

Biologie Mathématique et Modélisation (L3 - MIV)

Chapitre 1 : Equations Différentielles dans \mathbb{R}

Sandrine CHARLES et Christelle LOPES (15/05/2008)

1	Introduction	2
1.1	Un peu d'histoire	2
1.2	Un exemple simple en dynamique des populations : Malthus (1798)	3
2	Définitions	5
3	Existence et unicité des solutions	6
4	Rappels sur les méthodes de résolution analytique	9
4.1	Equations différentielles du premier ordre à variables séparables	9
4.2	Un exemple d'application en biologie : la croissance pondérale d'un organisme. 9	
4.3	Equations différentielles du premier ordre linéaires	11
4.3.1	Equation différentielle linéaire sans second membre (SSM)	11
4.3.2	Equation différentielle linéaire avec second membre (ASM)	12
4.4	Equation différentielle du premier ordre linéaire à coefficients constants	14
5	Construction graphique des solutions	15
6	Étude qualitative des équations autonomes	17
6.1	Points d'équilibre	18
6.2	Cas trivial : le cas linéaire	18
6.3	Cas non linéaire : stabilité locale d'un point d'équilibre	18
6.4	Portrait de phase - Classes d'équivalence topologiques	20
6.5	Construction des chroniques	23
7	Exemples d'application en Biologie	23
7.1	Verhulst	23
7.2	Michaelis Menten	27
7.3	Génétique	27

1 Introduction

1.1 Un peu d'histoire

La notion d'équation différentielle apparaît chez les mathématiciens à la fin du XVII^{ème} siècle. Encouragé par [Huygens](#) à étudier les mathématiques, [Leibniz](#) sera *l'inventeur* en **1686**, en même temps que [Newton](#), du *calcul différentiel et intégral* (*Nova methodus pro maximis et minimis*, 1684-86).

- A cette époque, les équations différentielles s'introduisent en mathématique par le biais de problèmes d'origine mécanique ou géométrique, comme par exemple :
 - Mouvement du pendule circulaire,
 - Problème du mouvement de deux corps s'attirant mutuellement suivant la loi de la gravitation Newtonnienne.
 - Problème de l'étude de mouvements de corps "élastiques" (tiges, ressorts, cordes vibrantes).
 - Problème de l'équation de la courbe (appelée chaînette) décrivant la forme prise par une corde, suspendue aux deux extrémités et soumise à son propre poids.
 - Vers 1700, beaucoup de ces problèmes étaient déjà partiellement ou totalement résolus et quelques méthodes de résolution mises au point. Ensuite, les mathématiciens se sont progressivement intéressés à des classes de plus en plus larges d'équations différentielles. Assez curieusement, les **équations différentielles linéaires à coefficients constants sans second membre**, qui apparaissent maintenant comme les plus simples, ne furent résolues qu'en 1739 par Euler. Il ne faut pas oublier que, pour les mathématiciens de cette époque, le maniement de la fonction exponentielle n'était pas encore familier.
- ➔ Dans la phase que nous venons de décrire, les mathématiciens s'attachent au **calcul effectif d'une solution**.
- Vers 1870 Fuchs, puis Poincaré, vont inaugurer un nouveau champ de recherche. Le calcul effectif des solutions est la plupart du temps impossible, mais on peut chercher à déduire de l'examen *a priori* de l'équation, les **propriétés** des solutions.
 - Enfin, le développement moderne des moyens de calcul ajoute à cette panoplie la possibilité de calculer *numériquement*, dans un temps raisonnable, des **solutions approchées** très précises d'équations différentielles ou d'explorer les propriétés que l'on peut attendre des solutions.

→ Dès le début du XX^{ième} siècle, les équations différentielles ont trouvé de nombreuses applications dans les Sciences de la Vie, lorsqu'est apparue la nécessité de relier le sujet biologique réel et la représentation qu'on en donne à travers un objet mathématique, que l'on appelle un *modèle mathématique*.

1.2 Un exemple simple en dynamique des populations : Malthus (1798)

La dynamique des populations est l'étude de la croissance d'une ou plusieurs populations, dans un environnement donné, qu'elles soient isolées ou en interactions les unes avec les autres.

Considérons une population isolée, dont on désigne l'effectif, la densité ou la biomasse au temps t par la variable $N(t)$. L'accroissement de cette population est alors fonction des naissances, des morts et des processus de migration des individus de la population vers ou depuis un autre environnement.

D'un point de vue plus formel, on peut écrire que l'accroissement de la population est régi par une équation du type :

$$\frac{dN(t)}{dt} = \text{naissances} - \text{morts} + \text{migration}$$

Bien que suggéré très tôt par Euler, on attribue cependant à Malthus (1798) le modèle le plus simple, proposé pour décrire l'évolution dans le temps d'une population isolée. Les hypothèses sous-jacentes au modèle de Malthus sont les suivantes :

1. Le processus de migration est négligé.
2. L'accroissement absolu de la population en termes d'effectif (respectivement densité ou biomasse) est supposé proportionnel à l'effectif (respectivement densité ou biomasse), et à la longueur de l'intervalle de temps, selon une échelle continue, pendant lequel on mesure cet accroissement.
3. Les individus de la population sont supposés isolés ou équivalents, *i.e.*, qu'on ne prend pas en compte ni d'interaction entre individus, ni de structure d'âge, ni de régulation de la croissance.
4. La taille de la population (en termes d'effectif, de densité ou de biomasse) est correctement représentée par sa moyenne.

La traduction directe de telles hypothèses revient à écrire :

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

Où $\Delta N(t)$ représente l'accroissement absolu de la population, Δt l'intervalle de temps pendant lequel on mesure l'accroissement, et r le coefficient de proportionnalité. En supposant que le raisonnement reste valable pour de petites variations de t , il vient :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \quad (1.1)$$

Ainsi, $r = \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt}$ représente le taux de croissance relatif (ou intrinsèque) de la population, que l'on appelle encore *taux de croissance malthusien*. Ce paramètre r intègre donc à la fois les naissances et les morts qui influencent la croissance de la population :

$$r = b - d \text{ avec } \begin{cases} b > 0 \text{ le taux de natalité naturelle de la population} \\ d > 0 \text{ le taux de mortalité naturelle de la population} \end{cases}$$

L'équation (1.1) correspond au modèle de Malthus, mieux connu sous le nom de *modèle exponentiel* ; nous verrons pourquoi au paragraphe 1.2.1.

Le modèle de Malthus a par exemple été utilisé pour décrire l'évolution de la taille de la population mondiale des années 1600 à nos jours. Les valeurs prédites pour les paramètres du modèle sont $N_0 \approx 10^{-3}$ (taille de la population au début du XVII^e siècle) et $b - d = 0.015 \text{ an}^{-1}$.

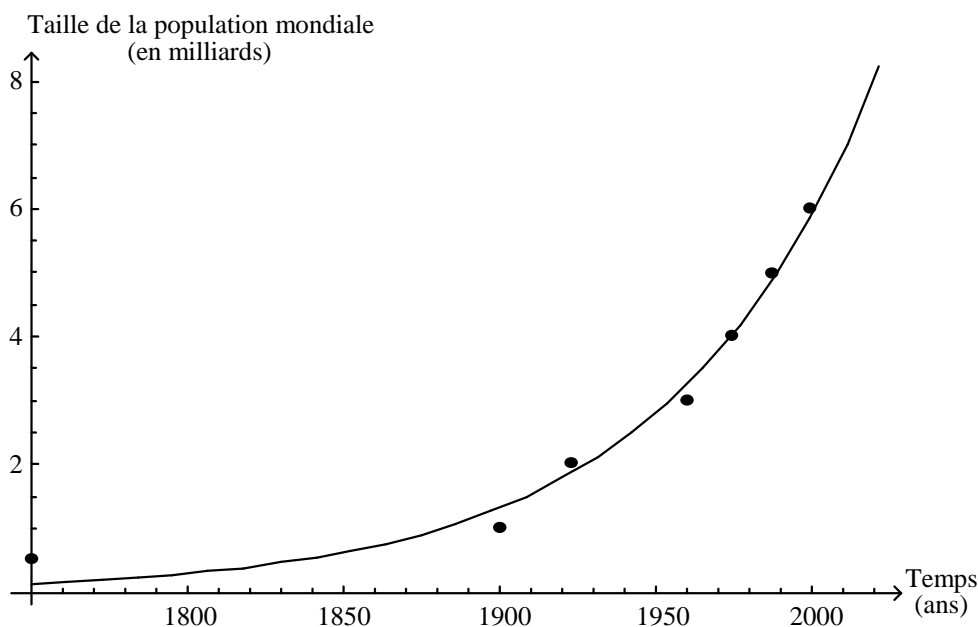


Figure 1 : Ajustement du modèle de Malthus sur un jeu de données représentant l'évolution de la taille mondiale de la population de 1600 à nos jours.

