

M2 Mathématiques et Applications

Université de Marne-la-Vallée 2014-15

**MODÈLES MATHÉMATIQUES EDO
POUR LA BIOLOGIE**

Alexandre VIDAL

Dernière modification : 18 février 2015

Table des matières

1	Systèmes dynamiques et modèles en Sciences du Vivant	1
1.1	Les théorèmes fondamentaux	1
1.2	Flot, portrait de phase, orbite	3
1.3	Modélisation EDO et Sciences du Vivant	8
1.3.1	Dynamiques de population	8
1.3.2	Quelques exemples historiques de modèles en Neurosciences	11
1.3.3	Climatologie : modèle de Lorenz (1963)	14
2	La théorie de la stabilité	15
2.1	La stabilité structurelle d'un champ de vecteurs	15
2.2	La stabilité asymptotique : cas des systèmes linéaires	15
2.3	La stabilité d'une solution, le cas d'un point singulier et le théorème de Poincaré-Lyapunov	16
2.4	Fonction de Lyapunov	19
2.5	Classification des points singuliers et variétés invariantes	20
3	Champs de vecteurs du plan	25
3.1	Classification des points singuliers	25
3.2	Le théorème de Poincaré-Bendixson	28
4	Introduction à la théorie des bifurcations	31
4.1	Bifurcation, déploiement universel et codimension	31
4.2	Bifurcations de points singuliers de codimension 1	32
4.2.1	Bifurcation col-noeud	32
4.2.2	Bifurcation transcritique	34
4.2.3	Bifurcation fourche	37
4.2.4	Bifurcation de Hopf	37
4.2.5	Quelques applications à des modèles de Sciences du Vivant	38
4.3	Bifurcations d'orbites périodiques	40
4.3.1	La bifurcation pli de cycles limites	40
4.3.2	La bifurcation homocline dans le plan	41
4.4	Une bifurcation de codimension 2 : Bogdanov-Takens.	42

Chapitre 1

Systemes dynamiques et modes en Sciences du Vivant

Dans cette premiere partie du cours, nous nous interessons aux systemes dynamiques, terminologie regroupant les systemes d'equations differentielles ordinaires (EDO) et les systemes d'evolution discrets. Les premiers sont de la forme

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = f(x, t), \quad x \in U, \quad t \in I,$$

ou U est un ouvert de \mathbb{R}^n , I un intervalle de \mathbb{R} et $f : U \times I \rightarrow \mathbb{R}^n$ est reguliere dans un sens a preciser. Les seconds sont de la forme

$$x^{(k+1)} = \phi(x^{(k)}), \quad x \in U, \quad k \in \mathbb{Z},$$

ou $U \subset \mathbb{R}^n$ et $\phi : U \rightarrow U$. Il existe un lien etroit entre ces deux types de dynamiques que nous montrerons et utiliserons dans ce cours.

L'universalite des phenomenes dynamiques intervenant en Physique, en Biologie, en Ecologie, en Economie, et bien d'autres domaines d'applications fait de ce formalisme un outil puissant pour, entre autres, agrer les connaissances, analyser les comportements dynamiques des systemes, predir leurs comportements en fonction des parametres. Dans ce cours, nous nous attacherons a introduire les resultats classiques d'analyse qualitative des systemes dynamiques et a illustrer leurs applications a des exemples de modes en Sciences du Vivant.

1.1 Les theoremes fondamentaux

Cette premiere section a valeur de rappel sur les theoremes supposes connus d'existence et d'unicite des solutions des equations differentielles, de majoration des solutions positives (Lemme de Gronwall), de la dependance reguliere des solutions en fonction des donnees initiales et des parametres. Dans la suite du cours, on supposera egalement connues les notions fondamentales de topologie et de calcul differentiel, en particulier, le theoreme des fonctions implicites, le theoreme de Jordan, les notions de variete differentiable, d'immersion, de plongement, de diffeomorphisme, de forme differentielle.

Théorème 1. (Cauchy-Lipschitz)

On considère le système différentiel (i.e. équation différentielle multidimensionnelle)

$$\dot{x} = f(x, t) \quad (1.1)$$

où f est continue sur un ouvert $\Omega = U \times I$, I intervalle de \mathbb{R} , $U \subset \mathbb{R}^n$. Soient $x_0 \in U$ et $t_0 \in I$.

Résultat local : Si f est localement lipschitzienne par rapport à x , il existe une unique solution maximale $x(t)$ de (1.1) vérifiant $x(t_0) = x_0$. Son intervalle de définition est un ouvert.

Résultat global : Si f est K -lipschitzienne par rapport à x uniformément en t sur l'intervalle $[t_0 - a, t_0 + a] \subset I$. Il existe une unique solution $x(t)$ de (1.1) qui satisfait $x(t_0) = x_0$ définie sur $[t_0 - c, t_0 + c]$ avec $c < \min(a, 1/K)$.

Remarque 1. Si f est supposée de classe \mathcal{C}^1 sur Ω , alors f satisfait une condition de Lipschitz locale d'après le théorème des accroissements finis et satisfait donc les hypothèses du théorème local. De plus, dans ces deux résultats, si f est de classe \mathcal{C}^k alors la solution du problème de Cauchy est de classe \mathcal{C}^{k+1} .

Remarque 2. Afin d'alléger la rédaction dans la suite de ce cours, on considérera que la fonction f définissant les systèmes différentiels du type (1.1) vérifient une condition de Lipschitz globale en espace sur un ouvert U qu'on ne précisera pas. On se place donc dans le contexte du théorème de Cauchy-Lipschitz global assurant l'existence d'une unique solution au problème de Cauchy

$$\dot{x} = f(x, t), \quad (1.2)$$

$$x(t_0) = x_0, \quad (1.3)$$

Lemme 1. (Gronwall)

Soit φ une fonction continue, positive, définie sur un intervalle $[t_0, t_0 + T]$. On suppose qu'il existe des constantes réelles a, b, c avec $a > 0$ telles que, pour tout $t \in [t_0, t_0 + T]$,

$$\varphi(t) \leq a \int_{t_0}^t \varphi(s) ds + b(t - t_0) + c.$$

Alors, pour tout $t \in [t_0, t_0 + T]$,

$$\varphi(t) \leq \left(\frac{b}{a} + c \right) e^{a(t-t_0)} - \frac{b}{a}.$$

Preuve. En posant

$$\psi(t) = \varphi(t) + \frac{b}{a}$$

on a, pour tout $t \in [t_0, t_0 + T]$,

$$\psi(t) \leq a \int_{t_0}^t \psi(s) ds + \frac{b}{a} + c \implies \frac{a\psi(t)}{a \int_{t_0}^t \psi(s) ds + \frac{b}{a} + c} \leq a.$$

En intégrant,

$$\begin{aligned} \ln \left(a \int_{t_0}^t \psi(s) ds + \frac{b}{a} + c \right) - \ln \left(\frac{b}{a} + c \right) &\leq a(t - t_0) \\ \implies a \int_{t_0}^t \psi(s) ds + \frac{b}{a} + c &\leq \left(\frac{b}{a} + c \right) e^{a(t-t_0)}. \end{aligned}$$

En appliquant à nouveau l'inégalité initiale, on obtient

$$\psi(t) \leq \left(\frac{b}{a} + c \right) e^{a(t-t_0)}$$

ce qui démontre l'inégalité de l'énoncé.

□

Dans le contexte de la modélisation, il est commun de considérer une dynamique dépendant d'un ou de plusieurs paramètres. L'objet principale de l'analyse qualitative réside pour une grande part dans la compréhension de l'évolution de la structure de cette dynamique (en particulier des solutions du système différentiel (1.1)) selon les valeurs de ces paramètres. Le théorème suivant concerne la régularité des solutions en fonction de la condition initiale et des paramètres du système.

Théorème 2. Soit le système différentiel dépendant de paramètres

$$\dot{x} = f(x, t, \lambda), \tag{1.4}$$

où f est K -lipschitzienne sur U par rapport à x uniformément en $\lambda \in \mathbb{R}^p$ et en $t \in [t_0 - T, t_0 + T]$. Alors, pour tout $x_0 \in U$, il existe une unique solution maximale $\phi_{(t_0, x_0)}(t)$ de (1.4) telle que $\phi_{(t_0, x_0)}(t_0) = x_0$, définie sur un intervalle maximal $I_{(t_0, x_0)} = (\alpha(t_0, x_0, \lambda), \beta(t_0, x_0, \lambda))$.

De plus,

$$\forall t \in I_{(t_0, x_0)} \cap I_{(t_0, y_0)}, \quad |\phi_{(t_0, x_0)}(t) - \phi_{(t_0, y_0)}(t)| \leq e^{K|t-t_0|} |x_0 - y_0|.$$

Ce théorème assure donc que la solution dépend continûment de la condition initiale. En appliquant ce résultat au système

$$\dot{x} = f(x, t), \tag{1.5}$$

$$\dot{\lambda} = 0, \tag{1.6}$$

on obtient immédiatement que la solution dépend également continûment du paramètre λ .

Remarque 3. La dépendance continue en fonction de t_0 s'obtient directement à partir de la relation intégrale formelle vérifiée par la solution. Plus généralement, si on suppose que la fonction f est différentiable, alors la solution dépend aussi de façon différentiable de (t_0, x_0) .

1.2 Flot, portrait de phase, orbite

Définition 1. Soit U un ouvert de \mathbb{R}^n . Une application

$$X : x = (x_1, \dots, x_n) \mapsto (f_1(x), \dots, f_n(x)) \tag{1.7}$$

de classe \mathcal{C}^k définie sur U à valeurs dans \mathbb{R}^n est appelée un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^k sur U . À un tel champ de vecteur, on associe le système différentiel

$$\{\dot{x}_i = f_i(x_1, \dots, x_n) \mid i \in \{1, \dots, n\}\} \iff \dot{x} = X(x). \tag{1.8}$$

Un tel système différentiel, dit "autonome", est un cas particulier de l'équation (1.1) où la fonction f ne dépend pas explicitement du temps.

L'ouvert U est appelé l'espace des phases du champ de vecteurs (ou du système différentiel associé).

De façon générale, on appelle champ de vecteur différentiable un champ de vecteur de classe \mathcal{C}^k avec $k \geq 1$.

D'après le Théorème 1, pour tout $x_0 \in U$, il existe une unique solution maximale $x(t)$ du problème de Cauchy

$$\begin{cases} \dot{x} &= X(x), \\ x(0) &= x_0. \end{cases} \quad (1.9)$$

Notons également que, dans ce contexte, toute condition $x(t_0) = x_0$ peut être transformée grâce à une translation évidente de la variable temps en une condition initiale $x(0) = x_0$.

Définition 2. L'application $\phi_t : x_0 \mapsto x(t)$ qui associe à une donnée initiale x_0 la valeur au temps t de la solution maximale $x(t)$ du problème de Cauchy (1.9) est appelée le flot au temps t du champ X .

Le flot du champ de vecteurs X est l'application ϕ qui associe à (t, x_0) la valeur au temps t de la solution maximale $x(t)$ du problème de Cauchy (1.9) :

$$(t, x_0) \mapsto \phi(t, x_0) = \phi_t(x_0) = x(t).$$

Si ϕ est définie pour toute valeur de $t \in \mathbb{R}$ et tout condition initiale $x_0 \in U$, alors le flot est dit complet.

Définition 3. L'orbite (ou courbe intégrale) Γ du champ de vecteurs X passant par le point x_0 est la courbe différentiable formée des points $x(t)$ de U donnés par la solution de (1.8) avec donnée initiale x_0 . Cette courbe est orientée par le sens de variation de t . En chacun de ses point $x(t)$, sa tangente est la droite passant par $x(t)$ dirigée par le vecteur $X(x(t))$. On distingue éventuellement l'orbite positive $\Gamma_+ = \{x(t), t \geq 0\}$ et l'orbite négative $\Gamma_- = \{x(t), t \leq 0\}$.

Corollaire 1. Les orbites du champ de vecteurs X forment une partition de l'espace des phases U appelé portrait de phase.

Ce corollaire est une conséquence directe de l'unicité de la solution d'un problème de Cauchy bien posé et donc du théorème de Cauchy-Lipschitz.

L'analyse qualitative a pour objet d'étudier les caractéristiques géométriques (essentiellement les invariants dynamiques) du portrait de phase et de déduire de cette organisation sous-jacente de la dynamique les propriétés des solutions.

Définition 4. Un point singulier (ou point d'équilibre) du champ de vecteurs $X = (f_i)_{i=1}^n$ est un point $p \in U$ où toutes les composantes du champ s'annulent simultanément :

$$\forall i \in \llbracket 1, n \rrbracket, \quad f_i(p) = 0 \quad \iff \quad X(p) = 0_{\mathbb{R}^n}.$$

Un point qui n'est pas singulier est dit régulier.

Définition 5. Soit X un champ de vecteurs différentiable défini sur un ouvert U de \mathbb{R}^n . Soit A un ouvert de \mathbb{R}^{n-1} . Une section transverse locale du champ X est une application différentiable $g : A \rightarrow U$ telle que, en tout point $a \in A$, $Dg(a)(\mathbb{R}^{n-1}) \oplus X(g(a)) = \mathbb{R}^n$. On munit $\Sigma = g(A)$ de la topologie induite. Si $g : A \rightarrow \Sigma$ est un homéomorphisme, par abus de langage, on dit que Σ est une section transverse au champ X .

Définition 6. Deux champs de vecteurs X et Y sont dits topologiquement équivalents s'il existe un homéomorphisme h qui envoie les orbites de X sur celles de Y en préservant leur orientation par le temps. Ainsi, si X est défini sur U et si on note $\phi(t, x)$ et $\psi(t, x)$ les flots de X et Y respectivement, alors

$$\forall x \in U, \quad \forall \delta > 0, \quad \exists \varepsilon > 0, \quad \forall t \in]0, \delta[, \quad \exists t' \in]0, \varepsilon[, \quad h(\phi(t, x)) = \psi(t', h(x))$$

Définition 7. Deux champs de vecteurs X et Y sont dits conjugués par un difféomorphisme (resp. topologiquement conjugués) s'il existe un difféomorphisme h (resp. un homéomorphisme) qui envoie les orbites de X sur les orbites de Y en conservant le temps. Ainsi, si on note $\phi(t, x)$ et $\psi(t, x)$ les flots de X et de Y , on a

$$h(\phi(t, x)) = \psi(t, h(x)).$$

Remarque 4. Si le difféomorphisme $h : U \rightarrow U$ est défini sur le même ouvert U d'une variété, la conjugaison par le difféomorphisme h est un changement du système de coordonnées.

Théorème 3. (Redressement du flot)

Soient X un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^k défini sur un ouvert U de \mathbb{R}^n , p un point régulier du champ X , $g : A \rightarrow \Sigma$ une section transverse locale de X telle que $f(0) = p$. Il existe un voisinage V de p et un difféomorphisme $h : V \rightarrow (-\varepsilon, +\varepsilon) \times B$ de classe \mathcal{C}^k où B est une boule ouverte de \mathbb{R}^{n-1} centrée à l'origine, tel que

- i) $h(\Sigma \cap V) = \{0\} \times B$
- ii) h est une conjugaison de classe \mathcal{C}^k entre le champ $X|_V$ et le champ constant

$$Y : (-\varepsilon, +\varepsilon) \times B \rightarrow \mathbb{R}^n, \quad Y = (1, 0, 0, \dots, 0) \in \mathbb{R}^n.$$

Preuve. Notons $\phi(t, p)$ le flot de X et $F : (t, x) \mapsto \phi(t, g(x))$ qui envoie les segments de droites appartenant à l'hyperplan normal à $(1, 0, 0, \dots, 0)$ sur les trajectoires de X (i.e. les compacts inclus dans les orbites). L'application linéaire tangente $DF|_{(0)}$ est un isomorphisme et, d'après le théorème d'inversion locale, F est un difféomorphisme local. Précisément, il existe un voisinage $W = (-\varepsilon, +\varepsilon) \times B$ de l'origine tel que $\tilde{F} = F|_W^V$ avec $V = F(W)$ est un difféomorphisme. En choisissant $h = \tilde{F}^{-1}$, on a

$$h(\Sigma \cap V) = \{0\} \times B \quad \text{et} \quad Dh_{(t,u)}^{-1} \cdot Y(t, u) = \frac{\partial F(t, u)}{\partial t} = X(F(t, u)) = X(h^{-1}(t, u)).$$

□

Corollaire 2. Soient Σ une section transverse locale de X (de classe \mathcal{C}^k) et $p \in \Sigma$. Il existe $\varepsilon_p > 0$, un voisinage V de p et une fonction $\tau \in \mathcal{C}^k(V, \mathbb{R})$ tels que

- i) $\tau(V \cap \Sigma) = 0$,
- ii) Pour tout $q \in V$, la courbe intégrale $\phi(t, q)$ de $X|_V$ existe pour toute valeur de $t \in (-\varepsilon_p + \tau(q), \varepsilon_p + \tau(q))$,
- iii) $q \in \Sigma$ si et seulement si $\tau(q) = 0$.

