Mathématiques pour les Sciences de la Vie

Analyse – Équations différentielles / Modélisation

Pr. Sandrine CHARLES

Université Claude Bernard Lyon 1 – France

2 février 2020

Table des matières

Plan détaillé

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

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

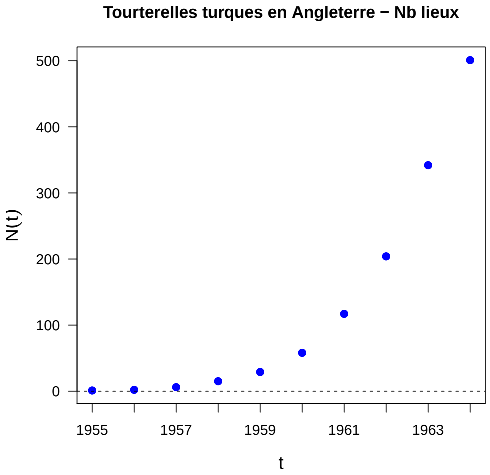
Un exemple : la dynamique de la population de tourterelles turques en Angleterre

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 de tourterelles turques en Angleterre

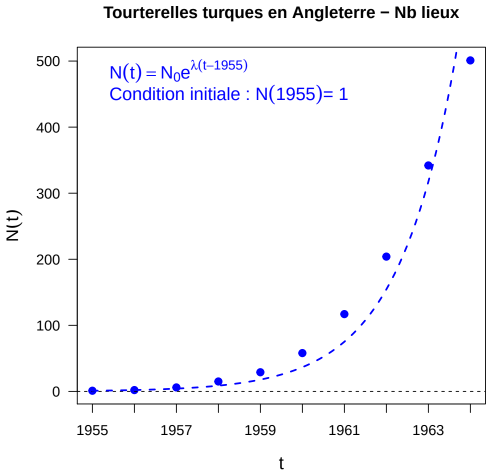
Année	Nb Lieux
1955	1
1956	2
1957	6
1958	15
1959	29
1960	58
1961	117
1962	204
1963	342
1964	501



Modèles dynamiques

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

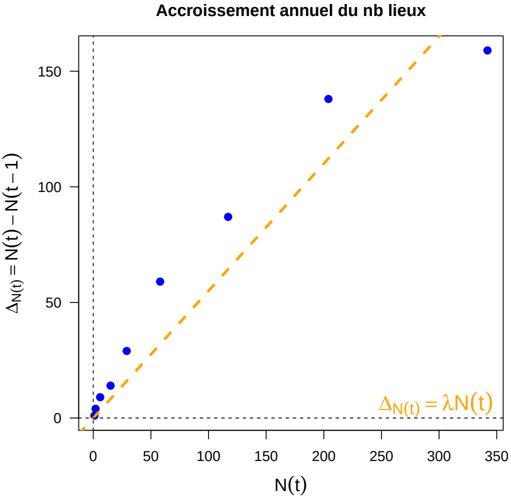
Année	Nb Lieux
1955	1
1956	2
1957	6
1958	15
1959	29
1960	58
1961	117
1962	204
1963	342
1964	501



Modèles dynamiques

Un exemple : la dynamique de la population de 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

$$\Delta N(t) = \lambda N(t) \Delta t$$

Hypothèses du modèle :

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

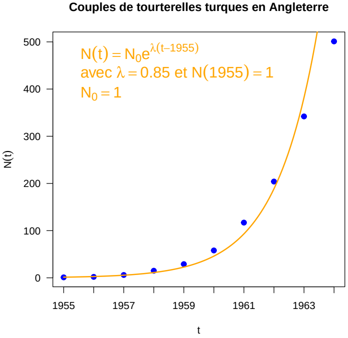
$$\Delta N(t) = \lambda N(t)\Delta t \Leftrightarrow \frac{\Delta N(t)}{\Delta t} = \lambda N(t)$$

$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t}$ est le **taux d'accroissement** de $N(t)$ relativement à t. Ainsi, lorsque $\Delta t \to 0$, on obtient :

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$$

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

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



On vérifie en effet que $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N_0 e^{\lambda t} = \lambda N(t)$.

Plan détaillé

- La notion d'équation différentielle apparaît à la fin du XVII$^{\text{ème}}$ siècle ;
- Le calcul différentiel et intégral est introduit par Newton et Leibnitz en 1686 ;
- Les premières applications sont en mécanique et géométrie ;
- Au XX$^{\text{ème}}$ siècle apparaissent les applications en biologie.