2 Définitions

Définition 1 :

On appelle **équation différentielle** une *relation* entre les valeurs de la variable t et les valeurs $x, \dot{x}, \ddot{x}, \dots, x^{(n)}$ d'une fonction inconnue $x(t)$ et de ses dérivées au point t .

On rappelle que :

- $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ désigne la dérivée première de la fonction x par rapport à sa variable t ;
- $\ddot{x} = \frac{d^2x}{dt^2}$ désigne la dérivée seconde de la fonction x par rapport à sa variable t ;
- $x^{(n)} = \frac{d^n x}{dt^n}$ désigne la dérivée n -ième de la fonction x par rapport à sa variable t .

On dit que l'équation différentielle est d'ordre n si elle contient la dérivée n -ième de x , et pas celles d'ordre supérieur :

- $(E_n) : F(t, x, \dot{x}, \ddot{x}, \dots, x^{(n)}) = 0$ est une équation différentielle d'ordre n
- $(E_1) : F(t, x, \dot{x}) = 0$ est une équation différentielle d'ordre 1

Définition 2 :

Une **solution** d'une équation différentielle est une fonction $x(t)$ continue et dérivable (jusqu'à l'ordre n pour une équation d'ordre n) dans un intervalle I donné, et telle que pour toute valeur t de I , les valeurs de $x(t)$ et de ses dérivées vérifient l'équation.

Par exemple, la fonction $x(t)$ est une solution de l'équation (E_1) si :

$$\forall t \in I, F\left(t, x(t), \frac{dx(t)}{dt}\right) = 0$$

Définitions 3 :

- La courbe représentative de la solution d'une équation différentielle est une **chronique** ou **courbe intégrale**.
- **Résoudre** ou **intégrer** une équation différentielle c'est trouver toutes ses solutions.

L'équation différentielle la plus simple est l'équation :

$$\dot{x} = \phi(t)$$

Remarques :

- Les solutions de cette équation sont les primitives de la fonction ϕ ; mais si pour une fonction ϕ continue nous savons que ces primitives existent, nous ne pouvons pas toujours en donner une expression simple à l'aide des fonctions élémentaires.
- Une équation différentielle admet une **infinité de solutions** (c'est le cas en particulier de l'équation $\dot{x} = \phi(t)$). Pour trouver **la solution particulière** du problème étudié, il faut tenir compte des conditions particulières (ou **conditions initiales**) que doit satisfaire la solution. Ainsi pour une équation du premier ordre comme (E_1) , la condition initiale sera en général que la solution prend la valeur x_0 en t_0 : $x(t_0) = x_0$.

Exemple :

Considérons l'équation $\dot{x} = \phi(t)$.

Soit $\Phi(t)$ une primitive de ϕ .

Les solutions de l'équation sont donc des fonctions $\Phi(t)$, et il n'existe qu'une seule solution particulière telle que $\Phi(t_0) = x_0$.

Application :

Soit $\dot{x} = t$. Alors $\phi(t) = t$ avec une primitive $\Phi(t) = \frac{t^2}{2}$.

Les solutions sont donc les fonctions $\frac{t^2}{2} + C$ avec $C \in \mathbb{R}$ une constante.

Pour chercher la solution particulière telle que $\Phi(t_0) = x_0$ on écrit :

$$\Phi(t_0) = x_0 \Leftrightarrow \frac{t_0^2}{2} + C = x_0 \Leftrightarrow C = x_0 - \frac{t_0^2}{2}$$

Ainsi, la solution particulière recherchée est la fonction définie par $\Phi_p(t) = \frac{t^2}{2} + x_0 - \frac{t_0^2}{2}$.

3 Existence et unicité des solutions

L'équation différentielle (E_1) : $F(t, x, \dot{x}) = 0$ sera souvent écrite de la manière suivante :

$$\dot{x}(t) = f(x(t), t) \text{ ou } \frac{dx(t)}{dt} = f(x(t), t)$$

Avec $f(x, t)$ une fonction réelle des variables réelles x (la variable d'état) et t (le temps), définie sur un domaine $D \subseteq \mathbb{R}^2$.

Théorème de Cauchy-Lipschitz local: Si f et $\frac{\partial f}{\partial x}$ sont continues dans un domaine ouvert $D' \subseteq D$ (D , domaine de définition de f), alors, $\forall (x_0, t_0) \in D'$, il existe $\varepsilon > 0$ tel que la solution $x(t)$ de l'équation (1) qui vérifie $x(t_0) = x_0$ est unique sur $]t_0 - \varepsilon ; t_0 + \varepsilon[$.

Exemple 1 :

Soit $\dot{x} = x - t$ avec $x(t_0) = x_0$.

$f(x, t) = x - t$ et $\frac{\partial f}{\partial x} = 1$ sont définies et continues dans \mathbb{R}^2 .

Pour rechercher la solution, on pose $u = x - t$; l'équation en u devient alors autonome :

$$x = u + t \Rightarrow \frac{dx}{dt} = \frac{du}{dt} + 1 \Rightarrow \frac{du}{dt} = u - 1$$

On procède par la méthode de séparation des variables :

$$\frac{du}{u-1} = dt$$

Et par intégration, on trouve la solution :

$$\ln |u(t) - 1| = t + C'$$

$$|u(t) - 1| = Ce^t$$

$$u(t) = 1 + Ce^t \Rightarrow x(t) = 1 + t + Ce^t \text{ avec } C \in \mathbb{R}$$

On détermine la constante C à partir de la condition initiale, d'où :

$$x(t_0) = x_0 = 1 + t_0 + Ce^{t_0}$$

$$C = e^{-t_0} (x_0 - 1 - t_0)$$

$$x(t) = 1 + t + (x_0 - 1 - t_0) e^{t-t_0}$$

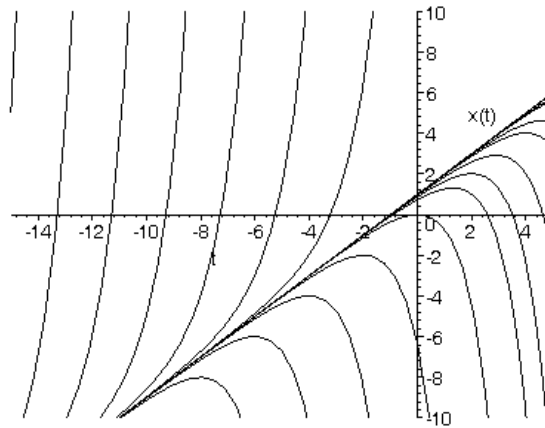


Figure 2 : Chroniques de l'EDO $\dot{x} = x - t$ pour diverses conditions initiales.

Exemple 2 :

Considérons l'équation $\dot{x} = \frac{x}{t+1}$.

Dans ce cas, $f(x, t) = \frac{x}{t+1}$ et $\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{1}{t+1}$ sont non définies et discontinues en $t = -1$. Comme précédemment, par la méthode de séparation des variables, on trouve :

$$\frac{dx}{x} = \frac{dt}{t+1}$$

$$\ln|x| = \ln|t+1| + C'$$

$$x(t) = C(t+1) \text{ où } C \text{ est déterminée par la condition initiale : } C \in \mathbb{R}.$$

Ainsi, $\forall C \in \mathbb{R}$, toutes les solutions passent par le point $(-1, 0)$, il n'y a donc pas unicité, précisément au point où il y a discontinuité de f et de $\frac{\partial f}{\partial x}$.