Preuve. Le résultat est évident pour un champ constant. On vérifie facilement qu'il est préservé par conjugaison.

□

Définition 8. Soient X un champ de vecteurs défini sur un ouvert U de \mathbb{R}^n . Soit Γ l'orbite de X passant par x_0 . Elle est paramétrisée par une solution maximale $x(t)$ du problème de Cauchy associé : $\Gamma = \{x(t) | t \in (\alpha, \beta)\}$.

- Si $\beta = +\infty$, l'ensemble ω -limite de l'orbite (ou de x_0) est défini par

$$\omega(x_0) = \{q \in U | \exists (t_n) \in \mathbb{R}^{\mathbb{N}}, (t_n) \rightarrow +\infty \text{ et } (x(t_n)) \rightarrow q\}.$$

- Si $\alpha = -\infty$, l'ensemble α -limite de l'orbite (ou de x_0) est défini par

$$\alpha(x_0) = \{q \in U | \exists (t_n) \in \mathbb{R}^{\mathbb{N}}, (t_n) \rightarrow -\infty \text{ et } (x(t_n)) \rightarrow q\}.$$

Tous les points d'une même orbite ont les mêmes ensembles α -limite et ω -limite.

Dans le théorème suivant, on peut remplacer ω -limite par α -limite (avec des changements évidents).

Théorème 4. Soit X un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^k défini sur un ouvert U et $p \in U$. On suppose que la demi-orbite positive $\Gamma^+(p) = \{\phi(t, p) | t \geq 0\}$ est contenue dans un compact $K \subset U$. Alors $\omega(p)$ est non vide, compact connexe et invariant par le flot.

Preuve. Soit une suite de réels $(t_n) \rightarrow +\infty$. Comme la suite $\phi(t_n, p)$ est contenue dans un compact, il existe une sous-suite convergente. Soit q la limite de cette sous-suite, on a $q \in \omega(p)$ et $\omega(p) \neq \emptyset$.

Soit (q_n) une suite de $\omega(p)$ qui converge vers un point q . Montrons que $q \in \omega(p)$. Pour tout $n \in \mathbb{N}$, il existe une suite $(t_m^n)_m$ telle que $(\phi(t_m^n, p))_m \rightarrow q_n$. On choisit $m(n)$ tel que, pour tout n , $t_n = t_{m(n)}^n > n$ et $d(\phi(t_n, p), q_n) < \frac{1}{n}$. On a $d(\phi(t_n, p), q) \rightarrow 0$ et donc $q \in \omega(p)$. L'ensemble $\omega(p)$ est un fermé contenu dans un compact, il est donc compact.

L'invariance de $\omega(p)$ par le flot est évidente.

Montrons par l'absurde que $\omega(p)$ est connexe. Supposons que $\omega(p)$ est l'union de deux fermés disjoints A et B et on pose $d = d(A, B)$. Il existe une suite (t'_n) telle que $\phi(t'_n, p) \rightarrow a \in A$ et une autre suite $(t''_n) \rightarrow +\infty$ telle que $\phi(t''_n, p) \rightarrow b \in B$. On peut donc former une nouvelle suite (t_n) telle que

$$\begin{aligned} \forall k \in \mathbb{N}, \quad d(\phi(t_{2k}, p), A) &< d/2, \\ \forall k \in \mathbb{N}, \quad d(\phi(t_{2k+1}, p), A) &> d/2. \end{aligned}$$

La fonction $f(t) = d(\phi(t, p), A)$ est une fonction continue sur le segment (t_n, t_{n+1}) qui prend des valeurs supérieures et inférieures à $d/2$. D'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe donc une valeur τ_n telle que $d(\phi(\tau_n, p), A) = d/2$. On peut extraire de la suite $(\phi(\tau_n, p))_n$ une suite convergente de limite q^* . On a $q^* \in \omega(p)$ et

$$\begin{aligned} d(q^*, A) &= d/2, \\ d(q^*, B) &\geq d(A, B) - d(q^*, A) = d/2. \end{aligned}$$

Il s'ensuit que q^* n'appartient ni à A ni à B , ce qui est contradictoire.

□

Définition 9. Une orbite périodique d'un champ de vecteurs X est une orbite $\{x(t) \mid t \in \mathbb{R}\}$ ne contenant pas de point singulier de X , et telle qu'il existe un réel $T > 0$ appelé période vérifiant

$$\forall t \in \mathbb{R}, \quad x(t+T) = x(t). \quad (1.10)$$

Une telle orbite Γ contenant un point x_0 est donc entièrement définie par

$$\Gamma = \phi_{[0,T[}(x_0) = \{\phi_t(x_0) \mid t \in [0, T[\} = \{x(t) \mid t \in [0, T[\}.$$

Une orbite périodique isolée est appelée un cycle limite.

La période minimale de l'orbite est le plus petit nombre réel positif T qui satisfait la condition (1.10). Les multiples de la période minimale sont aussi des périodes. Sans autre précision, on appelle "période d'une orbite" sa période minimale et "orbite T -périodique" une orbite de période minimale T .

Théorème 5. Soit $\Gamma = \phi_{[0,T[}(x_0)$ une orbite périodique de période T d'un champ de vecteurs X de classe \mathcal{C}^k . Soit $\varepsilon > 0$ et Σ_ε la partie de l'hyperplan Σ orthogonal à Γ en x_0 défini par :

$$\Sigma_\varepsilon = \{x \mid (x - x_0) \cdot f(x_0) = 0 \text{ et } |x - x_0| < \varepsilon\}.$$

On suppose ε assez petit tel que $\Sigma_\varepsilon \cap \Gamma = \{x_0\}$. Alors il existe $\delta > 0$ et une unique fonction $x \mapsto \tau(x)$ de classe \mathcal{C}^k définie sur la partie de Σ suivante

$$\Sigma_\delta = \{x \mid (x - x_0) \cdot f(x_0) = 0 \text{ et } |x - x_0| < \delta\}$$

telle que

$$\phi_{\tau(x)}(x) \in \Sigma_\varepsilon.$$

La fonction τ est appelée fonction temps de premier retour de X sur Σ .

Preuve. Notons $\dot{x} = f(x)$ le système différentiel associé au champ de vecteurs X . Soit la fonction de classe \mathcal{C}^k :

$$F(t, x) = (\phi_t(x) - x_0) \cdot f(x_0).$$

L'orbite T -périodique Γ passe par x_0 , on a

$$F(T, x_0) = 0.$$

De plus,

$$\frac{\partial F(T, x_0)}{\partial t} = \left(\frac{\partial \phi_t}{\partial t} \Big|_{t=T} \right) (x_0) \cdot f(x_0) = f(x_0) \cdot f(x_0) = \|f(x_0)\|^2 \neq 0,$$

puisque x_0 ne peut pas être un point singulier. D'après le théorème des fonctions implicites, il existe une unique fonction τ de classe \mathcal{C}^k définie sur un voisinage de x_0 telle que $\tau(x_0) = T$ et

$$F(\tau(x), x) = 0,$$

c'est-à-dire

$$\phi_{\tau(x)}(x) \in \Sigma.$$

□

Définition 10. L'application de classe \mathcal{C}^k

$$\Pi : x \mapsto \Pi(x) = \phi_{\tau(x)}(x),$$

est appelée l'application de premier retour, ou application de Poincaré, associée à l'orbite périodique Γ .

Grâce à l'application de premier retour Π , on ramène l'étude du système différentiel de dimension n au voisinage de l'orbite périodique à celle du système discret $x^{(k+1)} = \Pi(x^{(k)})$ défini de la section Σ de dimension $n - 1$ dans elle-même. Plus généralement une application de premier retour d'une section transverse à un flot peut être bien définie sans qu'une orbite périodique existe et la même réduction à un système dynamique discret peut être effectuée.

Définition 11. Un point fixe de l'application Π est un point x tel que $F(x) = x$. Il correspond à une orbite T -périodique du flot X . Plus généralement, un point périodique de période n est un point fixe de l'itéré F^n :

$$F^n(x) = x,$$

qui n'est pas un point fixe de F^m pour $m < n$.

1.3 Modélisation EDO et Sciences du Vivant

L'universalité du formalisme des systèmes dynamiques introduit précédemment permet son utilisation dans des contextes d'applications variés. Dès lors qu'on s'intéresse à l'évolution au cours du temps de grandeurs astreintes à des lois identifiées, le développement de modèles sous ce formalisme devient un outil puissant de représentation des mécanismes sous-jacents aux systèmes vivants. Nous introduisons ici certains modèles historiques, mais néanmoins toujours utilisés, en dynamiques des populations, en neurosciences, en climatologie. Nous nous attachons particulièrement à introduire les paradigmes de modélisation à l'origine de ces modèles, à illustrer la complexité des comportements qu'ils peuvent adopter malgré le caractère compact de leur écriture, à interpréter les comportements du modèle à la lumière des notions rappelées précédemment.

1.3.1 Dynamiques de population

Modèle de Lotka-Volterra Alfred Lotka et Vito Volterra ont proposés indépendamment en 1925-26 un système simple de dynamiques de populations. Le modèle de Lotka-Volterra décrit les interactions entre une population de proies et une population de prédateurs : les variables d'état sont x le nombre de proies et y le nombre de prédateurs. On suppose qu'en l'absence de prédateurs, la population de proies croît exponentiellement avec un exposant $a > 0$ et qu'en l'absence de proie, la population de prédateurs décroît exponentiellement avec un exposant $-c < 0$. Quand les deux populations coexistent, on suppose que le nombre de proies décroît et le nombre de prédateurs croît de façon proportionnelle au produit xy avec des facteurs $-b < 0$ et $d > 0$ respectivement. On obtient donc le système suivant :

$$\dot{x} = x(a - by), \tag{1.11}$$

$$\dot{y} = y(-c + dx). \tag{1.12}$$

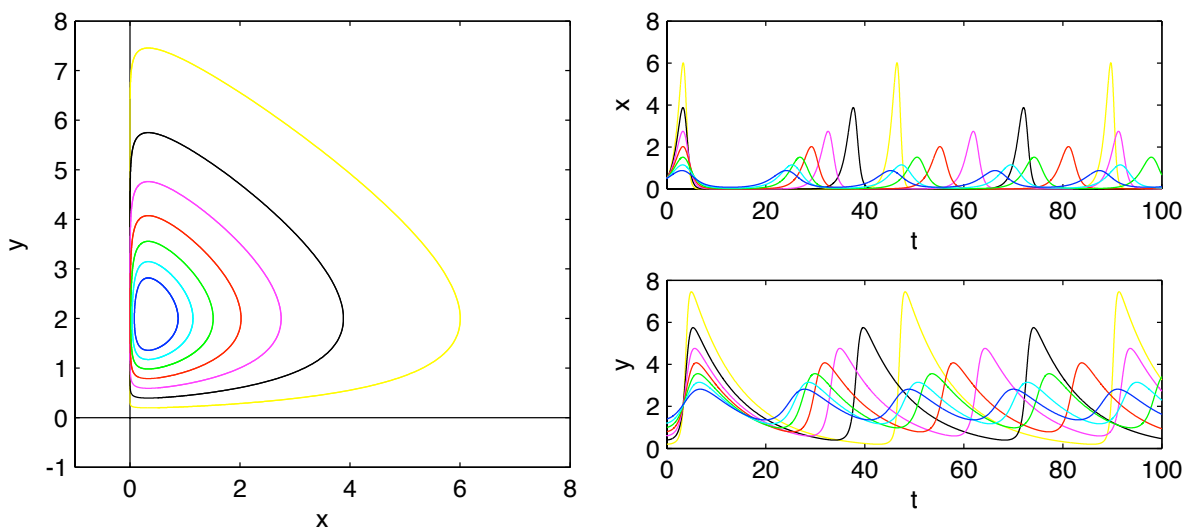


FIGURE 1.1 – Exemple de portrait de phase (panel gauche) et signaux en x et y générés le long des orbites du modèle de Lotka-Volterra. Toutes les orbites du quadrant positif $\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+^*$ sont périodiques.

Système de Kolmogorov et modèle de May Andrei Kolmogorov a généralisé le formalisme introduit par Lotka et Volterra en introduisant le type de systèmes suivant :

$$\dot{x} = xf(x, y), \quad (1.13)$$

$$\dot{y} = yg(x, y), \quad (1.14)$$

avec les conditions suivantes sur les fonctions f et g supposées de classe \mathcal{C}^1 :

$$\frac{\partial f}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial g}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial f}{\partial x} < 0 \text{ pour } x \text{ grand}, \quad \frac{\partial g}{\partial x} > 0. \quad (1.15)$$

Ces conditions émergent lorsqu'on impose des contraintes naturelles à l'interaction dynamique entre populations. En effet, les deux premières conditions résultent de l'hypothèse que si le nombre de prédateurs croît, alors le taux d'accroissement des deux populations décroît. Les deux dernières conditions suffisent à garantir l'existence et l'unicité d'un état d'équilibre où les deux populations coexistent, i.e. un point singulier de la dynamique dans $\{x > 0, y > 0\}$ (la vérification de cette propriété est laissé en exercice).

Un des exemples les plus classiques de modèle de type Kolmogoroff est le modèle introduit par Robert May en 1972. On l'obtient à partir du modèle de Lotka-Volterra en remplaçant la croissance exponentielle de la proie en l'absence du prédateur par une croissance dite logistique (impliquant une saturation asymptotique) et en introduisant un effet de saturation à l'efficacité du prédateur. Ce modèle s'écrit ainsi

$$\dot{x} = ax(1-x) - b\frac{xy}{A+y}, \quad (1.16)$$

$$\dot{y} = -cy + d\frac{xy}{A+y}. \quad (1.17)$$

Fonctions de réponse de type Holling et chaînes trophiques La modification du type de couplage entre les dynamiques de x (proie) et y (prédateur) pour prendre en compte des propriétés intrinsèques des liens trophiques ont amené Crawford S. Holling (1959) à classifier les types de réponses fonctionnelles, i.e. les variations du nombre de proies consommées par le prédateur en fonction de la densité de proies :

- Réponse de type I : fonction linéaire de la densité des proies jusqu'à une valeur plafond au-delà de laquelle le nombre de proies consommées par individu reste constant quelle que soit la densité (Crustacés).
- Réponse de type II : taux de consommation décroissant de façon régulière en fonction de la densité des proies (Arthropodes).
- Réponse de type III : évolution sigmoïdale du taux de consommation (vertébrés, insectes parasites).

Il est à noter que la réponse fonctionnelle est également associée à une réponse numérique (variation de la densité de prédateurs en fonction de la densité de proies). Le phénomène total de prédation est alors combinaison de ces deux réponses fonctionnelle et numérique.

On peut alors utiliser la même approche pour généraliser les modèles aux chaînes trophiques en considérant

- une arborescence trophique complexe, i.e. différentes populations de proie, consommées par différentes populations de prédateurs pouvant eux-mêmes être les proies d'autres espèces (sur-prédateurs), etc ;
- utiliser différents types de croissances et de réponses fonctionnelles et numériques pour les couplages entre variables représentatives des populations.

Il n'est nul besoin de considérer un nombre important de populations différentes pour voir émerger des comportements dynamiques complexes. Nous donnons dans le paragraphe suivant l'exemple d'un modèle proie-prédateur-surprédateur (dit "tritrophique") et des comportements générés pour différentes valeurs d'un paramètre.

Exemple d'un modèle tritrophique On considère une généralisation du modèle de May en introduisant un surprédateur. On note X , Y , Z les nombres de proies, de prédateurs et de surprédateurs respectivement. On considère une croissance logistique, et non plus exponentielle, de la population de proies. La croissance logistique est régie par l'équation

$$\dot{r} = ar(K - r). \quad (1.18)$$

Les solutions strictement positives de cette équation admettent toutes une convergence asymptotique vers K quand $t \rightarrow +\infty$. On considère des fonctions de réponse de Holling de type II entre les populations de prédateurs et de proies d'une part, et entre les populations de surprédateurs et de prédateurs d'autre part. On obtient le système dynamique suivant

$$\dot{X} = X \left(R \left(1 - \frac{X}{K} \right) - \frac{P_1 Y}{S_1 + X} \right) \quad (1.19)$$

$$\dot{Y} = Y \left(E_1 \frac{P_1 X}{S_1 + X} - D_1 - \frac{P_2 Z}{S_2 + Y} \right) \quad (1.20)$$

$$\dot{Z} = Z \left(E_2 \frac{P_2 Y}{S_2 + Y} - D_2 \right) \quad (1.21)$$

où les différents paramètres positifs représentent :

- P_j : les taux maximaux de prédation,
- S_j : les constantes de demi-saturation des fonctions de réponse,
- D_j : les taux de mortalité,
- E_j : les efficacités de prédatations.

