ECP 2007-2008 **3e année**

Introduction à la biologie mathématique (biotechnologies, modélisation et simulation)

Contrôle des connaissances du 9 juin 2008 (suivi de son corrigé)

Documents autorisés : le support de cours polycopié et toutes notes manuscrites.
On traitera au minimum les exercices **I** et **II** ou bien **II** et **III**.

Exercice I. On donne le système dynamique dans $\mathbb{R}^2$:

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{dx}{dt} &=& -x-2y \\ \\ \dfrac{dy}{dt} &=& -x-y+x^3 \end{array}\right.$$

a) Calculer et représenter graphiquement les nullclines et les points stationnaires de ce système. Vérifier qu'ils sont tous hyperboliques (i.e., que le système linéarisé tangent n'admet pas de valeur propre de partie réelle nulle) et déterminer leur nature en précisant chaque fois que cela a un sens les sous-espaces stable et instable du système linéarisé tangent (ce sont des droites : donner leurs équations).
b) Préciser le sens de parcours (en temps positif) des trajectoires au voisinage des foyers et esquisser un portrait de phase (i.e., donner l'allure générale des trajectoires ; classer pour cela les régions du plan suivant les signes de $\dfrac{dx}{dt}$ et de $\dfrac{dy}{dt}$).

Exercice II. Schnackenberg a considéré en 1979 le système de réactions chimiques suivant :
$A \rightleftharpoons X, B \to Y, 2X+Y \to 3X$, avec les taux de réaction associés k_1 et k_{-1}, k_2 et k_3, respectivement. On suppose que les concentrations des produits sources A et B sont en très large excès par rapport à celles des réactants X et Y respectivement, si bien qu'on peut faire l'hypothèse que $\dfrac{d[A]}{dt} = \dfrac{d[B]}{dt} = 0$.
a) Expliquer pourquoi la cinétique de la réaction s'écrit alors :

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{d[X]}{dt} &=& k_1[A]-k_{-1}[X]+k_3[X]^2[Y] \\ \\ \dfrac{d[Y]}{dt} &=& k_2[B]-k_3[X]^2[Y] \end{array}\right.$$

Dédimensionnaliser ce système (i.e., proposer de nouvelles variables $x = u[X], y = v[Y], \tau = wt$, où u, v, w sont des constantes à déterminer) pour le transformer, avec a et b constantes, en :

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{dx}{d\tau} &=& a-x+x^2y \\ \\ \dfrac{dy}{d\tau} &=& b-x^2y \end{array}\right.$$

Montrer que ce système admet une région de confinement de la forme $x \geq 0, y \geq 0, x+y \leq m$ pour ses trajectoires dans le plan (x, y), le paramètre m étant à déterminer en fonction des constantes a et b.

b) Étudier les points stationnaires du système et leur stabilité en fonction des paramètres a et b. Vérifier qu'il existe une partition par la cubique $(a+b)^3+a-b=0$ du plan de paramètres (a,b) en deux régions, l'une dans laquelle le système de paramètres (a,b) admet un point stationnaire stable unique dans le plan (x,y), l'autre pour laquelle le système n'a pas de point stationnaire stable, mais un cycle limite stable (pour ce dernier point, utiliser le théorème de Poincaré-Bendixson, en remarquant qu'autour d'un point stationnaire instable il y a toujours un petit disque dans lequel toutes les trajectoires sont sortantes).
c) Montrer qu'en tout point de la cubique, il y a une bifurcation de Hopf (vérifier que lorsque la trace de la jacobienne s'annule, elle change de signe, et le discriminant $\Delta = (\mathrm{tr} J)^2 - 4\det J$ est alors négatif).
d) Représenter graphiquement cette cubique dans le plan de paramètres (a,b) en utilisant le changement de variables $X = a+b, Y = a-b$, et la partition du plan de paramètres (a,b) en zones de stabilité.