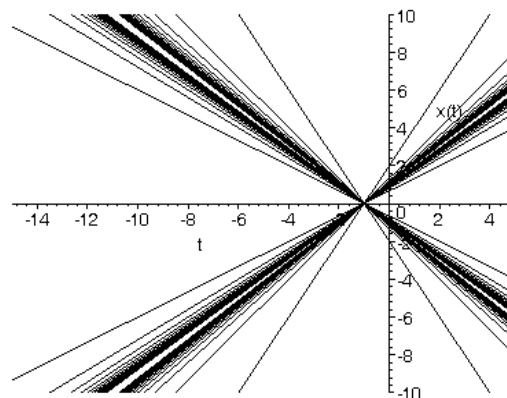


Figure 3 : Chroniques de l'EDO $\dot{x} = x/(t+1)$.

Remarque : Lorsque le théorème de Cauchy-Lipchitz local est vérifié, les solutions de l'équation différentielle considérée ne se coupent jamais dans le domaine D' .

4 Rappels sur les méthodes de résolution analytique

4.1 Equations différentielles du premier ordre à variables séparables

Cf. exemple précédent.

La forme générale de ces équations est :

$$\dot{x} = g(t)h(x) \Leftrightarrow \frac{dx}{h(x)} = g(t)h(x)$$

Ainsi, on peut écrire $\frac{dx}{h(x)} = g(t) dt$, ce qui revient à calculer deux primitives :

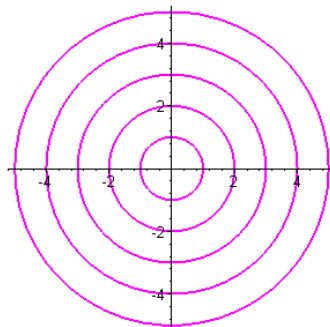
$$\int \frac{dx}{h(x)} = \int g(t) dt \Leftrightarrow H(x) = G(t) + C \text{ avec } C \in \mathbb{R} \text{ une constante}$$

Exemple : Résoudre l'équation $\dot{x} = -\frac{t}{x}$

$$\begin{aligned} \dot{x} = -\frac{t}{x} &\Leftrightarrow x dx = -t dt \\ \frac{x^2}{2} = \frac{t^2}{2} + C &\Leftrightarrow x^2 + t^2 = K \end{aligned}$$

Les courbes intégrales sont donc des cercles de centres 0 et de rayon \sqrt{K} .

La représentation de plusieurs courbes intégrales, pour différentes valeurs de K , conduit à des cercles concentriques :



$$K = 1, 2, 3, 4, 5$$

4.2 Un exemple d'application en biologie : la croissance pondérale d'un organisme

La croissance pondérale de l'organisme peut être décrite à l'aide l'équation suivante :

$$\frac{dp}{dt} = \underbrace{kp}_{\text{croissance}} - \underbrace{\alpha p^2}_{\text{ralentissement}} \quad (\text{II})$$

Cette équation est aussi à variables séparables :

$$\frac{dp}{dt} = p(k - \alpha p) \Leftrightarrow \frac{dp}{p(k - \alpha p)} = dt$$

Pour intégrer l'équation, il faut alors faire une décomposition en éléments simples :

$$\frac{1}{p(k - \alpha p)} = \frac{1}{kp} + \frac{\alpha}{k(k - \alpha p)}$$

Ainsi :

$$\int \frac{dp}{p(k - \alpha p)} = \frac{1}{k} \int \frac{dp}{p} + \frac{\alpha}{k} \int \frac{dp}{k - \alpha p} = \int dt$$

$$\ln p - \ln(k - \alpha p) = kt + C$$

$$\frac{p}{k - \alpha p} = C e^{kt}$$

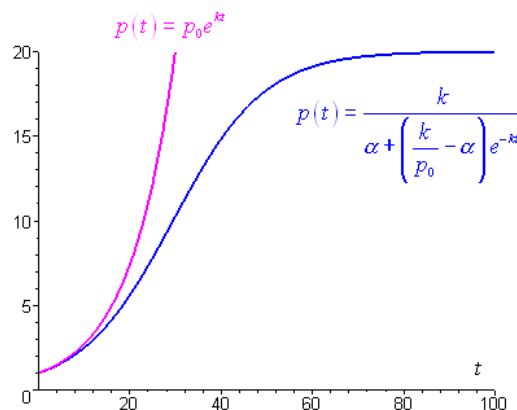
On obtient finalement :

$$p(t) = \frac{k}{\alpha + \left(\frac{k}{p_0} - \alpha \right) e^{-kt}}$$

Une rapide étude de cette fonction permet de voir que :

$$p(0) = p_0 \text{ (ce que l'on attendait) et } \lim_{t \rightarrow +\infty} p(t) = \frac{k}{\alpha}$$

Enfin, par un raisonnement simple, on montre que pour des temps petits (proches de $t = 0$), on a $p(t) \simeq p_0 e^{kt}$. Ceci signifie que les courbes rose et bleue sont confondues pour des valeurs de t faibles.



4.3 Equations différentielles du premier ordre linéaires

Une équation différentielle **linéaire** d'ordre 1 est de la forme $\dot{x} + g(t)x = h(t)$.

On parle d'équation différentielle linéaire d'ordre 1 **sans second membre** si $h(t) = 0$ (**SSM**).

On parle d'équation différentielle linéaire d'ordre 1 **avec second membre** si $h(t) \neq 0$ (**ASM**).

La fonction $h(t)$ est le **second membre** de l'équation. L'équation SSM est encore appelée **équation homogène**.

4.3.1 Equation différentielle linéaire sans second membre (SSM)

Nous considérons dans ce paragraphe des équations de la forme :

$$(E_0) : \dot{x} + g(t)x = 0$$

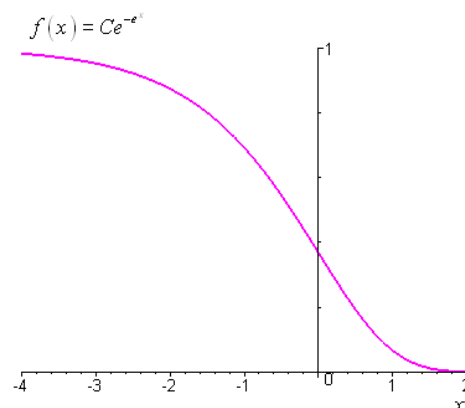
Ces équations **SSM** sont à *variables séparables* et aisément intégrables sous réserve de pouvoir calculer la primitive de la fonction g :

$$\begin{aligned} \dot{x} + g(t)x = 0 &\Leftrightarrow \frac{dx}{x} = -g(t) dt \\ &\Leftrightarrow \ln|x| = -G(t) + C \\ &\Leftrightarrow x(t) = Ke^{-G(t)} \end{aligned}$$

Exemple : Résoudre l'équation $\dot{x} + e^t x = 0$

$$\begin{aligned} \dot{x} + e^t x = 0 &\Leftrightarrow \frac{dx}{dt} = -xe^t \\ &\Leftrightarrow \frac{dx}{x} = -e^t dt \Leftrightarrow \ln|x| = -e^t + C \\ &\Leftrightarrow x(t) = Ke^{-e^t} \end{aligned}$$

Représentation de la solution particulière correspondant à $K = 1$:



4.3.2 Equation différentielle linéaire avec second membre (ASM)

Nous considérons dans ce paragraphe des équations de la forme :

$$(E) : \dot{x} + g(t)x = h(t)$$

Ces équations **ASM** se résolvent en deux temps :

(1) On intègre d'abord l'équation SSM pour obtenir : $x_1(t) = Ke^{-G(t)}$

(2) On résout l'équation ASM, soit en recherchant une solution particulière x_p de (E), soit en utilisant la méthode de variation de la constante.

Recherche d'une solution particulière

Supposons que l'on dispose d'une solution particulière x_p de (E), alors la solution générale de (E) est la fonction définie par $x = x_1 + x_p = Ke^{-G(t)} + x_p$.

Vérification :

Soit $x = x_1 + x_p = Ke^{-G(t)} + x_p$. Montrons qu'une telle fonction est bien solution de (E).

x_p est une solution particulière de (E), elle vérifie donc $\dot{x}_p + g(t)x_p = h(t)$.

Par ailleurs, $\dot{x} = -Kg(t)e^{-G(t)} + \dot{x}_p$, donc :

$$\begin{aligned} \dot{x} + g(t)x &= -Kg(t)e^{-G(t)} + \dot{x}_p + g(t)[Ke^{-G(t)} + x_p] \\ &= -Kg(t)e^{-G(t)} + Kg(t)e^{-G(t)} + \dot{x}_p + g(t)x_p \\ &= \dot{x}_p + g(t)x_p \\ &= h(t) \end{aligned}$$

$x = x_1 + x_p = Ke^{-G(t)} + x_p$ est bien solution de (E).