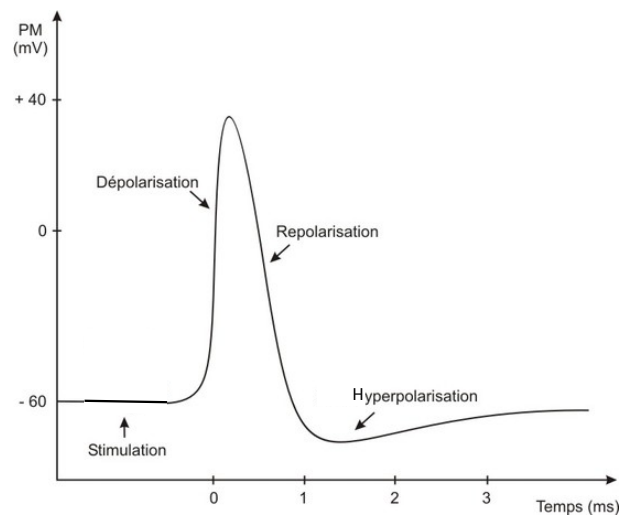
1.3.2 Quelques exemples historiques de modèles en Neurosciences

Beaucoup d'approches de modélisation ont été introduites et utilisées depuis le début du XXème siècle dans le contexte de la problématique extrêmement complexe et passionnante de la communication neuronale. Nous n'introduisons ici que quelques notions physiologiques volontairement simplifiées par souci de clarté du propos. De même, nous ne donnons que quelques exemples de modèles parmi les plus révolutionnaires et s'intégrant le mieux dans le formalisme utilisé dans ce cours. De nombreuses autres approches et théories ont fait et font encore l'objet actuellement de développements. Nous invitons les étudiants qui seraient intéressés par cette problématique à enrichir leur connaissance par la lecture des références bibliographiques complémentaires données à la fin de ce cours.

Une très courte introduction à l'électrophysiologie neuronale Les neurones sont des cellules caractérisées par deux propriétés physiologiques essentielles : l'excitabilité, c'est-à-dire la capacité de répondre aux stimulations et de convertir celles-ci en impulsions nerveuses, et la conductivité, c'est-à-dire la capacité de transmettre les impulsions.

Au repos, il existe une différence de potentiel électrique négative (polarisation) entre les faces intracellulaire et extracellulaire de la membrane du neurone qui enveloppe le corps cellulaire (soma), l'axone et les dendrites. Cette différence de potentiel résulte d'une différence de concentrations ioniques entre l'intérieur et l'extérieur du neurone due à une perméabilité sélective (selon les ions) de la membrane.

L'influx nerveux se caractérise par une modification instantanée et localisée de la perméabilité de cette membrane : des ions sodium pénètrent dans la cellule à travers des canaux ioniques sélectivement perméables au sodium. Le potentiel de membrane prend alors une valeur positive (dépolariation). Puis, très rapidement, des ions potassium sortent de la cellule en passant à travers d'autres canaux ioniques, perméables au potassium. Le potentiel de membrane décroît (repolarisation) pour atteindre une valeur plus basse que la valeur du potentiel de repos (hyperpolarisation). Cet événement type de variation rapide du potentiel transmembranaire s'appelle le potentiel d'action (voir Figure ci-contre).



Sur le versant expérimental, l'enregistrement de la différence instantanée de potentiel intra/extra-cellulaire d'un neurone est possible depuis les années 1930 grâce à l'implantation de microélectrodes. La modélisation de la génération d'un potentiel d'action neuronal, déjà entreprise au début du XXème siècle avec les modèles Intègre-et-Tire, s'est dès lors appuyé sur une série d'expériences pour inclure une interprétation biophysique des paramètres des modèles et pouvoir utiliser les connaissances quantitatives tirées de ces expériences : il s'agit de l'approche de Hodgkin et Huxley.

Modèles Intègre-et-Tire (“Integrate-and-Fire”) Historiquement, le premier travail de modélisation du potentiel d'action a été engagé par Louis Lapicque avec un modèle dit “Intègre-et-Tire”. Il est inspiré par un circuit électrique simple composé d'une capacité C et d'une résistance R montées en série auquel on adjoint un terme de fuite et un mécanisme de *reset* quand le potentiel V dépasse un seuil V_{th} . Sous l'influence d'un courant d'entrée $I(t)$, le potentiel v suit alors l'équation différentielle suivante :

$$C\dot{V} = I(t) - \frac{1}{R}V,$$

Lorsque le courant d'entrée est trop faible ($I(t) < I_{th} = V_{th}/R$), la solution reste en-dessous du seuil V_{th} . Dans le cas contraire, il existe un instant t^* tel que $v(t^*) = V_{th}$, on applique alors le reset $v(t^*) = V_0$. Pour un courant $I(t)$ constant (système autonome) suffisamment fort, on obtient un “train de potentiels d'action”.

Cette approche est essentiellement caractérisée de “phénoménologique”, dans le sens où la dynamique n'est pas fondée sur des lois mécanistes du système vivant et aucun paramètre du système ne peut être interprété comme une grandeur biophysique.

L'approche de Hodgkin et Huxley Hodgkin et Huxley en 1952 sont à l'origine d'une approche mécaniste utilisant les courants transmembranaires induits par les dynamiques ioniques, sodium Na^+ (responsables de la dépolarisation) et potassium K^+ (responsables de la repolarisation), pour écrire le bilan des mouvements de charges qui régit la génération du potentiel d'action. Nous introduisons ici cette approche, intensivement utilisée a posteriori pour raffiner les modèles, en présentant le modèle historique de Hodgkin et Huxley.

Notons I le courant membranaire total, C_m la capacité de la membrane par unité de surface, V la différence de potentiel de la membrane par rapport à sa valeur d'équilibre, I_{Na} le courant sodique et I_K le courant potassique. A l'instar du modèle Intègre-et-Tire, le modèle de Hodgkin et Huxley considère également un courant de fuite I_f . On obtient alors

$$C_m\dot{V} = I - I_{Na} - I_K - I_f, \quad (1.22)$$

où les courants ioniques sont définis par

$$I_{Na} = g_{Na}(V - V_{Na}), \quad (1.23)$$

$$I_K = g_K(V - V_K), \quad (1.24)$$

$$I_f = \bar{g}_f(V - V_f), \quad (1.25)$$

où V_{Na}, V_K, V_f sont les potentiels d'équilibre (ou potentiels d'inversion) et g_{Na}, g_K, \bar{g}_f , sont les conductances de la membrane pour chaque type d'ions. Cette approche mécaniste est alors

complétée par des observations expérimentales fondée sur la méthode du “voltage clamp” : $V_{Na}, V_K, V_f, \bar{g}_f$ sont supposés constants, g_{Na} et g_K varient en fonction du temps et de V :

$$g_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h, \quad (1.26)$$

$$g_K = \bar{g}_K n^4, \quad (1.27)$$

où $n(t)$ est appelée fonction d’activation du potassium, $m(t)$ est appelée la fonction d’activation du sodium et $h(t)$ mesure l’inactivation du courant sodique. Ces trois fonctions sont les solutions de :

$$\dot{m} = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m, \quad (1.28)$$

$$\dot{n} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n, \quad (1.29)$$

$$\dot{h} = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h. \quad (1.30)$$

L’approche mécaniste (et donc l’interprétation des grandeurs biophysiques) s’arrêtent à cette échelle puisque Hodgkin et Huxley ajustent les fonctions α et β à l’aide des résultats expérimentaux et introduisent :

$$\begin{aligned} \alpha_m(V) &= 0.1 \frac{25-V}{\exp(\frac{25-V}{10})-1}, & \alpha_n(V) &= 0.01 \frac{10-V}{\exp(\frac{10-V}{10})-1}, & \alpha_h(V) &= 0.07 \exp(\frac{-V}{20}), \\ \beta_m(V) &= 4 \exp(\frac{-V}{18}), & \beta_n(V) &= 0.125 \exp(\frac{-V}{80}), & \beta_h(V) &= \frac{1}{\exp(\frac{30-V}{10})+1}. \end{aligned}$$

avec les valeurs de paramètres $\bar{g}_{Na} = 120, \bar{g}_K = 36, \bar{g}_L = 0.3$ et les potentiels d’équilibre $V_{Na} = 115, V_K = -12, V_f = 10.6$.

Un premier succès des équations est de pouvoir, à partir des données expérimentales fournies prédire la forme du potentiel d’action et proposer un mécanisme pour sa formation. Si le potentiel V est légèrement élevé au-dessus de la valeur d’équilibre par un courant appliqué à l’axone, il revient à l’équilibre. Si l’excitation extérieure est plus forte au-delà d’un certain seuil, l’activation du sodium m contribue à augmenter le potentiel jusqu’à un maximum puis entrent en jeu à la fois l’activation du potassium h et la désactivation du sodium n qui ramènent le potentiel en-dessous de sa position d’équilibre. En-dessous de la valeur d’équilibre, n décroît et le potentiel revient à sa position d’équilibre permettant au processus de recommencer.

Modèle de FitzHugh-Nagumo Le modèle de FitzHugh-Nagumo est une simplification du système de Hodgkin-Huxley et peut être considéré comme le paragon des systèmes excitables. Il s’écrit

$$\varepsilon \dot{x} = -y + 4x - x^3 + I, \quad (1.31)$$

$$\dot{y} = a_0 x + a_1 y + a_2. \quad (1.32)$$

où $a_0 > 0, \varepsilon > 0$ et $a_1 > 0$ sont supposés petits. La cubique $y = -x^3 + 4x$ peut être remplacée par n’importe quelle autre cubique présentant un minimum et un maximum local en x_- et x_+ respectivement. Elle peut donc être décomposée en trois branches gauche ($x < x_-$), milieu ($x \in [x_-, x_+]$) et droite ($x > x_+$).

Supposons que les valeurs des paramètres sont choisis tels qu’il existe trois points singuliers (intersection de la cubique $y = -x^3 + 4x + I$ avec $a_0 x + a_1 y + a_2 = 0$) : pour a_1 petit, l’un se trouve haut sur la branche gauche, l’autre très haut sur la branche droite et un troisième

peut être sur n'importe laquelle des trois branches. Pour I en dessous d'un certain seuil I_{th} , on observe une convergence asymptotique de toutes les orbites vers ce point singulier. Dès lors que I dépasse cette valeur seuil, toutes les orbites admettent pour ω -limite la même orbite périodique.

1.3.3 Climatologie : modèle de Lorenz (1963)

Mathématiquement, le couplage de l'atmosphère avec l'océan est décrit par le système d'équations aux dérivées partielles couplées de Navier-Stokes de la mécanique des fluides. Ce système d'équations était beaucoup trop compliqué à résoudre numériquement pour les premiers ordinateurs existant au temps de Edward Lorenz. Celui-ci eut donc l'idée de chercher un modèle très simplifié de ces équations pour étudier une situation physique particulière : le phénomène de convection de Rayleigh-Bénard. Il aboutit alors à un système différentiel possédant seulement trois degrés de liberté, beaucoup plus simple à intégrer numériquement que les équations de départ.

Le modèle s'écrit

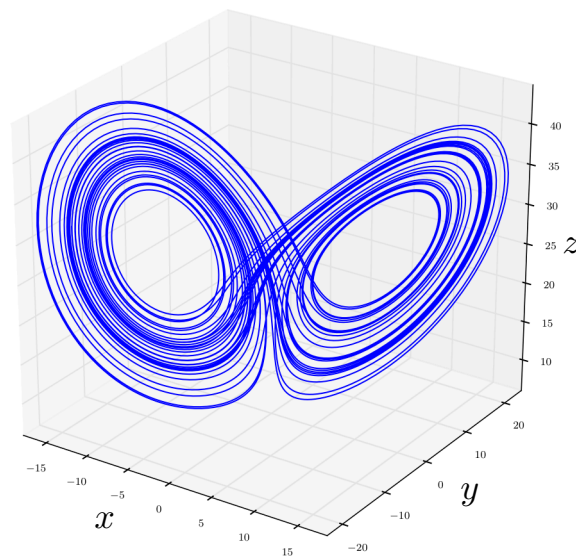
$$\dot{x} = \sigma(y - x), \quad (1.33)$$

$$\dot{y} = \rho x - y - xz, \quad (1.34)$$

$$\dot{z} = xy - \beta z. \quad (1.35)$$

où σ, ρ, β sont des paramètres positifs. La variable x représente l'intensité du mouvement de convection, y la différence de température entre les courants ascendants et descendants, et z l'écart du profil de température vertical par rapport à un profil linéaire. Le paramètre σ , appelé nombre de Prandtl, est le rapport entre la diffusivité de quantité de mouvement (ou viscosité cinématique) et la diffusivité thermique. Le paramètre ρ caractérise le transfert de chaleur au sein du fluide.

Grâce à la simulation numérique, Lorenz a mis en évidence le caractère chaotique (au sens déterministe) des systèmes météorologiques. Il a en outre mis en lumière l'existence d' ω - et d' α -limites à la structure complexe connues sous le nom d'attracteur étrange : pour le système (1.33), on obtient dans l'espace des phases le bien connu "papillon" de Lorenz ci-dessous.



Chapitre 2

La théorie de la stabilité

Dans ce chapitre, on s'intéresse aux différentes notions de stabilité rencontrées dans l'analyse qualitative des systèmes dynamiques.

2.1 La stabilité structurelle d'un champ de vecteurs

Soit M une sous-variété compacte de \mathbb{R}^n . Etant donné une norme $\|\cdot\|$ sur \mathbb{R}^n , on définit la norme d'un champ de vecteurs X de classe \mathcal{C}^1 sur M par

$$\|X\|_{CV} = \sup_{x \in M} \|X(x)\| + \sup_{x \in M} |DX(x)|.$$

Définition 12. Un champ de vecteurs $X \in \mathcal{C}^1(M)$ est dit structurellement stable s'il existe ε tel que tout $Y \in \mathcal{C}^1(M)$ tel que

$$\|X - Y\|_1 < \varepsilon,$$

est topologiquement équivalent à X .

La stabilité structurelle signifie que les propriétés topologiques d'un champ de vecteurs sont préservées si on déforme un peu le champ de vecteurs.

2.2 La stabilité asymptotique : cas des systèmes linéaires

On considère un système différentiel linéaire

$$\dot{x} = A.x, \quad x \in \mathbb{R}^n,$$

défini par la matrice $A \in \mathcal{M}_n(\mathbb{R})$.

Notons $\lambda_j = a_j + ib_j, j \in \{1, \dots, n\}$ les valeurs propres de A et $w_j = u_j + iv_j$ des vecteurs propres associés. Il est possible d'ordonner ces valeurs propres et ces vecteurs propres pour que les k premières valeurs propres de A soient réelles (et donc les k premiers vecteurs propres également) et que les vecteurs $(u_1, \dots, u_k, u_{k+1}, v_{k+1}, \dots, u_m, v_m)$ forment une base de \mathbb{R}^n avec $n = 2m - k$.

On désigne alors par E^s, E^u, E^c les sous-espaces stable, instable et centre définis respectivement par :

- E^s , l'espace stable engendré par les vecteurs u_j, v_j tels que $a_j < 0$,
- E^u , l'espace instable engendré par les vecteurs u_j, v_j tels que $a_j > 0$,
- E^c , l'espace central engendré par les vecteurs u_j, v_j tels que $a_j = 0$.

Théorème 6. L'espace R^n se décompose en somme directe

$$R^n = E^s \oplus E^u \oplus E^c,$$

de sous-espaces invariants par le flot $t \mapsto \exp(tA)$ du système linéaire.

Pour les espaces stables et instables, on a le théorème suivant.

Théorème 7. Les propriétés suivantes sont équivalentes :

- Les valeurs propres de A sont toutes de partie réelle strictement négative,
- $\exists M > 0, \exists c > 0, \forall x_0 \in \mathbb{R}^n, \forall t \in \mathbb{R}, \quad |\exp(tA).x_0| \leq M|x_0| \exp(-ct)$.
- $\forall x_0 \in \mathbb{R}^n, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \exp(tA).x_0 = 0$.

