Mathématiques pour les Sciences de la Vie
Analyse – Équations différentielles / Modélisation

S. Mousset / S. Charles

Printemps 2013

Resp : S. Mousset

Université Claude Bernard Lyon I – France

Table des matières

Plan détaillé

Les Bio-mathématiques

- Maths : étudier et développer des méthodes pour la prédiction.
- Biologie : trouver des descriptions et des explications des phénomènes naturels.
- Modélisation : utiliser les mathématiques comme outil pour expliquer et prédire les phénomènes naturels.

Utilité des modèles en biologie

Les modèles sont utiles :

- Tester des hypothèses sans risque (traitement médicamenteux. . .)
- Prédire des performances dans des conditions testables ou non

Les modèles sont limités :

- Modèle mathématique simple $\leftrightarrow$ Modèle non réaliste
- Modèle réaliste $\leftrightarrow$ Paramètres trop nombreux
- Modèle simpliste $\rightsquigarrow$ conclusion irréaliste

Choisir un bon modèle ?

Le principe de parcimonie, ou "Rasoir d'Ockham"

Image: Peter King (Univ. Toronto, Canada)

"Pluralitas non est ponenda sine necessitate"

"Les multiples ne doivent pas être utilisés sans nécessité"

Guillaume d'Ockham (1285-1347)

Plan détaillé

1. Généralités
   - la Modélisation en Biologie
   - Modèles dynamiques à base d'EDO
   - Les équations différentielles ordinaires ou EDO

Modèles dynamiques

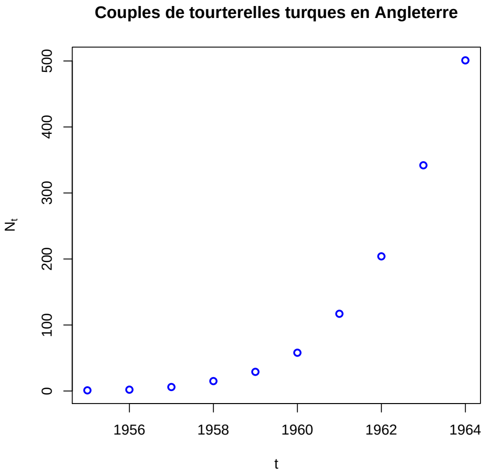
Un exemple : la dynamique de la population tourterelles turques en Angleterre

Année	Nb Lieux
1955	1
1956	2
1957	6
1958	15
1959	29
1960	58
1961	117
1962	204
1963	342
1964	501

Modèles dynamiques

Un exemple : la dynamique de la population tourterelles turques en Angleterre

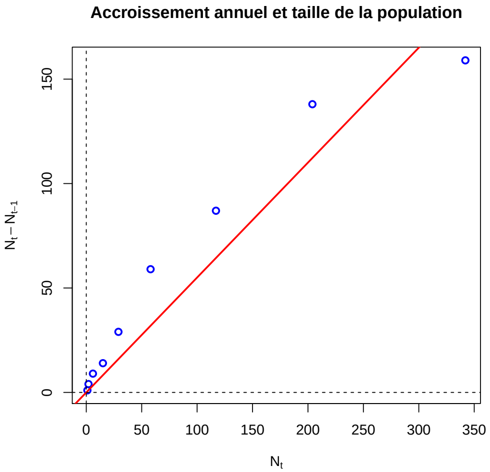
Année	Nb Lieux
1955	1
1956	2
1957	6
1958	15
1959	29
1960	58
1961	117
1962	204
1963	342
1964	501



Modèles dynamiques

Un exemple : la dynamique de la population tourterelles turques en Angleterre

Année	Nb Lieux
1955	1
1956	2
1957	6
1958	15
1959	29
1960	58
1961	117
1962	204
1963	342
1964	501



Un modèle simple

La variation du nombre de lieux d'observation est proportionnelle au nombre de lieux d'observation et au temps écoulé

$$\Delta N = \lambda N \Delta t$$

Hypothèse du modèle

- Les lieux d'observation sont indépendents.
- Chaque lieu engendre en moyenne λ nouveaux lieux d'observation durant l'intervalle de temps Δt