Exercice III. On donne le système dynamique dans $\mathbb{R}^2$:

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{dx}{dt} & = & x - y - x^3 \\ \\ \dfrac{dy}{dt} & = & x + y - y^3 \end{array} \right.$$

a) Représenter sur un même graphique les deux nullclines $y = x - x^3$ et $-x = y - y^3$ et montrer que ce système n'admet pas d'autre point fixe que l'origine. (On pourra raisonner ainsi : par invariance de la figure par rotation d'angle $\dfrac{\pi}{2}$, il suffit de montrer que le système $y = x(1-x^2), -x = y(1-y^2)$ n'a pas pas d'autre solution que la solution évidente $(0,0)$ dans le premier quadrant $x \geq 0, y \geq 0$; montrer que pour des raisons de signes on doit avoir $1 - x^2 > 0$, i.e. $|x| < 1$ et $1 - y^2 < 0$, i.e. $|y| > 1$; vérifier qu'alors on devrait avoir $0 < x(1-x^2) < 1$ et $y > 1$, ce qui est incompatible avec l'équation de la première nullcline.)
b) Déterminer la nature du point fixe (et sa stabilité) ainsi que le sens de parcours des trajectoires à son voisinage.
c) Montrer que la couronne $\{1 < x^2 + y^2 < 2\}$ est une région de confinement pour le flot (on montrera que le vecteur tangent à toute trajectoire fait aux bords de cette région un angle obtus avec le vecteur normal unitaire sortant, i.e. que le champ est toujours *rentrant* dans cette région du plan). En déduire, à l'aide du théorème de Poincaré-Bendixson, que le système admet un cycle limite.

Corrigé du contrôle des connaissances du 9 juin 2008

Exercice I. a) Les nullclines sont la droite d'équation $y = -\dfrac{x}{2}$ et la cubique d'équation $y = -x(1-x^2)$, dont les points d'intersection, points stationnaires du système, sont les points $(0,0)$, $\left(\dfrac{1}{\sqrt{2}}, -\dfrac{1}{2\sqrt{2}}\right)$ et $\left(-\dfrac{1}{\sqrt{2}}, \dfrac{1}{2\sqrt{2}}\right)$. La matrice jacobienne du système s'écrit : $J_{(x,y)}F = \begin{bmatrix} -1 & -2 \\ -1+3x^2 & -1 \end{bmatrix}$.

- En $(0,0)$, $J_{(0,0)}F = \begin{bmatrix} -1 & -2 \\ -1 & -1 \end{bmatrix}$ a pour valeurs propres $-1 \pm \sqrt{2}$, donc l'origine est un point-selle du linéarisé tangent comme du système non linéaire (d'après le théorème de Hartman-Grobman) ;

direction stable : $Ker\left(J_{(0,0)}F+\left(1+\sqrt{2}\right)I\right)=\mathbb{R}\begin{bmatrix}\sqrt{2}\\1\end{bmatrix}$; direction instable : $Ker\left(J_{(0,0)}F+\left(1-\sqrt{2}\right)I\right)$ $=\mathbb{R}\begin{bmatrix}-\sqrt{2}\\1\end{bmatrix}$.

- En $\left(\frac{1}{\sqrt{2}},-\frac{1}{2\sqrt{2}}\right)$ et en $\left(-\frac{1}{\sqrt{2}},\frac{1}{2\sqrt{2}}\right)$, $J_{\pm\left(\frac{1}{\sqrt{2}},-\frac{1}{2\sqrt{2}}\right)}F=\begin{bmatrix}-1&-2\\\frac{1}{2}&-1\end{bmatrix}$ a pour valeurs propres $(-1\pm i)$: on a deux foyers stables du linéarisé tangent, donc du système non linéaire lui-même.

b) Le calcul du flot du linéarisé tangent en chacun des foyers conduit à : $e^{tJ}=e^{-t}\begin{bmatrix}\cos t&-2\sin t\\\frac{1}{2}\sin t&\cos t\end{bmatrix}$, d'où par exemple le sinus de l'angle orienté $\left(\overrightarrow{i},e^{tJ}\overrightarrow{i}\right)$, déterminant du système des deux vecteurs dans la base canonique $\left\{\overrightarrow{i},\overrightarrow{j}\right\}$, égal à $\frac{1}{2}e^{-t}\sin t$, donc positif en temps positif pour t petit : les trajectoires s'enroulent autour des foyers dans le sens positif ; on peut aussi retrouver ce résultat en esquissant le portrait de phase au voisinage des foyers, qui montre un vecteur tangent faisant toujours un angle aigu avec le vecteur $(\cos t,\sin t)$ qui oriente le cercle unité dans le sens positif.