Cette méthode repose entièrement sur la connaissance de x_p qui n'est pas toujours facile à obtenir. La méthode de variation de la constante est par contre beaucoup plus générale.

Méthode de variation de la constante

On utilise cette technique lorsqu'on ne peut pas trouver de solution particulière de (E). On résout dans ce cas l'équation SSM qui fournit $x_1 = Ke^{-G(t)}$.

On rappelle que (E) s'écrit $\dot{x} + g(t)x = h(t)$.

On prend alors comme fonction inconnue $\frac{x}{x_1}$, ce qui revient à faire de K , qui était constante

pour l'équation SSM, une fonction inconnue de (E).

Autrement dit, on fait *varier la constante*.

En posant dans (E), $x = K(t)e^{-G(t)}$, on obtient :

$$\begin{aligned} \dot{x} + g(t)x &= h(t) \\ \Leftrightarrow \dot{K}(t)e^{-G(t)} - g(t)K(t)e^{-G(t)} + g(t)K(t)e^{-G(t)} &= h(t) \\ \Leftrightarrow \dot{K}(t)e^{-G(t)} &= h(t) \\ \Leftrightarrow \dot{K}(t) &= h(t)e^{G(t)} \end{aligned}$$

Ainsi, par intégration et sous réserve que l'on puisse calculer une primitive de $h(t)e^{G(t)}$, on obtient :

$$K(t) = \int h(t)e^{G(t)} dt$$

Finalement, la solution générale de l'équation différentielle (E) s'écrit :

$$x(t) = e^{-G(t)} \int h(t)e^{G(t)} dt$$

Exemple : Résoudre l'équation $\dot{x} - \frac{x}{t} = t^2$

- On résout d'abord l'équation SSM : $\dot{x} - \frac{x}{t} = 0$.

$$\dot{x} - \frac{x}{t} = 0 \Leftrightarrow \frac{dx}{dt} = \frac{x}{t} \Leftrightarrow \frac{dx}{x} = \frac{dt}{t}$$

$$\text{Il vient } \ln|x| = \ln|t| + C_1 \Leftrightarrow x_1 = Ct$$

- On utilise ensuite la méthode de variation de la constante en cherchant x sous la forme $x = C(t)t$.

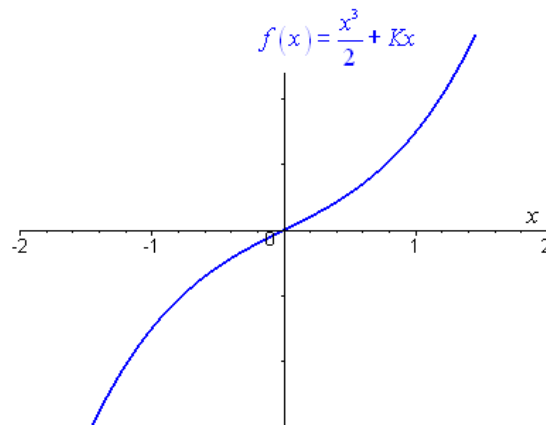
$$\dot{x} = \dot{C}(t)t + C(t)$$

$$\dot{x} - \frac{x}{t} = t^2 \Leftrightarrow \dot{C}(t)t + C(t) - \frac{C(t)t}{t} = t^2 \Leftrightarrow \dot{C}(t) = t$$

$$\text{Ainsi, on obtient } C(t) = \frac{t^2}{2} + K$$

- On conclut que la solution générale de (E) est : $x(t) = \frac{t^3}{2} + Kt$.

Représentation graphique de la solution $x(t) = \frac{t^3}{2} + Kt$ pour $K = 1$:



4.4 Equation différentielle du premier ordre linéaire à coefficients constants

Nous considérons cette fois-ci des équations différentielles du premier ordre linéaires et à coefficients constants, c'est-à-dire de la forme :

$$(E) : \dot{x} + ax = h(t) \text{ avec } a \in \mathbb{R} \text{ une constante.}$$

Ce cas est un cas particulier des équations différentielles linéaires du premier ordre avec $g(t) = a$.

Ainsi, après avoir résolu l'équation SSM, la méthode précédente s'applique, soit avec recherche d'une solution particulière, soit par variation de la constante.

Cependant, avec les équations différentielles du premier ordre linéaires et à coefficients constants, la solution particulière x_p s'obtient parfois simplement :

- Si $h(t) = P(t)$ un polynôme de degré n , alors $x_p = Q(t)$ un polynôme de degré n ;
- Si $h(t) = e^{mt} P(t)$, alors on pose $x_p = e^{mt} z$, et z devient la fonction inconnue de l'équation différentielle $\dot{z} + (a + m)z = P(t)$: on est ramené au cas précédent.

Exemple : Résoudre l'équation $\dot{x} - 2x = t^3 + 1$

- On résout d'abord l'équation SSM : $\dot{x} - 2x = 0$:

$$\dot{x} - 2x = 0 \Leftrightarrow \frac{dx}{dt} = 2x \Leftrightarrow \frac{dx}{x} = 2dt$$

$$\text{Ainsi } \ln|x| = 2t + C_1 \Leftrightarrow x_1 = Ce^{2t}$$

- On cherche ensuite une solution particulière de (E).

Posons $x_p = \alpha t^3 + \beta t^2 + \gamma t + \delta$ où $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ sont à déterminer pour que x_p vérifie (E) :

$$\dot{x}_p = 3\alpha t^2 + 2\beta t + \gamma$$

$$\begin{aligned} \dot{x}_p - 2x_p &= 3\alpha t^2 + 2\beta t + \gamma - 2(\alpha t^3 + \beta t^2 + \gamma t + \delta) \\ &= -2\alpha t^3 + (3\alpha - 2\beta)t^2 + (2\beta - 2\gamma)t + \gamma - 2\delta \end{aligned}$$

Par identification, il vient :

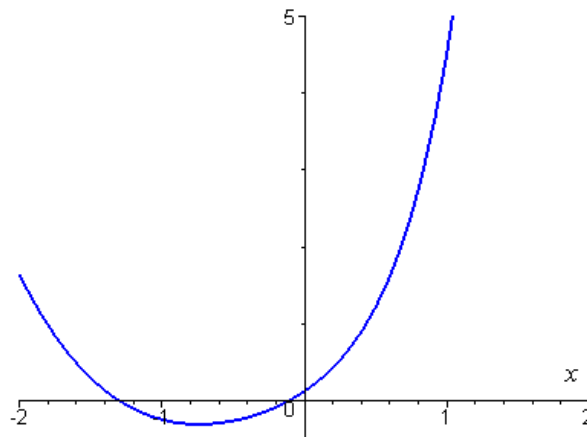
$$\begin{cases} -2\alpha = 1 \\ 3\alpha - 2\beta = 0 \\ 2\beta - 2\gamma = 0 \\ \gamma - 2\delta = 1 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \alpha = -1/2 \\ \beta = -3/4 \\ \gamma = -3/4 \\ \delta = -7/8 \end{cases}$$

Par conséquent, $x_p = -\frac{1}{2}t^3 - \frac{3}{4}t^2 - \frac{3}{4}t - \frac{7}{8}$.

On conclut sur la solution générale de (E) : $x(t) = x_1 + x_p = x_p = -\frac{1}{2}t^3 - \frac{3}{4}t^2 - \frac{3}{4}t - \frac{7}{8} + Ce^{2t}$.

Représentation graphique de la solution pour $C = 1$:

$$f(x) = -\frac{1}{2}x^3 - \frac{3}{4}x^2 - \frac{3}{4}x - \frac{7}{8} + e^{2x}$$



5 Construction graphique des solutions

Sous réserve que le *théorème de Cauchy-Lipchitz local* est vérifié, en tout point (t, x) de D' , il ne passe qu'une seule trajectoire pour une condition initiale donnée. La valeur de la fonction f (donc de \dot{x}) en un point quelconque (t, x) est alors égale à la pente de la tangente à la trajectoire en ce point.

