

Bernard Piraux, Yves Gossuin, Laurent Houssiau, Maryse Hoebeke,
Philippe Gailly, Nicolas Tajeddine, Pascale Wauters, Jim Plumet

Physique pour les sciences médicales

Les bases physiques
de la physiologie

DUNOD

© Dunod, 2025
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-088651-7

Table des matières

	Avant-propos	IX
CHAPITRE 1	MÉTHODES ET OUTILS MATHÉMATIQUES DE LA PHYSIQUE	1
	1 Les outils mathématiques	2
	1.1 Le calcul différentiel et intégral	
	1.2 Les vecteurs	
	2 Méthodes de la physique	33
	2.1 Mesure d'une grandeur physique	
	2.2 Analyse dimensionnelle et loi d'échelle	
	3 Applications	45
	3.1 La clairance	
	3.2 L'homéostasie thermique	
	3.3 Les lois d'échelle de Rubner et Kleiber	
CHAPITRE 2	LA CINÉMATIQUE	66
	1 Translation et rotation	67
	1.1 La translation et le modèle du point matériel	
	1.2 La rotation et le modèle du corps solide rigide	
	2 Le mouvement du point matériel : position, vitesse et accélération	68
	2.1 La position	
	2.2 Le vecteur déplacement	
	2.3 La vitesse	
	2.4 L'accélération	
	3 Étude de mouvements élémentaires	75
	3.1 De l'accélération à la vitesse puis à l'espace	
	3.2 Le mouvement rectiligne uniforme	
	3.3 Le mouvement rectiligne uniformément accéléré (MRUA)	
	3.4 Applications et problèmes	
	4 Introduction aux mouvements de rotation	81
	4.1 Variables angulaires	
	4.2 Le mouvement circulaire uniforme (MCU)	
	4.3 Les différents types d'accélérations	
	5 La secousse	86
CHAPITRE 3	LA DYNAMIQUE	89
	1 La notion de force	90
	1.1 Définition	
	1.2 Le vecteur force	
	1.3 Force résultante	
	1.4 Forces de contact et forces à distance	
	1.5 Mesure et unité d'une force	

2	Les trois lois de Newton	92
2.1	La première loi de Newton : le principe d'inertie	
2.2	La deuxième loi de Newton	
2.3	La troisième loi de Newton : le principe des actions réciproques	
3	Deux forces omniprésentes : la pesanteur et le frottement	96
3.1	La pesanteur	
3.2	Les forces de frottement	
4	Forces fictives dans un référentiel en mouvement	101
5	La quantité de mouvement	103
5.1	Définition	
5.2	Quantité de mouvement d'un corps complexe	
5.3	Le principe de conservation de la quantité de mouvement	
6	L'équilibre statique	105
6.1	L'équilibre de translation	
6.2	L'équilibre de rotation	
6.3	Conditions générales d'équilibre statique	
7	Le centre de gravité	112
7.1	Démonstration	
7.2	Localisation du centre de gravité (CG)	
8	Effets de la secousse	115
9	Le travail et l'énergie	116
9.1	Le travail mécanique	
9.2	L'énergie	
9.3	L'énergie potentielle	
9.4	L'énergie cinétique	
9.5	Les forces conservatives	
9.6	La conservation de l'énergie	
9.7	Utilité de l'énergie pour résoudre des problèmes de dynamique	
9.8	Paradoxe de la contraction isométrique d'un muscle	
10	La puissance	130
11	Les leviers	132
11.1	Leviers de classe 1	
11.2	Leviers de classe 2	
11.3	Leviers de classe 3	
12	Équilibre des corps posés au sol	136
12.1	La base de sustentation	
12.2	Équilibre du corps humain	
13	La biomécanique	138
13.1	Équilibre de l'avant-bras	
13.2	Équilibre du pied	
13.3	Équilibre du dos penché à l'horizontale	
13.4	Équilibre de la jambe en appui monopodal	

CHAPITRE

4

SOLIDES DÉFORMABLES 149

1	Physique des solides déformables	150
1.1	Contrainte et déformation	
1.2	Courbe contrainte-déformation	
1.3	Différents types de contrainte	

2 Applications	154
2.1 Fracture osseuse	
2.2 Sollicitation du tendon d'Achille	
2.3 Élasticité de la paroi artérielle	
2.4 Compliance ventriculaire	
2.5 Alvéoles pulmonaires	
2.6 Estimation de la déformation de l'émail et de la dentine sous une force de mastication	

CHAPITRE

5

STATIQUE DES FLUIDES	167
1 Qu'est-ce-qu'un fluide ?	168
2 Masse volumique et densité	170
3 Pression	171
3.1 Pression dans un fluide non soumis à l'attraction terrestre	
3.2 Pression dans un fluide soumis à l'attraction terrestre	
3.3 Pression manométrique	
3.4 Poussée d'Archimède	
4 Tension superficielle	186
4.1 Comportement d'un liquide au niveau moléculaire	
4.2 Tension superficielle et énergie potentielle de surface	
4.3 Tension superficielle et forces capillaires	
4.4 Mouillage d'un solide par un liquide et loi de Young	
4.5 Loi de Laplace	
4.6 Capillarité et loi de Jurin	
4.7 Les surfactants	
5 Applications	200
5.1 Les alvéoles pulmonaires	
5.2 Embolie gazeuse	

CHAPITRE

6

DYNAMIQUE DES FLUIDES	210
1 Liquides en mouvement	211
1.1 Liquide idéal	
1.2 Conservation du débit	
1.3 Théorème de Bernoulli	
1.4 Écoulement d'un fluide visqueux	
1.5 Écoulement turbulent – nombre de Reynolds	
1.6 Phénomènes de sédimentation	
2 Applications	227
2.1 Circulation sanguine	
2.2 Sténose artérielle	
2.3 Prise de la tension artérielle	

CHAPITRE

7

ÉLECTROSTATIQUE, ÉLECTROKINÉTIQUE, PHÉNOMÈNES BIOÉLECTRIQUES	238
1 Électrisation par frottement	239
2 La force électrique	240

3	Le champ électrique $\vec{E}$	243
3.1	Champ créé par une charge ponctuelle	
3.2	Cas du plan uniformément chargé	
3.3	Lien entre force électrique et champ électrique	
4	L'énergie potentielle électrique	248
4.1	Variation d'énergie potentielle dans un champ électrique radial	
4.2	Variation d'énergie potentielle dans un champ électrique uniforme	
5	Le potentiel électrique	250
5.1	Cas de la charge ponctuelle	
5.2	Cas du champ électrique uniforme	
6	Calcul de l'énergie potentielle d'un dipôle électrique placé dans un champ électrique uniforme	253
7	Les condensateurs	255
7.1	Conducteurs et isolants	
7.2	Le condensateur plan	
7.3	La capacité	
7.4	Énergie accumulée dans un condensateur	
7.5	Effet des diélectriques	
8	Les courants électriques	258
8.1	Le courant continu	
8.2	La résistance	
8.3	La loi d'Ohm	
8.4	La résistivité	
8.5	Le circuit électrique	
8.6	La loi des mailles	
8.7	Association de résistances	
8.8	La puissance électrique	
9	Propriétés électrochimiques des axones et modélisation	268
9.1	La membrane plasmique	
9.2	Les modes de transport	
9.3	Les canaux ioniques	
9.4	Les compartiments	
9.5	Le phénomène de diffusion	
9.6	Les ions	
9.7	Les équilibres de Goldman	
9.8	Le cas des cellules neuronales	
9.9	La réponse d'un neurone à un stimulus électrique	

CHAPITRE

8

	LE CHAMP MAGNÉTIQUE	298
1	Les sources de champ magnétique	300
1.1	Les aimants	
1.2	Champs magnétiques créés par des courants électriques	
2	Effets des champs magnétiques	306
2.1	Force magnétique sur une charge en mouvement	
2.2	Force magnétique sur un fil parcouru par un courant	
2.3	Mouvement d'une charge ponctuelle dans un champ magnétique	
3	Les dipôles magnétiques	314
3.1	Boucle de courant carrée placée dans un champ magnétique uniforme	
3.2	Boucle de courant circulaire placée dans un champ magnétique uniforme	

4	L'induction magnétique	323
4.1	Flux d'un champ magnétique au travers d'une surface	
4.2	Travail d'une force magnétique sur un conducteur parcouru par un courant	
4.3	La loi de l'induction de Faraday	
5	Applications	327
5.1	Les ondes électromagnétiques	
5.2	Stimulation magnétique transcrânienne	
5.3	La magnétoencéphalographie	
5.4	Imagerie par résonance magnétique	

CHAPITRE

9

PHÉNOMÈNES PÉRIODIQUES ET ONDULATOIRES	355
1	Oscillateurs et ondes 356
1.1	Oscillateurs mécaniques
1.2	Introduction aux ondes
1.3	Ondes stationnaires
1.4	Ondes sonores
1.5	Effet Doppler
1.6	Phénomène de battement
2	Applications 380
2.1	La voix
2.2	L'ouïe
2.3	Utilisation des ultrasons

CHAPITRE

10

BASES THERMODYNAMIQUES DE LA VIE	407
1	Les gaz parfaits 408
1.1	L'équation d'état des gaz parfaits
1.2	Modèle théorique des gaz parfaits
1.3	Mélange de gaz parfaits
2	Cadre conceptuel de la thermodynamique 415
2.1	Système thermodynamique
2.2	Grandeurs thermodynamiques
2.3	État d'un système thermodynamique
2.4	Transformations quasi statiques, réversibles et irréversibles
2.5	Fonction d'état
3	Premier principe de thermodynamique 421
3.1	Notion de chaleur
3.2	Transformations adiabatiques de systèmes fermés
3.3	Le métabolisme des êtres vivants
4	Second principe de thermodynamique 429
4.1	Approche intuitive de la notion d'entropie
4.2	Signification statistique de la notion d'entropie
4.3	Formulations du second principe de thermodynamique
4.4	Les potentiels thermodynamiques
5	Vers une thermodynamique des systèmes ouverts 442
5.1	Variation des potentiels thermodynamiques lors de transformations réversibles
5.2	Les potentiels chimiques
5.3	Propriétés des potentiels chimiques
5.4	Réactions chimiques dans des systèmes fermés
5.5	Thermodynamique des mélanges simples dans des systèmes fermés

- 5.6 Potentiel chimique, potentiel électrochimique et notion de flux
- 5.7 Inégalité de Clausius pour les systèmes ouverts