Preuve. Les implications i) \implies ii) \implies iii) sont évidentes. On peut montrer iii) \implies i) par contraposée. Supposons que A admette une valeur propre $\lambda = a + ib$ avec $a \geq 0$ associé au vecteur propre $u + iv$. Choisissons $x_0 \in \text{Vect}\{u, v\}$ tel que $x_0 \neq 0$. Alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} \exp(tA).x_0 \neq 0$, ce qui contredit l'assertion iii).

□

On remarque donc que si toutes les valeurs propres de A sont à partie réelles strictement négatives, toute orbite du système linéaire admet 0 pour ω -limite (i.e. l'unique point singulier du champ de vecteurs linéaire). Dans les sections suivantes, nous nous employons à généraliser cette notion de stabilité non seulement pour les points singuliers de systèmes différentiels non linéaires, mais aussi pour leurs orbites.

2.3 La stabilité d'une solution, le cas d'un point singulier et le théorème de Poincaré-Lyapunov

Définition 13. Une solution $x(t)$ d'un système différentiel

$$\dot{x} = f(x, t)$$

est dite stable si, pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour toute solution $y(t)$

$$\|(x - y)(t_0)\| \leq \delta \implies \forall t \geq t_0, \|(x - y)(t)\| \leq \varepsilon$$

Si, de plus, $\|y - x\| \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$, la solution est dite asymptotiquement stable.

Remarque 5. Attention : la notion d'instabilité désigne souvent celle de non-stabilité, c'est-à-dire où les propriétés de la définition ci-dessus ne sont pas vérifiées. On fera plutôt référence aux notions obtenues en changeant $t \geq t_0$ et $t \rightarrow +\infty$ en $t \leq t_0$ et $t \rightarrow -\infty$ respectivement comme "stabilité (resp. stabilité asymptotique) pour le flot inverse", c'est-à-dire en changeant l'orientation du temps.

Remarque 6. Un point singulier d'un champ de vecteur étant une orbite particulière d'un système différentiel autonome, les notions de stabilité et de stabilité asymptotique peuvent lui être appliquées.

Théorème 8. (Poincaré-Lyapunov)

Soit le système différentiel

$$\dot{x} = Ax + h(x, t), \quad (2.1)$$

où $A \in \mathcal{M}_n(\mathbb{R})$, h est continue dans le domaine $D = \{(x, t) \mid \|x\| \leq \rho, t \geq 0\}$ où $\rho > 0$ et vérifie

$$\frac{\|h(x, t)\|}{\|x\|} \rightarrow 0 \text{ quand } \|x\| \rightarrow 0 \text{ uniformément en } t \geq 0.$$

Si toutes les valeurs propres de A sont à partie réelle strictement négative, alors la solution $x = 0$ est asymptotiquement stable.

Preuve. Soient $m = \sup_D \|h\|$, $c \in \mathbb{R}^n$ tel que $\|c\| < \rho$ et $d > 0$ tel que $\|c\| + d \leq \rho$. On a

$$\sup_{(x,t) \in D} \|A.x + h(x, t)\| \leq \|A\|\rho + m = m'.$$

D'après le théorème de Cauchy-Lipschitz, il existe une solution unique $x(t)$ de (2.1) telle que $x(0) = c$ définie pour $t \in [0, T]$ avec $0 < T < \frac{d}{m'}$. De plus, la trajectoire $x([0, T])$ est incluse dans la boule $\|x\| \leq \rho$.

La solution $Y(t)$ du problème de Cauchy linéaire

$$\begin{aligned} \dot{Y} &= A.Y, \\ Y(0) &= I_n, \end{aligned}$$

tends vers 0 quand $t \rightarrow +\infty$ et

$$\int_0^{+\infty} \|Y(t)\| dt < +\infty.$$

La solution $y(t)$ de

$$\begin{aligned} \dot{y} &= A.y, \\ y(0) &= c, \end{aligned}$$

est précisément $y = Y.c$. Ainsi, il existe a ne dépendant que de la matrice A et que l'on peut supposer supérieur à 1 tel que

$$\|y\| \leq \|Y\| \cdot \|c\| \leq a\|c\|.$$

La solution $x(t)$ vérifie

$$x(t) = y(t) + \int_0^t Y(t-u)h(x(u), u)du.$$

Montrons que si c est suffisamment petit, alors $\forall t \in [0, T], \|x(t)\| < 2a\|c\|$.

Posons

$$\varepsilon < \frac{1}{2} \left(\int_0^{+\infty} \|Y(u)\| du \right)^{-1}$$

et η tel que

$$\|x\| \leq \eta \implies \forall u \in [0, T], \quad \|h(x, u)\| \leq \varepsilon \|x\|.$$

On a, pour tout $t \in [0, T]$,

$$\|x(t)\| \leq \|y(t)\| + \int_0^t \|Y(t-u)\| \varepsilon \|x(u)\| du \leq a \|c\| + \frac{1}{2} \max_{t \in [0, T]} \|x(t)\|,$$

et donc

$$\frac{1}{2} \|x(t)\| \leq a \|c\|.$$

En choisissant le vecteur c tel que

$$\|c\| + d < \rho, \quad \|c\| < \frac{\eta}{2a}, \quad 2a \|c\| + d < \rho,$$

alors $\|x(T)\| + d < \rho$. La solution $x(t)$ se prolonge sur l'intervalle $t \in [T, 2T]$ et satisfait les mêmes majorations. De proche en proche, on démontre que $x(t)$ existe pour tout $t > 0$ et satisfait $\|x(t)\| + d < \rho$, ce qui montre la stabilité.

Montrons à présent la stabilité asymptotique. Soit $\lambda < 0$ supérieur aux parties réelles de toutes les valeurs propres de A . On considère le changement de fonctions $x(t) = z(t)e^{\lambda t}$. A partir de (2.1), on obtient que z est solution de

$$\dot{z} = (A - \lambda I_n)z + e^{-\lambda t} h(ze^{\lambda t}, t).$$

Si $\|z\| \leq \eta$ alors $\|e^{\lambda t} z\| \leq \eta$ et donc $\|e^{-\lambda t} h(ze^{\lambda t}, t)\| \leq e^{-\lambda t} \varepsilon \|ze^{\lambda t}\| = \varepsilon \|z\|$. Le raisonnement sur la stabilité peut être appliqué à z puisque les valeurs propres de $A - \lambda I$ ont toutes leur partie réelle négative. Donc, si $z(0) = x(0)$ est assez petit en norme, z reste bornée et $x(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$.

□

Remarque 7. Réciproquement, si la matrice A possède au moins une valeur propre à partie réelle positive, alors $x = 0$ est une solution instable du système.

Définition 14. Un système linéaire à coefficients dépendant du temps de la forme

$$\dot{y} = A(t)y,$$

est dit réductible (ou la matrice $A(t)$ est dite réductible) au sens de Lyapunov s'il existe un changement de fonction $y = Q(t)x$ où $Q(t)$ est une matrice dérivable et inversible telle que

$$\sup_t \|Q(t)\| < +\infty, \quad \sup_t \|Q^{-1}(t)\| < +\infty.$$

qui le ramène à

$$\dot{x} = Bx,$$

où B est une matrice constante.

Le théorème de Poincaré-Lyapunov se généralise immédiatement aux systèmes réductibles.

2.4 Fonction de Lyapunov

Théorème 9. Soit un champ de vecteurs $f = (f_i)_{i=1}^n$ différentiable sur un ouvert U de \mathbb{R}^n associé au système autonome

$$\dot{x} = f(x)$$

Soit $\phi(t, x)$ le flot associé. Soit $x_0 \in U$ un point singulier de f . On suppose qu'il existe une fonction $G \in \mathcal{C}^1(V, \mathbb{R})$ où V est un voisinage de x_0 , telle que

$$G(x_0) = 0, \tag{2.2}$$

$$\forall x \neq x_0, \quad G(x) > 0, \tag{2.3}$$

$$\forall x \in V, \quad \frac{d(G \circ \phi)}{dt} \Big|_{t=0}(x) = \sum_{i=1}^n f_i(x) \frac{\partial G}{\partial x_i}(x) \leq 0. \tag{2.4}$$

Alors le point singulier x_0 est stable. Si de plus

$$\forall x \in V \setminus \{x_0\}, \quad \frac{d(G \circ \phi)}{dt} \Big|_{t=0}(x) < 0.$$

alors le point singulier x_0 est asymptotiquement stable.

Remarque 8. La fonction définie dans ce théorème

$$\frac{d(G \circ \phi)}{dt} \Big|_{t=0}(x)$$

est la dérivée de la fonction G le long du flot du champ de vecteurs ou, dit autrement, la dérivée le long des orbites du système.

Preuve. Stabilité. Soient $\varepsilon > 0$ et $\overline{B(x_0, \varepsilon)}$ la boule fermée de centre x_0 et de rayon ε . Notons

$$\begin{aligned} S_\varepsilon &= \{x \in \mathbb{R}^n \mid \|x - x_0\| = \varepsilon\} \\ m_\varepsilon &= \min_{x \in S_\varepsilon} G(x). \end{aligned}$$

Comme S_ε est compact, la fonction continue G atteint ses bornes sur S_ε et $m_\varepsilon > 0$. Puisque G est continue et $G(x_0) = 0$,

$$\exists \delta > 0, \quad \|x - x_0\| \leq \delta \implies G(x) < m_\varepsilon.$$

D'après la condition (2.4), la fonction G est décroissante le long des orbites du champ de vecteurs. On en déduit que

$$\forall x \in \overline{B(x_0, \delta)}, \quad \forall t \geq 0, \quad G(\phi(t, x)) \leq G(x_0) < m_\varepsilon. \tag{2.5}$$

Soit $x \in \overline{B(x_0, \delta)}$ et supposons qu'il existe $T > 0$ telle que $|\phi(T, x) - x_0| = \varepsilon$, i.e. $\phi(T, x) \in S_\varepsilon$. On aurait alors $G(\phi(T, x)) \geq m_\varepsilon$ ce qui contredit le résultat (2.5).

Stabilité asymptotique. Soit une suite $(t_k)_{k \in \mathbb{N}} \rightarrow +\infty$. On a $(\phi(t_k, x))_{k \in \mathbb{N}} \subset \overline{B(x_0, \varepsilon)}$ et cette suite possède donc une valeur d'adhérence y_0 . Supposons $y_0 \neq x_0$. On aurait alors $G(y_0) > 0$. Soient $s > s' > 0$ fixés, on a

$$G(\phi(s, y_0)) < G(\phi(s', y_0)) < G(y_0).$$

Par continuité de G , on aurait donc pour tout k suffisamment grand

$$G(\phi(s + t_k, x)) \leq G(\phi(s', y_0)).$$

D'où

$$G(\phi(t_k, x)) < G(\phi(s + t_k, x)) \leq G(\phi(s', y_0)),$$

et en passant à la limite, on obtiendrait la contradiction

$$G(y_0) \leq G(\phi(s', y_0)) < G(y_0)$$

On a donc $y_0 = x_0$. Le point x_0 est donc l'unique valeur d'adhérence de toute suite $(\phi(t_k, x))_{k \in \mathbb{N}}$ où $(t_k)_{k \in \mathbb{N}} \rightarrow +\infty$, ce qui montre la stabilité asymptotique.

□

Définition 15. Une fonction G vérifiant les hypothèses (2.2)-(2.3)-(2.4) est appelé une fonction de Lyapunov du champ de vecteurs.

2.5 Classification des points singuliers et variétés invariantes

On considère un champ de vecteurs différentiable $f = (f_i)_{i=1}^n$ défini sur un ouvert U de \mathbb{R}^n associé à un système différentiel autonome

$$\dot{x} = f(x) = f(x_1, \dots, x_n) \tag{2.6}$$

Soit $\bar{x} \in U$ un point singulier ($f(\bar{x}) = 0$). Notons $J_f(\bar{x})$ la jacobienne de f au point \bar{x} :

$$J_f(\bar{x}) = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\bar{x}) \right)_{(i,j) \in \{1, \dots, n\}^2}.$$

En utilisant le développement de Taylor de la fonction f au voisinage de \bar{x} , on peut écrire le système (2.6), après changement de variable $x \leftrightarrow x - \bar{x}$, sous la forme :

$$\dot{x} = J_f(\bar{x}).x + h(x)$$

où h est une fonction continue telle que $h(x) = O(\|x\|^2)$. Au point singulier \bar{x} , on associe donc au champ f un champ de vecteurs linéaire $\dot{x} = J_f(\bar{x}).x$ (appelé champ linéarisé). On classe les points singuliers des champs de vecteurs différentiables non linéaires selon les propriétés du champ de vecteurs linéarisé.

Définition 16. Un point singulier \bar{x} d'un champ de vecteurs X est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de la jacobienne associée à X en \bar{x} sont à partie réelle non nulle.

Remarque 9. La translation de \bar{x} à l'origine permet de se ramener au cas où l'origine est le point singulier considéré. Sans perte de généralités, nous ferons cette hypothèse dans la suite de cette section.

A l'instar du point singulier 0 d'un système différentiel linéaire, il existe des variétés invariantes stable, instable et centrale associées à chaque point singulier d'un système non linéaire. Le théorème suivant montre l'existence des variétés stable et instable d'un point singulier non hyperbolique et leur rapport avec les espaces stable et instable du système linéarisé au point singulier.

Théorème 10. Soit un champ de vecteurs \mathcal{C}^1 de flot $\phi(t, x)$ associé au système différentiel $\dot{x} = f(x)$ défini sur un ouvert de \mathbb{R}^n contenant 0. On suppose que 0 est un point singulier hyperbolique et donc que la jacobienne $J_f(0)$ admet

- k valeurs propres de partie réelle strictement négative $(\lambda_i)_{i=1}^k$,
- $n - k$ valeurs propres de partie réelle strictement positive $(\lambda_i)_{i=k+1}^n$.

On note E^s et E^u les espaces stables et instables du système linéarisé $\dot{x} = J_f(0).x$.

Il existe une variété différentiable \mathcal{W}^s de dimension k , tangente à E^s , invariante par le flot ϕ et telle que

$$\forall x_0 \in \mathcal{W}^s, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \phi_t(x_0) = 0.$$

Il existe de même une variété différentiable \mathcal{W}^u de dimension $n - k$, tangente à E^u , invariante par le flot ϕ et telle que

$$\forall x_0 \in \mathcal{W}^u, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi_t(x_0) = 0.$$

Preuve. Après un changement linéaire de coordonnées, on peut considérer que $\dot{x} = f(x)$ s'écrit

$$\dot{x} = Ax + h(x), \quad h(x) = 0(\|x\|^2) \quad (2.7)$$

où A est une matrice diagonale par blocs constituée :

- pour le bloc en haut à gauche de $P \in \mathcal{M}_k(\mathbb{R})$ de valeurs propres $(\lambda_i)_{i=1}^k$,
- pour le bloc en bas à droite de $Q \in \mathcal{M}_{n-k}(\mathbb{R})$ de valeurs propres $(\lambda_i)_{i=k+1}^n$.