Exercice II. a) Les variations de la concentration en X proviennent : (i) pour les apports, de la source A avec le taux k_1, mais aussi de la réaction $2X+Y\to 3X$, lorsque 2 molécules de X rencontrent une molécule de Y pour produire une troisième molécule de X avec le taux k_3, et pour les pertes, de la retransformation de X en A avec le taux k_{-1}, d'où la première équation d'après la loi d'action de masse. Explication analogue pour la deuxième équation : une seule source de Y, la quantité de molécule B, une seule possibilité de disparition de Y, la réaction $2X+Y\to 3X$. La dédimensionnalisation conduit à $w=k_{-1},u=v=k_{-1}^{-\frac{1}{2}}k_3^{\frac{1}{2}},a=k_{-1}^{-\frac{3}{2}}k_1k_3^{\frac{1}{2}}[A],b=k_{-1}^{-\frac{3}{2}}k_2k_3^{\frac{1}{2}}[B]$ pour obtenir le système du texte.

En cherchant pour bord de la région de confinement un triangle de la forme indiquée par le texte, on obtient pour le calcul du produit scalaire du vecteur vitesse avec le vecteur normal sortant par le bord $x+y=m$ la quantité : $(a-x+x^2y).1+(b-x^2y).1=a+b-x$, ce qui suggère dans un premier temps de limiter la région proposée à un trapèze borné supérieurement par les segments de droite $x+y=a+b+k$ et $y=k$, k restant à déterminer. Mais la condition $(a-x+x^2y).0+(b-x^2y).1\le 0$ sur le bord supérieur horizontal nouvellement créé ($y=k$) impose $x^2\ge b/k$, donc pour satisfaire à cette condition, il faut "décoller" de l'axe des ordonnées le bord vertical (initialement $x=0$) du domaine en imposant par exemple $x\ge a$ et en choisissant $k=b/a^2$; pourquoi décoller précisément de a le bord vertical ? Parce que la condition $(a-x+x^2y).(-1)+(b-x^2y).0\le 0$ sur ce bord vertical est alors vérifiée pour tout y, puisque $x=a$ sur ce segment de droite. Enfin la condition $(a-x+x^2y).0+(b-x^2y).(-1)\le 0$ sur le bord inférieur horizontal confondu avec l'axe des abscisses est toujours vérifiée. Donc une région de confinement pour le flot, un peu plus restreinte que celle (trop vaste) suggérée par le texte est $x\ge a,0\le y\le b/a^2,x+y\le a+b+b/a^2$.

b) Il y a un seul point stationnaire : $(x^*=a+b,y^*=b/(a+b)^2)$. Le calcul de la matrice jacobienne au point stationnaire donne : $J=J_{(x^*,y^*)}F=\begin{bmatrix}\frac{b-a}{a+b}&(a+b)^2\\\frac{-2b}{a+b}&-(a+b)^2\end{bmatrix}$, d'où $\det J=(a+b)^2$ et $\mathrm{tr}J=-\frac{(a+b)^3+a-b}{a+b}$. Il en résulte que le [quart de] plan de paramètres (a,b) est partagé par la cubique $(a+b)^3+a-b=0$ en deux régions : si $(a+b)^3+a-b>0$, l'unique point stationnaire $(x^*=a+b,y^*=b/(a+b)^2)$ du système est stable, et si $(a+b)^3+a-b<0$, il est instable. Mais dans le cas instable, comme il existe une région de confinement du flot dans le [quart de] plan (x,y), cette région contient d'après le théorème de Poincaré-Bendixson un cycle limite stable.

c) Pour tout couple de paramètres (a,b) sur la cubique $(a+b)^3+a-b=0$, l'unique point stationnaire $(x^*=a+b, y^*=b/(a+b)^2)$ du système donne lieu à une matrice jacobienne de trace nulle, avec un déterminant strictement positif, donc le discriminant $\Delta=(\mathrm{tr}J)^2-4\det J$ du polynôme caractéristique a deux racines imaginaires pures conjuguées, et une traversée transversale de la cubique par un segment de droite joignant deux points situés de part et d'autre (on peut prendre alors pour paramètre de bifurcation une paramétrisation d'un tel segment) fait apparaître une bifurcation de Hopf au point stationnaire.

d) Illustration graphique sans difficulté : dans le quadrant de paramètres $a\geq 0, b\geq 0$, instabilité à l'intérieur de la lunule compacte $a\geq 0, (a+b)^3+a-b\leq 0$, stabilité partout ailleurs, y compris sur la cubique elle-même, où apparaît la bifurcation de Hopf.