6 Applications	459
6.1 Les flux et leur couplage	
6.2 Flux de soluté - la diffusion	
6.3 Flux d'eau - Filtration et osmose	
6.4 Flux d'électrolytes - Diffusion et électrophorèse	

CHAPITRE

11

LA LUMIÈRE, L'ŒIL ET LA VISION	483
1 La lumière	484
1.1 La description ondulatoire de la lumière	
1.2 La description corpusculaire de la lumière	
1.3 La réfraction de la lumière	
1.4 La réflexion de la lumière	
1.5 Les dioptries et les lentilles	
2 L'œil	509
2.1 Structure de l'œil	
2.2 Le modèle de l'œil ou modèle réduit de Listing	
2.3 Les défauts optiques de l'œil	
2.4 L'acuité visuelle	
3 L'oxymétrie	525
Spectre d'émission et d'absorption de la lumière	

CHAPITRE

12

RADIATIONS IONISANTES : DÉTRUIRE, EXPLORER ET SOIGNER	531
1 Production des radiations	532
1.1 Les rayons X	
1.2 Les rayons γ et les particules chargées de haute énergie	
2 Mécanismes d'interaction matière - radiation ionisante	549
2.1 Interaction matière - rayons électromagnétiques	
2.2 Interaction matière - particules chargées	
3 Effets biologiques des rayonnements ionisants	560
3.1 Dose de rayonnement ionisant	
3.2 Variation de la dose absorbée avec la profondeur dans les tissus	
3.3 Effets nocifs des radiations ionisantes	
4 Méthodes d'exploration	567
4.1 Radiographie standard	
4.2 Imagerie nucléaire	
5 Méthodes de radiothérapie	575
5.1 La curiethérapie	
5.2 La protonthérapie	
Index	581
Crédits iconographiques	587

Avant-propos

Le vitalisme est une doctrine scientifique apparue principalement au XVIII^e siècle, selon laquelle les processus vitaux seraient gouvernés par une « force vitale » spécifique, échappant aux lois habituelles de la physique et de la chimie. Selon cette vision, la vie était perçue comme un phénomène unique et irréductible, possédant ses propres lois, distinctes de celles observées dans la matière inanimée.

Au XIX^e siècle, cependant, le vitalisme céda progressivement la place au mécanisme, une vision scientifique opposée, qui considère que tous les phénomènes biologiques, même les plus complexes, peuvent être entièrement expliqués par les lois physiques et chimiques. Cette transition marqua une étape cruciale dans l'histoire des sciences, affirmant que le vivant est soumis aux mêmes principes universels que le reste de la nature.

Les objectifs de ce livre sont multiples

Réconcilier les étudiants avec la physique en leur montrant à quel point elle occupe une place essentielle dans l'enseignement des sciences de la santé, notamment en médecine. Aujourd'hui encore, l'un des principes fondamentaux de la biologie contemporaine est la reconnaissance explicite que les lois de la physique s'appliquent pleinement aux êtres vivants.

Initier en début de parcours les étudiants aux lois fondamentales de la physique, indispensables à leur formation dans les sciences de la santé. La pensée critique est un pilier de l'enseignement universitaire. Elle exige des connaissances bâties sur des bases solides. Dans un domaine aussi dynamique et évolutif que la médecine, il est fondamental pour les futurs praticiens de disposer d'un bagage solide, leur permettant d'évaluer avec discernement et rigueur la pertinence scientifique des avancées auxquelles ils seront confrontés.

Comprendre en profondeur les principes physiques sous-jacents aux phénomènes physiologiques à l'échelle cellulaire. L'être humain est organisé en systèmes, eux-mêmes composés d'organes. Ces organes sont constitués de tissus, eux-mêmes composés de cellules. À l'intérieur même de la cellule, ce sont les lois fondamentales de la physique et de la chimie qui dictent les processus vitaux. Impossible, dès lors, de faire l'économie d'un apprentissage sérieux de la physique si l'on souhaite saisir le fonctionnement intime des cellules, véritables unités du vivant.

Modéliser des systèmes physiologiques plus complexes. À l'échelle supérieure, celle des organes et des systèmes physiologiques, la physique garde toute son importance. Pensons par exemple au contrôle précis de la pression artérielle, à la transmission rapide et organisée de l'information nerveuse, à la complexité fine de la contraction musculaire ou encore au rôle incontournable des lois de la thermodynamique dans la régulation du métabolisme énergétique.

Ainsi, avant même d'aborder les maladies, leurs diagnostics et leurs traitements, il est crucial que les étudiants apprennent à connaître et à comprendre le fonctionnement de l'être humain dans son état normal.

Accompagner les étudiants tout au long de leurs études et bien au-delà. Ce livre aborde des matières enseignées tout au long du cycle des études de médecine. Le futur professionnel de santé pourra aussi, au gré de ses besoins, revisiter et approfondir les principes physiques fondamentaux qui gouvernent le vivant, éclairant d'autant mieux sa compréhension des mécanismes physiopathologiques, des stratégies diagnostiques et des approches thérapeutiques.

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement Muriel Lepère, professeure de physique à l'université de Namur, pour avoir soutenu notre projet avec beaucoup d'enthousiasme, Jean Lebacq, professeur émérite de physiologie à l'université catholique de Louvain pour ses nombreux conseils et suggestions ainsi qu'André Mouraux et Bernard Hanseeuw, professeurs et neurologues aux cliniques universitaires Saint-Luc de l'université catholique de Louvain pour les documents iconographiques qu'ils nous ont procurés.

Nos remerciements s'adressent également à Laurence Dricot, ingénieure, psychologue, docteure en neurosciences et responsable de la plateforme de neuroimagerie de l'institut de neurosciences de l'université catholique de Louvain pour sa relecture attentive du chapitre portant sur l'imagerie par résonance magnétique. De même, nous remercions Simon Fevrier, ingénieur et assistant à la faculté des sciences appliquées de l'université de Liège pour sa relecture du chapitre sur l'électricité ainsi que Pierre-Xavier Marique, docteur en didactique de la physique à l'université de Liège pour sa rédaction de certaines questions à choix multiple.

Les étudiants de première année en médecine et dentisterie ainsi que les étudiants de première année de maîtrise de physique (dans le cadre de leur cours de biophysique) à l'université de Liège ont constitué un public « test » pour le chapitre sur l'électricité. Leurs remarques et suggestions ont permis de clarifier certaines notions. Qu'ils en soient chaleureusement remerciés.

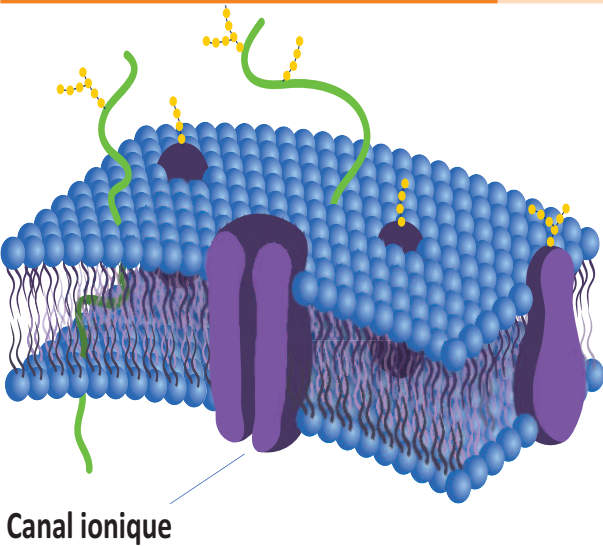
Enfin, c'est avec grand plaisir que nous remercions toutes les personnes des éditions Dunod, en particulier, Mesdames Laetitia Jammet et Vanessa Beunèche, qui ont cru en notre projet et nous ont guidés et aidés dans sa réalisation.

Que les lecteurs, collègues enseignants et étudiants, qui nous formuleront leurs remarques et suggestions afin d'améliorer cet ouvrage en soient par avance remerciés.

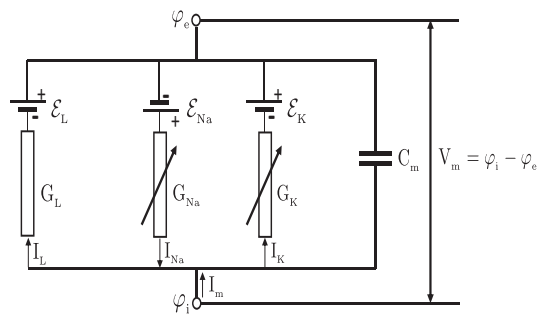
CHAPITRE

1

Méthodes et outils mathématiques de la physique



La membrane d'une cellule peut être modélisée à l'aide d'un circuit électrique comprenant un condensateur, des forces électromotrices et des conductances régulant le déplacement d'ions à travers la membrane.



Objectifs de ce chapitre

- Faire la distinction entre des grandeurs physiques scalaires et vectorielles.
- Différencier les attributs d'une grandeur physique (symbole, dimension, unité, précision).
- Distinguer les erreurs aléatoires des erreurs systématiques. Savoir estimer les erreurs aléatoires absolues et relatives sur la mesure d'une grandeur physique et en déduire le nombre de chiffres significatifs dont il faut tenir compte dans le résultat final.
- Étudier la propagation des erreurs dans le cas de la mesure indirecte d'une grandeur physique.
- Savoir manipuler les équations aux dimensions et établir des lois d'échelle.
- Se familiariser avec les trois équations différentielles vues dans le chapitre et savoir sélectionner dans la famille des solutions qui sont données, celle qui correspond au problème étudié.
- Bien maîtriser l'algèbre vectorielle et en particulier le produit vectoriel de deux vecteurs.
- Bien comprendre l'élaboration des modèles traitant de la clairance de l'urée et de la régulation de la température corporelle (homéostasie thermique) ainsi que les lois d'échelle de Rubner et Kleiber.

