



Bruno Anselme

Biomathématiques

Outils, méthodes et exemples

Licence 3

Master

Écoles d'ingénieurs

DUNOD

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|------------|
| Préface | III |
| Avant-propos | XI |
| Chapitre 1. Modèles continus de dynamique pour une population isolée | 1 |
| 1.1 De l'analyse d'une fluctuation à une équation différentielle | 1 |
| 1.1.1 Modèle discret ou modèle continu? | 1 |
| 1.1.2 Croissance et variation de croissance | 3 |
| 1.1.3 Équations différentielles | 4 |
| 1.2 Le modèle de Malthus | 4 |
| 1.2.1 L'hypothèse de Malthus | 4 |
| 1.2.2 La croissance exponentielle | 5 |
| 1.2.3 Démonstration et modélisation | 5 |
| 1.2.4 Les implications du modèle malthusien | 6 |
| 1.3 Le modèle de Verhulst | 8 |
| 1.3.1 Les hypothèses du modèle | 8 |
| 1.3.2 La croissance logistique | 10 |
| 1.3.3 États stationnaires du modèle logistique | 11 |
| 1.3.4 Signification biologique du modèle logistique | 14 |
| 1.3.5 Autres domaines d'application du modèle logistique | 16 |
| Chapitre 2. Variations autour du modèle logistique | 19 |
| 2.1 Exploitation d'une ressource : une justification du modèle | 19 |
| 2.1.1 Production primaire et consommateurs | 19 |
| 2.1.2 Allocation de la ressource : entretien vs reproduction | 20 |
| 2.2 Population avec effet Allee | 20 |
| 2.2.1 La dépendance positive à la densité | 20 |
| 2.2.2 L'effet Allee et sa modélisation | 22 |
| 2.3 Exploitation d'une ressource biologique | 26 |
| 2.3.1 Population subissant un taux constant de prélèvement | 26 |
| 2.3.2 Population subissant un quota constant de prélèvement | 35 |
| 2.3.3 Prélèvement par un prédateur : la tordeuse de bourgeon de l'épinette | 36 |
| 2.4 Modèle avec effet retardé (délai) | 37 |
| 2.4.1 Application au modèle logistique | 37 |
| 2.4.2 Périodicité | 39 |
| 2.4.3 Exemple de la lucilie cuivrée, mouche du mouton australien | 41 |
| 2.5 Autres modèles et autres applications | 42 |
| 2.5.1 Le modèle de Gompertz | 42 |
| 2.5.2 Ajustement de la position du point d'inflexion | 44 |
| 2.5.3 Le modèle de von Bertalanffy | 44 |

| | |
|---|---------------|
| Chapitre 3. Modèles discrets pour une population isolée | 47 |
| 3.1 Relations de récurrence dans une population sans recouvrement de génération | 47 |
| 3.1.1 Quelques modèles simples | 48 |
| 3.1.2 Les caractères d'un modèle discret | 51 |
| 3.1.3 Suivi de la dynamique par cheminement graphique | 52 |
| 3.2 Exemples de modèles discrets | 54 |
| 3.2.1 Les fonctions caractéristiques admissibles | 54 |
| 3.2.2 Un modèle plus réaliste : le modèle de Ricker | 55 |
| 3.2.3 Adimensionnement des modèles | 55 |
| 3.2.4 Prépondérance du paramètre r | 56 |
| 3.3 Stabilité, périodicité, chaos | 57 |
| 3.3.1 Traitement numérique du modèle de Ricker | 57 |
| 3.3.2 Analyse des conditions d'équilibre, les valeurs propres du système | 58 |
| 3.3.3 Comportement au voisinage des points d'équilibre | 60 |
| 3.3.4 Le diagramme de Feigenbaum | 61 |
| 3.3.5 Le chaos et les bifurcations | 63 |
| 3.3.6 Le chaos : effet mathématique ou effet biologique? | 65 |
| 3.3.7 Analogie avec un modèle continu avec retard | 66 |
| 3.4 Variations autour du modèle de Ricker | 67 |
| 3.4.1 Modèles avec retard | 67 |
| 3.4.2 Effet Allee en temps discret | 67 |
| 3.4.3 Exploitation d'une ressource biologique | 67 |
| 3.5 La synchronisation des cigales périodiques | 69 |
| 3.5.1 Cigales périodiques et non-périodiques | 69 |
| 3.5.2 Modélisation | 71 |
| 3.5.3 Ajustement des paramètres du modèle | 73 |
| 3.5.4 Simulation de la synchronisation | 74 |
| Chapitre 4. Modèles de compétition entre deux populations | 77 |
| 4.1 Compétition entre êtres vivants | 77 |
| 4.1.1 Compétition en milieu naturel | 77 |
| 4.1.2 Compétition expérimentale | 78 |
| 4.2 Un modèle continu de compétition | 79 |
| 4.2.1 Un système croisé d'équations différentielles | 79 |
| 4.2.2 Compétition et capacité de charge | 80 |
| 4.2.3 Trajectoires dans le portrait de phase : étude détaillée du cas 1 | 84 |
| 4.3 Stabilité des équilibres – matrice jacobienne et valeurs propres du système | 87 |
| 4.3.1 Linéarisation au voisinage des points d'équilibre | 87 |
| 4.3.2 Conditions d'équilibre | 88 |
| 4.3.3 Retour au modèle de compétition | 90 |
| 4.4 Le principe d'exclusion écologique | 92 |
| 4.4.1 Le principe de Gause | 92 |
| 4.4.2 Critique du principe | 92 |
| 4.5 Les stratégies r et K | 93 |
| 4.5.1 Peut-on modéliser ainsi la compétition intraspécifique? | 93 |
| 4.5.2 Capacités de charge différentes – stratégie K | 94 |
| 4.5.3 Modèle avec une même capacité de charge fluctuante – stratégie r | 94 |