Définition

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

Ordre de l'équation différentielle :

$$E_n : F(x, y(x), y'(x), \ldots, y^{(n)}(x)) = 0$$
$$E_1 : F(x, y(x), y'(x)) = 0$$

Par mesure de clarté, on note $\frac{dy(x)}{dx} = y'(x)$ la dérivée de la fonction $y(x)$ par rapport à x.

Exemples E_1 : $\frac{dy(x)}{dx} = x$, $\frac{dy(x)}{dx} = y(x)$, $\frac{dy(x)}{dx} + \frac{x^2}{2}y(x) = e^x$.

Vocabulaire

Exemple de la dynamique de population des tourterelles avec l'équation différentielle d'ordre 1 : $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$.

- Résoudre (intégrer) : trouver **toutes** les solutions de l'équation différentielle.

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t) \Rightarrow N(t) = Ke^{\lambda t} \,\text{avec}\, \mathrm{K} \in \mathbb{R}$$

- Condition initiale : par exemple $N(1955) = 1$ ou $N(0) = N_0$.
- Solution particulière : **la** solution qui satisfait la condition initiale : $N(t) = e^{\lambda(t-1955)}$ ou $N(t) = N_0 e^{\lambda t}$.
- Courbe intégrale : la représentation graphique d'une solution.

Une infinité de solutions

- $\frac{dy(x)}{dx} \to y(x)$: notion de primitive (une fonction continue admet une infinité de primitives) ;
- Exemple, $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t) \Rightarrow N(t) = K\, e^{\lambda t}$ avec $K \in \mathbb{R}$;
- Généralement, on s'intéresse à une seule d'entre elles, celle qui vérifie la condition initiale.

Table des matières

Plan détaillé

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

EDO1 à variables séparables

Elles sont du type :

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

Méthode d'intégration :

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

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

Exemple 1 : modèle de Malthus (ou modèle exponentiel)

Modèle de Malthus (1792)

Exemple : Dynamique de population des tourterelles turques

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$$

Écriture générique : $\frac{dy(x)}{dx} = \lambda y(x)$.

$\frac{dy(x)}{dx} = \lambda y(x) \Leftrightarrow \frac{dy}{y} = \lambda dx$
$\Leftrightarrow \int \frac{dy}{y} = \int \lambda dx$
$\Leftrightarrow \ln |y(x)| = \lambda x + \text{cste}$
$\Leftrightarrow y(x) = e^{\lambda x + \text{cste}}$ (transformation exponentielle)
$\Leftrightarrow y(x) = e^{\lambda x} e^{\text{cste}}$
$\Leftrightarrow y(x) = Ke^{\lambda x}$ avec $K = e^{cste} \in \mathbb{R}$.

Exemple 1 : modèle de Malthus (ou modèle exponentiel)

D'après ce qui précède, la solution du modèle de Malthus $\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)$ s'écrit donc bien $N(t) = N_0 e^{\lambda t}$.

La solution est une fonction exponentielle, c'est pourquoi on appelle souvent le modèle de Malthus le **modèle exponentiel**.

On voit que si $\lambda > 0$, alors $\lim\limits_{t \to +\infty} N(t) = +\infty$.

Le modèle exponentiel prédit donc une croissance illimitée pour la population, ce qui biologiquement est irréaliste.

Exemple 2 : modèle logistique

Modèle logistique ou modèle de Verhulst (1844), proposé comme alternative au modèle de Malthus :

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t) - \mu N(t)^2 = \lambda N(t)\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N(t)\right)$$

On introduit un terme de freinage de la croissance, $-\mu N(t)^2$, qui sera d'autant plus important que $N(t)$ sera grand.
Conséquence : la dynamique devient dépendante de la densité.