Définition : On appelle **isocline de pente** K ($K \in \mathbb{Z}$) l'ensemble des points du plan (t, x) où la trajectoire admet une tangente de pente égale à K . L'équation définissant une isocline K est donc :

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

L'isocline nulle ($K=0$) correspond aux points du plan où la trajectoire est tangente à l'horizontale ;

L'isocline 1 correspond aux points du plan où la trajectoire est tangente à une direction parallèle à la première bissectrice.

Exemple :

Soit $\dot{x} = x^2 - t$.

Les isoclines de pente K ont pour équation $x^2 - t = K$, ce sont des paraboles passant par les points $(-K, 0)$ et $(0, \pm\sqrt{K})$.

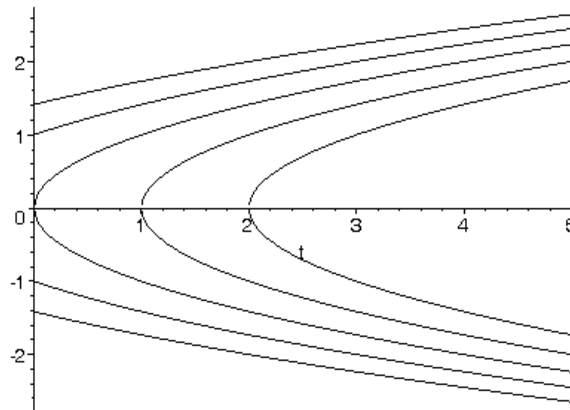


Figure 4 : Isoclines de pente K de l'équation $\dot{x} = x^2 - t$, pour $K \in [-2, 2]$.

Il est utile de tracer diverses isoclines de pente -2, -1, 0, 1, 2,...

À partir de ces isoclines, on peut alors en déduire l'allure des trajectoires comme suit :

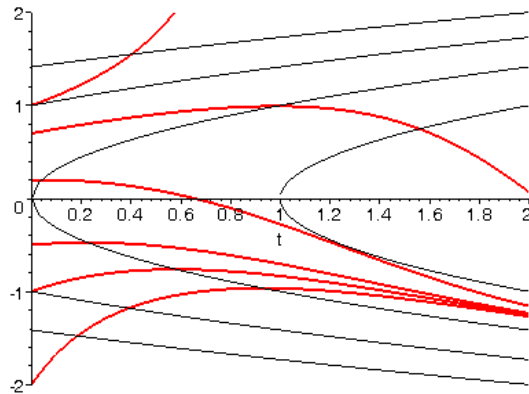


Figure 5 : Chroniques de l'EDO $\dot{x} = x^2 - t$.

6 Étude qualitative des équations autonomes

Il s'agit ici de l'étude *qualitative* de EDO, i.e. qu'on l'on en cherche une représentation graphique mais pas une solution explicite.

La forme générale d'une équation autonome est la suivante :

$$\dot{x} = f(x) \text{ avec } x(t) \in I \subseteq \mathbb{R} \text{ et } t \in \mathbb{R}.$$

Les solutions d'une équation autonome se déduisent toutes les unes des autres par translation.

En effet, \forall la constante φ , si $\gamma(t)$ est solution, il en est de même de $\delta(t) = \gamma(t + \varphi)$ car :

$$\underset{\substack{\delta(t) \\ \text{car on dérive / } t}}{\dot{\delta}(t)} \stackrel{\equiv}{=} \underset{\substack{\gamma(t+\varphi) \\ \text{car } \gamma(t+\varphi) = \delta(t)}}{\dot{\gamma}(t+\varphi)} = f(\gamma(t+\varphi)) \stackrel{\equiv}{=} f(\delta(t))$$

La courbe solution $x = \gamma(t)$ s'obtient donc par translation de la courbe solution $x = \delta(t)$ d'une quantité φ dans la direction des temps positifs.

Exemple :

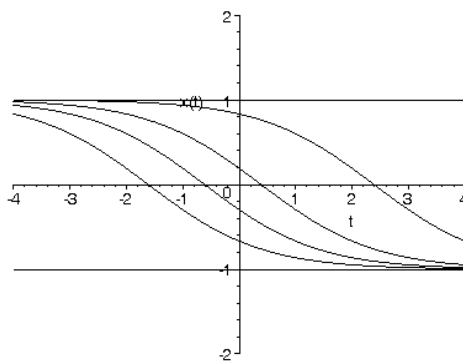


Figure 6 : Chroniques de l'équation $\dot{x} = \frac{1}{2}(x^2 - 1)$.

La figure 6 montre bien que toutes les solutions se déduisent les unes des autres par translation le long de l'axe du temps. La conséquence principale de cette propriété, c'est que les solutions d'une équation autonome ne se coupent jamais.

Remarque : les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipchitz sont vérifiées.

6.1 Points d'équilibre

Définition :

On appelle **point d'équilibre**, une solution constante $x^* = x(t)$ c'est-à-dire qui vérifie $\dot{x} = f(x^*) = 0$.

Exemple :

Soit $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3)$. Les points d'équilibre sont solution de $(x^2 - 4)(x - 3) = 0$, c'est-à-dire $x_1^* = -2$, $x_2^* = 2$ et $x_3^* = 3$.

6.2 Cas trivial : le cas linéaire

$\dot{x} = \lambda x$ avec $\lambda \in \mathbb{R}$. On voit immédiatement que le seul point d'équilibre est $x^* = 0$. Par ailleurs $x(t) = x_0 e^{\lambda t}$, donc on voit que :

- Si $\lambda < 0$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ quelle que soit la condition initiale x_0 ; on dit que le point d'équilibre est globalement asymptotiquement stable.
- Si $\lambda > 0$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = +\infty$; on dit que le point d'équilibre est instable.
- Si $\lambda = 0$, alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x_0$; on dit que le point d'équilibre est neutralement stable, i.e. qu'on ne s'éloigne ni on ne s'approche de x^* lorsque t tend vers l'infini.

6.3 Cas non linéaire : stabilité locale d'un point d'équilibre

Soit x^* un point d'équilibre de l'équation $\dot{x} = f(x)$. L'étude de la stabilité locale de x^* a pour but de déterminer si, partant d'une condition initiale voisine de x^* , la trajectoire s'approche ou s'éloigne de x^* lorsque t augmente.

On procède au changement de variable $u = x - x^*$, où la variable u , dite **variable locale**, est supposée petite :

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

Comme on s'est placé dans le voisinage de x^* , on procède à un développement en série de Taylor à l'ordre 1 (terme linéaire seulement) de la fonction f :

$$\dot{u} = f(x^*) + \left. \frac{df}{dx} \right|_{x=x^*} (x - x^*) + o(x - x^*)$$

Géométriquement, cela revient à approcher la fonction f entre x et x^* par une droite.

Tenant compte du fait que x^* est point d'équilibre ($f(x^*) = 0$), on obtient finalement :

$$\dot{u} \approx \lambda^* u \text{ avec } \lambda^* = \left. \frac{df}{dx} \right|_{x=x^*}$$

Cette équation différentielle est linéaire par rapport à u ; on dit que l'équation différentielle $\dot{x} = f(x)$ a été **linéarisée** au voisinage du point d'équilibre.

La solution de cette équation différentielle en u est $u(t) = u_0 e^{\lambda^* t}$.

On distingue alors trois cas :

- $\lambda^* < 0$ alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = 0$, c'est-à-dire $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$. On dit que le point d'équilibre est **localement asymptotiquement stable**.
- $\lambda^* > 0$ alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = +\infty$. Dans ce cas, la trajectoire s'éloigne de x^* , on dit qu'il est **instable**.
- $\lambda^* = 0$ la linéarisation ne permet pas de conclure, on dit que x^* est **non hyperbolique**. Il faut dans ce cas soit utiliser les propriétés de la fonction f pour savoir ce qui se passe au voisinage de x^* , soit développer à l'ordre 2 au voisinage de x^* .

Exemple :

Reprenons l'équation de l'exemple précédent : $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3) = x^3 - 3x^2 - 4x + 12 = f(x)$.

Les points d'équilibre sont : $x_1^* = -2$, $x_2^* = 2$ et $x_3^* = 3$.

La linéarisation conduit à :

$$\dot{u} = \lambda u \text{ avec } \lambda = 3x^2 - 6x - 4 \left(\lambda = \frac{\partial f}{\partial x} \right)$$

En $x_1^* = -2$, $\lambda^* = 20 > 0$, le point d'équilibre x_1^* est donc instable.

En $x_2^* = 2$, $\lambda^* = -4 < 0$, le point d'équilibre x_2^* est donc stable.

