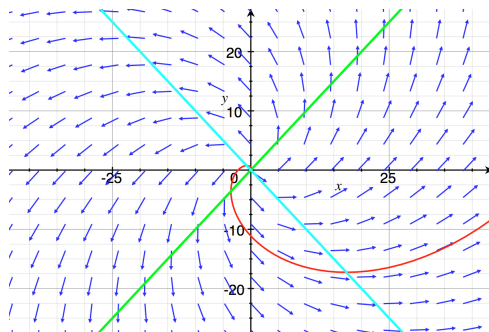


FIG. 3.10 – Spirale instable pour $M = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$ avec les isoclines en vert et bleu clair.

Note : Les valeurs et vecteurs propres sont réels sauf pour les cas 1b et 2b (les spirales).