Devant l'extraordinaire complexité des organismes vivants et notre ignorance des lois qui les gouvernent, la démarche du physicien consiste à simplifier, parfois à outrance, l'étude d'un phénomène observé en éliminant les facteurs qui ne semblent pas avoir d'influence, et ce, en vue d'élaborer un modèle. Dans le contexte de la physiologie, l'élaboration de modèles procède très souvent par analogie. Le système cardiovasculaire est un exemple emblématique : le modèle consiste à le représenter par un circuit électrique comprenant des générateurs de tension, des résistances et des récepteurs. Une fois le modèle établi, l'objectif est de formuler les lois qui aideront à une meilleure compréhension du phénomène. Arrivé à ce stade, il reste une étape cruciale à franchir. Tous les modèles sont par nature imparfaits. Il faut donc les valider ainsi que les lois qui en découlent par l'expérimentation. Cette dernière étape permet de se rendre compte qu'un paramètre important a été éliminé par erreur ou que l'inclusion de facteurs apparemment de faible influence sur le phénomène étudié améliore sensiblement la précision des prédictions et de ce fait, notre compréhension.

L'élaboration d'un modèle, la formulation des lois qui en découlent et sa validation par l'expérimentation font appel à des outils mathématiques d'une part et à différentes méthodes de physique d'autre part. Sur le plan des mathématiques, le calcul différentiel et intégral et l'algèbre vectorielle sont incontournables. Conscients que, pour beaucoup d'étudiants, la simple évocation de ces outils relève du cauchemar, souvent suite à un blocage psychologique, nous choisissons de ne pas les supposer connus et de les revoir d'une manière simple au travers d'exemples et ce, au prix d'un manque de rigueur mathématique. Dans le cas du calcul différentiel et intégral, nous adoptons une approche très intuitive pour introduire la dérivée, la différentielle ou l'intégrale d'une fonction. L'important est que l'étudiant puisse se faire une représentation claire de ces notions. Les techniques de dérivation et d'intégration de fonctions sont brièvement revues dans l'annexe sur les compléments de mathématiques (disponible en ligne). Par ailleurs, nous faisons, ici, le choix délibéré d'introduire un nouveau concept, celui d'équation différentielle. Beaucoup de processus tels que les processus exponentiels, reviennent fréquemment dans de nombreux domaines scientifiques. Ces processus sont associés à des équations différentielles. Leur étude permet de comprendre ces processus plus en profondeur tout en s'épargnant la difficile tâche de les résoudre.

Qu'en est-il des méthodes de la physique ? Lorsqu'on aborde des problèmes d'une extrême complexité, il est utile dans un premier temps de faire appel à des méthodes fondées sur l'analyse dimensionnelle. Ces méthodes permettent parfois d'établir des lois d'échelle sans faire appel à une analyse mathématique très lourde et compliquée. Par ailleurs, la validation d'un modèle repose sur l'expérimentation. Il est donc important de préciser ce qu'on entend par la mesure d'une grandeur physique. Une des caractéristiques principales de la mesure en physique est sa reproductibilité. Il faut dès lors que cette mesure soit quantitative. En fait, mesurer signifie comparer et ceci numériquement avec une grandeur de référence qu'il est convenu d'appeler l'unité de mesure. De plus, le résultat d'une mesure est toujours entaché d'une erreur qui détermine sa précision. Le résultat d'une mesure contient donc trois indications : l'unité, la valeur numérique et l'estimation de l'erreur.

1 Les outils mathématiques

1.1 Le calcul différentiel et intégral

1.1.1 La dérivée d'une fonction

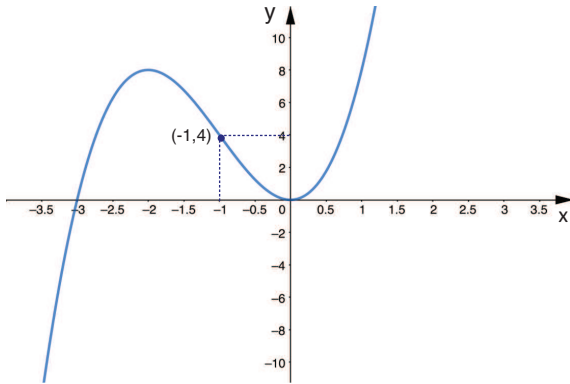
Quand nous étudions le mouvement d'une particule, nous considérons la distance parcourue par la particule comme une variable qui dépend du temps. Nous disons que la distance parcourue est une

fonction du temps. D'une manière générale, y est une fonction de x , ce qui se note $y = f(x)$, si à chaque valeur que prend la variable x , correspond au plus une valeur de la variable y . x s'appelle la **variable indépendante** et l'ensemble des valeurs de x pour lesquelles $f(x)$ existe est le **domaine de définition** de la fonction.

À titre d'exemple, considérons la fonction suivante :

$$y = f(x) = 2x^3 + 6x^2 \quad (1.1)$$

Cette fonction existe pour n'importe quelle valeur de x . Son domaine de définition est donc l'ensemble de tous les nombres réels. Cette fonction est représentée graphiquement sur la figure 1.1. L'axe vertical est celui des ordonnées y et l'axe horizontal, celui des abscisses x . Le point de la courbe qui est indiqué sur la figure a pour abscisse $x = -1$ et pour ordonnée $y = f(-1) = 4$. Chaque point de la courbe est donc repérable par un couple de valeurs, l'abscisse et l'ordonnée. Que peut-on dire de plus de cette fonction ? Elle est continue en tous les points de son domaine de définition. La courbe qui lui correspond est un trait continu comme le montre la figure 1.1. Enfin, pour des valeurs de x croissantes et supérieures à 0, $y = f(x)$ augmente. Nous disons que la fonction est croissante pour $x > 0$. Pour des valeurs croissantes de x comprises entre -2 et 0, y diminue. Nous disons que la fonction est décroissante dans cet intervalle.



◀ **Figure 1.1** Représentation graphique de la fonction donnée par l'expression (1.1).

Supposons à présent que x varie depuis une valeur $x = x_0$ à une autre valeur $x = x_1$. Nous disons que x subit un accroissement $\Delta x = x_1 - x_0$. Nous pouvons écrire $x_1 = x_0 + \Delta x$. À cet accroissement Δx correspond un accroissement Δy de la fonction qui est donné par $\Delta y = f(x_1) - f(x_0) = f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)$. Nous pouvons alors définir le **taux moyen de variation** de la fonction $f(x)$ par :

$$\frac{\Delta y}{\Delta x} = \frac{f(x_1) - f(x_0)}{x_1 - x_0} = \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)}{\Delta x}. \quad (1.2)$$

Revenons à la fonction définie par l'expression (1.1). Dans la figure 1.2, nous calculons le taux moyen de variation de cette fonction dans les deux intervalles de valeurs de x , $[-2, -1, 5]$ et $[0, 5, 1]$. Dans les deux cas, $\Delta x = 0, 5$. Pour x variant de -2 à $-1, 5$, $\Delta y = f(-1, 5) - f(-2) = -1, 25$ donnant un taux moyen de variation $\Delta y / \Delta x = -2, 5$. Il est négatif car la fonction est décroissante dans l'intervalle $[-2, -1, 5]$ des valeurs de x . Dans le second intervalle, $\Delta y = f(1) - f(0, 5)$ et le taux moyen de variation s'élève à 12, 5. Ce dernier est positif car la fonction est croissante dans cet intervalle. Notons qu'un taux moyen de variation élevé signifie que la fonction varie rapidement dans l'intervalle des valeurs de x considéré. À l'inverse, si sur ce même intervalle de valeur de x , la fonction varie très peu, le taux moyen de variation de cette fonction est très faible. Nous voyons clairement sur la figure 1.2 que la fonction $f(x)$ varie beaucoup plus vite dans le second intervalle que dans le premier.

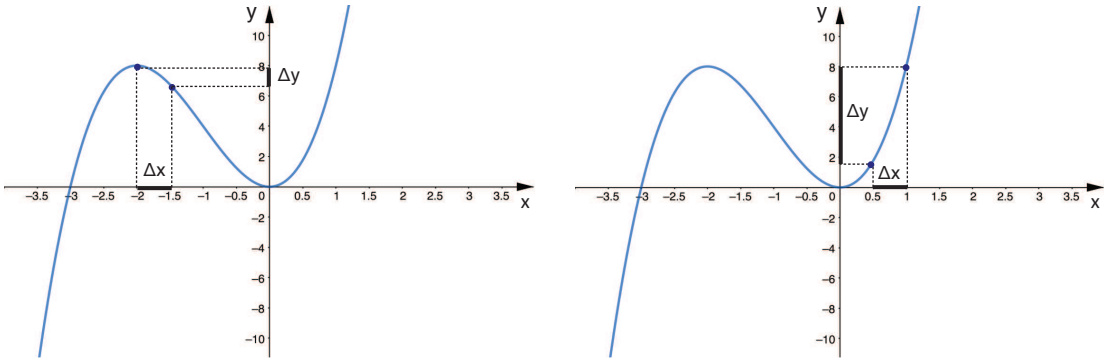


Figure 1.2 ▲ Étude du taux moyen de variation de la fonction définie par l'expression (1.1) dans les intervalles $[-2, -1]$ et $[0, 1]$ de valeurs de x .

Définition

La **dérivée**, notée $f'(x_0)$, d'une fonction $y = f(x)$ par rapport à x au point $x = x_0$ est définie par

$$f'(x_0) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{\Delta y}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)}{\Delta x} \quad (1.3)$$

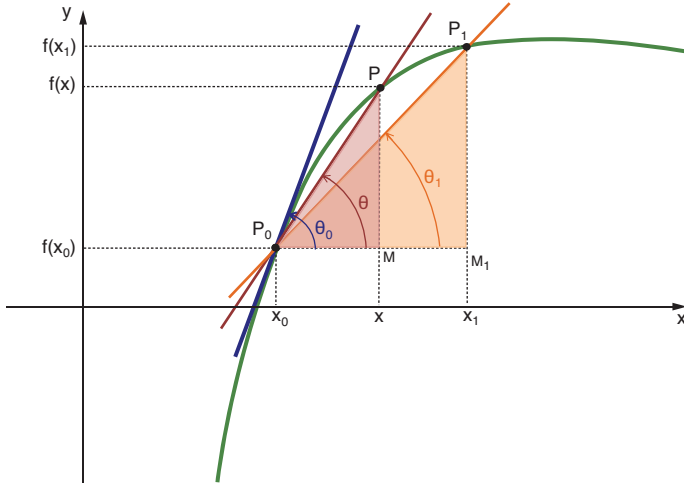
si la limite existe. Compte tenu de la discussion précédente, cette limite représente le taux instantané de variation ou plus simplement le taux de variation de y par rapport à x en $x = x_0$.