En $x_3^* = 3$, $\lambda^* = 5 > 0$, le point d'équilibre x_3^* est donc instable.

6.4 Portrait de phase - Classes d'équivalence topologiques

En dehors des points d'équilibre, la variable x est une fonction soit croissante soit décroissante du temps. Si $\dot{x} > 0$ (respectivement $\dot{x} < 0$), c'est-à-dire $f(x) > 0$ (respectivement $f(x) < 0$), alors la variable x croît (respectivement décroît) avec t .

Cette information peut être représentée sur l'axe des x seulement, plutôt que dans le plan (t, x) . Si $f(x) \neq 0$, en dehors des x^* , pour $x \in [a, b]$ alors le sens de variation de x est représenté par une flèche :

- orientée vers la droite si $\dot{x} > 0$:



- orientée vers la gauche si $\dot{x} < 0$

Quand $f(x) = 0$, les solutions $x(t) = x^*$ sont représentées par les points $x = x^*$. Cette représentation géométrique est appelée **portrait de phase**.

Le portrait de phase se construit donc à l'aide de l'étude du signe de la fonction $f(x)$.

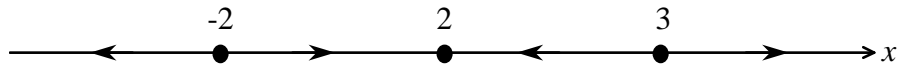
Exemple :

Reprenons l'exemple précédent avec $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3)$. Les points d'équilibre sont $x_1^* = -2$ instable, $x_2^* = 2$ stable et $x_3^* = 3$ instable.

L'étude du signe de $f(x) = (x^2 - 4)(x - 3)$ conduit à l'élaboration du tableau suivant :

x	$-\infty$	-2	2	3	$+\infty$
$x^2 - 4$	+	0	-	0	+
$x - 3$	-	-	-	0	+
$\dot{x} = f(x)$	-	0	+	0	-

Ce tableau permet alors de construire le portrait de phase :



On retrouve la nature des points d'équilibre.

On peut aussi arriver au portrait de phase en construisant la courbe représentative de la

fonction $f(x) = (x^2 - 4)(x - 3)$:

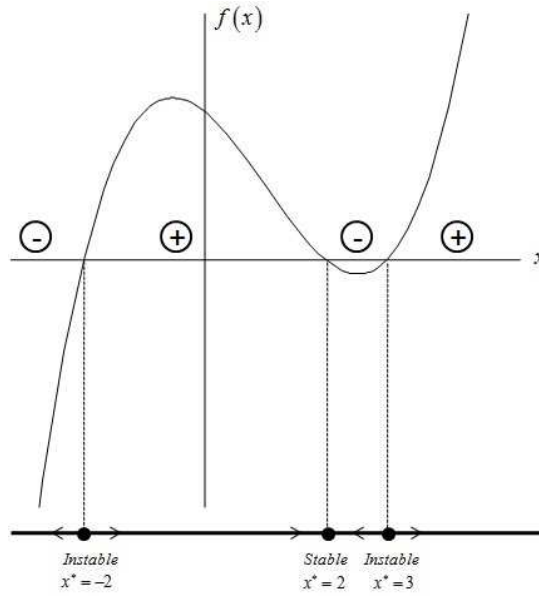


Figure 7 : Portrait de phase de l'équation $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3) = f(x)$, à partir de l'étude du signe de la fonction $f(x)$.

Si $x(t)$ ne correspond pas à un point d'équilibre, c'est une fonction soit croissance soit décroissante. Ainsi, pour un nombre donné de points d'équilibre il ne peut y avoir qu'un nombre fini de portrait de phase «différents», c'est-à-dire avec des trajectoires différentes entre les points d'équilibre. Prenons l'exemple d'un point d'équilibre unique $x^* = c$:

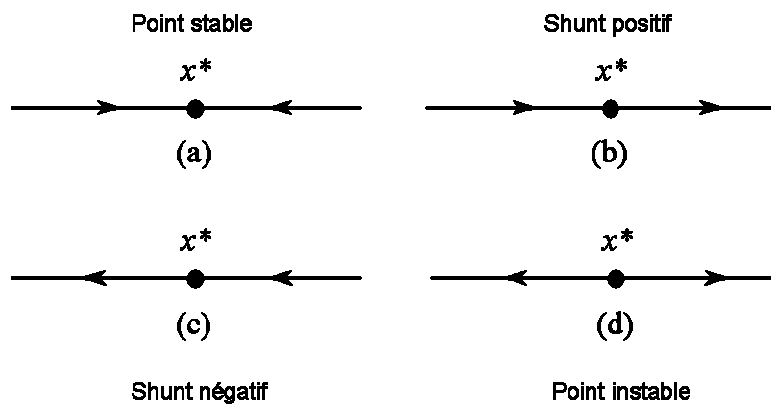


Figure 8 : Voici les quatre portraits de phase possibles associés à une équation différentielle avec un seul point d'équilibre. Le point d'équilibre c est défini comme un point attractant stable (a), un shunt positif (b), un shunt négatif (c) ou un point répulsif instable (d).

Exemple :

Soit l'EDO $\dot{x} = x^2 \cdot \forall x, \dot{x} > 0$; il s'agit d'un shunt positif correspondant au portrait de phase de la Figure 8(b).

D'après la Figure 8, pour $x < c$, $f(x)$ peut être soit positive, soit négative ; de même pour $x > c$. Pour un point d'équilibre donné, seul un des quatre portraits de phase de la Figure 8 est donc possible. Ceci signifie que le comportement qualitatif de toute équation différentielle avec un unique point d'équilibre correspond à l'un des quatre portraits de phase de la Figure 8.

Dans \mathbb{R} , on parle donc de 4 *classes d'équivalence topologique* pour les EDO.

Exemple :

Les équations $\dot{x} = x$, $\dot{x} = x^3$, $\dot{x} = x - a$, $\dot{x} = (x - a)^3$, $\dot{x} = \sinh(x)$ et $\dot{x} = \sinh(x - a)$ correspondent toutes au portrait de phase de la Figure 8(d) pour $x = 0$ ou $x = a$.

Ce raisonnement reste valable quel que soit le nombre de point d'équilibre de l'équation, c'est-à-dire que le comportement qualitatif de la solution $x(t)$ au voisinage de n'importe lequel de ses points d'équilibre est un de ceux illustrés par la Figure 8.

On dit que le comportement de la solution $x(t)$ détermine la **nature** du (ou des) point d'équilibre x^* , nature que l'on décrit à l'aide de la terminologie suivante : point attractant (ou attractif, ou encore stable), shunt positif, shunt négatif ou point répulsif (ou instable).

En conséquence, le portrait de phase d'une équation différentielle quelconque est entièrement déterminé par la nature de ses points d'équilibre. On donne alors la définition suivante.

Définition :

Deux équations différentielles de la forme $\dot{x} = f(x)$ sont **qualitativement équivalentes** (on dit aussi appartiennent à la même classe d'équivalence topologique) si elles ont le même nombre de points d'équilibre, de même nature et agencés dans le même ordre le long du portrait de phase.

6.5 Construction des chroniques

La connaissance du portrait de phase et de la nature des points d'équilibre permet de construire rapidement l'allure des chroniques (courbes $x = f(t)$).

Exemple :

Reprenons pour le finir l'exemple avec $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3)$. Les chroniques ont l'allure suivante :

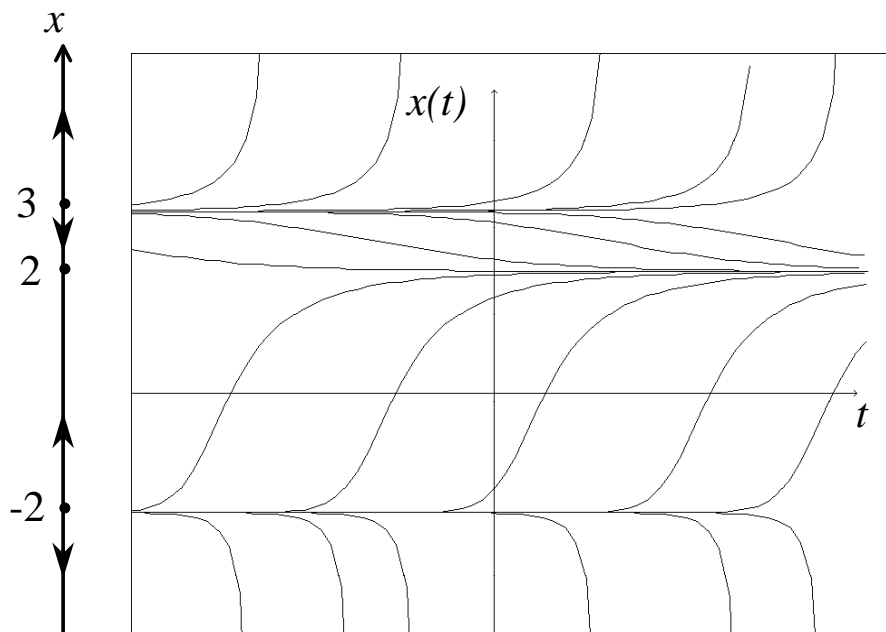


Figure 9 : Chroniques et portrait de phase de l'équation $\dot{x} = (x^2 - 4)(x - 3)$.