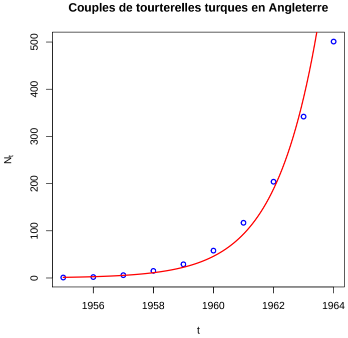
$$\Delta N = \lambda N \Delta t \Leftrightarrow \frac{\Delta N}{\Delta t} = \lambda N$$

Lorsque $\Delta t \to 0$, on obtient

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N$$

C'est une *équation différentielle*, dont la solution est

$$N(t) = N_0 e^{\lambda t}$$



Plan détaillé

1. Généralités
   - la Modélisation en Biologie
   - Modèles dynamiques à base d'EDO
   - Les équations différentielles ordinaires ou EDO

- La notion d'équation différentielle apparaît à la fin du XVII^{eme} siècle.
- Découverte du calcul différentiel et intégral par Newton et Leibnitz (1686)
- Premières applications en mécanique ou géométrie
- Au XX^{eme} siècle, nombreuses applications en biologie

Définition

On appelle “équation différentielle” une relation entre les valeurs de la variable x et les valeurs y, y', y'',... $y^{(n)}$ d'une fonction inconnue $y(x)$ et de ses dérivées au point x.
L'inconnue est $y(x)$

Ordre de l'équation différentielle :

$$\begin{aligned} E_n : \quad & F(x, y, y', y'', \ldots, y^{(n)}) = 0 \\ E_1 : \quad & F(x, y, y') = 0 \end{aligned}$$

Vocabulaire

Exemple avec l'équation différentielle d'ordre 1 : $y' = \lambda y$

- Résoudre (intégrer) : trouver la solution de l'équation différentielle. $y' = \lambda y \Rightarrow y = Ke^{\lambda x}$ avec $K \in \mathbb{R}$.
- Conditions initiales : $y(x = 0) = y_0$.
- Solution particulière : la solution qui satisfait les conditions initiales : $y(x) = y_0 e^{\lambda x}$.
- Courbe intégrale : la représentation graphique d'une solution.

Une infinité de solutions

- $y'(x) \to y(x)$: notion de primitive (une fonction continue admet une infinité de primitives)
- Ici, $y' = \lambda y \ \Rightarrow \ y = Ke^{\lambda x}$ avec $K \in \mathbb{R}$.
- Généralement, on s'intéresse à une seule d'entre elles (voir "conditions initiales")

Table des matières

Plan détaillé

2. Méthodes d'intégration
   - Équation différentielle d'ordre 1 à variables séparables
   - EDO1 homogènes
   - EDO1 linéaires

ED1 à variables séparables

Elles sont du type :

$$y' = f(x)g(y) \Leftrightarrow \frac{dy}{dx} = f(x)g(y)$$

Méthode d'intégration :

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dx} = f(x)g(y) &\Leftrightarrow \frac{dy}{g(y)} = f(x)dx \\ &\Rightarrow \int \frac{dy}{g(y)} = \int f(x)dx \end{aligned}$$

Solution : $G(y) = F(x) + C$ où G est une primitive de $\frac{1}{g}$, F une primitive de f et $C \in \mathbb{R}$.

Exemple : modèle logistique

Un modèle de croissance pondérale :

$$\frac{dP}{dt} = \lambda P - \mu P^2 = \mu P \left(\frac{\lambda}{\mu} - P \right)$$

$$\frac{dP}{dt} = \mu P \left(\frac{\lambda}{\mu} - P \right) \Leftrightarrow \frac{dP}{P\left(\frac{\lambda}{\mu} - P\right)} = \mu dt$$

$$\Rightarrow \int \frac{dP}{P\left(\frac{\lambda}{\mu} - P\right)} = \mu \int dt$$

On intègre le terme de gauche en décomposant en éléments simples.