Exercice III. a) Le tracé des deux nullclines fait apparaître une invariance de la figure par rotation d'angle $\dfrac{\pi}{2}$: en effet les nullclines sont toutes deux symétriques par rapport à l'origine (comme graphes de fonctions impaires : $x\mapsto y=x(1-x^2)$ et $y\mapsto -x=y(1-y^2)$, et la deuxième se déduit de la première par la rotation de centre l'origine et d'angle $\dfrac{\pi}{2}$: $(x,y)\mapsto(y,-x)$. L'origine est à l'évidence un point fixe du système. Pour démontrer qu'il n'y en a pas d'autre (ce qu'on constate sur le graphique), procédons comme indiqué dans le texte et plaçons-nous dans le premier quadrant $(x\geq 0,\ y\geq 0)$:
s'il existe un autre point fixe, soit (x,y) avec $x\geq 0,\ y\geq 0$, d'abord $x\neq 0$ (sinon $y=0$) et $y\neq 0$ (sinon $x=0$), d'où $x>0,\ y>0$. Mais $y=x(1-x^2)$ avec $x>0$ et $y>0$ implique que $1-x^2>0$, i.e. que $0<x<1$, d'où $0<x(1-x^2)<1$; de même $-x=y(1-y^2)$ avec $x>0$ et $y>0$ implique que $1-y^2<0$, i.e. que $y>1$, ce qui est incompatible avec $0<x(1-x^2)<1$ et $y=x(1-x^2)$: il n'y a donc aucun autre point fixe que l'origine dans le premier quadrant $x\geq 0,\ y\geq 0$ ni, par invariance de la figure par rotation d'angle $\dfrac{\pi}{2}$, plus généralement dans le plan tout entier. On pourrait aussi obtenir ce résultat par simple substitution.

b) La matrice jacobienne du système à l'origine est $J_{(0,0)}F=\begin{bmatrix}1 & -1\\ 1 & 1\end{bmatrix}$, de valeurs propres $1\pm i$, donc l'origine est un foyer instable. Et comme cette jacobienne s'écrit aussi $J=\sqrt{2}\begin{bmatrix}\cos\dfrac{\pi}{4} & -\sin\dfrac{\pi}{4}\\ \sin\dfrac{\pi}{4} & \cos\dfrac{\pi}{4}\end{bmatrix}$ (matrice de la similitude positive de rapport $\sqrt{2}$ et d'angle $\dfrac{\pi}{4}$), ou encore parce que $e^{tJ}=e^t\begin{bmatrix}\cos t & -\sin t\\ \sin t & \cos t\end{bmatrix}$, le sens de parcours sur les trajectoires qui spiralent à partir de l'origine est le sens positif.

c) Le vecteur tangent aux trajectoires est le vecteur $\begin{bmatrix}x'\\ y'\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}x-y-x^3\\ x+y-y^3\end{bmatrix}$. Le vecteur normal unitaire sortant de la couronne est le vecteur $\begin{bmatrix}-x\\ -y\end{bmatrix}$ pour son bord intérieur (le cercle d'équation $x^2+y^2=1$) et le vecteur $\dfrac{1}{\sqrt{2}}\begin{bmatrix}x\\ y\end{bmatrix}$ pour son bord extérieur (le cercle d'équation $x^2+y^2=2$). Sur le bord intérieur, le produit scalaire du vecteur tangent à toute trajectoire avec le vecteur normal unitaire sortant est donc $-x^2-y^2+x^4+y^4=-x^2-y^2+(x^2+y^2)^2-2x^2y^2=-2x^2y^2\leq 0$, et leur angle est donc toujours obtus (au sens large, i.e. jamais aigu). Sur le bord extérieur, le produit scalaire du vecteur tangent à toute trajectoire avec le vecteur normal unitaire sortant est de même $x^2+y^2-x^4-y^4=x^2+y^2-(x^2+y^2)^2+2x^2y^2=2-4+\frac{1}{2}\sin^2 2\theta\leq -\dfrac{3}{2}<0$, et leur angle est donc toujours obtus. Il en résulte que le champ est toujours rentrant dans la couronne. Comme elle ne contient aucun point stationnaire, c'est donc, d'après le théorème de Poincaré-Bendixson, qu'elle contient un cycle limite.