En des points où la fonction est croissante, la dérivée d'une fonction est positive. Elle est négative si la fonction est décroissante. Pour les valeurs de x correspondant à un minimum ou un maximum de la fonction $y = f(x)$, le taux de variation de y en ce point est nul. En effet, dans le voisinage immédiat d'un extremum (minimum ou maximum), la fonction varie très peu. Son taux moyen de variation est proche de zéro. En passant à la limite, ce taux de variation tend vers zéro.

En principe, nous pouvons utiliser la définition de la dérivée d'une fonction pour calculer sa valeur en n'importe quel point de son domaine de définition. Ce calcul est souvent très compliqué et ne présente aucun intérêt dans le contexte de cet ouvrage de physique. Les principales règles de dérivation et l'expression de la dérivée des fonctions élémentaires que nous utilisons dans la suite, sont reprises dans l'annexe sur les compléments de mathématiques (disponible en ligne).

Examinons à présent quelle est la signification géométrique de la dérivée d'une fonction en un point. Sur la figure 1.3, nous considérons une fonction quelconque $f(x)$. Pour calculer la dérivée de $f(x)$ en $x = x_0$, commençons par évaluer le taux moyen de variation de $f(x)$ sur l'intervalle $[x_0, x_1]$. Nous avons : $\Delta x = x_1 - x_0$ et $\Delta y = f(x_1) - f(x_0)$. Δx et Δy sont les longueurs des côtés respectivement P_0M_1 et M_1P_1 du triangle rectangle $P_0P_1M_1$ dont l'hypoténuse est la sécante P_0P_1 . En utilisant les propriétés des triangles rectangles (voir l'annexe sur les compléments de mathématiques), nous pouvons écrire :

$$\left(\frac{\Delta y}{\Delta x} \right)_{[x_0, x_1]} = \frac{f(x_1) - f(x_0)}{x_1 - x_0} = \text{tg}(\theta_1), \quad (1.4)$$



◀ **Figure 1.3** Signification géométrique de la dérivée d'une fonction.

où nous avons explicitement indiqué que le taux moyen de variation de $f(x)$ est calculé sur l'intervalle $[x_0, x_1]$. De manière similaire, le calcul du taux moyen de variation de $f(x)$ sur l'intervalle $[x_0, x]$ conduit au résultat suivant :

$$\left(\frac{\Delta y}{\Delta x} \right)_{[x_0, x]} = \frac{f(x) - f(x_0)}{x - x_0} = \text{tg}(\theta). \quad (1.5)$$

Lorsque x tend vers x_0 , le point P va tendre vers P_0 et la sécante P_0P qui est l'hypoténuse du triangle rectangle P_0PM va se confondre avec la droite tangente à la courbe de $f(x)$ en $x = x_0$. Dans ces conditions, nous avons :

$$f'(x_0) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{\Delta y}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(x_0 + \Delta x) - f(x_0)}{\Delta x} = \text{tg}(\theta_0). \quad (1.6)$$

La dérivée de la fonction $f(x)$ en $x = x_0$ est donc égale à $\text{tg}(\theta_0)$.

1.1.2 La différentielle d'une fonction

Soit $y = f(x)$ une fonction admettant une dérivée en tous les points de son domaine de définition. Nous avons défini la dérivée de cette fonction ou encore son taux de variation en un point x de son domaine de définition par la relation :

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{\Delta y}{\Delta x} = f'(x). \quad (1.7)$$

Le rapport $\Delta y / \Delta x$ diffère de la dérivée $f'(x)$ d'une quantité α :

$$\frac{\Delta y}{\Delta x} = f'(x) + \alpha. \quad (1.8)$$

Par définition de la dérivée, $\alpha \rightarrow 0$ quand $\Delta x \rightarrow 0$. Multiplions ensuite les deux termes de l'égalité précédente par Δx ; nous avons :

$$\Delta y = f'(x)\Delta x + \alpha \Delta x. \quad (1.9)$$

Quand Δx tend vers 0 et que $f'(x) \neq 0$, $f'(x)\Delta x$ tend moins vite vers 0 que $\alpha \Delta x$ puisque α lui-même tend vers 0 lorsque Δx tend vers 0.

Définition

Si une fonction $y = f(x)$ admet une dérivée $f'(x)$ au point x , on appelle **différentielle** de cette fonction, notée dy , le produit de la dérivée $f'(x)$ en ce point par l'accroissement de la variable indépendante Δx :

$$dy = f'(x)\Delta x, \quad (1.10)$$

où l'accroissement Δx de la variable indépendante n'est pas nécessairement infiniment petit.

Remarques

- En posant $y = x$, on trouve que $dy = dx = \Delta x$. D'une manière générale, la différentielle de la variable indépendante x s'identifie toujours avec son accroissement Δx .
- Le fait que $dy = f'(x)dx$ permet de réécrire la dérivée d'une fonction comme le rapport de deux différentielles :

$$f'(x) = \frac{dy}{dx}, \quad (1.11)$$

pour autant que dx soit, dans ce cas, infiniment petit. Dans la suite, nous utilisons les deux notations pour la dérivée d'une fonction.

Dans de nombreuses situations, il est plus facile de calculer la différentielle d'une fonction que son accroissement. Pour des accroissements Δx suffisamment petits (voir les équations (1.9) et (1.10)),

$$\Delta y \approx dy, \quad (1.12)$$

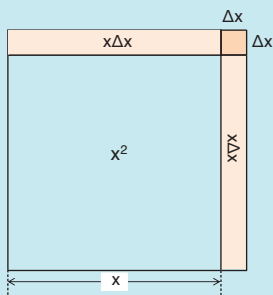
ou sous forme explicite :

$$f(x + \Delta x) - f(x) \approx f'(x)\Delta x. \quad (1.13)$$

Par conséquent, lorsque $\Delta x \rightarrow 0$, la différentielle d'une fonction est une bonne approximation de l'accroissement de cette fonction. Cette dernière équation peut encore se réécrire comme suit :

$$f(x + \Delta x) \approx f(x) + f'(x)\Delta x. \quad (1.14)$$

La différentielle d'une fonction au point x représente donc la correction (du premier ordre en Δx) qu'il faut apporter à $f(x)$ lorsque nous voulons calculer cette même fonction en $x + \Delta x$. C'est cette expression (1.14) que les mathématiciens utilisent pour définir la différentielle d'une fonction.

Exercice d'application **Accroissement de l'aire d'un carré**

◀ **Figure 1.4** Aires de carrés de côtés x et de côtés $(x + \Delta x)$.

Calculons la différentielle dy et l'accroissement Δy de la fonction $y = x^2$ qui représente l'aire d'un carré dont x est la longueur des côtés,

1. pour des valeurs arbitraires de x et de Δx ;
2. pour $x = 20$ et $\Delta x = 0, 1$.

Solution

1. $\Delta y = (x + \Delta x)^2 - x^2 = 2x\Delta x + (\Delta x)^2$,
 $dy = (x^2)' \Delta x = 2x\Delta x$.
2. Lorsque $x = 20$ et $\Delta x = 0, 1$, nous obtenons :
 $\Delta y = 2 \times 20 \times 0, 1 + (0, 1)^2 = 4,01$,
 $dy = 2 \times 20 \times 0, 1 = 4,00$.

Nous voyons sur la figure 1.4 qu'égaliser l'accroissement Δy à sa différentielle dy revient à négliger l'aire $(\Delta x)^2$ du petit carré se trouvant dans le coin supérieur droit.

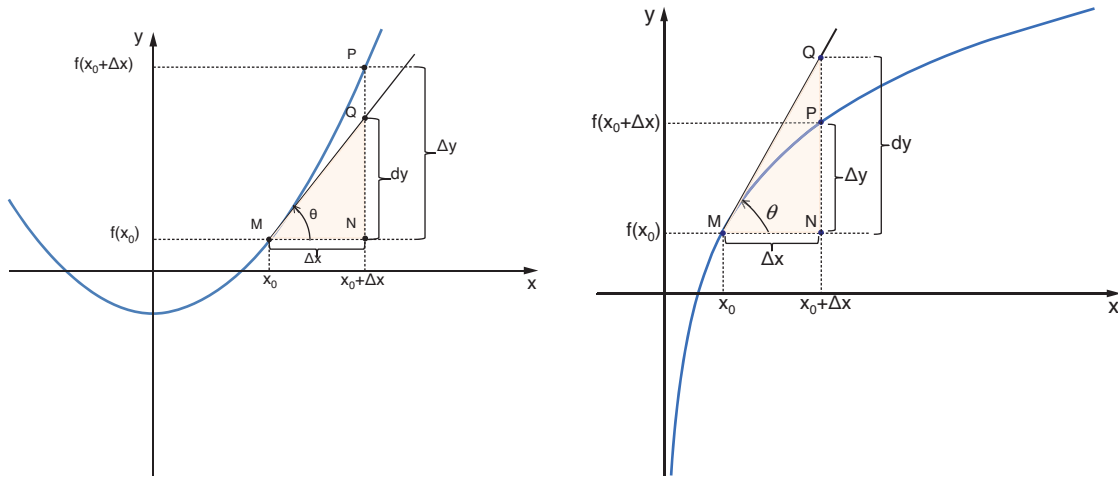


Figure 1.5 ▲ Interprétation géométrique de la différentielle d'une fonction en un point.

Comme pour la dérivée d'une fonction, nous pouvons à présent donner une interprétation géométrique de la différentielle d'une fonction en un point donné. La figure 1.5 donne le graphique de deux fonctions quelconques. Sur chacune des courbes, choisissons arbitrairement un point M d'abscisse x_0 et traçons en ce point la tangente à la courbe. Nous désignons par θ l'angle que cette tangente forme avec l'axe des x positifs. Donnons ensuite un accroissement Δx à x_0 . Chacune des fonctions subit alors un accroissement $\Delta y = NP$. Par ailleurs, dans le triangle rectangle MNQ dont l'hypoténuse se confond avec la droite tangente à chaque courbe au point M , nous pouvons écrire :

$$NQ = MN \operatorname{tg}(\theta). \quad (1.15)$$

Puisque $f'(x_0) = \operatorname{tg}(\theta)$ et que $\Delta x = MN$, nous avons :

$$NQ = f'(x_0) \Delta x = dy. \quad (1.16)$$

Autrement dit, la différentielle d'une fonction $f(x)$ en $x = x_0$ est égale à l'accroissement de l'ordonnée du point, dont l'abscisse croît de x_0 à $x_0 + \Delta x$, de la droite tangente à la courbe $y = f(x)$ au point x_0 . Notons, comme le montre la figure 1.5 que l'accroissement Δy n'est pas toujours plus grand que la différentielle dy .