Exemple : modèle logistique

$$\frac{1}{P\left(\frac{\lambda}{\mu}-P\right)}=\frac{a}{P}+\frac{b}{\frac{\lambda}{\mu}-P} \Leftrightarrow a\left(\frac{\lambda}{\mu}-P\right)+bP=1$$

$$\Leftrightarrow \left\{\begin{array}{l} a\frac{\lambda}{\mu}=1 \\ b-a=0 \end{array}\right.$$

$$\Leftrightarrow \left\{\begin{array}{l} a=\frac{\mu}{\lambda} \\ b=\frac{\mu}{\lambda} \end{array}\right.$$

Soit

$$\int \frac{dP}{P\left(\frac{\lambda}{\mu}-P\right)} = \mu \int dt \Leftrightarrow \frac{\mu}{\lambda}\left(\int \frac{dP}{P} + \int \frac{dP}{\frac{\lambda}{\mu}-P}\right) = \mu \int dt$$

$$\Leftrightarrow \left(\int \frac{dP}{P} + \int \frac{dP}{\frac{\lambda}{\mu}-P}\right) = \lambda \int dt$$

$$\Leftrightarrow \ln P - \ln\left(\frac{\lambda}{\mu}-P\right) = \lambda t + C$$

$$\Leftrightarrow \ln \frac{P}{\frac{\lambda}{\mu}-P} = \lambda t + C$$

$$\Leftrightarrow \frac{P}{\frac{\lambda}{\mu}-P} = Ke^{\lambda t}$$

Soit

$$\frac{P}{\frac{\lambda}{\mu} - P} = Ke^{\lambda t} \Leftrightarrow P = \left(\frac{\lambda}{\mu} - P\right) Ke^{\lambda t}$$

$$\Leftrightarrow P\left(1 + Ke^{\lambda t}\right) = \frac{\lambda K e^{\lambda t}}{\mu}$$

$$\Leftrightarrow P(t) = \frac{\lambda K e^{\lambda t}}{\mu\left(1 + Ke^{\lambda t}\right)}$$

$$\Leftrightarrow P(t) = \frac{\frac{\lambda}{\mu} K}{e^{-\lambda t} + K}$$

avec $K \in \mathbb{R}$

Au temps $t = 0$, on a $P = P_0$, soit :

$$P_0 = \frac{\frac{\lambda}{\mu}K}{1+K} \Leftrightarrow P_0(1+K) = \frac{\lambda}{\mu}K$$
$$\Leftrightarrow K\left(P_0 - \frac{\lambda}{\mu}\right) + P_0 = 0$$
$$\Leftrightarrow K = \frac{P_0}{\frac{\lambda}{\mu} - P_0}$$

en remplaçant K par sa valeur dans l'expression de P, on obtient :

$$P(t) = \frac{\frac{\lambda}{\mu}K}{e^{-\lambda t} + K} \Rightarrow P(t) = \frac{\frac{\lambda}{\mu}P_0}{P_0 + \left(\frac{\lambda}{\mu} - P_0\right)e^{-\lambda t}}$$

Plan détaillé

2. Méthodes d'intégration
   - Équation différentielle d'ordre 1 à variables séparables
   - EDO1 homogènes
   - EDO1 linéaires

Équations différentielles homogènes d'ordre 1

Il s'agit des équations différentielles du type

$$y' = f\left(\frac{y}{x}\right) \Leftrightarrow \frac{dy}{dx} = f\left(\frac{y}{x}\right)$$

On pose $u = \frac{y}{x} \Leftrightarrow y = ux$, on obtient alors :

$$y = ux \Rightarrow \frac{dy}{dx} = x\frac{du}{dx} + u$$

Or, $\frac{dy}{dx} = f\left(\frac{y}{x}\right) = f(u)$, d'où

$$\begin{aligned} f(u) = x\frac{du}{dx} + u \Leftrightarrow f(u) - u &= x\frac{du}{dx} \\ \Leftrightarrow \frac{dx}{x} &= \frac{du}{f(u) - u} \end{aligned}$$