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t)\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N(t)\right) \Leftrightarrow \frac{dN}{N\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \lambda dt$$

On intègre alors de part et d'autre, à gauche par rapport à N, à droite par rapport à t :

$$\int \frac{dN}{N\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \int \lambda dt$$

Exemple : modèle logistique

Décomposition en éléments simples

$$\frac{1}{N\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \frac{a_1}{N}+\frac{a_2}{1-\frac{\mu}{\lambda}N} \Leftrightarrow \frac{1}{N\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \frac{a_1\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)+a_2N}{N\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)}$$

Donc il nous faut :

$$a_1\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)+a_2N = 1 \Leftrightarrow \begin{cases} a_1 = 1 \\ a_2-\dfrac{\mu}{\lambda}a_1 = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} a_1 = 1 \\ a_2 = \dfrac{\mu}{\lambda} \end{cases}$$

Finalement, on obtient :

$$\frac{1}{N\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \frac{1}{N}+\frac{\mu}{\lambda}\times\frac{1}{1-\frac{\mu}{\lambda}N}$$

Exemple : modèle logistique

On doit donc intégrer l'équation suivante :

$$\int \frac{dN}{N\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N\right)} = \int \lambda dt \Leftrightarrow \int \frac{dN}{N} + \frac{\mu}{\lambda} \times \int \frac{dN}{1-\frac{\mu}{\lambda}N} = \lambda t + cste$$

Ce qui donne :

$$\ln|N| - \ln\left|1-\frac{\mu}{\lambda}N\right| = \lambda t + cste \Leftrightarrow \ln\left|\frac{N}{1-\frac{\mu}{\lambda}N}\right| = \lambda t + cste$$

Soit

$$\frac{N}{1-\frac{\mu}{\lambda}N} = K\,e^{\lambda t}$$

avec $K \in \mathbb{R}$ une constante que l'on déterminera ultérieurement avec la condition intiale.

Exemple : modèle logistique

Ce que l'on cherche c'est $N(t)$:

$$\frac{N(t)}{1-\frac{\mu}{\lambda}N(t)} = K\,e^{\lambda t} \Leftrightarrow N(t) = K\,e^{\lambda t}\left(1-\frac{\mu}{\lambda}N(t)\right)$$

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

$$\Leftrightarrow N(t) = \frac{K\,e^{\lambda t}}{1+\frac{\mu}{\lambda}K\,e^{\lambda t}}$$

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

avec $K \in \mathbb{R}$

Exemple : modèle logistique

Pour finir, on cherche la constante K en utilisant la condition initiale $N(0) = N_0$:

$$N(0) = \frac{K}{1 + \frac{\mu}{\lambda}K} = N_0 \Leftrightarrow N_0\left(1 + \frac{\mu}{\lambda}K\right) = K$$

$$\Leftrightarrow K\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N_0\right) = N_0$$

$$\Leftrightarrow K = \frac{N_0}{1 - \frac{\mu}{\lambda}N_0}$$

En réinjectant K dans la solution $N(t)$, on obtient alors :

$$N(t) = \frac{N_0/1 - \frac{\mu}{\lambda}N_0}{e^{-\lambda t} + \frac{\mu}{\lambda}\left(N_0/1 - \frac{\mu}{\lambda}N_0\right)} \Leftrightarrow N(t) = \frac{N_0}{\frac{\mu}{\lambda}N_0 + \left(1 - \frac{\mu}{\lambda}N_0\right)e^{-\lambda t}}$$

Exemple : modèle logistique

La solution finale du modèle logistique s'écrit donc finalement :

$$N(t) = \frac{\frac{\lambda}{\mu} N_0}{N_0 + \left(\frac{\lambda}{\mu} - N_0\right) e^{-\lambda t}}$$

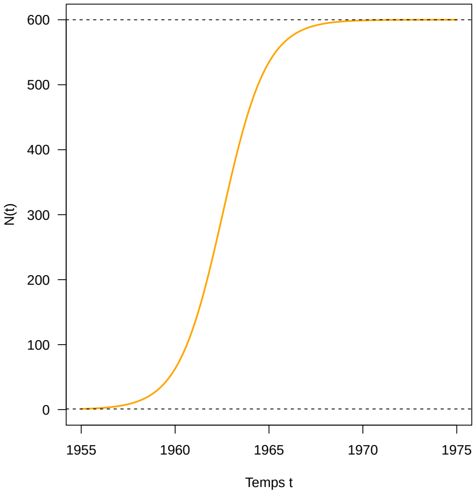
On retrouve bien le fait que $N(0) = N_0$.

On trouve également que $\lim_{t \to +\infty} N(t) = \frac{\lambda}{\mu}$.

Contrairement au modèle exponentiel, on voit que sous l'hypothèse d'un modèle logistique, la taille de la population atteint une asymptote ; la taille de la population est donc limité. On appelle cette limite la **capacité limite** (ici $\frac{\lambda}{\mu}$).