Posons

$$U(t) = (\exp(tP), 0) \in \mathcal{M}_{n,1}(\mathbb{R}) \quad \text{et} \quad V(t) = (0, \exp(tQ)) \in \mathcal{M}_{n,1}(\mathbb{R}).$$

Soit α tel que $\forall j \in [1, k], \Re(\lambda_j) < -\alpha$. Alors il existe des constantes K et σ telles que

$$\forall t \geq 0, \quad \|U(t)\| < K \exp(-(\alpha + \sigma)t), \quad (2.8)$$

$$\forall t \leq 0, \quad \|V(t)\| < K \exp(\sigma t). \quad (2.9)$$

Considérons à présent l'équation (2.7) sous forme d'équation intégrale dépendant d'un paramètre $a \in \mathbb{R}^n$:

$$u(t, a) = U(t)a + \int_0^t U(t-s)h(u(s, a))ds - \int_t^\infty V(t-s)h(u(s, a))ds \quad (2.10)$$

et montrons que cette équation intégrale admet une solution à l'aide du théorème du point fixe. Toute solution continue de (2.10) est différentiable et solution du système différentiel (2.7). De plus,

$$\forall \varepsilon > 0, \exists \delta > 0, (\|x\| \leq \delta \text{ et } \|y\| \leq \delta \implies \|h(x) - h(y)\| \leq \varepsilon \|x - y\|).$$

Considérons la suite de fonction $t \mapsto u_j(t, a)$ définie par :

$$\begin{cases} u_0(t, a) = 0, \\ u_{j+1}(t, a) = U(t)a + \int_0^t U(t-s)h(u_j(s, a))ds - \int_t^\infty V(t-s)h(u_j(s, a))ds. \end{cases}$$

Montrons par récurrence que si $\frac{\varepsilon K}{\sigma} < \frac{1}{4}$, alors

$$|u_j(t, a) - u_{j+1}(t, a)| \leq \frac{K|a| \exp(-\alpha t)}{2^{j-1}}.$$

En supposant ce résultat pour $j \leq m$, on a

$$\begin{aligned}
|u_{m+1}(t, a) - u_m(t, a)| &\leq \int_0^t \|U(t-s)\| \varepsilon |u_m(s, a) - u_{m-1}(s, a)| ds \\
&\quad + \int_t^\infty \|V(t-s)\| \varepsilon |u_m(s, a) - u_{m-1}(s, a)| ds \\
&\leq \varepsilon \int_0^t K \exp(-(\alpha + \sigma)(t-s)) \frac{K|a| \exp(-\alpha s)}{2^{m-1}} ds \\
&\quad + \varepsilon \int_0^\infty K \exp(\sigma(t-s)) \frac{K|a| \exp(-\alpha s)}{2^{m-1}} ds \\
&\leq \frac{\varepsilon K^2 |a| \exp(-\alpha t)}{\sigma 2^{m-1}} + \frac{\varepsilon K^2 |a| \exp(-\alpha t)}{\sigma 2^{m-1}} \\
&\leq \left(\frac{1}{4} + \frac{1}{4} \right) \frac{K|a| \exp(-\alpha t)}{2^{m-1}} = \frac{K|a| \exp(-\alpha t)}{2^m}.
\end{aligned}$$

Cette majoration montre que la suite de fonctions converge uniformément ainsi que ses dérivées successives et que la fonction limite $u(t, a)$ vérifie

$$|u(t, a)| \leq 2K|a| \exp(-\alpha t). \quad (2.11)$$

On peut donc choisir les $n - k$ dernières composantes de a nulles puisqu'elles n'interviennent pas dans ce qui précède, et on a

$$\begin{cases} u_j(0, a) = a_j, & \text{pour } j \in \llbracket 1, k \rrbracket, \\ u_j(0, a) = -[\int_0^\infty V(-s)h(u(s, a_1, \dots, a_k, 0))ds]_j, & \text{pour } j \in \llbracket k+1, n \rrbracket. \end{cases}$$

Pour $j = \llbracket k+1, n \rrbracket$, on définit $\psi_j(a_1, \dots, a_k) = u_j(0, a_1, \dots, a_k)$. La variété \mathcal{W}^s définie par les équations

$$y_j = \psi_j(y_1, \dots, y_k), \quad j \in \llbracket k+1, n \rrbracket.$$

vérifie alors les propriétés du théorème puisque si $y \in \mathcal{W}^s$, on peut poser $y = u(0, a)$ et alors $y(t) = \phi_t(y) = u(t, a) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow +\infty$ d'après (2.11). L'estimée ci-dessus conduit à $\lim_{t \rightarrow \infty} (y(t)) = 0$.

L'existence de la variété instable \mathcal{W}^u et ses propriétés s'établissent avec les mêmes arguments en changeant t en $-t$.

□

Exemple : dynamique du plan. Si un champ de vecteurs admet un point singulier (\bar{x}, \bar{y}) et si sa Jacobienne en ce point a des valeurs propres réelles $\lambda < 0$ et $\mu > 0$, les variétés stables et instables de ce point sont des courbes différentiables passant par (\bar{x}, \bar{y}) . Elles sont respectivement tangentes aux sous-espaces stables et instables du champ de vecteurs linéarisé, qui sont engendrés respectivement par un vecteur propre de la jacobienne associé à λ et un vecteur propre associé à μ . Dans ce cas, le point singulier est appelé col et les deux variétés stables et instables sont appelées séparatrices du col. Nous décrirons la classification exhaustive des points singuliers des champs de vecteurs du plan dans une section ultérieure.

Définition 17. Soit un champ de vecteurs du plan et un point singulier de type col. Si les variétés invariantes du col se prolongent et se recoupent, ce point singulier est appelé point homocline. Dans ce cas, la partie commune aux variétés stables et instables est appelée une connexion homocline.

Théorème 11. Le théorème de Hartman-Grobman

Soit un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^1 défini sur un voisinage U de 0 dans \mathbb{R}^n associé au système différentiel :

$$\dot{x} = f(x).$$

On suppose que 0 est un point singulier hyperbolique du champ de vecteurs. Soit $J_f(0)$ la jacobienne associée au champ de vecteurs en 0. Il existe un homéomorphisme $h : U \rightarrow U$ tel que $h(0) = 0$ et

$$h \circ \phi_t(x) = e^{tA} \circ h(x).$$

Si le champ de vecteurs est de classe \mathcal{C}^2 , on peut choisir un \mathcal{C}^1 -difféomorphisme pour h .

Le champ de vecteurs est donc topologiquement conjugué (resp. \mathcal{C}^1 conjugué) au voisinage de 0 au champ linéarisé en 0. On pourra trouver la démonstration de ce résultat dans [Hartman, 1982].

Le cas des points singuliers non hyperboliques nécessite d'introduire d'autres informations que l'approximation linéaire du champ de vecteurs pour établir un résultat de conjugaison. Cependant, l'existence d'une variété invariante associée à l'espace central du linéarisé est assuré par le théorème suivant.

Théorème 12. Existence de la variété centrale

Soit un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^k défini au voisinage de l'origine $0 \in \mathbb{R}^n$ associé au système différentiel :

$$\dot{x} = C.x + F(x, y, z), \quad (2.12)$$

$$\dot{y} = P.y + G(x, y, z), \quad (2.13)$$

$$\dot{z} = Q.z + H(x, y, z), \quad (2.14)$$

$$(2.15)$$

où $x \in \mathbb{R}^r$, $y \in \mathbb{R}^p$, $z \in \mathbb{R}^q$, $p + q + r = n$,

$C \in \mathcal{M}_r(\mathbb{R})$ à valeurs propres à partie réelle nulle,

$P \in \mathcal{M}_p(\mathbb{R})$ à valeurs propres à partie réelle strictement négative,

$Q \in \mathcal{M}_q(\mathbb{R})$ à valeurs propres à partie réelle strictement positive.

Alors, il existe une variété \mathcal{W}^c , appelée variété centrale, de dimension r de classe \mathcal{C}^{k-1} invariante par le flot, tangente au sous-espace $y = z = 0$.

Remarque 10. Contrairement aux variétés stable et instable, la variété centrale n'est pas définie de manière unique. Dans le cas où f est de classe \mathcal{C}^∞ alors, pour tout $r \in \mathbb{N}$, on peut trouver une variété centrale de classe \mathcal{C}^r .

Théorème 13. Réduction à la variété centrale

Sous les conditions du théorème précédent, il existe un voisinage de \mathcal{W}^c et une conjugaison locale de classe \mathcal{C}^k sur ce voisinage du champ de vecteurs à sa restriction à la variété centrale.

En pratique, on cherche la variété centrale sous la forme de deux équations

$$y = h_1(x), \quad z = h_2(x).$$

Par dérivation, l'invariance de \mathcal{W}^c implique

$$\dot{y} = Dh_1(x).\dot{x}, \quad \dot{z} = Dh_2(x).\dot{x},$$

d'où le système de deux équations en (h_1, h_2) :

$$Dh_1(x)[C.x + F(x, h_1(x), h_2(x))] - P.h_1(x) - G(x, h_1(x), h_2(x)) = 0, \quad (2.16)$$

$$Dh_2(x)[C.x + F(x, h_1(x), h_2(x))] - Q.h_2(x) - H(x, h_1(x), h_2(x)) = 0. \quad (2.17)$$

La solution n'étant pas unique en général, on retrouve l'objet de la remarque ci-dessus. En connaissant (h_1, h_2) solution du système (2.16)-(2.17), le comportement qualitatif local du champ de vecteurs est alors donné par le théorème suivant.

Théorème 14. Sous les hypothèses des théorèmes précédents avec (h_1, h_2) solution de (2.16)-(2.17), X est, au voisinage du point singulier, topologiquement conjugué au champ :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= C.x + F(x, h_1(x), h_2(x)), \\ \dot{y} &= P.y, \\ \dot{z} &= Q.z. \end{aligned}$$

Chapitre 3

Champs de vecteurs du plan

Dans ce chapitre, on s'intéresse aux champs de vecteurs du plan de classe \mathcal{C}^2 qui sont donc associés aux systèmes différentiels de la forme

$$\dot{x} = f(x, y), \tag{3.1}$$

$$\dot{y} = g(x, y). \tag{3.2}$$



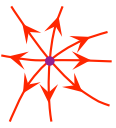

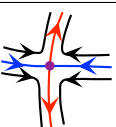
où f et g sont de classe \mathcal{C}^2 sur un ouvert $U \subset \mathbb{R}^2$.

3.1 Classification des points singuliers

Nous nous restreignons ici à classifier les points singuliers d'un système non-linéaire en nous appuyant sur la conjugaison \mathcal{C}^1 locale du flot à un système linéaire. En ce qui concerne les points hyperboliques, il s'agit du système linéarisé au point singulier, sous réserve d'une régularité suffisante du flot posée en hypothèse de tout ce chapitre (classe \mathcal{C}^2). Il existe des résultats sous des hypothèses plus faibles qu'on pourra trouver par exemple dans [Wiggins, 1990].

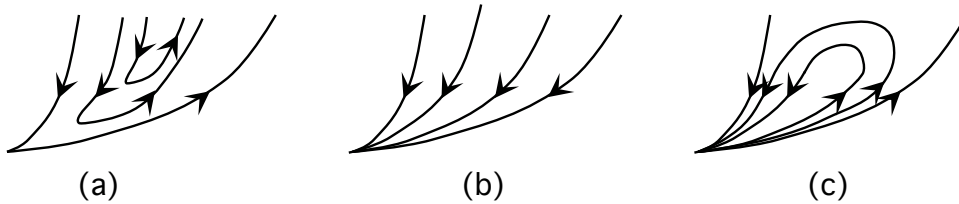
Définition 18. Soit un point singulier hyperbolique du système différentiel (3.1)-(3.2). Soit λ et μ les valeurs propres (dans \mathbb{C}) de la jacobienne associée au champ de vecteurs en ce point singulier. On a donc $\Re(\lambda) \neq 0$ et $\Re(\mu) \neq 0$. Le tableau suivant

- définit la terminologie utilisée pour décrire la nature du point singulier en fonction de λ et μ (l'entrée en colonne série le cas réel et le cas complexe, l'entrée en ligne série le nombre de valeurs propres à partie réelles strictement négatives),
- rappelle les dimensions des variétés stables et instables associées au point singulier,
- illustre le portrait de phase local au voisinage du point singulier (point singulier en violet, les orbites bleues appartiennent à \mathcal{W}^s , les orbites rouges à \mathcal{W}^u , les orbites noires complètent l'illustration du portrait de phase, les flèches indique le sens du flot).

Points hyperboliques	$\lambda, \mu \in \mathbb{R}$	$\lambda = \bar{\mu} \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$
$\Re(\lambda) < 0, \Re(\mu) < 0$ stable $\dim(\mathcal{W}^s) = 2$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 0$	 Noeud attractif	 Foyer attractif
$\Re(\lambda) > 0, \Re(\mu) > 0$ instable $\dim(\mathcal{W}^s) = 0$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 2$	 Noeud répulsif	 Foyer répulsif
$\Re(\lambda) < 0, \Re(\mu) > 0$ instable $\dim(\mathcal{W}^s) = 1$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 1$	 Col ou Point selle (“saddle”)	Impossible !

Pour les points singuliers non hyperboliques, il n'existe pas de résultats généraux de conjugaison topologique du flot avec le linéarisé. Ainsi la classification ne peut être entreprise à partir des valeurs propres de la jacobienne car le portrait de phase dépend des termes de plus haut degré dans le développement des fonctions f et g . Cependant, les différents cas de figure sont connus et sont définis comme suit. Pour chaque type, nous donnons un exemple de champ de vecteurs pour lequel l'origine est un point singulier non hyperbolique de ce type.

Définition 19. Un secteur de \mathbb{R}^2 est dit hyperbolique (resp. parabolique, elliptique) s'il est topologiquement équivalent au secteur montré en (a) (resp. (b), (c)) de la figure ci-dessous.



Définition 20. Un point singulier isolé de (3.1)-(3.2) est appelé

- un centre s'il existe un voisinage pointé de ce point singulier tel que toute orbite dans ce voisinage est périodique entourant le point singulier ;
- un centre-foyer s'il existe une suite d'orbite fermé (Γ_n) telle que :
 1. pour tout n , Γ_n entoure Γ_{n+1} ,
 2. $(\Gamma_n)_n \rightarrow \{0\}$,
 3. toute orbite entre Γ_n et Γ_{n+1} spirale en s'approchant, asymptotiquement de Γ_n et Γ_{n+1} respectivement pour $t \rightarrow \pm\infty$;

- un point singulier à secteur elliptique si, localement autour de p , le portrait de phase admet un secteur elliptique ;
- un col-noeud si, localement autour de p , le portrait de phase est séparé en un secteur hyperbolique et un secteur parabolique ;
- un point de rebroussement (ou “cusp”) si, localement autour de p , le portrait de phase est séparé en deux (et seulement deux) secteurs hyperboliques.

Le tableau suivant donne des exemples simples de champ de vecteurs du plan dont l’origine est un type particulier de point non hyperbolique isolé. Le cas du centre-foyer est écrit en coordonnées polaires pour des questions de commodité.

centre	centre-foyer	p.s. à secteur elliptique	col-noeud	cusps
$\dot{x} = y$ $\dot{y} = -x$	$\dot{\rho} = \prod_{i=1}^{\infty} (\rho - r_i)$ $\dot{\theta} = 1$ (r_i) strictement décroissante vers 0	$\dot{x} = y$ $\dot{y} = -x^3 + 4xy$	$\dot{x} = x^2$ $\dot{y} = y$	$\dot{x} = y$ $\dot{y} = x^2$

Définition 21. Une intégrale première du système différentiel (3.1)-(3.2) est une fonction différentiable $(x, y) \mapsto H(x, y)$ telle que :

$$f(x, y) \frac{\partial H}{\partial x} + g(x, y) \frac{\partial H}{\partial y} = 0.$$

Si une telle intégrale première existe, le système (3.1)-(3.2) est dit conservatif. Dans le cas contraire, il est dit dissipatif.

Remarque 11. La fonction H peut être interprétée comme une fonction d’énergie du système, à l’image d’une fonction de Lyapunov. Le terme “système conservatif” s’inspire de la propriété de conservation de l’énergie le long des orbites du système.

Proposition 1. Un système plan conservatif non trivial, i.e. H est non constante en sa première et sa seconde variable, admet un continuum d’orbites périodiques.

Définition 22. Le système (3.1)-(3.2) est dit hamiltonien s’il existe une fonction $(x, y) \mapsto H(x, y)$ telle que, pour tout (x, y) ,

$$f(x, y) = \frac{\partial H}{\partial y} \quad \text{et} \quad g(x, y) = -\frac{\partial H}{\partial x}.$$

La fonction H est alors une intégrale première et le système est conservatif.

3.2 Le théorème de Poincaré-Bendixson

Théorème 15. (Poincaré-Bendixson)

Soit X un champ de vecteurs \mathcal{C}^1 sur un ouvert $U \in \mathbb{R}^2$ associé au système différentiel

$$\dot{x} = f(x, y), \quad (3.3)$$

$$\dot{y} = g(x, y). \quad (3.4)$$

Soit K un compact inclus dans U et $\gamma_m = \{\phi(t, m), t \in \mathbb{R}\}$ une orbite de X telle que la demi-orbite positive $\gamma_m^+ = (\phi(t, m), t \geq 0) \subset K$. On suppose que $\omega(m)$ contient un nombre fini de points singuliers du champ X . Alors :

- i) Si $\omega(m)$ ne contient aucun point singulier, $\omega(m)$ est une orbite périodique.
- ii) Si $\omega(m)$ contient des points singuliers et des points réguliers, $\omega(m)$ est constitué d'un ensemble d'orbites et de leurs α - et ω -limites qui sont des points singuliers de X . Dans ce cas, $\omega(m)$ est appelé un graphique.
- iii) Si $\omega(m)$ ne contient aucun point régulier, $\omega(m)$ est un point singulier.

Pour démontrer ce résultat, nous utilisons 4 lemmes.