Équations différentielles homogènes d'ordre 1

Exemple :

$$y' = \frac{y^2 - x^2}{xy} = \frac{x^2\left(\left(\frac{y}{x}\right)^2 - 1\right)}{x^2\left(\frac{y}{x}\right)} = \frac{u^2 - 1}{u}$$

Il s'agit d'une équation homogène du type $y' = f\left(\frac{y}{x}\right)$ avec $f(u) = \frac{u^2-1}{u}$. En posant $u = \frac{y}{x}$, on a donc

$$\frac{dx}{x} = \frac{du}{f(u) - u} = \frac{du}{\frac{u^2-1}{u} - u} = \frac{du}{\frac{-1}{u}} = -u\,du$$

Équations différentielles homogènes d'ordre 1

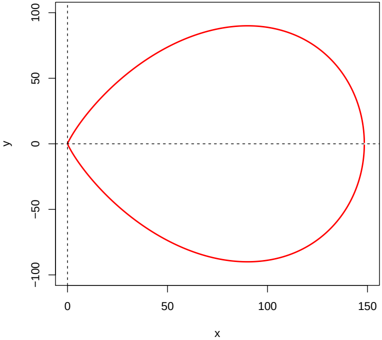
Exemple (suite) : $\frac{dx}{x} = -u\,du$

$$\frac{dx}{x} = -u\,du \Leftrightarrow \int \frac{dx}{x} = \int -u\,du$$

$$\Leftrightarrow -\ln|x| + C = \frac{u^2}{2}$$

$$u = \pm\sqrt{C - 2\ln|x|}$$

$$y = \pm x\sqrt{C - 2\ln|x|}$$



Plan détaillé

2 Méthodes d'intégration
- Équation différentielle d'ordre 1 à variables séparables
- EDO1 homogènes
- EDO1 linéaires

EDO1 linéaires

Une équation différentielle d'ordre 1 linéaire est du type :

$$\underbrace{y'}_{\text{Ordre 1}} + \underbrace{f(x)y}_{\text{linéaire en } y} = \underbrace{g(x)}_{\text{second membre}}$$

où

- $f(x)$ est une fonction quelconque de x
- Si $\forall x,\ g(x) = 0$, alors l'équation est dite "sans second membre" (SSM).

EDO1 linéaires SSM

$$
\begin{aligned}
y' + f(x)y = 0 &\Leftrightarrow \frac{dy}{y} = -f(x)dx \\
&\Rightarrow \int \frac{dy}{y} = -\int f(x)dx \\
&\Rightarrow \ln|y| = -F(x) + C \\
&\Rightarrow y = Ke^{-F(x)}
\end{aligned}
$$

où

- K est une constante réelle quelconque,
- F est une primitive de f.

EDO1 linéaire avec second membre $y' + f(x)y = g(x)$

- On cherche d'abord les solutions y_{ssm} de l'équation sans second membre $y' + f(x)y = 0$. Elles sont du type $y_{\text{ssm}}(x) = Ke^{-F(x)}$
- On recherche ensuite les solutions générales de l'équation avec second membre :
  - Recherche d'une solution particulière y_{part}, les solutions générales sont alors du type :

$$y(x) = y_{\text{ssm}}(x) + y_{\text{part}}(x)$$

  - *ou* méthode de la variation de la constante, on cherche les solutions du type

$$y(x) = K(x)e^{-F(x)}$$

où $K(x)$ est une fonction de x.