1.1.3 Équations différentielles simples

En physique, la grande majorité des processus qui ne dépendent que d'une seule variable obéissent à des lois qui s'expriment sous la forme d'une équation différentielle. Pour bien comprendre de quoi il s'agit, considérons un exemple. Supposons que nous voulions étudier le mouvement d'une particule soumise à une force qui est donnée en fonction de la position x de cette particule. La loi fondamentale de la dynamique de Newton nous permet d'établir une relation entre la position x de la particule et la dérivée seconde de x par rapport au temps. Il s'agit d'une équation différentielle dont la solution permet d'exprimer x en fonction du temps.

De manière générale, une équation différentielle satisfaite par une fonction d'une seule variable $y = f(x)$ est une relation entre x , y et y' , y'' , ..., $y^{(n)}$ où n , qui est l'ordre maximum des dérivées entrant dans cette relation, définit l'ordre de l'équation différentielle. Ainsi, si n est égale à deux, cette équation différentielle est d'ordre deux. Dans le domaine des sciences du vivant, on rencontre également un très grand nombre de processus obéissant à des lois qui s'écrivent en termes d'une équation différentielle.

Dans le cadre de cet ouvrage, nous étudions en détail quatre équations différentielles simples. Les trois premières, qui sont du premier ordre, sont associées aux processus linéaires, exponentiels et à l'approche exponentielle d'un état d'équilibre. En physiologie, ces trois processus jouent un rôle important dans différents contextes. La quatrième équation différentielle est du second ordre. Elle est associée au mouvement harmonique simple sur lequel se fonde toute l'étude des phénomènes périodiques et ondulatoires. Elle est vue dans le chapitre 9.

La solution d'une équation différentielle dépend de n constantes arbitraires où n est l'ordre de l'équation. En d'autres termes, toute équation différentielle possède une famille infinie de solutions. Notre objectif ici n'est pas de passer en revue les différentes méthodes de résolution des équations différentielles ; nous donnons l'expression générale de la solution sans démonstration. En revanche, à l'issue de ce premier chapitre, l'étudiant doit être capable de sélectionner parmi l'infinité de solutions, celle qui décrit précisément le processus considéré. En d'autres termes, il doit savoir déterminer la valeur correcte de la ou des constantes dont dépend la solution.

a) Les processus linéaires

Une grandeur y fonction d'une variable x définit un processus linéaire si le taux de variation de y avec x est constant. En d'autres termes, l'équation différentielle associée à tout processus linéaire s'écrit :

$$\frac{dy}{dx} = c, \quad (1.17)$$

où c est une constante. Cette équation différentielle du premier ordre (la plus simple qui soit) admet une famille de solutions qui s'écrivent sous la forme :

$$y = cx + b, \quad (1.18)$$

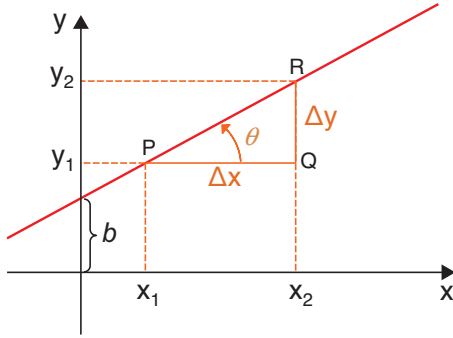


Figure 1.6 Graphique d'une droite.

où la constante b est a priori arbitraire. Si nous substituons y par son expression (1.18) dans l'équation différentielle (1.17), nous voyons facilement que cette dernière est vérifiée. L'équation (1.18) est celle d'une droite représentée sur la figure 1.6 pour une valeur particulière de la constante b . Cette constante b est l'ordonnée à l'origine, c'est-à-dire la valeur de y en $x = 0$. Par ailleurs, l'équation différentielle (1.17) nous dit que la constante c est égale à la dérivée de y par rapport à x pour toutes les valeurs possibles de x . Pour la droite représentée sur la figure 1.6, nous avons :

$$c = \frac{dy}{dx} = \frac{\Delta y}{\Delta x} = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1} = \text{tg}(\theta). \quad (1.19)$$

La constante c est appelée le coefficient angulaire ou encore la pente de la droite. Sur la figure 1.7, nous considérons plusieurs valeurs de c . Lorsque θ est supérieur à $\pi/2$, $c = \text{tg}(\theta)$ est négatif et la droite est décroissante. Lorsque θ est nul ou égal à π , le coefficient angulaire c est nul, la droite est horizontale. Enfin, lorsque θ est inférieur à $\pi/2$ et positif, c est positif et la droite est croissante. Notons que si θ est égal à $\pi/2$ en valeur absolue, la valeur absolue de c est infinie. Dans ce cas, la droite est parallèle à l'axe des ordonnées. À une valeur de x donnée correspond une infinité de valeurs de y . Il ne s'agit plus d'une fonction. Lorsque $|c|$ tend vers l'infini, l'équation (1.17) n'est plus définie.

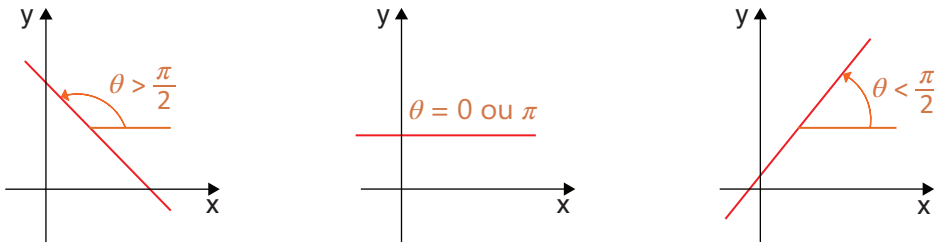
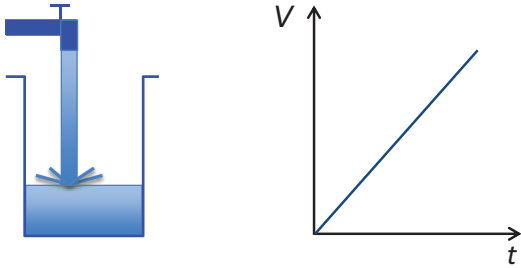


Figure 1.7 Comportement d'une droite pour différentes valeurs de son coefficient angulaire.

Nous voyons dès lors que la famille des solutions de l'équation différentielle (1.17) est un ensemble de droites parallèles (même coefficient angulaire) qui ne diffèrent que par la valeur de b , l'ordonnée à l'origine. Fixer la valeur de cette constante b revient donc à sélectionner dans la famille des solutions, celle qui correspond au processus linéaire étudié.

Exemple : remplissage à débit constant d'un récipient

◀ **Figure 1.8** Remplissage à débit constant d'un récipient.

Soit $V(t)$ le volume d'eau se trouvant au temps t dans le récipient montré sur la figure 1.8. Nous supposons que le robinet est à débit constant. Cela signifie que le volume d'eau qui pénètre dans le récipient par unité de temps (par seconde) est toujours le même. Il s'ensuit donc qu'au cours du temps, le taux de variation du volume d'eau présent dans le récipient est constant :

$$\frac{dV}{dt} = c, \quad (1.20)$$

où la constante c est le débit d'eau. Il s'agit bien de l'équation différentielle associée aux processus linéaires. Cette équation admet une famille de solutions de la forme :

$$V(t) = ct + b. \quad (1.21)$$

Si nous supposons en outre qu'au temps $t = 0$ c'est-à-dire au moment où nous enclenchons le chronomètre, le récipient est vide ($V(0) = 0$), la constante b doit être nulle. Sur la figure 1.8, la fonction $V(t)$ est représentée par une droite dont le coefficient angulaire est égal au débit d'eau c et qui passe par l'origine des axes ($b = 0$).

b) Les processus exponentiels

Une grandeur y fonction d'une variable x définit un processus exponentiel si le taux de variation de y avec x est proportionnel à y . En d'autres termes, l'équation différentielle associée à tout processus exponentiel s'écrit :

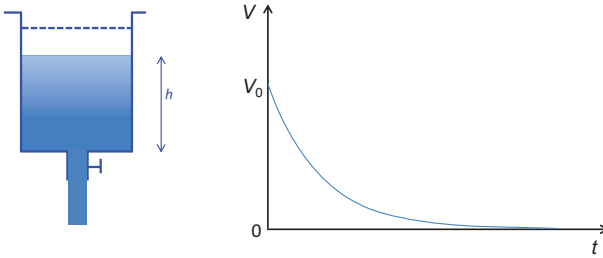
$$\frac{dy}{dx} = \pm \lambda y, \quad (1.22)$$

où λ est une constante positive. Le signe $+$ correspond à un processus exponentiel croissant et le signe $-$ à un processus exponentiel décroissant. Si la constante λ est nulle, nous retrouvons l'équation d'un processus linéaire. $\pm \lambda = (dy/dx)/y$ s'interprète comme le taux relatif de variation de y avec x . Dans le cas d'un processus exponentiel, ce taux relatif de variation est une constante. Pour $\lambda \neq 0$, l'équation différentielle (1.22) qui est du premier ordre admet une famille de solutions qui s'écrivent sous la forme :

$$y = y_0 e^{\pm \lambda x}, \quad (1.23)$$

où y_0 est une constante a priori arbitraire. Comme pour les processus linéaires, cette constante est l'ordonnée à l'origine (y en $x = 0$). Les propriétés des fonctions exponentielles et de leurs réciproques, les fonctions logarithmes, sont reprises en détail dans l'annexe, en ligne, sur les compléments de mathématiques. Dans ce qui suit, nous étudions séparément les processus exponentiels décroissants et croissants.

- Processus exponentiels décroissants

Exemple : vidage d'un récipient par un petit orifice placé au fond


◀ **Figure 1.9** Vidage d'un récipient par un petit orifice placé au fond.