Lemme 2. Soit Σ une section transverse au flot associé à X , $\gamma = \{\phi(t, q), t \in \mathbb{R}\}$ une orbite de X et $p \in \Sigma \cap \omega(\gamma)$. Il existe une suite $\phi(\tau_n, q)$ de points de Σ telle que

$$p = \lim_{n \rightarrow +\infty} \phi(\tau_n, q).$$

Preuve. Soit V un voisinage ouvert de p pour lequel l'application de premier retour sur Σ associé à X soit bien définie sur $V \cap \Sigma$ et $\tau : V \rightarrow \mathbb{R}$ l'application temps de premier retour. Comme $p \in \omega(\gamma)$, il existe une suite $(t_n) \rightarrow +\infty$ telle que $(\phi(t_n, q)) \rightarrow p$. A partir d'un certain rang, $\phi(t_n, q) \in V$. Posons

$$\tau_n = t_n + \tau(\phi(t_n, q)).$$

On a alors

$$\phi(\tau_n, q) = \phi(\tau(\phi(t_n, q)), \phi(t_n, q)) \in \Sigma,$$

De plus, comme τ est continue,

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \phi(\tau_n, q) = \phi(\tau(\phi(t_n, q)), \phi(t_n, q)) = \phi(0, p) = p,$$

□

Toute section transverse à un champ de vecteurs du plan est, à l'évidence, difféomorphe à un intervalle. Il existe donc un ordre naturel sur les points les points de cette section.

Lemme 3. Soit Σ une section transverse à X . Une orbite positive $\gamma^+(p) = \{\phi(t, p), t \geq 0\}$ de X intersecte Σ en une suite monotone $(p_i)_{i \in \mathbb{N}}$.

Preuve. Posons $D = \{t \geq 0, \phi(t, p) \in \Sigma\}$. La section Σ étant transverse au flot, D est un ensemble discret que l'on peut donc ordonner. Ainsi $D = \{t_i | i \in \mathbb{N}\}$ avec $t_0 = 0$ et $(t_i)_{i \in \mathbb{N}}$ une suite strictement croissante. On définit la suite $(p_i)_{i \in \mathbb{N}}$ par $p_{i+1} = \phi(t_i, p)$ pour tout $i \in \mathbb{N}$. Alors, si $p_1 = p_2$, l'orbite est périodique et $p_i = p$, pour tout i .

Supposons $p_1 < p_2$ sans perte de généralité. La section Σ étant connexe et transverse au flot associé à X différentiable, le champ est orienté dans le même sens tout le long de Σ , i.e. en tout point de la même face de Σ vers l'autre. On considère la courbe de Jordan formée de l'arc p_1p_2 de Σ (qui est orientée) et la trajectoire le long du flot reliant p_1 et p_2 , i.e. $\{\phi(t, p), 0 \leq t \leq t_1\}$. D'après le théorème de Jordan, cette courbe a un intérieur et un extérieur. L'orbite γ entre dans l'intérieur du domaine par le segment p_1p_2 et ne peut sortir du domaine par la suite. Il s'ensuit que $p_1 < p_2 < p_3$. On termine la démonstration par une récurrence évidente.

□

Lemme 4. Soit Σ une section transverse à X et $p \in U$. L'ensemble $\omega(p)$ contient au plus un point dans Σ .

Preuve. D'après les résultats précédents, un point de $\Sigma \cap \omega(p)$ est la limite d'une suite de points de l'orbite appartenant à Σ et la suite des points d'intersection de Σ avec l'orbite positive est monotone. Elle est donc nécessairement convergente et toute sous-suite ne peut converger que vers un seul point qui est la limite de la suite.

□

Lemme 5. Soit $p \in U$ tel que la demi-orbite positive $\gamma^+(p)$ est contenue dans un compact K . Soit γ une orbite de X contenue dans $\omega(p)$. Si $\omega(\gamma)$ contient des points réguliers, alors γ est une orbite fermée et $\omega(p) = \gamma$.

Preuve. Soit $q \in \omega(\gamma)$ un point régulier. Soit Σ une section transverse au flot qui contient q . Il existe une suite $t_n \rightarrow \infty$ telle que $\gamma(t_n) \in \Sigma$. Comme $\gamma(t_n) \in \omega(p)$, la suite se réduit à un point d'après le lemme précédent, ce qui montre que l'orbite γ est périodique.

Montrons à présent $\gamma = \omega(p)$. Comme $\omega(p)$ est connexe et γ est fermée, il suffit de montrer que γ est ouvert dans $\omega(p)$. Soit $\bar{p} \in \gamma$. Soient $V_{\bar{p}}$ le voisinage et $\Sigma_{\bar{p}}$ la section transverse pour lesquels l'application de premier retour sur $\Sigma_{\bar{p}}$ est bien définie. On a bien sûr $(V_{\bar{p}} \cap \gamma) \subset (V_{\bar{p}} \cap \omega(p))$. Montrons l'inclusion inverse par l'absurde. Supposons qu'il existe un point $q' \in V_{\bar{p}} \cap \omega(p)$ qui n'appartient pas à γ . Puisque $\omega(p)$ est invariant par le flot, il existe $t \in \mathbb{R}$ tel que $\phi(t, q') \in \omega(p) \cap \Sigma_{\bar{p}}$ et $\phi(t, q') \neq \bar{p}$. Ainsi il existe deux points distincts de $\omega(p)$ dans $\Sigma_{\bar{p}}$ ce qui est en contradiction avec le lemme précédent. Ainsi $V_{\bar{p}} \cap \gamma = V_{\bar{p}} \cap \omega(p)$. Soit l'ouvert $U = \bigcup_{\bar{p} \in \gamma} V_{\bar{p}}$ qui vérifie $U \cap \omega(p) = U \cap \gamma = \gamma$. On a donc γ est ouvert dans $\omega(p)$.

□

Démonstration du théorème de Poincaré-Bendixson.

i) Supposons que tous les points de $\omega(p)$ sont réguliers et soit $q \in \omega(p)$. L'orbite γ_q est contenue dans $\omega(p)$. Comme $\omega(p)$ est compact, $\omega(\gamma_q)$ est non vide. Ainsi $\omega(p) = \gamma_q$ est une orbite périodique.

ii) Supposons que $\omega(p)$ contient des points réguliers et des points singuliers. Soit une orbite $\gamma \subset \omega(p)$ non réduite à un point singulier. D'après le lemme précédent, $\omega(\gamma)$ et $\alpha(\gamma)$ ne peuvent pas contenir de points réguliers, ils sont connexes et il existe un nombre fini de points singuliers dans $\omega(p)$. Il en résulte que ce sont des points singuliers.

iii) Supposons que tous les points de $\omega(p)$ sont singuliers. Le même raisonnement qu'au ii) montre que $\omega(p)$ est réduit à un point singulier.

□

L'application du théorème de Poincaré-Bendixson et la classification des points singuliers des champs de vecteurs du plan forment un outil puissant pour l'analyse qualitative des modèles à deux variables d'état. En particulier, dans les cas d'hyperbolicité, la structure du portrait de phase est identifiable dès lors qu'on peut restreindre le flot à un compact pour lequel le flot est "entrant" (i.e. toutes les demi-orbités positives de condition initiale dans K sont incluses dans K) et que les points singuliers sont connus.

Chapitre 4

Introduction à la théorie des bifurcations

4.1 Bifurcation, déploiement universel et codimension

La théorie des bifurcations des champs de vecteurs vise à décrire les modifications du portrait de phase du champs de vecteurs

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \tag{4.1}$$

où f est supposée \mathcal{C}^2 en x et $\lambda \in \mathbb{R}^k$ quand on modifie la valeur du paramètre λ .

Définition 23. Une valeur λ_0 de λ est appelée valeur de bifurcation pour le système (4.1) si le champ de vecteurs $f(x, \lambda_0)$ n'est pas topologiquement équivalent à $f(x, \lambda)$ quel que soit λ au voisinage de λ_0 . On dit alors que (4.1) subit une bifurcation pour $\lambda = \lambda_0$.

Une bifurcation d'un champ de vecteurs est donc un changement de structure de son portrait de phase quand la valeur du paramètre λ (éventuellement multi-dimensionnel) passe par λ_0 . Cela se traduit par l'apparition, la disparition ou le changement de nature de certains invariants, en particulier des points singuliers ou des orbites périodiques mais éventuellement des variétés invariantes plus complexes. La théorie des bifurcations permet de classier certains de ces changements de structure. La complétion de cette théorie se heurte encore de nos jours à l'incomplétude de la théorie de la stabilité structurelle, ne serait-ce que pour les systèmes de dimension 2, et beaucoup de problèmes restent ouverts dans cette théorie en pleine construction.

Parmi les outils généraux mis en place pour la compréhension des bifurcations, les notions de déploiement universel et de codimension d'une bifurcation sont centrales.

Définition 24. Soit $f_0(x)$ un champ de vecteurs de classe \mathcal{C}^1 . Un déploiement de ce champ est une famille de champs $f(x, \lambda)$ de classe \mathcal{C}^1 telle qu'il existe λ_0 vérifiant $f(x, \lambda_0) = f_0(x)$. Ce déploiement $f(x, \lambda)$ est dit universel si tout déploiement de $f_0(x)$ est topologiquement équivalent à un déploiement induit par une restriction de $f(x, \lambda)$.

Définition 25. Supposons que (4.1) subit une bifurcation en $\lambda = \lambda_0$. La codimension de cette bifurcation est le nombre minimum de paramètres d'un déploiement universel du champ $f(x, \lambda_0)$, i.e. le plus petit entier m tel qu'il existe un déploiement universel $g(x, \mu)$, $\mu \in \mathbb{R}^m$, de $f(x, \lambda_0)$.

Dans le suite de ce cours, nous présentons les bifurcations les plus simples et les théorèmes généraux décrivant la structure des champs de vecteurs qui les subissent.

4.2 Bifurcations de points singuliers de codimension 1

Dans cette section, nous décrivons les bifurcations de codimension 1 dites locales, c'est-à-dire impliquant une modification des points singuliers du champ de vecteurs. Nous débutons en donnant un tableau illustrant certaines de ces bifurcations, un déploiement universel en dimension 1 (resp. 2 en coordonnées polaires pour la bifurcation de Hopf) et un schéma de l'évolution du portrait de phase en fonction du paramètre de bifurcation λ au voisinage de la valeur de bifurcation $\lambda = 0$.

La bifurcation col-noeud et la bifurcation de Hopf sont les deux bifurcations de points singuliers de codimension 1 dites génériques (cette notion sera précisée dans la suite). Cependant, d'autres bifurcations non génériques, principalement la bifurcation transcritique et la fourche, sont importantes pour la compréhension des portraits de phase des modèles en Sciences du Vivant. A ce titre, nous les présentons également.

Col-Noeud (ou Pli)	Transcritique	Fourche	Hopf
$\dot{x} = \lambda - x^2$	$\dot{x} = \lambda x - x^2$	$\dot{x} = \lambda x - x^3$	$\dot{\rho} = \rho(\lambda - \rho^2)$ $\dot{\theta} = 1$
<ul style="list-style-type: none"> • Lignes bleues pleines : lieu des points singuliers stables ; • Lignes bleues pointillées : lieu des points singuliers instables ; • Lignes noires avec flèches : orbites et orientation du flot ; • Surface rouge : famille de cycles limites. 			

4.2.1 Bifurcation col-noeud

Supposons que le champ de vecteurs (4.1) admet pour $\lambda = \lambda_0$ un point singulier x_0 pour lequel le linéarisé admet une valeur propre nulle simple. Le théorème de la variété centrale permet de réduire l'étude de ce type de bifurcation à un problème de dimension 1 (i.e. $x \in \mathbb{R}$).

Plus précisément, il existe une variété centrale $\mathcal{W}^c \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$ de dimension 2 associé au flot de

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \quad (4.2)$$

$$\dot{\lambda} = 0 \quad (4.3)$$

passant par (x_0, λ_0) et telle que :

- L'espace tangent à \mathcal{W}^c en (x_0, λ_0) est engendré par un vecteur propre de $D_x f(x_0, \lambda_0)$ associé à la valeur propre 0 et un vecteur parallèle à l'axe des λ ;
- La variété \mathcal{W}^c est de classe \mathcal{C}^1 sur un voisinage assez petit de (x_0, λ_0) ;
- Le flot associé à (4.2) est tangent à \mathcal{W}^c ;
- Il existe un voisinage U de (x_0, λ_0) tel que toutes trajectoires contenues dans U pour tout temps appartiennent à \mathcal{W}^c .

En restreignant le champ (4.2)-(4.3) à \mathcal{W}^c , on obtient une famille à 1 paramètre (indexée par λ) d'équations sur les courbes \mathcal{W}_λ^c de \mathcal{W}^c obtenues en fixant la valeur de λ . Nous pouvons alors formuler les condition de transversalité du problème (4.2) en dimension 1 pour obtenir une bifurcation col-noeud. On a, par hypothèse,

$$D_x f(x_0, \lambda_0) = 0,$$

et nous adjoignons la condition de transversalité suivante

$$D_\lambda f(x_0, \lambda_0) \neq 0.$$

D'après le théorème des fonctions implicites, le lieu des points d'équilibre de (4.1) quand λ varie autour de λ_0 est une courbe tangente à $\lambda = \lambda_0$. La condition de transversalité supplémentaire suivante

$$D_x^2 f(x_0, \lambda_0) \neq 0,$$

implique que la courbe de points d'équilibre a une tangence quadratique avec $\lambda = \lambda_0$ et, localement, se situe donc d'un seul côté de cette droite. Une telle bifurcation peut donc être interprétée comme la disparition (ou l'apparition selon le sens de variation du paramètre λ) de deux points singuliers hyperboliques dont les variétés stables sont respectivement de dimension p et $p + 1$ et les variétés instables respectivement de dimension $n - p$ et $n - p - 1$. A la valeur de bifurcation, localement, il n'existe alors qu'un unique point non hyperbolique pour lequel le linéarisé admet une seule valeur propre à partie réelle nulle (et qui est alors nécessairement réelle et donc exactement 0).

Les deux conditions suffisent à l'équivalence topologique de la famille de champs (4.2) avec $\dot{x} = \lambda - x^2$. Cependant, nous pouvons également formuler les conditions de transversalité pour un système en dimension n sans utiliser la réduction à la variété centrale.

Théorème 16. (Sotomayor)

Supposons que le champ de vecteurs (4.1) admette un point singulier x_0 pour $\lambda = \lambda_0$ ($f(x_0, \lambda_0) = 0$) vérifiant les hypothèses suivantes :

(SN1) $D_x f(x_0, \lambda_0)$ admet

- 0 comme valeur propre simple de vecteur propre v ,
- k valeurs propres de partie réelle strictement négative,
- $n - k - 1$ valeurs propres de partie réelle strictement positive.

On note w un vecteur propre de la transposée ${}^t D_x f(x_0, \lambda_0)$ pour la valeur propre 0.

$$(SN2) \quad {}^t w D_\lambda f(x_0, \lambda_0) \neq 0,$$

$$(SN3) \quad {}^t w (D_x^2 f(x_0, \lambda_0)(v, v)) \neq 0.$$

Alors, il existe une courbe différentiable de points singuliers (4.1) dans $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$ passant par (x_0, λ_0) et tangente à l'hyperplan $\mathbb{R}^n \times \{\lambda_0\}$. Selon les signes des expressions dans (SN1) et (SN2), au voisinage de x_0 , il n'y a aucun point singulier si $\lambda < \lambda_0$ et il y a deux points singuliers si $\lambda > \lambda_0$. Les deux points singuliers sont hyperboliques et possèdent des variétés stables de dimension k et $k+1$ respectivement. L'ensemble des familles de champs de vecteurs différentiables qui satisfont les conditions ci-dessus est un ouvert dense de l'espace de Banach des familles à un paramètre λ de champs de vecteurs différentiables admettant x_0 comme point singulier avec une valeur propre nulle simple en $\lambda = \lambda_0$.

Ainsi, les champs de vecteurs les flots vérifiant les conditions de non-dégénérescence (SN2)-(SN3) se comportent localement qualitativement comme la famille $\dot{x} = \lambda - x^2$ dans la direction du vecteur propre associé à la valeur propre 0 avec un comportement hyperbolique dans les directions complémentaires. Ce théorème, en plus de caractériser la bifurcation col-noeud de façon générale, exprime sa généricité au sens suivant : tout champ de vecteurs à un paramètre ayant pour une valeur de bifurcation donnée un point d'équilibre avec une valeur propre nulle peut être perturbé en un champ à un paramètre subissant une bifurcation col-noeud. C'est le cas des bifurcations transcritique et fourche présentées dans les sous-sections suivantes.