Principe de la méthode de la solution particulière

- On cherche à résoudre $y' + f(x)y = g(x)$.
- Soient y_1 et y_2 deux solutions données

$$\begin{aligned} & (y_1 - y_2)' = y_1' - y_2' = g(x) - f(x)y_1 - (g(x) - f(x)y_2) \\ \Leftrightarrow & (y_1 - y_2)' = -f(x)y_1 + f(x)y_2 \\ \Leftrightarrow & (y_1 - y_2)' = -f(x)(y_1 - y_2) \\ \Leftrightarrow & (y_1 - y_2)' + f(x)(y_1 - y_2) = 0 \end{aligned}$$

$(y_1 - y_2)$ est solution de l'équation sans second membre. Connaissant une solution particulière y_1, la forme générale des solutions est

$$y = y_1 + y_{\text{ssm}}$$

où y_{ssm} est solution de l'équation sans second membre.

Principe de la méthode de Laplace (variation de la constante)

- On cherche à résoudre $y' + f(x)y = g(x)$.
- $y_{\mathrm{ssm}} = Ke^{-F(x)}$ est solution de l'ESSM.
- Les solutions de l'EASM seront du type $y = K(x)e^{-F(x)}$.

$$
\begin{aligned}
y = K(x)e^{-F(x)} &\Rightarrow y' = K'(x)e^{-F(x)} + K(x)(-F'(x))e^{-F(x)} \\
&\Leftrightarrow y' = K'(x)e^{-F(x)} - K(x)f(x)e^{-F(x)} \\
&\Leftrightarrow y' = K'(x)e^{-F(x)} - f(x)y \\
&\Leftrightarrow y' + f(x)y = K'(x)e^{-F(x)}
\end{aligned}
$$

$$
y \text{ sol. de EASM} \Leftrightarrow K'(x)e^{-F(x)} = g(x) \Leftrightarrow K(x) = \int g(x)e^{F(x)}\,dx
$$

Exemple : $y' - \frac{y}{x} = x^2$

Recherche des solutions de l'équation sans second membre :
$y' - \frac{y}{x} = 0$
On a une équation du type $y' + f(x)y = 0$ avec $f(x) = -\frac{1}{x}$. Les solutions sont du type

$$y_{\text{ssm}}(x) = Ke^{\ln|x|} = Kx$$

Exemple : $y' - \frac{y}{x} = x^2$

Recherche d'une solution particulière.

On cherche une solution du type $y(x) = \alpha x^3$, soit $y'(x) = 3\alpha x^2$.
On a alors

$$\begin{aligned} y' - \frac{y}{x} = x^2 &\Leftrightarrow 3\alpha x^2 - \frac{\alpha x^3}{x} = x^2 \\ &\Leftrightarrow 2\alpha x^2 = x^2 \\ &\Leftrightarrow \alpha = \frac{1}{2} \end{aligned}$$

Une solution particulière est donc $y_{\text{part}}(x) = \frac{x^3}{2}$
Les solutions générales sont donc de la forme

$$y(x) = y_{\text{part}}(x) + y_{\text{ssm}}(x) = \frac{x^3}{2} + Kx$$

Exemple : $y' - \frac{y}{x} = x^2$

Méthode de Laplace ("variation de la constante").

Les solutions sont du type $y(x) = K(x)x$, soit $y'(x) = K(x) + xK'(x)$ et vérifient $y' - \frac{y}{x} = x^2$, soit

$$\begin{aligned} y' - \frac{y}{x} = x^2 &\Leftrightarrow K(x) + xK'(x) - \frac{xK(x)}{x} = x^2 \\ &\Leftrightarrow xK'(x) = x^2 \\ &\Leftrightarrow K'(x) = x \\ &\Rightarrow K(x) = \int x dx \\ &\Rightarrow K(x) = \frac{1}{2}x^2 + C \end{aligned}$$

Les solutions générales sont donc de la forme

$$y(x) = \left(\frac{1}{2}x^2 + C\right)x = \frac{x^3}{2} + Cx$$

Remarques

- Recherche de solution particulière
  - Parfois difficile
  - Requiert de l'entraînement
  - Rapide
- Méthode de Laplace
  - Relativement simple
  - Le calcul de $\int g(x)e^{F(x)}\,dx$ peut être très long...