Soit un récipient rempli d'eau. Au temps $t = 0$, c'est-à-dire au moment où on enclenche le chronomètre, nous supposons que le volume V de l'eau se trouvant dans le récipient est égal à V_0 . Comme l'eau s'échappe par un petit orifice se trouvant dans le fond du récipient (figure 1.9), le volume V de l'eau dans ce récipient décroît de sorte que dV/dt , qui est le taux de variation de V avec le temps, est négatif. En outre, au chapitre 6, nous montrons que si l'on tient compte de la viscosité de l'eau, ce taux de variation de V avec le temps (qui est au signe près le débit d'eau sortant) est proportionnel à la pression qui règne au fond du récipient, elle-même proportionnelle à la hauteur h de l'eau. Comme h peut s'écrire comme V/A où A est l'aire (constante) de la base du récipient, nous pouvons écrire :

$$\frac{dV}{dt} = -\lambda V, \quad (1.24)$$

où, pour avoir l'égalité, nous avons introduit la constante de proportionnalité λ qui est positive. Nous obtenons donc une équation différentielle qui décrit un processus exponentiel décroissant avec comme solution :

$$V(t) = V_0 e^{-\lambda t}. \quad (1.25)$$

Les processus de décroissance exponentielle dépendant du temps interviennent de nombreuses fois dans les domaines physiologique et médical. Un premier exemple est celui de l'expiration. Le volume d'air présent dans les poumons suit une loi exponentielle décroissante : au début de l'expiration, ce volume d'air diminue rapidement car les tissus élastiques composant les poumons ont été étirés durant le processus d'inspiration. Ensuite, le taux de variation du volume d'air dans les poumons étant proportionnel à ce même volume, le volume d'air restant va diminuer de plus en plus lentement jusqu'à la fin de l'expiration. En imagerie nucléaire (voir chapitre 12), on injecte aux patients des substances radioactives dont l'activité à l'intérieur du corps suit une loi exponentielle décroissante. Le patient est dès lors, lui-même, radioactif pendant un certain temps. Lorsqu'un anesthésiste injecte une substance anesthésiante à un patient, cette substance s'élimine en suivant, dans de nombreux cas, une loi exponentielle décroissante. Il y a donc lieu de contrôler l'évolution de la quantité de substance qui subsiste dans le corps.

Mathématiquement, la fonction exponentielle décroissante n'atteint jamais zéro sauf pour des temps infinis, ce qui revient à dire, qu'en théorie, le processus ne se termine jamais. Toutefois, en pratique, les exemples précédents démontrent, de manière évidente, la nécessité de caractériser la durée de tels processus. Cette caractérisation se fait de deux manières : soit à l'aide du **temps de demi-vie** ($T_{1/2}$), soit à l'aide de la **constante de temps** τ . Ces derniers sont définis dans ce qui suit.

Reprenons l'exemple 1 du vidage d'un récipient par un petit orifice se trouvant au fond. Le temps de demi-vie $T_{1/2}$ est défini comme le temps nécessaire pour que le volume de liquide dans le récipient diminue d'un facteur 2. En utilisant l'équation (1.25), nous avons :

$$V(t = T_{1/2}) = \frac{1}{2} V_0 = V_0 e^{-\lambda T_{1/2}}.$$

En divisant par V_0 , les deux membres de la seconde égalité, cette dernière devient $1/2 = e^{-\lambda T_{1/2}}$. En prenant ensuite le logarithme népérien des deux membres de cette dernière égalité, nous obtenons finalement :

$$T_{1/2} = \frac{\ln 2}{\lambda}. \quad (1.26)$$

Sur la figure 1.10, nous représentons la décroissance exponentielle du volume d'eau se trouvant dans le récipient. Si nous supposons qu'en $t = 0$, ce volume d'eau est égale à 2 (sans préciser les unités), ce volume se réduit de moitié après $t = T_{1/2}$. Après un temps $t = 2T_{1/2}$, il n'est plus que de 0,5 et de 0,25 après un temps $t = 3T_{1/2}$.

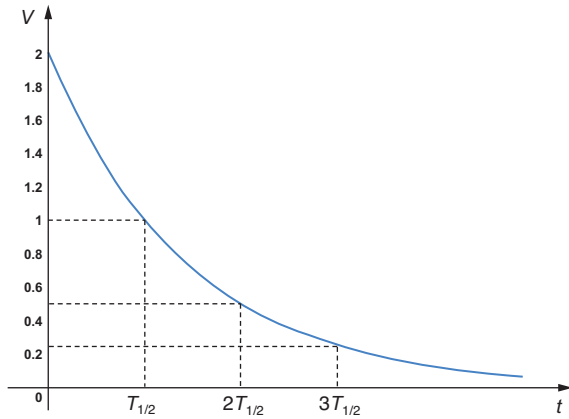


Figure 1.10 Caractérisation à l'aide du temps de demi-vie $T_{1/2}$ de la décroissance exponentielle d'un volume d'eau se trouvant dans un récipient percé d'un petit orifice. Nous supposons qu'en $t = 0$, le volume d'eau est égal à 2 (sans préciser les unités).

L'autre grandeur caractérisant la durée d'un processus exponentiel décroissant est la constante de temps τ . Reprenons le même exemple du vidage d'un récipient par un petit orifice se trouvant au fond. Cette constante τ représente le temps après lequel le processus exponentiel serait terminé si le taux de variation du volume était resté constant et égal à sa valeur initiale. Si le taux de variation du volume avec le temps était resté constant, le processus de décroissance aurait été linéaire. Sur la figure 1.11, ce processus est représenté par la droite qui est tangente à l'exponentielle décroissante en $t = 0$.

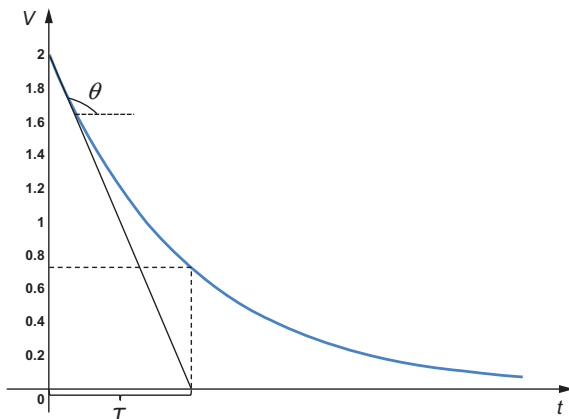


Figure 1.11 Caractérisation à l'aide de la constante de temps τ de la décroissance exponentielle d'un volume d'eau se trouvant dans un récipient percé d'un petit orifice. Comme sur la figure précédente, nous supposons qu'en $t = 0$, le volume d'eau se trouvant dans le récipient est égal à 2 (sans préciser les unités).

Le coefficient angulaire de cette droite vaut :

$$\operatorname{tg}(\theta) = \frac{dV}{dt}(t=0) = -\lambda V_0,$$

où, comme précédemment, nous avons supposé que le volume d'eau V_0 en $t = 0$ est égal à 2 sans préciser les unités. L'équation de cette droite est donc :

$$V_L(t) = (\operatorname{tg}(\theta))t + V_0 = (-\lambda V_0)t + V_0, \quad (1.27)$$

où l'indice L indique que $V_L(t)$ décrit une décroissance linéaire du volume d'eau dans le récipient. Comme la constante de temps τ est le temps écoulé jusqu'au moment où le processus linéaire se termine, il nous suffit à présent de trouver le temps t pour lequel la droite qui représente ce processus linéaire coupe l'axe des abscisses ce qui revient à résoudre l'équation $V_L(t = \tau) = 0$. En utilisant l'équation (1.27), nous avons $(-\lambda V_0)\tau + V_0 = 0$ ce qui donne :

$$\tau = \frac{1}{\lambda}. \quad (1.28)$$

Plus la constante de temps τ est élevée, plus la décroissance exponentielle du volume d'eau sera lente. Il est utile de réécrire la fonction qui décrit la décroissance exponentielle comme suit :

$$V(t) = V_0 e^{-\frac{t}{\tau}}. \quad (1.29)$$

Par conséquent, $V(t = \tau) = V_0 e^{-1} = 0,368V_0$.

Il est important de remarquer qu'il existe des processus exponentiels qui dépendent d'autres variables que le temps. L'intensité de lumière transmise à travers une épaisseur donnée de matière suit aussi une loi exponentielle. Dans ce cas, le temps est remplacé par une longueur et le temps de demi-vie par une longueur de demi-atténuation (voir chapitre 12).

• Processus exponentiels croissants

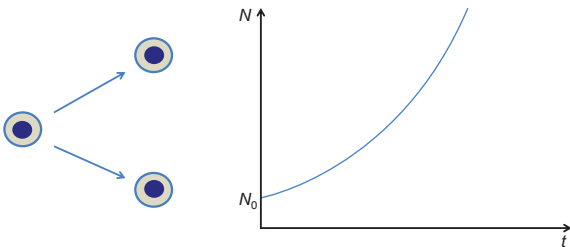
Exemple : croissance d'une population de bactéries

Soit une population de N_0 bactéries (voir figure 1.12) dont nous étudions la croissance en présence d'une quantité illimitée de nutriments pour assurer un métabolisme normal de toutes les bactéries. Cette croissance résulte de la division cellulaire. La probabilité dP qu'une bactérie se divise pendant un intervalle de temps dt est proportionnelle à dt :

$$dP = \lambda dt, \quad (1.30)$$

où le coefficient de proportionnalité λ représente la fréquence des divisions ou encore, la probabilité de division par unité de temps. Si chaque bactérie se divise indépendamment des autres, l'accroissement dN du nombre N de bactéries pendant un intervalle de temps dt s'écrit :

$$dN = NdP = N\lambda dt. \quad (1.31)$$



◀ **Figure 1.12** *Accroissement exponentiel d'une population de bactéries suite au processus de division cellulaire.*

La vitesse ou le taux d'accroissement du nombre de bactéries vaut donc :

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N. \quad (1.32)$$

Il s'agit de l'équation différentielle décrivant un processus exponentiel croissant avec comme solution :

$$N(t) = N_0 e^{\lambda t}. \quad (1.33)$$

Ce résultat s'applique également à la croissance de la population de cellules cancéreuses au sein d'une tumeur. Remarquons que λ , défini plus haut comme la probabilité de division par unité de temps, est aussi le taux relatif de variation de $N(t)$, à savoir $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ qui est une constante.