4.2.2 Bifurcation transcritique

Théorème 17. Supposons que le champ de vecteurs (4.1) admet un point singulier x_0 pour $\lambda = \lambda_0$ ($f(x_0, \lambda_0) = 0$) vérifiant les hypothèses suivantes :

(T1 =SN1) La même hypothèse sur les valeurs propres du linéarisé que pour la bifurcation col-noeud et les mêmes définitions de v et w .

$$(T2) \quad {}^t w D_x f(x_0, \lambda_0) = 0,$$

$$(T3) \quad {}^t w (D_x D_\lambda f(x_0, \lambda_0)v) \neq 0,$$

$$(T4 =SN3) \quad {}^t w (D_x^2 f(x_0, \lambda_0)(v, v)) \neq 0.$$

Alors, il existe, localement près de (x_0, λ_0) , deux courbes différentiables C_1 et C_2 de points singuliers (4.1) dans $R^n \times R$ telles que :

- $C_1 \cap C_2 = \{(x_0, \lambda_0)\}$.
- C_1 et C_2 sont des graphes au-dessus de λ . On note C_1^- et C_2^- (resp. C_1^+ et C_2^+) les parties de C_1 et C_2 au dessus de $\lambda < 0$ (resp. $\lambda > 0$).
- C_1^- et C_2^+ (resp. C_1^+ et C_2^-) sont formés de points (x, λ) avec x singulier hyperbolique pour (4.1) à k (resp. $k+1$) valeurs propres à partie réelles négatives.

Ce type de bifurcation se rencontre par exemple lorsque, par construction, le système admet une solution triviale depuis laquelle une bifurcation peut se produire. Ainsi, le déploiement universel donné dans le tableau en début de section $\dot{x} = \lambda x - x^2$ admet la solution triviale $x = 0$ qui est un point singulier pour toute valeur de λ . Ces point singuliers constitue l'une des courbes C_1 ou C_2 . Pour chaque valeur de λ , il existe un autre point singulier $x = \lambda$. Il est évident que :

- pour $\lambda < 0$, $x = 0$ est stable et $x = \lambda$ est instable,
- pour $\lambda > 0$, $x = 0$ est instable et $x = \lambda$ est stable,

Plus généralement, dans le cas multidimensionnel, la bifurcation transcritique consiste en la coïncidence à la valeur de bifurcation $\lambda = \lambda_0$ de deux points singuliers hyperboliques (dont les lieux pour les valeurs de λ autour de λ_0 sont des courbes différentiables) qui échangent alors leur nature : la variété stable de l'un gagne une dimension alors que la variété stable de l'autre en perd une.

Application au modèle de May Nous illustrons deux cas de bifurcation transcritique sur le même modèle. Tout d'abord, nous décrivons une bifurcation en dimension 1 en considérant la dynamique de la proie et son évolution en fonction de la densité de prédateurs considéré comme un paramètre. Ensuite nous considérons le modèle de May en dimension 2 et montrons qu'une bifurcation transcritique existe également.

Considérons la première équation du modèle de May régissant la dynamique de la population de proie quand le nombre de prédateur y est considéré comme un paramètre constant. Remplaçons donc y par un paramètre \bar{y} fixé dans (1.16) :

$$\dot{x} = x \left(a(1-x) - b \frac{\bar{y}}{A + \bar{y}} \right), \quad (4.4)$$

où a, b, A sont positifs.

Pour toute valeur de $\bar{y} > 0$, cette équation admet deux points singuliers, $x = 0$ et

$$x_{\bar{y}}^s = 1 - \frac{b\bar{y}}{a(A + \bar{y})}.$$

Ainsi si $b > a$, pour $\bar{y} = y_{\text{trans}} = aA/(b-a) > 0$ ces deux points coïncident (voir Figure 4.1) et la jacobienne

$$J = a(1-2x) - \frac{by}{A+y}$$

évaluée pour $\bar{y} = y_{\text{trans}}$ en $x = x_{y_{\text{trans}}}^s = 0$ est nulle.

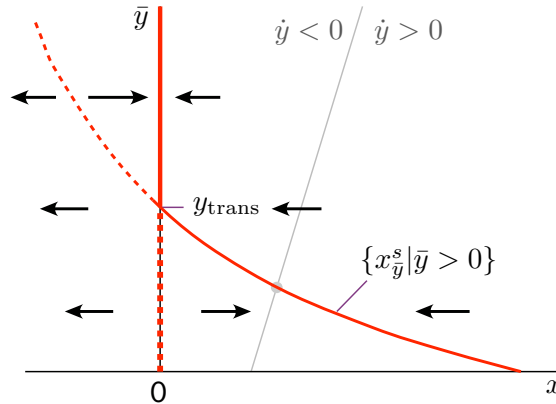


FIGURE 4.1 – Evolution du portrait de phase de la dynamique de la proie dans le modèle de May en fonction de la représentation de la population de prédateurs considérée comme un paramètre \bar{y} . Une bifurcation transcritique se produit pour $\bar{y} = y_{\text{trans}}$. Pour cette valeur, les deux courbes de points singuliers se coupent transversalement et les points singuliers sur chaque courbe échangent leur stabilité.

On vérifie facilement que les conditions (T1) à (T4) sont vérifiées et que :

- pour $\bar{y} > y_{\text{trans}}$, 0 est attractif et $x_{\bar{y}}^s$ est répulsif,
- pour $\bar{y} < y_{\text{trans}}$, 0 est répulsif et $x_{\bar{y}}^s$ est attractif.

Un tel découplage des variables d'état peut être très informatif sur la structure du flot complet. Mais bien entendu, on peut également considérer le modèle complet et faire varier un paramètre choisi. On a déjà montré que $(1, 0)$ est un point singulier et, sous les conditions $b > a$ et $d > cA$, il existe un point singulier non trivial dans le quart de plan $\{x > 0, y > 0\}$. Il est alors facile de montrer que pour d supérieur mais proche de cA , le point singulier non trivial est un noeud attractif et que pour $d = cA$, le système subit une bifurcation transcritique où ce point coïncide avec le point singulier $(1, 0)$. Pour $d < cA$ le point non trivial se retrouve alors dans $y < 0$ et est un col et le point $(1, 0)$ est un noeud attractif.

Ce changement dans le portrait de phase s'interprète comme une perte de viabilité du système écologique : si le taux de mortalité du prédateur c devient trop grand (ou si son efficacité de prédation devient trop petite), alors la population de prédateur tend vers l'extinction et la population de proie vers sa représentation maximale. Nous pouvons alors quantifier cette idée naturelle à l'aide de la droite de bifurcation transcritique dans l'espace de paramètres (c, d) (les autres paramètres étant supposés constants) dont la traversée correspond à une bifurcation transcritique. La figure 4.2 illustre le passage de la bifurcation transcritique.

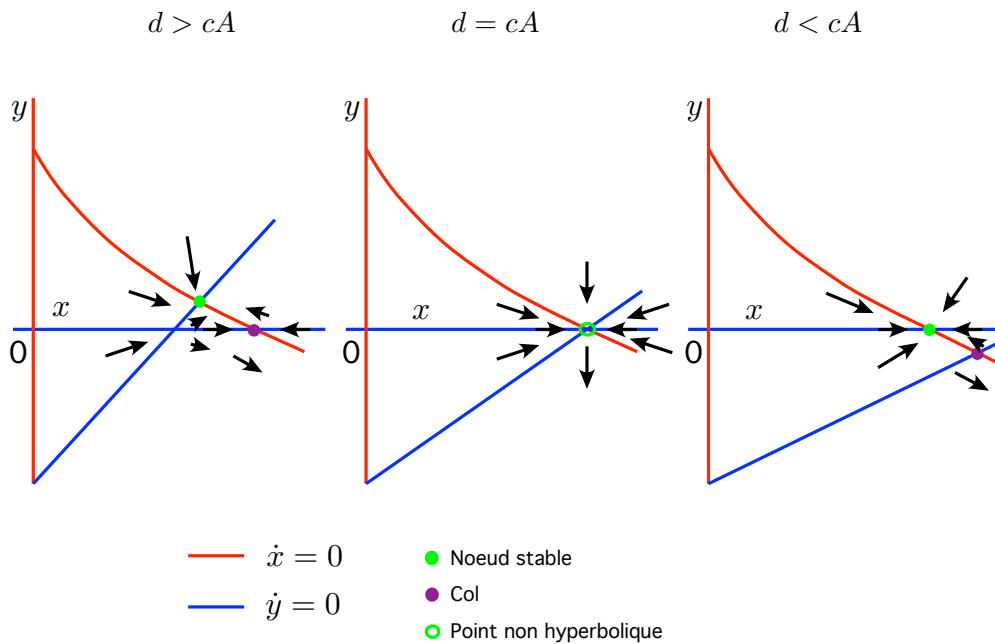


FIGURE 4.2 – Evolution du portrait de phase du modèle de May localement autour du point $(1, 0)$ subissant une bifurcation transcritique avec le point singulier non trivial. Panel gauche : $d > cA$, $(1, 0)$ est un col et le point non trivial un noeud attractif. Panel central : $d = cA$, bifurcation transcritique. Panel droit : $d < cA$, $(1, 0)$ est devenu stable, le point non trivial est un col dans $y < 0$.

4.2.3 Bifurcation fourche

Théorème 18. Supposons que le champ de vecteurs (4.1) admette un point singulier x_0 pour $\lambda = \lambda_0$ ($f(x_0, \lambda_0) = 0$) vérifiant les hypothèses suivantes :

(F1 =SN1) La même hypothèse sur les valeurs propres du linéarisé que pour la bifurcation col-noeud et les mêmes définitions de v et w .

$$(F2) \quad {}^t w D_\lambda f(x_0, \lambda_0) = 0,$$

$$(F3) \quad {}^t w (D_x D_\lambda f(x_0, \lambda_0) v) \neq 0,$$

$$(F4) \quad {}^t w (D_x^2 f(x_0, \lambda_0)(v, v)) = 0,$$

$$(F5) \quad {}^t w (D_x^3 f(x_0, \lambda_0)(v, v, v)) \neq 0,$$

Alors, il existe, localement près de (x_0, λ_0) , deux courbes différentiables C_1 et C_2 de points singuliers dans $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$ telles que :

- $C_1 \cap C_2 = \{(x_0, \lambda_0)\}$.
- C_1 est un graphe au-dessus de λ et C_2 est incluse dans $\lambda > 0$ ou dans $\lambda < 0$ selon le signe de l'expression dans (F3). Dans la suite, pour fixer les idées, on suppose C_2 est incluse dans $\lambda > 0$.
- Excepté x_0 pour $\lambda = \lambda_0$, les points de C_1 et C_2 sont des points (x, λ) tel que x est hyperbolique pour (4.1).
- Si l'expression dans (F5) est négative (resp. positive),
 - pour $\lambda < 0$ il existe un unique point singulier à $k + 1$ (resp. k) valeurs propres à parties négatives qui se trouve sur C_1 ,
 - pour $\lambda > 0$, il existe un point singulier qui est sur C_1 et qui admet k (resp. $k + 1$) valeurs propres à parties réelles négatives et deux points singuliers qui sont sur C_2 et admettent $k + 1$ (resp. k) valeurs propres à parties réelles négatives.

La bifurcation fourche est alors dite surcritique (resp. sous-critique).

4.2.4 Bifurcation de Hopf

Théorème 19. Soit une famille à un paramètre de champs de vecteur X_λ associé aux systèmes

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \tag{4.5}$$

où f est de classe \mathcal{C}^k . On suppose que x_0 est un point singulier de X_{λ_0} et vérifie les propriétés suivantes.

(H1) $D_x f(x_0, \lambda_0)$ admet une paire simple de valeurs propres imaginaires pures conjuguées et aucune autre valeur propre à partie réelle nulle.

Alors, dans un voisinage de λ_0 , il existe une courbe différentiable (x_λ^s, λ) où chaque x_λ^s est un point singulier de X_λ et passant par (x_0, λ_0) . Dans ce voisinage, les valeurs propres $\mu(\lambda)$ et $\bar{\mu}(\lambda)$ de $D_x f(x_\lambda^s, \lambda)$ varient différentiablement en λ . Si, de plus,

(H2)

$$\frac{d}{d\lambda} (\Re(\mu(\lambda)))|_{\lambda=\lambda_0} = d \neq 0$$

la bifurcation est générique et appelée bifurcation de Hopf. Il existe alors une unique variété centrale de dimension 3 de

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \quad (4.6)$$

$$\dot{\lambda} = 0 \quad (4.7)$$

passant par (x_0, λ_0) et un changement de variables de classe \mathcal{C}^3 préservant les hyperplans $\lambda = cste$ pour lequel le développement de Taylor à l'ordre 3 sur la variété centrale est donné par

$$\dot{x} = d\lambda x - (\omega + c\lambda)y + (ax + by)(x^2 + y^2), \quad (4.8)$$

$$\dot{y} = (\omega + c\lambda)x + d\lambda y + (bx + ay)(x^2 + y^2). \quad (4.9)$$

soit en coordonnées polaires :

$$\dot{\rho} = (d\lambda + a\rho^2)\rho, \quad (4.10)$$

$$\dot{\theta} = \omega + c\lambda + b\rho^2. \quad (4.11)$$

Si $a \neq 0$, il existe une famille à un paramètre indexée par λ de cycles limites plongée dans la variété centrale. Cette famille de cycles limites définit une surface dans la variété centrale ayant une tangence quadratique avec l'espace propre associé à $\mu(\lambda_0)$, $\mu(\bar{\lambda}_0)$. La partie principe du développement à l'ordre 2 de cette surface coïncide avec le paraboloïde $\lambda = -a\rho^2/d$. Enfin,

- Si $a < 0$, les cycles limites sont attractifs et la bifurcation de Hopf est dite surcritique ;
- Si $a > 0$, les cycles limites sont répulsifs et la bifurcation de Hopf est dite souscritique.

La bifurcation de Hopf surcritique est donc la déstabilisation de la “partie foyer attractif” d'un point singulier hyperbolique quand les valeurs propres complexes conjuguées associées à cette partie traversent l'axe imaginaire pures pour la transformée en une “partie foyer répulsif”. Cette déstabilisation s'accompagne de la naissance d'un cycle limite attractif qui persiste localement près de la valeur de bifurcation $\lambda = \lambda_0$ et dont le rayon grandit comme $\sqrt{\lambda - \lambda_0}$. Quand la bifurcation est souscritique, il s'agit alors d'une stabilisation de la “partie foyer” accompagnée de la naissance d'un cycle limite répulsif avec les mêmes propriétés.

La bifurcation de Hopf permet en application aux modèles de sciences du vivant de montrer, à partir de l'analyse des points singuliers, la naissance de cycle limite quand la valeur d'un paramètre varie. Bien entendu, on ne peut prédire dans le cas général l'intervalle de valeurs du paramètre pour lequel ce cycle persiste puisqu'il dépend de la dynamique considérée globalement.

4.2.5 Quelques applications à des modèles de Sciences du Vivant

Modèle de Lorenz On rappelle les équations du modèle de Lorenz

$$\dot{x} = \sigma(y - x), \quad (4.12)$$

$$\dot{y} = \rho x - y - xz, \quad (4.13)$$

$$\dot{z} = xy - \beta z. \quad (4.14)$$

où les paramètres ρ, σ, β sont supposés positifs. L'origine est toujours un point singulier du système et la jacobienne évaluée à l'origine est donnée par

$$J(0) = \begin{pmatrix} -\sigma & \sigma & 0 \\ \rho & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -\beta \end{pmatrix} \quad (4.15)$$

Pour $\rho < 1$, l'origine est un noeud attractif. Pour $\rho = 1$, $J(0)$ admet une valeur propre nulle et les deux autres valeurs propres sont $-\beta$ et $-1 - \sigma$ toutes deux négatives. Pour $\rho > 1$, l'origine est un col dont la variété instable est de dimension 1 et deux points singuliers non triviaux apparaissent :

$$(x, y, z) = \left(\pm\sqrt{\beta(\rho - 1)}, \pm\sqrt{\beta(\rho - 1)}, \rho - 1 \right)$$

qui sont des noeuds attractifs pour

$$\rho \in]1, \rho_H[\quad \text{avec} \quad \rho_H = \sigma \frac{\sigma + \beta + 3}{\sigma - \beta - 1}.$$

L'origine subit donc une bifurcation fourche surcritique pour $\rho = 1$ (la vérification des conditions de transversalité est laissée en exercice).

Pour $\rho = \rho_H$, deux bifurcations de Hopf souscritiques se produisent simultanément pour chacun des points singuliers non triviaux. En effet, les deux valeurs propres sont alors

$$-(\sigma + \beta + a) \quad \text{et} \quad \pm i\sqrt{(2\sigma(\sigma + 1))/(\sigma - \beta - 1)}.$$

et une des hypothèses classiques du modèle de Lorenz est $\sigma > 1 + \beta$. La vérification des conditions de transversalité est laissée en exercice.

Cette étude de bifurcation introduit les premiers éléments pour la compréhension du portrait de phase du modèle de Lorenz. Une étude géométrique des variétés stables et instables des deux points singuliers non triviaux et de leur enchevêtrement permet alors de décrire la formation du bien connu attracteur étrange en forme de papillon.