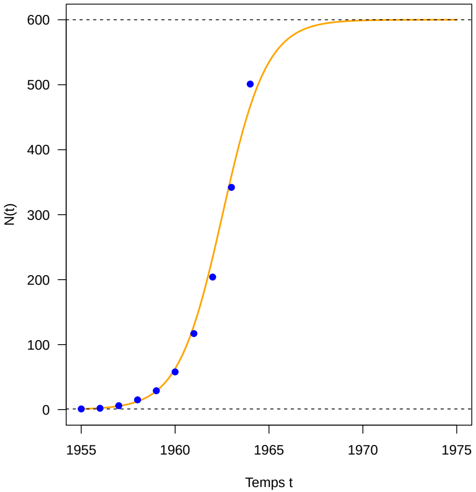
Représentation graphique du modèle logistique

On choisit les valeurs $N_0 = 1$, $\lambda = 0.85$ et $\frac{\lambda}{\mu} = 600$.



Représentation graphique du modèle logistique

On choisit les valeurs $N_0 = 1$, $\lambda = 0.85$ et $\frac{\lambda}{\mu} = 600$.



Plan détaillé

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

EDO1 linéaires

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

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

où

- $y(x)$ est la fonction inconnue que l'on cherche ;
- $f(x)$ et $g(x)$ sont des fonctions quelconques de x ;
- Si $\forall x,\ g(x) = 0$, alors l'équation est dite "Sans Second Membre" (SSM).

EDO1 linéaires sans second membre (SSM)

EDO 1 SSM

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

où

- $K = e^C$ est une constante réelle quelconque > 0 ;
- $F(x)$ est une primitive de $f(x)$: $F'(x) = f(x)$.

Exemple

On cherche à résoudre l'équation suivante :

$$\frac{dy(x)}{dx} - \frac{y(x)}{x} = x^2$$

On recherche d'abord les solutions de l'équation **SSM**

$$\frac{dy(x)}{dx} - \frac{y(x)}{x} = 0$$

On a une équation de la forme $\frac{dy(x)}{dx} + f(x)y(x) = 0$ avec $f(x) = -\frac{1}{x}$.
La primitive de $f(x)$ est $F(x) = -\ln|x|$.
Les solutions sont donc du type :

$$y_{\text{ssm}}(x) = Ke^{\ln|x|} = K|x| = Kx \text{ avec } x, K \in \mathbb{R}^+$$

EDO1 linéaire avec second membre $\frac{dy(x)}{dx} + f(x)y(x) = g(x)$

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

Exemple : $\frac{dy(x)}{dx} - \frac{y(x)}{x} = x^2$

Recherche d'une solution particulière.

On cherche une solution du type $y(x) = \alpha x^3$, soit $\frac{dy(x)}{dx} = 3\alpha x^2$.
On a alors

$$\begin{aligned}\frac{dy(x)}{dx} - \frac{y(x)}{x} = x^2 &\Leftrightarrow 3\alpha x^2 - \frac{\alpha x^3}{x} = x^2 \\ &\Leftrightarrow 2\alpha x^2 = x^2 \\ &\Leftrightarrow \alpha = \frac{1}{2}\end{aligned}$$

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

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

avec $x, K \in \mathbb{R}^+$

Principe de la méthode variation de la constante (Laplace)

- On cherche à résoudre $\frac{dy(x)}{dx} + f(x)y(x) = g(x)$.
- $y_{\text{ssm}} = Ke^{-F(x)}$ est solution de l'équation SSM ($K > 0$).
- Les solutions de l'équation ASM seront du type

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

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

$$y(x) \text{ sol. ASM} \Leftrightarrow \frac{dK(x)}{dx}e^{-F(x)} = g(x) \Leftrightarrow K(x) = \int g(x)e^{F(x)}\,dx$$

Exemple : $\frac{dy(x)}{dx} - \frac{y(x)}{x} = x^2$

Méthode de variation de la constante

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

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

Les solutions générales sont donc $y(x) = \left(\frac{1}{2}x^2 + C\right)x = \frac{x^3}{2} + Cx$.

Remarques

- Recherche de solution particulière
  - Parfois difficile
  - Requiert de l'entraînement
  - Rapide
- Méthode de variation de la constante
  - 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

$\Rightarrow$ WooClap