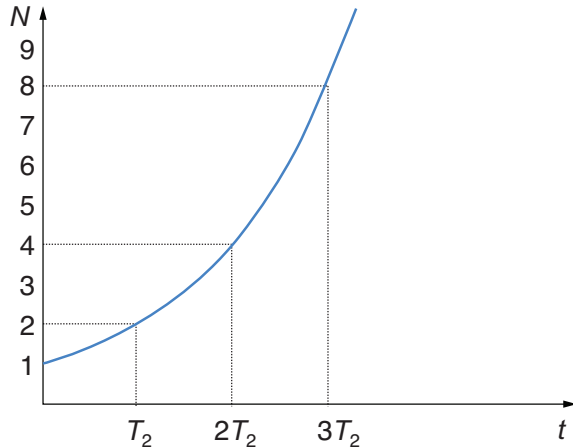
Pour caractériser la croissance d'une population de bactéries, on introduit le **temps de doublement** T_2 . Il s'agit du temps nécessaire pour que la population augmente d'un facteur 2. En utilisant l'équation (1.33), nous avons :

$$N(t = T_2) = 2N_0 = N_0 e^{\lambda T_2}.$$

En divisant par N_0 les deux membres de la seconde égalité, cette dernière devient $2 = e^{\lambda T_2}$. En prenant ensuite le logarithme népérien des deux membres, nous obtenons finalement :

$$T_2 = \frac{\ln 2}{\lambda}. \quad (1.34)$$

Sur la figure 1.13, nous représentons l'évolution temporelle du nombre N de bactéries à partir d'une seule (en $t = 0$). En $t = T_2$, il y aura donc deux bactéries, quatre en $t = 2T_2$, huit en $t = 3T_2$ et ainsi de suite. Le fait que T_2 soit inversement proportionnel à λ , la probabilité de division cellulaire par unité de temps, se comprend aisément. En effet, si λ augmente, nous nous attendons à ce que le nombre de bactéries double plus rapidement et donc à ce que T_2 diminue.



◀ **Figure 1.13** *Accroissement exponentiel d'une population de bactéries. Le nombre de bactéries, initialement égal à 1, double chaque fois que le temps augmente de T_2 . Notons qu'en toute rigueur, la courbe devrait être discontinue, autrement dit, être composée d'une suite de points puisque N ne prend que des valeurs entières.*

Exercice d'application Évolution du nombre de cellules leucémiques

Un enfant, atteint de leucémie lymphocytaire aiguë, a approximativement 10^{12} cellules leucémiques quand la maladie est cliniquement apparente.

1. Si on assimile une cellule à une petite sphère dont le diamètre est d'environ 8 microns (1 micron = 10^{-6} m), estimez le volume total des cellules leucémiques.
2. La guérison requiert la mort de toutes les cellules sans exception. Le temps de doublement du nombre de cellules est d'environ 5 jours. Si toutes les cellules sont détruites sauf une, évaluez le temps nécessaire pour que la maladie soit à nouveau cliniquement apparente.
3. Un traitement standard de chimiothérapie réduit le nombre de cellules à 10^9 . Quel est alors le temps de rémission, c'est-à-dire le temps pendant lequel la maladie n'est pas cliniquement apparente (absence de symptômes). Qu'en est-il de ce temps si le nombre de cellules est réduit à 10^6 ?

Solution

1. Le volume V d'une cellule vaut : $V = \frac{4}{3}\pi(4 \times 10^{-6})^3 = 268 \times 10^{-18} \text{ m}^3 = 268 \times 10^{-12} \text{ cm}^3$. Le volume total V_T occupé par 10^{12} cellules est donc $V_T = 268 \text{ cm}^3$.
2. Puisque $T_2 = 5$ jours, nous avons $\lambda = \ln(2)/T_2 = 0,1386 \text{ jours}^{-1}$. Dès lors, le nombre N de cellules leucémiques en fonction du temps est donné par $N(t) = N_0 e^{0,1386 t}$. Si $N_0 = 1$, nous devons résoudre l'équation $e^{0,1386 t} = 10^{12}$ pour trouver t . En prenant le logarithme népérien des deux membres de cette égalité, nous avons : $0,1386 t = \ln(10^{12}) = 12 \ln(10)$ ce qui donne $t = \frac{12 \ln(10)}{0,1386} = 199$ jours.
3. Si $N_0 = 10^9$, nous devons cette fois résoudre l'équation $10^{12} = 10^9 \times e^{0,1386 t}$ soit après simplification, $10^3 = e^{0,1386 t}$ pour trouver t . En prenant à nouveau le logarithme népérien des deux membres de cette égalité, nous trouvons : $t = \frac{3 \ln(10)}{0,1386} = 50$ jours. Pour $N_0 = 10^6$, nous trouvons, en suivant la même démarche, $t = 100$ jours.

- **Représentation graphique d'un processus exponentiel**

Examinons à présent comment représenter graphiquement un processus exponentiel. Jusqu'à présent, nous avons utilisé une échelle linéaire pour les axes des abscisses et des ordonnées. Échelle linéaire signifie que l'écart entre les graduations successives est constant. Dans ce qui suit, nous montrons qu'il est plus intéressant d'utiliser une échelle logarithmique pour l'axe des ordonnées et une échelle linéaire pour l'axe des abscisses. Pour comprendre ce qu'est une échelle logarithmique, considérons la fonction exponentielle suivante $y = Ae^{Bx}$ avec $A = 22$ et $B = 1,79$. La courbe représentative de cette fonction exponentielle est donnée sur le graphique de gauche de la figure 1.14 en utilisant une échelle linéaire sur les deux axes. Prenons ensuite le logarithme en base 10 de y (voir l'annexe, en ligne, sur les compléments de mathématiques) :

$$\log_{10} y = \log_{10} A + (B \log_{10} e)x. \quad (1.35)$$

Nous obtenons l'équation d'une droite pour $\log_{10} y$ dont le coefficient angulaire est égal à $B \log_{10} e$ et l'ordonnée à l'origine à $\log_{10} A$. Cette droite est représentée sur le graphique du milieu de la figure 1.14. Notons que sur les deux axes, l'échelle reste linéaire. Si maintenant, sans changer la position des graduations sur l'axe des ordonnées, nous remplaçons $\log_{10} y$ par la valeur correspondante de y , nous obtenons le graphique de droite de la figure 1.14.

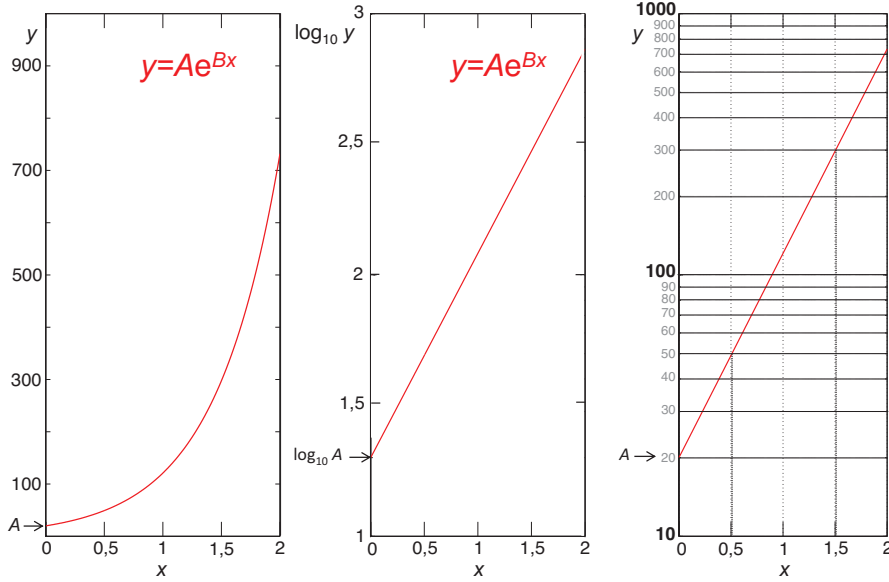


Figure 1.14 ▲ Représentation graphique d'une fonction exponentielle $y = Ae^{Bx}$ avec $A = 22$ et $B = 1,79$. Dans le graphique de gauche, l'échelle des ordonnées y est linéaire. Dans le graphique du milieu, c'est $\log_{10} y$ qui est représenté à l'aide d'une échelle linéaire. Dans le graphique de droite, l'échelle des ordonnées y est logarithmique. (D'après A. Bouyssy et al., *Physique pour les sciences de la vie*, Belin, 1987.)

Ainsi, la graduation correspondant à $\log_{10} y = 3$ sur le graphique du milieu correspond à $y = 1\,000$ (puisque $\log_{10} 1\,000 = 3$) sur le graphique de droite. De même, la graduation correspondant à $\log_{10} y = 2$ correspond à $y = 100$. Il s'ensuit donc que, sur l'axe des ordonnées du graphique de droite, les graduations correspondant à des valeurs de y également espacées ne sont plus équidistantes, l'échelle est logarithmique. En d'autres termes, une échelle logarithmique en y correspond à une échelle linéaire en $\log_{10} y$. Notons qu'une échelle logarithmique n'a pas de zéro puisque $\lim_{y \rightarrow 0} \log_{10} y = -\infty$.

Le graphique de droite de la figure 1.14 est appelé graphique semi-logarithmique (l'échelle logarithmique ne concerne qu'un des deux axes, en l'occurrence, celui des ordonnées) de la fonction $y = Ae^{Bx}$. Un tel mode de représentation permet un calcul aisé des paramètres A et B . A est la valeur de y en $x = 0$. Pour trouver B , qui est la pente de la droite représentée sur le graphique de droite de la figure 1.14, nous choisissons deux valeurs de l'abscisse x , soit x_1 et x_2 auxquelles correspondent respectivement les ordonnées y_1 et y_2 :

$$\begin{aligned} y_1 &= Ae^{Bx_1}, \\ y_2 &= Ae^{Bx_2}. \end{aligned}$$

Le rapport de ces deux expressions donne :

$$\frac{y_2}{y_1} = e^{B(x_2 - x_1)}. \quad (1.36)$$

En prenant ensuite le logarithme népérien des deux membres de cette équation, nous obtenons :

$$\ln \left(\frac{y_2}{y_1} \right) = B(x_2 - x_1), \quad (1.37)$$

ce qui donne :

$$B = \frac{1}{(x_2 - x_1)} \ln \left(\frac{y_2}{y_1} \right). \quad (1.38)$$

Sur le graphique de droite de la figure 1.14, nous avons choisi $x_1 = 0,5$ et $x_2 = 1,5$ correspondant respectivement à $y_1 = 50$ et $y_2 = 300$. Nous obtenons :

$$B = \frac{1}{(1,5 - 0,5)} \ln \left(\frac{300}{50} \right) = 1,79. \quad (1.39)$$

Sur le graphique de droite de la figure 1.14, l'axe des ordonnées y se compose de deux décades : de 10 à 100 et de 100 à 1 000. Notons que, sur cette échelle logarithmique, la distance entre 10 et 100 est la même que celle qui sépare 100 de 1 000 ; toute autre décade est aussi caractérisée par cette même distance. En pratique, lorsque nous voulons représenter des données expérimentales correspondant à un processus exponentiel, nous devons choisir les décades à tenir en compte sur l'axe des ordonnées en fonction de la distribution des valeurs de ces données. Si ces dernières sont comprises entre, disons 0,2 et 63, il faudra choisir trois décades : de 0,1 à 1, de 1 à 10 et de 10 à 100. Enfin, sur l'échelle linéaire du graphique de gauche de la figure 1.14, nous voyons que pour les petites valeurs de x , la lecture précise des valeurs correspondantes de y est beaucoup plus difficile que sur l'échelle logarithmique du graphique de droite. Autrement dit, le tracé de la fonction exponentielle sur le graphique semi-log de droite permet de voir ce qui se passe à grande échelle sans perdre l'information de ce qu'il se passe à petite échelle. Pour ce faire et comme nous l'observons sur ce même graphique de droite, l'écartement entre les grands nombres est réduit et celui entre les petits nombres est agrandi.