7 Exemples d'application en Biologie

7.1 Verhulst (1838)¹

Même si le modèle de Malthus est parfois utilisé pour décrire certains phénomènes biologiques, il n'en reste pas moins biologiquement irréaliste, à cause du fait qu'il prédit une croissance de type exponentielle dans le cas où $r > 0$, *i.e.*, une croissance sans aucune limitation. Des modèles alternatifs ont donc été proposés, introduisant en particulier un processus d'auto-régulation de la population.

La première idée qui a émergé pour prendre en compte un phénomène de régulation de la croissance des populations, est celle de faire varier le taux de croissance en fonction de la

¹ http://fr.wikipedia.org/wiki/Pierre_Fran%C3%A7ois_Verhulst

taille de la population. En clair, plus la taille de la population est élevée moins la croissance va être rapide.

C'est sur cette idée qu'est fondé le modèle de Verhulst, ou modèle logistique, dont l'objectif est de modéliser la croissance d'une population qui se stabilise au cours du temps.

Ce modèle permet ainsi de prendre en compte des phénomènes de densité-dépendance, *i.e.* le taux de natalité (b) et de mortalité (d), et donc r , dépendent de n :

$$b(n) = b_0 - \beta n : \text{on suppose que la natalité diminue en fonction de } n ; b_0 > 0.$$

$$d(n) = d_0 + \alpha n : \text{on suppose que la mortalité augmente en fonction de } n ; d_0 > 0.$$

On suppose par ailleurs que $b_0 > d_0$, c'est-à-dire que lorsque n est petit il y a effectivement croissance : $b(n) - d(n) \approx b_0 - d_0 > 0$.

Ainsi, le modèle exponentiel se réécrit de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \dot{n} &= b(n)n - d(n)n \\ &= (b_0 - \beta n)n - (d_0 + \alpha n)n \\ &= (b_0 - d_0)n - (\alpha + \beta)n^2 \\ &= (b_0 - d_0)n \left[1 - \frac{\alpha + \beta}{b_0 - d_0} n \right] \end{aligned}$$

Si on pose $r = b_0 - d_0 > 0$ et $K = \frac{b_0 - d_0}{\alpha + \beta} > 0$, il vient :

$$\dot{n} = rn \left(1 - \frac{n}{K} \right)$$

C'est l'équation (ou modèle) logistique, dit modèle de Verhulst.

r représente la **taux de croissance intrinsèque** de la population à basse densité ;

K représente la **capacité limite** de la population.

Pourquoi donne-t-on cette interprétation aux paramètres ?

Il est aisé de montrer, par la méthode de séparation des variables, que la solution explicite de l'équation logistique est :

$$n(t) = \frac{Kn_0}{n_0 + (K - n_0)e^{-rt}} \text{ avec } n_0 = n(t=0)$$

Lorsque $t \rightarrow \infty$, $e^{-rt} \rightarrow 0$ et donc $n(t) \rightarrow K$, d'où le nom de capacité limite ;

Si n_0 est petit (*i.e.*, on est en début de croissance), $n(t) \approx n_0 e^{rt}$; la population croît exponentiellement avec un taux de croissance égal à r .

Mais l'équation logistique peut également se décomposer de la façon suivante :

$$\dot{n} = \underbrace{rn}_{\substack{\text{croissance} \\ \text{exponentielle}}} - \underbrace{\frac{rn^2}{K}}_{\substack{\text{Compétition} \\ \text{intra-spécifique}}}$$

Le terme de **compétition intra-spécifique** (dit terme de compétition de Verhulst) est précisément le terme qui permet de réguler la croissance de la population.

• Recherche des points d'équilibre

$$\dot{n} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) = 0 \Leftrightarrow n_1^* = 0 \quad \text{ou} \quad n_2^* = K$$

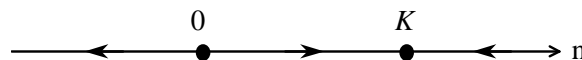
• Étude de stabilité locale (linéarisation)

$$f(n) = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) \Rightarrow \frac{df}{dn} = r \left(1 - 2\frac{n}{K}\right)$$

$$\left. \frac{df}{dn} \right|_{n_1^*=0} = r > 0 \Rightarrow n_1^* = 0 \quad \text{instable} \qquad \left. \frac{df}{dn} \right|_{n_2^*=K} = -r < 0 \Rightarrow n_2^* = K \quad \text{stable}$$

• Portrait de phase

$f(n) = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right)$ est un polynôme du second degré en n ; il est du signe de son premier coefficient (ici $-\frac{r}{K} < 0$) à l'extérieur des racines : $\dot{n} > 0$ pour $n \in [0, K]$.



• Allure des chroniques

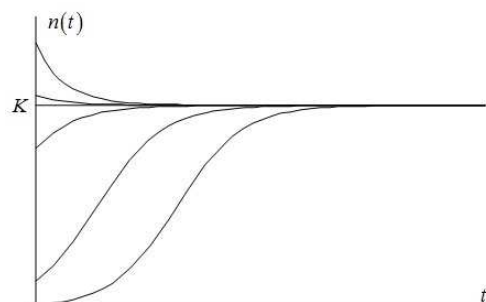


Figure 10 : Chroniques de l'équation logistique (2) pour $r = 0.0344$, $K = 762.54$, et différentes conditions initiales (n_0).

Recherche du point d'inflexion

Le point d'inflexion de la courbe $n(t)$ est solution de $\frac{d^2n}{dt^2} = 0$.

$$\text{Or } \frac{dn}{dt} = f(n) \text{ donc } \frac{d^2n}{dt^2} = \frac{d}{dt} \left(\frac{dn}{dt} \right) = \frac{d}{dt} [f(n)] = \frac{df}{dn} \cdot \frac{dn}{dt}$$

Donc $\frac{d^2n}{dt^2} = 0 \Leftrightarrow \frac{df}{dn} = 0$ puisque l'on cherche un point qui n'est pas point d'équilibre, *i.e.*, pour lesquels $f(n) \neq 0$.

$$f(n) = rn \left(1 - \frac{n}{K} \right) \text{ donc } \frac{df}{dn} = r \left(1 - \frac{2n}{K} \right) = 0 \Leftrightarrow n_i = \frac{K}{2}.$$

L'existence d'un point d'inflexion en $n_i = \frac{K}{2}$ est une caractéristique du modèle logistique, qui est assez contraignante et a conduit au développement d'autres modèles.

Voici un exemple d'ajustement du modèle logistique sur un jeu de données décrivant la croissance du goéland d'Europe.

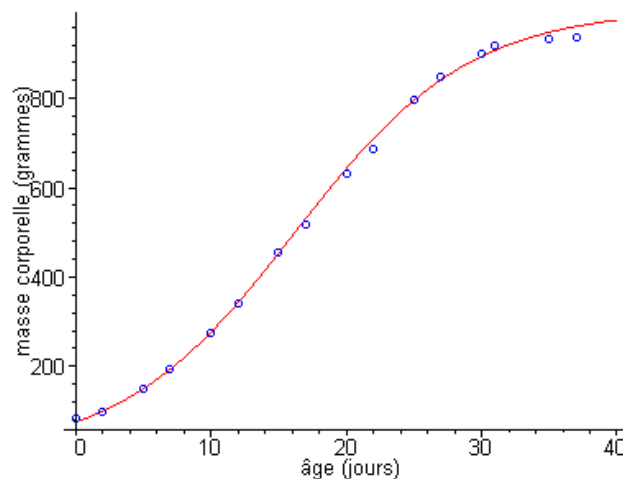


Figure 11 : Ajustement du modèle logistique sur des données de croissance en masse du goéland d'Europe.