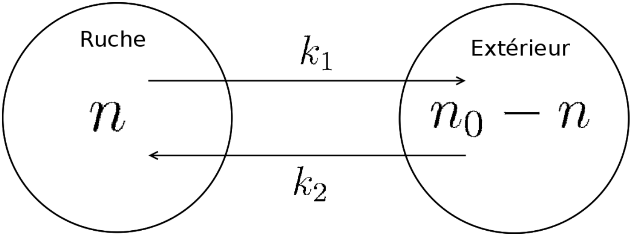
Une fois la solution générale trouvée, dérivez la pour vérifier qu'elle est solution de l'équation de départ !

Table des matières

Exercice d'annale : automne 2012

Dynamique des abeilles butineuses dans la ruche

On modélise la dynamique du nombre d'abeilles butineuses dans une ruche au cours d'une journée. L'effectif total des abeilles butineuses est constant au cours du temps et vaut n_0. On note $n(t)$ le nombre de butineuses présentes dans la ruche à l'instant t. À chaque instant, le flux de sortie de la ruche des butineuses est proportionnel au nombre n de butineuses présentes dans la ruche avec un facteur de proportionnalité k_1. Le flux d'entrée dans la ruche est proportionnel au nombre $n_0 - n$ de butineuses présentes à l'extérieur de la ruche avec un facteur de proportionnalité k_2.
Ce modèle peut être schématisé par le diagramme suivant :



Exercice d'annale : automne 2012

Première partie : k_1 et k_2 sont constants.

Dans un premier temps, on propose que k_1 et k_2 sont deux paramètres constants. L'équation régissant la dynamique du nombre d'abeilles dans la ruche est :

$$\frac{dn}{dt} = -k_1 n + k_2(n_0 - n)$$

ce qui conduit à l'équation suivante :

$$\frac{dn}{dt} + (k_1 + k_2)n = k_2 n_0 \tag{1}$$

où k_1 et k_2 sont des constantes réelles positives.

Exercice d'annale : automne 2012

1. À quel type d'équation l'équation (1) appartient-elle ?
2. Résolvez l'équation (1) en suivant la démarche suivante :
   (a) Recherchez les solutions de l'équation sans second membre associée à l'équation (1).
   (b) À l'aide de la méthode de votre choix, trouvez la forme générale des solutions de l'équation (1).
   (c) Au temps $t = 0$, toutes les butineuses sont dans la ruche. Exprimez la solution de l'équation (1) vérifiant cette condition initiale.
3. $n(t)$ étant une solution de l'équation (1), calculez $\lim_{t \to +\infty} n(t)$.

Exercice d'annale : automne 2012

Deuxième partie : k_1 varie et k_2 est constant

Le modèle précédent où le taux de sortie des abeilles k_1 est constant au cours du temps, n'est pas entièrement satisfaisant. En effet, il est connu que ce taux décroît au cours de la journée. On propose donc de modifier l'équation (1) pour prendre en compte cette variation du taux de sortie au cours du temps.
On modifie donc les facteurs de proportionnalité k_1 et k_2 de l'équation (1) de la façon suivante :

$$\begin{aligned} k_1 &= \tfrac{1}{t+1} \\ k_2 &= 1 \end{aligned} \tag{2}$$

4. Exprimez la nouvelle équation différentielle obtenue en utilisant les modifications (2) dans l'équation (1). On notera (1b) cette nouvelle équation.
5. Trouvez la solution de l'équation sans second membre associée à la nouvelle équation (1b).

Exercice d'annale : automne 2012

6. La forme générale des solutions de l'équation (1b) est :

$$n(t) = \frac{n_0}{t+1}\left(t + Ce^{-t}\right)$$

   où C est une constante réelle quelconque.
   Trouvez la solution de l'équation (1b) satisfaisant la même condition initiale que dans la question 2c.

7. $n(t)$ étant une solution de l'équation (1b), calculez $\lim\limits_{t\to+\infty} n(t)$.

8. En conclure qu'il existe au moins une valeur $T \in [0, +\infty[$ vérifiant $n'(T) = 0$ (justifiez).