Une échelle logarithmique peut être utilisée pour l'axe des ordonnées ou pour l'axe des abscisses ou pour les deux axes. Dans ce dernier cas, nous parlons de graphiques log-log appropriés pour représenter une fonction de type $y = Ax^\alpha$ puisque nous avons à nouveau une relation linéaire (équation d'une droite) entre $\log_{10} y$ et $\log_{10} x$:

$$\log_{10} y = \log_{10} A + \alpha \log_{10} x. \quad (1.40)$$

• Évolution exponentielle multimodale d'une population homogène

Nous considérons ici une population homogène à plusieurs modes indépendants de croissance et/ou de décroissance exponentielle. Un bon exemple est celui d'un ensemble y d'isotopes radioactifs (voir chapitre 12), tous de même nature (population homogène) et injectés dans le corps d'un patient. Ces isotopes peuvent disparaître par désintégration radioactive ou être excrétés biologiquement dans les urines (deux modes indépendants de décroissance exponentielle). Soit λ_1 le taux relatif de variation de la population y d'isotopes que nous aurions si la désintégration radioactive était le seul mode de décroissance. De même, nous posons λ_2 le taux relatif de variation de cette même population y d'isotopes si l'excrétion biologique était le seul mode de décroissance. Comme les deux modes de décroissance sont supposés indépendants l'un de l'autre, le taux total de variation de y avec le temps s'écrit :

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= -\lambda_1 y - \lambda_2 y, \\ &= -(\lambda_1 + \lambda_2) y, \\ &= -\lambda y. \end{aligned} \quad (1.41)$$

Ce résultat montre clairement que si les différents modes de décroissance sont indépendants, le processus global reste exponentiel. Nous pouvons alors définir un temps de demi-vie effectif qui peut s'exprimer en termes de T_1 et T_2 , les temps de demi-vie associés à chacun des modes de décroissance.

En utilisant la relation (1.26), nous avons :

$$\lambda = \lambda_1 + \lambda_2 \implies \frac{\ln 2}{T} = \frac{\ln 2}{T_1} + \frac{\ln 2}{T_2}.$$

En divisant les deux membres de la dernière égalité par $\ln 2$, nous obtenons :

$$\frac{1}{T} = \frac{1}{T_1} + \frac{1}{T_2}. \quad (1.42)$$

Cette formule se généralise facilement à un nombre arbitraire de modes indépendants soit de décroissance, soit de croissance soit des deux.

• Évolution d'une population inhomogène

Examinons à présent le cas d'une population inhomogène, chacune des sous-populations ayant son mode propre de croissance et/ou de décroissance exponentielle. À titre d'exemple, considérons un ensemble de noyaux radioactifs, les uns de type A en proportion P_A et les autres de type B en proportion P_B . Les sous-populations de noyaux radioactifs de type A et de type B décroissent exponentiellement. Soit λ_A et λ_B les taux relatifs de variation du nombre de noyaux radioactifs respectivement de type A et de type B . Dans ces conditions, la fraction $f_A(t)$ de noyaux non désintégrés de type A est donnée, au temps t , par :

$$f_A(t) = P_A e^{-\lambda_A t}. \quad (1.43)$$

De même, la fraction $f_B(t)$ de noyaux non désintégrés de type B est donnée par :

$$f_B(t) = P_B e^{-\lambda_B t}. \quad (1.44)$$

La fraction totale $f(t)$ de noyaux non désintégrés vaut donc :

$$f(t) = f_A(t) + f_B(t) = P_A e^{-\lambda_A t} + P_B e^{-\lambda_B t}. \quad (1.45)$$

Comme la somme de deux exponentielles n'est pas une exponentielle, nous voyons donc que cette fraction totale de noyaux non désintégrés ne décroît pas de manière exponentielle même si c'est le cas des sous-populations.

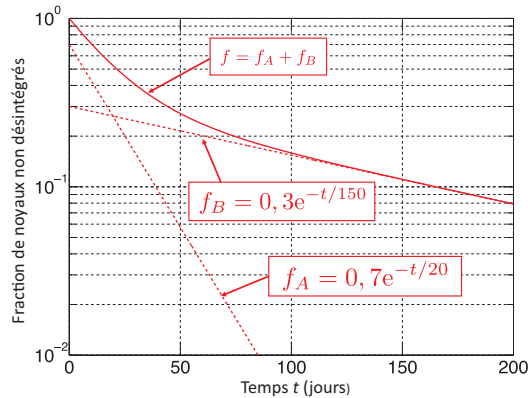


Figure 1.15 ▲ Fraction de noyaux non désintégrés en fonction du temps t en jours pour les noyaux de type A et de type B (traits pointillés) et pour la population totale des noyaux (traits pleins). La proportion P_A de noyaux de type A est égale à 0,7 et celle P_B des noyaux de type B est de 0,3. $\lambda_A = 1/20 \text{ jours}^{-1}$ et $\lambda_B = 1/150 \text{ jours}^{-1}$. Sur ce graphique semi-logarithmique, les fractions $f_A(t)$ et $f_B(t)$ de noyaux non désintégrés, respectivement de type A et B sont des droites puisque leur évolution est exponentielle. En revanche, la fraction totale des noyaux non désintégrés n'est plus représentée par une droite. (D'après A. Bouyssy et al., 1987.)

À titre d'illustration, posons $P_A = 0,7$, $P_B = 0,3$, $\lambda_A = 1/20 \text{ jours}^{-1}$ et $\lambda_B = 1/150 \text{ jours}^{-1}$. Les fractions $f_A(t)$ et $f_B(t)$ de noyaux non désintégrés respectivement de type A et B sont représentées graphiquement en fonction du temps t par des droites (traits pointillés) sur le diagramme semi-logarithmique de la figure 1.15. En pratique, c'est la fraction totale de noyaux non désintégrés (le trait plein sur la figure 1.15) qui fait l'objet d'une mesure. Se pose alors la question suivante : pouvons-nous, connaissant l'évolution temporelle de la fraction totale $f(t)$ de noyaux non désintégrés, extraire des informations quant à l'évolution exponentielle des fractions $f_A(t)$ et $f_B(t)$? Lorsque les constantes λ_A et λ_B sont fort différentes, la réponse est positive. En effet, comme $f_A(t)$ décroît très rapidement, nous voyons sur le graphique de la figure 1.15 que pour des temps dépassant 100 jours, la fraction totale $f(t)$ se confond avec $f_B(t)$ qui est représentée par une droite. Comme $f(t) = f_A(t) + f_B(t)$, il est aisé d'en déduire l'expression de $f_A(t)$. En revanche, si λ_A est proche de λ_B , nous devons avoir recours à des algorithmes mathématiques très compliqués qui sortent du cadre de cet ouvrage.

c) Approche exponentielle d'un état d'équilibre

Considérons une grandeur y , fonction de x , qui, pour des valeurs de x croissantes à partir de zéro, tend exponentiellement vers une valeur limite y_{lim} . Un tel comportement de y est décrit par l'équation différentielle du premier ordre :

$$\frac{dy}{dx} + ay = b, \quad (1.46)$$

où a et b sont des constantes positives. Cette équation différentielle admet une famille de solutions qui s'écrivent sous la forme :

$$y = y_{\text{lim}} + ce^{-ax}, \quad (1.47)$$

où $y_{\text{lim}} = b/a$ et où c est une constante a priori arbitraire. En connaissant la valeur de y en $x = 0$, nous pouvons déterminer la valeur de la constante c et donc sélectionner dans la famille de solutions, celle qui correspond au problème étudié. L'étude, à partir de l'équation (1.47), du comportement de y en fonction de x met en évidence deux régimes bien distincts de valeurs de x : un régime transitoire pour les valeurs relativement petites de x , dans lequel y varie exponentiellement avec x et un régime stationnaire pour $x \gg 1/a$ dans lequel y reste pratiquement constant et égal à y_{lim} . À l'instar des processus exponentiels, la constante $\tau = 1/a$ est la constante de temps du processus. Cette constante τ caractérise l'évolution dans le temps de y dans le régime transitoire. Pour bien comprendre l'équation différentielle (1.46) et ce qu'elle implique, examinons en détail un exemple, celui du remplissage d'un récipient dont le fond est percé.

Exemple : remplissage d'un récipient à fond percé

Soit V le volume de liquide se trouvant dans le récipient à un moment donné. Pendant un intervalle de temps dt , ce volume V augmente d'une quantité $dV_E > 0$ due au liquide qui entre avec un débit constant. Par ailleurs, pendant ce même intervalle de temps, ce volume V varie d'une quantité $dV_S < 0$ due au liquide sortant par l'orifice comme le montre la figure 1.16. Nous pouvons dès lors définir le débit entrant $\Phi_E = dV_E/dt$ qui, comme nous venons de l'indiquer, est constant et le débit sortant $\Phi_S = dV_S/dt$. Ce dernier est négatif et varie comme l'indique l'équation (1.24) :

$$\Phi_S = \frac{dV_S}{dt} = -\lambda V. \quad (1.48)$$