Les paramètres du modèle de logistique pour ce jeu de données sont estimés à :

$$r = 0.154 \text{ g/jour}$$

$$K = 995.08 \text{ g}$$

$$n_0 = 74.48 \text{ g}$$

7.2 Michaelis-Menten (1913)

Le facteur limitant la vitesse dans une réaction enzymatique transformant le substrat S en produit P est la dégradation du complexe ES :



Il est difficile de déterminer expérimentalement la concentration de ES . Leonor Michaelis and Maud Menten ont donc proposé en 1913 une expression mathématique permettant le calcul de la vitesse d'une réaction enzymatique :

$$\frac{dc}{dt} = -\frac{k_b c}{K_M + c} = f(c), \quad k_b, K_M > 0$$

Avec c la concentration en substrat S .

On voit que le seul point d'équilibre est $c^* = 0$.

La méthode de linéarisation donne :

$$\left. \frac{df}{dc} \right|_{c^*=0} = -\frac{k_b}{K_M} < 0$$

Le point d'équilibre est donc asymptotiquement stable.

7.3 Génétique

On s'intéresse à l'évolution des fréquences des allèles d'un gène dans une population d'une espèce diploïde. On considère le cas simple d'un gène ayant deux allèles A et B . A chaque génotype correspond une valeur sélective relative proportionnelle au nombre moyen de descendants de ce génotype dans la population. Le modèle d'évolution est le suivant :

Génotype	AA	AB	BB
Valeur sélective	$1+s_0$	1	$1+s_1$

où les coefficients de sélection s_0 et s_1 sont des réels non nuls tels que $s > -1$ et $s_0 + s_1 \neq 0$.

La fréquence x de l'allèle A vérifie l'équation différentielle suivante (Ewens, 2004, p. 14 équation 1.30) :

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x)(x(s_0 + s_1) - s_0) \quad (1)$$

Les généticiens considèrent généralement trois cas :

- Dominance partielle ou totale ($s_0 \neq s_1$ et $s_0 \leq 0 \leq s_1$ ou $s_1 \leq 0 \leq s_0$)
- Super-dominance ($s_0 < 0$ et $s_1 < 0$)
- Sous-dominance ($s_0 > 0$ et $s_1 > 0$)

• **Recherche des points d'équilibre**

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x)(x(s_0 + s_1) - s_0) = 0 \Leftrightarrow x_1^* = 0 \text{ ou } x_2^* = 1 \text{ ou } x_3^* = \frac{s_0}{s_0 + s_1}$$

La variable x représente une fréquence allélique, elle doit donc être comprise entre 0 et 1.

Le dernier point d'équilibre x_3^* a donc un intérêt biologique si et seulement si :

$$0 \leq x_3^* \leq 1 \Leftrightarrow 0 \leq \frac{s_0}{s_0 + s_1} \leq 1 \Leftrightarrow s_0 \geq 0 \text{ et } s_1 \geq 0 \text{ ou } s_0 \leq 0 \text{ et } s_1 \leq 0$$

avec $s_0 + s_1 \neq 0$

• **Étude de stabilité locale (linéarisation)**

$$f(x) = x(1-x)(x(s_0 + s_1) - s_0) \Rightarrow \frac{df}{dx} = -3s_0x^2 - 3s_1x^2 + 4s_0x + 2s_1x - s_0$$

$$\left. \frac{df}{dx} \right|_{x_1^*=0} = -s_0 \Rightarrow \begin{cases} x_1^* = 0 \text{ stable si } s_0 > 0 \\ x_1^* = 0 \text{ instable si } s_0 < 0 \end{cases}$$

$$\left. \frac{df}{dx} \right|_{x_2^*=1} = -s_1 \Rightarrow \begin{cases} x_2^* = 1 \text{ stable si } s_1 > 0 \\ x_2^* = 1 \text{ instable si } s_1 < 0 \end{cases}$$

$$\left. \frac{df}{dx} \right|_{x_3^* = \frac{s_0}{s_0 + s_1}} = \frac{s_0 s_1 (s_0 + s_1)}{(s_0 + s_1)^2} \Rightarrow \begin{cases} x_3^* = \frac{s_0}{s_0 + s_1} \text{ stable si } s_0 < 0 \text{ et } s_1 < 0 \\ x_3^* = \frac{s_0}{s_0 + s_1} \text{ instable si } s_0 > 0 \text{ et } s_1 > 0 \end{cases}$$

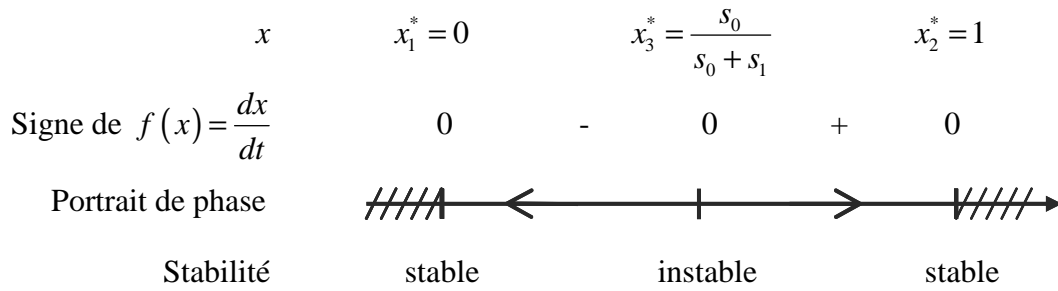
• **Portraits de phase**

$0 \leq x \leq 1$ donc le signe de la fonction $f(x) = x(1-x)(x(s_0 + s_1) - s_0)$ dépend du signe de

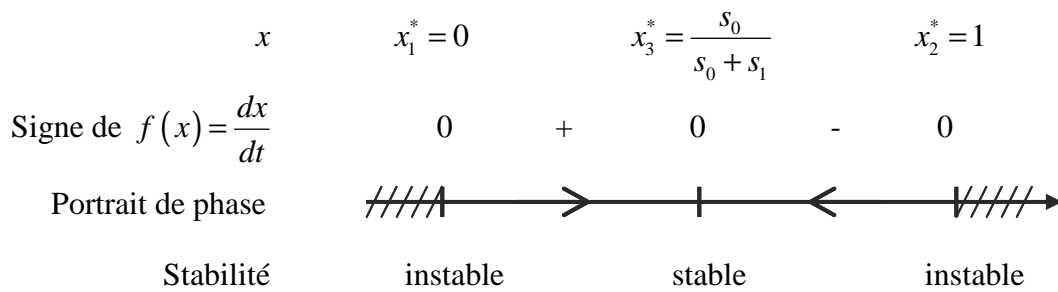
$$(x(s_0 + s_1) - s_0) = s_0(x-1) + x s_1.$$

Il y a donc quatre types de portraits de phase possibles.

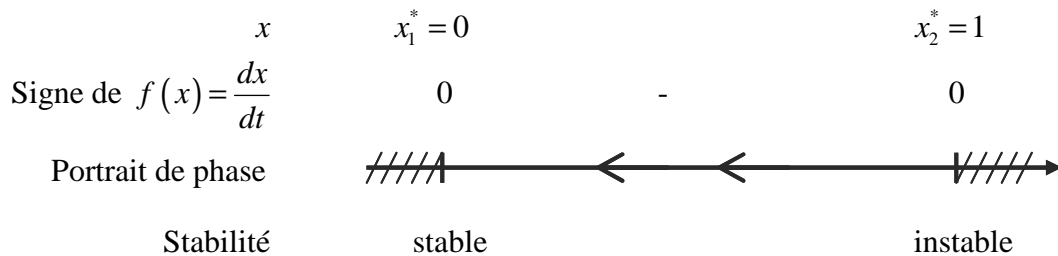
- $s_0 > 0$ et $s_1 > 0$ (Sous-dominance)



- $s_0 < 0$ et $s_1 < 0$ (Super-dominance)



- $s_0 > 0$ et $s_1 < 0$



- $s_0 < 0$ et $s_1 > 0$