Système de FitzHugh-Nagumo Nous donnons une description des bifurcations locales subies par le système de FitzHugh-Nagumo quand on fait varier un paramètre choisi. Bien entendu, nous sommes astreint à fixer les valeurs des autres paramètres pour identifier les bifurcations de codimension 1.

On rappelle la forme du système de FitzHugh-Nagumo avec $I = 0$ pour fixer les idées :

$$\varepsilon \dot{x} = -y + 4x - x^3, \tag{4.16}$$

$$\dot{y} = a_0 x + a_1 y + a_2. \tag{4.17}$$

Nous nous intéressons tout d'abord au cas où $a_0 > 0$ et a_1 petit. On obtient alors la séquence de bifurcation suivantes, qu'on peut vérifier aisément par le calcul, quand a_2 croît :

Bifurcation col-noeud \rightarrow Bifurcation de Hopf surcritique

\rightarrow Bifurcation de Hopf surcritique inverse \rightarrow Bifurcation col-noeud

Cette séquence de bifurcation est aisément compréhensible géométriquement en translatant la nullcline de y depuis la droite vers la gauche de l'espace des phases, ce qui correspond effectivement à a_2 croissant. Nous détaillons cette séquence ci-après mais nous laissons le calcul (qui peut être effectué explicitement) des valeurs de a_2 pour lesquels les bifurcations se produisent. Pour a_2 croissant depuis une valeur négative grande, la première bifurcation col-noeud se produit quand la nullcline de y , droite d'équation $a_0 x + a_1 y + a_2 = 0$, est tangente

à la nullcline de x pour une valeur de $x > 0$. Elle provoquent l'apparition de deux points singuliers : un col et un noeud stable. Quand $a_2 < 0$ augmente encore, le noeud stable se rapproche du maximum local de la cubique $y = 4x - x^3$ et devient un foyer attractif. Pour une valeur de a_2 proche de celle pour laquelle ce foyer coïncide avec le sommet local de la cubique, la bifurcation de Hopf surcritique ce produit, entraînant l'émergence d'un cycle limite stable et rendant le foyer instable. Ce cycle persiste jusqu'à ce que le foyer approche cette fois-ci le minimum local de la cubique. Pour une valeur de $a_2 > 0$ proche de celle pour laquelle le foyer passe ce minimum local, la bifurcation de Hopf surcritique (dite inverse) fait disparaître le cycle limite et le foyer devient stable. Enfin pour $a - 2$ croissant encore, le foyer devient un noeud attractif et disparaît par bifurcation col-noeud quand la nullcline de y devient tangente à la cubique pour une valeur de $x < 0$.

En considérant d'autres valeurs de paramètres (éventuellement en introduisant des paramètres supplémentaires comme l'inflexion de la cubique correspondant à la nullcline de x), bien d'autres séquences de bifurcations impliquant des bifurcations fourche par exemple. En outre, la bifurcation de Hopf n'est pas la seule bifurcation par laquelle le cycle limite peut disparaître. Ainsi, même sur un système plan simple, la richesse de comportements peut être expliquée par l'analyse de bifurcations que nous avons décrites jusqu'ici, mais aussi celle des bifurcations non locales et de codimension supérieure à 1. La suite de ce cours présente de manière très succincte quelques unes des bifurcations globales et/ou de codimension supérieure à 1 les plus couramment rencontrées dans les modèles de Sciences du Vivant.

4.3 Bifurcations d'orbites périodiques

Nous donnons dans cette section deux exemples de bifurcations d'orbites périodiques d'un système dynamique. Les lecteurs intéressés pourront trouver une présentation plus détaillée dans les références données à la fin de ce cours, en particulier dans [Guckenheimer-Holmes, 1983].

4.3.1 La bifurcation pli de cycles limites

Considérons le système écrit en coordonnées polaires et dépendant du paramètre λ :

$$\dot{\rho} = \lambda + (\rho - 1)^2 \quad (4.18)$$

$$\dot{\theta} = 1 \quad (4.19)$$

Pour $\lambda < 0$, ce système admet deux cycles limites $\rho = 1 \pm \sqrt{-\lambda}$, l'un étant attractif et l'autre répulsif, coïncidant quand $\lambda = 0$. Pour $\lambda > 0$, il n'y a pas de cycles limite. Cette bifurcation (globale puisqu'elle ne peut être caractérisée dans un voisinage d'un point) consistant en la coïncidence et la disparition de deux cycles limites est appelée une bifurcation pli de cycles limites. Elle peut être étudiée en considérant les points fixes de l'application de premier retour Π_0 bien définie pour $\lambda = 0$ sur un voisinage du cycle limite $\rho = 1$. Cette application peut alors être plongée dans une famille à un paramètre d'application de premier retour Π_λ au voisinage de $\lambda = 0$. Quand $\lambda < 0$, on voit apparaître deux points fixes de Π_λ correspondant aux cycles limites du système (4.18), l'un stable, l'autre instable, alors que pour $\lambda > 0$, Π_λ n'admet aucun point fixe.

A l'instar de la bifurcation pli de points singuliers, des conditions de transversalité sont nécessaires pour assurer la non-dégénérescence de cette bifurcation dans le cas général et assurer l'émergence des deux cycles limites d'un côté de la valeur de bifurcation.

4.3.2 La bifurcation homocline dans le plan

Soit une famille de champs de vecteurs du plan indexée par un paramètre μ :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y, \mu) \\ \dot{y} &= g(x, y, \mu)\end{aligned}$$

Supposons que l'origine est un col pour μ voisin de 0 et que, pour $\mu = 0$, il existe une orbite homocline de l'origine. On désigne par $\lambda(\mu)$ et $\gamma(\mu)$, $\gamma(\mu) < 0 < \lambda(\mu)$, les valeurs propres de la jacobienne évaluée à l'origine. Le théorème de linéarisation permet d'obtenir un système de coordonnées de classe \mathcal{C}^1 dans lequel le flot est linéaire :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda(\mu)x \\ \dot{y} &= \gamma(\mu)y.\end{aligned}$$

Soit $\Sigma = \{(x, y) \in U \mid y = h\}$ et $\Sigma^1 = \{(x, y) \in U \mid x = h\}$ deux sections transverses du flot définies sur un voisinage de l'origine U suffisamment petit pour que le nouveau système de coordonnées soit défini sur U . Le flot induit une application $T_0 : \Sigma \rightarrow \Sigma^1$:

$$T_0(x, h) = \begin{pmatrix} h \\ h \left(\frac{x}{h}\right)^{-\frac{\gamma(\mu)}{\lambda(\mu)}} \end{pmatrix}.$$

et une application $T_1 : \Sigma^1 \rightarrow \Sigma$

$$T_1(h, y) = \begin{pmatrix} a(\mu)\mu + b(\mu)y + O(y^2) \\ h \end{pmatrix},$$

où $a(0) > 0$ et $b(0) > 0$.

En composant T_1 et T_0 , on obtient une application de premier retour $T : \Sigma \rightarrow \Sigma$, $T(x, h) = (T_1 \circ T_0)(x, h)$ bien définie pour μ assez petit et $x > 0$. Pour $x < 0$, la trajectoire s'échappe et ne revient pas sur Σ . On a ainsi :

$$T(x, h) = \begin{pmatrix} a(\mu)\mu + b(\mu)h \left(\frac{x}{h}\right)^{-\frac{\gamma(\mu)}{\lambda(\mu)}} + O\left(x^{-2\frac{\gamma}{\lambda}}\right) \\ h \end{pmatrix}.$$

Le nombre $\delta = -\gamma(0)/\lambda(0)$ est appelé l'indice du col. Alors, si $\delta > 1$ et $\mu > 0$, l'application de premier retour présente un unique point fixe dans un voisinage de $x = 0$, dans $x > 0$, de la forme

$$x = a(0)\mu + O(\mu^\delta).$$

Ainsi quand μ varie et traverse 0, un unique cycle limite émerge de la connexion homocline. Cette bifurcation est appelée une bifurcation homocline.

4.4 Une bifurcation de codimension 2 : Bogdanov-Takens.

Une bifurcation de Bogdanov-Takens est une bifurcation de codimension 2 qui consiste en l'occurrence simultanée pour un même point singulier d'une bifurcation pli et d'une bifurcation de Hopf. Considérons la famille de champ de vecteurs dépendant de deux paramètres a et b

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y \\ \dot{y} &= a + by + x^2 + xy.\end{aligned}$$

Les points singuliers sont donnés par :

$$x = x^+ = \sqrt{-a}, \quad y = 0,$$

et

$$x = x^- = -\sqrt{-a}, \quad y = 0.$$

Si $a < 0$, il y a donc deux points singuliers ; sur l'axe $a = 0$, il existe un unique point singulier ; si $a > 0$, il n'y a aucun point singulier. La jacobienne au voisinage du point singulier $(\bar{x}, 0)$ est donné par

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2\bar{x} & b + \bar{x} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres λ_1^-, λ_2^- et λ_1^+, λ_2^+ correspondant aux deux points singuliers vérifient :

$$\lambda^2 - (b + \bar{x})\lambda - 2\bar{x} = 0.$$

Le point $(x^+, 0)$ est donc un col et le point $(x^-, 0)$, un noeud ou un foyer. Ce dernier point est stable si $b - \sqrt{-a} < 0$ et instable si $b - \sqrt{-a} > 0$. L'axe $a = 0$ correspond à une bifurcation pli. On peut vérifier que le changement de stabilité du point $(x^-, 0)$ le long de la branche de parabole $b = \sqrt{-a}$ correspond à une bifurcation de Hopf sous-critique. Il apparaît donc en dessous de la parabole un cycle limite instable.

Nous décrivons par la suite la bifurcation responsable de la disparition de ce cycle limite qui nécessite un changement de variables dépendant d'un paramètre ε

$$t = \varepsilon\tau, \quad x = \varepsilon^2 u, \quad y = \varepsilon^3 v, \quad a = \varepsilon^4 \alpha, \quad b = \varepsilon^2 \beta.$$

On aboutit alors au système

$$\begin{aligned}\dot{u} &= v, \\ \dot{v} &= \alpha + u^2 + \varepsilon(\beta v + uv).\end{aligned}$$

Pour $\varepsilon = 0$, ce système est hamiltonien et admet la fonction d'énergie :

$$H = \frac{1}{2}v^2 - \alpha u - \frac{u^3}{3}.$$

Notons que ce système hamiltonien présente une connexion homocline γ_0 contenue dans la courbe $H = 2/3$. On fixe α et on cherche les valeurs de β pour lesquelles, lorsque ε est petit, la connexion homocline persiste. On doit donc considérer la fonction

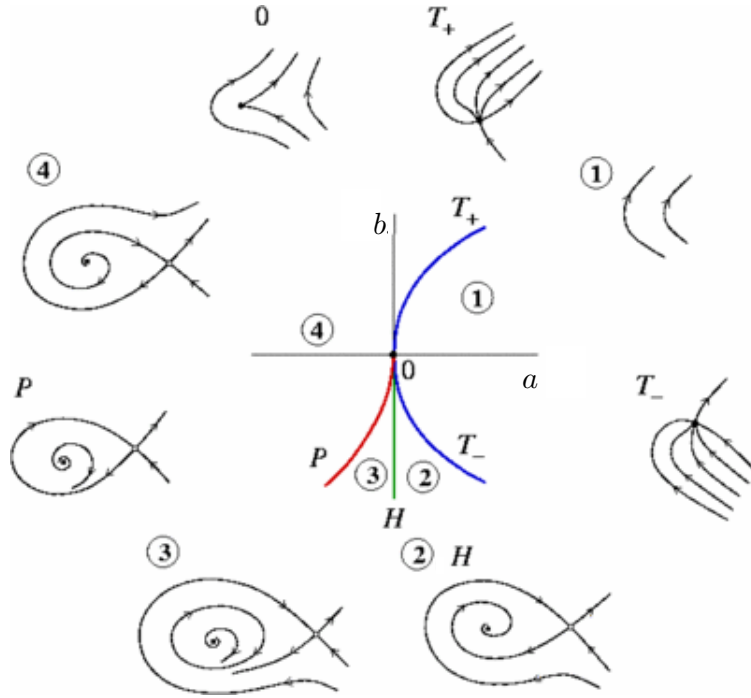
$$M(\beta) = \int_{\gamma_0} (\beta v + uv) dv.$$

Le calcul de cette fonction se ramène à des intégrales elliptiques (voir [Guckenheimer-Holmes, 1983]) et conduit au fait que $M(\beta)$ s'annule pour $\beta = 5/7$. En revenant aux paramètres initiaux (a, b) , on peut achever l'analyse de la bifurcation en ajoutant l'arc de parabole $a = -\frac{49}{25}b^2$ en dessous de l'arc de parabole de la bifurcation de Hopf et qui donne une approximation de la courbe le long de laquelle le cycle limite instable disparaît par bifurcation homocline. Cette bifurcation de Bogdanov-Takens est dite souscritique.

Une analyse analogue du système

$$\begin{aligned} \dot{x} &= y \\ \dot{y} &= a + bx + x^2 + xy. \end{aligned}$$

montre l'existence d'une courbe de bifurcations pli (T_- et T_+ les deux branches de la courbe), un demi-axe le long duquel se produisent des bifurcations de Hopf surcritiques (H) et une courbe de bifurcations homoclines (P) faisant disparaître le cycle limite stable né de la bifurcation de Hopf. On obtient alors la partition de l'espace des paramètres représentée dans la figure suivante avec les notations introduites ci-dessus.



Index

- Bifurcation, 31
 - Bogdanov-Takens, 42
 - Col-noeud (Pli), 32
 - Fourche, 37
 - Homocline, 41
 - Hopf, 37
 - Pli de cycles limites, 40
 - Transcritique, 34
- Cauchy-Lipschitz (Théorème), 1
- Centre, 26
- Centre-foyer, 26
- Champs de vecteurs, 3
 - Champs différentiables, 4
 - Conjugaison, 5
 - Equivalence topologique, 5
- Codimension d'une bifurcation, 31
- Col, 26
- Col-noeud, 26
- Connexion homocline, 22
- Cycle limite, 7
- Déploiement universel, 31
- Ensembles ω -limite et α -limite, 6
- Espace des phases, 4
- Espaces stable, instable et centre, 15
- Flot, 4
 - Redressement (Théorème), 5
- Fonctions de réponse, 10
- Foyer, 26
- Gronwall (Lemme), 2
- Hartman-Grobman (Théorème), 23
- Intégrale première, 27
- Jacobienne, 20
- Logistique (croissance, équation), 10
- Lyapunov (Fonction de), 20
- Modèle
 - FitzHugh-Nagumo, 13
 - Hodgkin-Huxley, 12
 - Intègre-et-tire, 12
 - Kolmogorov, 9
 - Lorenz, 14
 - Lotka-Volterra, 8
 - May, 9
- Noeud, 26
- Orbite, 4
 - Orbite périodique, 7
 - Stable et asymptotiquement stable, 16
- Période et période minimale, 7
- Poincaré-Bendixson (Théorème), 28
- Poincaré-Lyapunov (Théorème), 17
- Point à secteur elliptique, 26
- Point de rebroussement ("Cusp"), 26
- Point fixe d'une application, 8
- Point Régulier, 4
- Point singulier, 4
 - Point hyperbolique, 20
 - Stabilité et stabilité asymptotique, 19
- Potentiel d'action, 11
- Premier retour
 - Application de premier retour, 8
 - Fonction temps de premier retour, 7
- Réductible au sens de Lyapunov, 18
- Régularité des solutions, 3
- Secteur hyperbolique/parabolique/elliptique, 26
- Section transverse, 4
- Sotomayor (Théorème), 33
- Stabilité structurelle, 15

- Systeme autonome, 3
- Systeme conservatif/dissipatif, 27
- Systeme hamiltonien, 27

- Variete centrale, 23
 - Reduction du flot, 23
- Varietes stable et instable, 21

Bibliographie

- [1] J.P. Françoise, *Oscillations en Biologie : Analyse qualitative et modèles* Springer, 2006.
- [2] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems and Bifurcations of Vector Fields*. Springer, 1983.
- [3] J. Hale, *Ordinary Differential Equations*. Dover, 2009.
- [4] P. Hartman, *Ordinary Differential Equations*. Classics in Applied Mathematics 38, SIAM, 1982.
- [5] Yu.A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*. 3rd edition, Springer, 2004.
- [6] J.D. Murray, *Mathematical Biology I and II*. 3rd edition, Springer, 2002.
- [7] S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*. Texts in Applied Mathematics, vol. 2, Springer, 1990.