| | |
|--|------------|
| Chapitre 5. Modèles d'interaction de type proie-prédateur | 97 |
| 5.1 Dynamique proie-prédateur | 97 |
| 5.1.1 Le modèle de la baie de l'Hudson | 97 |
| 5.1.2 Une belle idée est-elle toujours une idée pertinente? | 99 |
| 5.2 Le modèle Lotka-Volterra (continu) | 101 |
| 5.2.1 Un système croisé de deux équations différentielles | 101 |
| 5.2.2 Stabilité | 102 |
| 5.2.3 Fonctionnement cyclique | 103 |
| 5.2.4 Les solutions à proximité du point d'équilibre | 106 |
| 5.2.5 Sardines et requins en Adriatique nord : Volterra et d'Ancona | 107 |
| 5.2.6 Neurones et oscillateurs biologiques | 108 |
| 5.3 Autres modèles proie-prédateur | 109 |
| 5.3.1 Comment modifier le modèle Lotka-Volterra | 109 |
| 5.3.2 Modèle continu plus réaliste : le modèle de Rosenzweig et MacArthur | 112 |
| 5.3.3 Modèles proie-prédateur en temps discret | 116 |
| 5.4 Le modèle hôte-parasitoïde de Nicholson et Bailey | 118 |
| 5.4.1 Les guêpes parasitoïdes | 118 |
| 5.4.2 Le modèle | 118 |
| 5.4.3 Le comportement du modèle | 122 |
| 5.5 Modèles de symbiose | 124 |
| 5.5.1 Échec des approches type Lotka-Volterra | 125 |
| 5.5.2 Changer le signe de la compétition | 125 |
| Chapitre 6. Populations fonctions de plusieurs variables | 129 |
| 6.1 Les équations de conservation à travers l'exemple d'une structure d'espace | 129 |
| 6.1.1 Choses qui bougent... | 129 |
| 6.1.2 Objets dans un flux unidirectionnel | 130 |
| 6.1.3 Cas d'un flux convectif | 133 |
| 6.1.4 Cas d'un flux diffusif | 134 |
| 6.1.5 Cas d'un flux attiré : exemple du chimiotactisme | 136 |
| 6.2 Reproduction et diffusion d'une espèce invasive | 138 |
| 6.2.1 Modèle unidimensionnel | 138 |
| 6.2.2 Passage à deux dimensions | 138 |
| 6.2.3 Application : les rats musqués en Europe centrale | 140 |
| 6.3 Proies, prédateurs, poursuite et évaison | 142 |
| 6.3.1 Principe de la modélisation | 142 |
| 6.3.2 Simulations | 143 |
| 6.4 Populations avec classes de maturité : le cycle cellulaire | 144 |
| 6.4.1 Modèle discret de cycle cellulaire | 144 |
| 6.4.2 Modèle continu : analogie avec un flux convectif | 149 |
| 6.4.3 Assimilation de la maturité à l'âge | 152 |
| 6.4.4 La mémorisation du temps de régénération | 158 |
| 6.4.5 Croissance d'une tumeur | 159 |
| 6.5 Populations avec structure d'âge | 161 |
| 6.5.1 Modèle discret : la matrice de Leslie | 161 |
| 6.5.2 Évolution à long terme d'une pyramide des âges | 165 |
| 6.5.3 Modèle continu : retour sur l'équation de Mc Kendrick | 167 |
| 6.5.4 Évolution à long terme | 168 |
| 6.5.5 Recherche d'une solution exponentielle | 169 |

| | |
|---|------------|
| Chapitre 7. Épidémies, virus et parasites | 173 |
| 7.1 L'inoculation de la variole : un modèle statique de Daniel Bernoulli | 173 |
| 7.1.1 La pratique de l'inoculation | 173 |
| 7.1.2 La démonstration de Bernoulli | 175 |
| 7.2 Le paludisme et le rôle des anophèles | 180 |
| 7.2.1 Le <i>Plasmodium</i> , agent du paludisme | 180 |
| 7.2.2 Les flux entre différentes populations : un modèle compartimental | 181 |
| 7.2.3 Les points d'équilibre du modèle | 183 |
| 7.2.4 Lutte contre le paludisme | 186 |
| 7.2.5 Signification biologique du <i>Mosquito theorem</i> | 187 |
| 7.3 Les modèles dynamiques SIR | 188 |
| 7.3.1 Le modèle SIR de Kermack et McKendrick | 188 |
| 7.3.2 Une épidémie de peste à Bombay | 193 |
| 7.3.3 Diversité des modèles compartimentaux | 194 |
| 7.4 Stratégie parasitaire : le compromis virulence/transmission | 196 |
| 7.4.1 L'hypothèse de l'avirulence | 197 |
| 7.4.2 Les conditions d'un compromis | 197 |
| 7.4.3 La courbe du compromis | 198 |
| 7.4.4 Compromis dans un modèle SIR | 199 |
| Chapitre 8. Enzymes et vitesses de réaction | 201 |
| 8.1 La cinétique enzymatique : le modèle de Michaelis et Menten | 201 |
| 8.1.1 Les paramètres du modèle | 202 |
| 8.1.2 Modélisation de la vitesse initiale de réaction | 202 |
| 8.1.3 Les conditions de l'approximation de l'état quasi-stationnaire | 205 |
| 8.1.4 Analyse détaillée de la catalyse Michaelienne | 208 |
| 8.1.5 Modélisation en conditions de réversibilité | 211 |
| 8.2 Inhibiteurs des réactions enzymatiques | 212 |
| 8.2.1 Inhibition ne modifiant pas V_{max} | 213 |
| 8.2.2 Inhibition modifiant V_{max} | 216 |
| 8.3 Coopérativité, cinétiques sigmoïdes et interrupteurs | 218 |
| 8.3.1 Coopérativité et catalyse multisite | 219 |
| 8.3.2 « Raideur » de la sigmoïde et représentation de Hill | 222 |
| 8.3.3 Coopérativité d'une enzyme monomérique | 223 |
| 8.4 Phosphorylation et déphosphorylation : un interrupteur | 224 |
| 8.4.1 Un système de deux réactions antagonistes | 225 |
| 8.4.2 Un interrupteur biologique efficace | 227 |
| Chapitre 9. Contrôles, rétrocontrôles, régulations et oscillations | 231 |
| 9.1 Rétrocontrôles négatifs et positifs en physiologie | 231 |
| 9.1.1 Les principes des contrôles | 231 |
| 9.1.2 Étude d'un contrôle simple | 234 |
| 9.2 Les oscillations de la glycolyse | 236 |
| 9.2.1 Glycolyse et énergie cellulaire | 236 |
| 9.2.2 Oscillations et PFK1 | 237 |
| 9.2.3 La situation originale de la PFK1 | 238 |

| | | |
|---|---|------------|
| 9.3 | Modèle pour le contrôle de la PFK1 | 239 |
| 9.3.1 | Un modèle d'enzyme coopérative (Monod, Wyman, Changeux) | 239 |
| 9.3.2 | Les équations du modèle | 241 |
| 9.3.3 | Simplification pour une enzyme dimérique | 244 |
| 9.3.4 | Points d'équilibre et stabilité | 244 |
| 9.3.5 | Installation d'un cycle limite | 245 |
| Chapitre 10. Modèles de réaction-diffusion – Propagation d'ondes et morphogenèse | | 249 |
| 10.1 | La diffusion et ses conséquences | 249 |
| 10.1.1 | Diffusion et marche aléatoire | 249 |
| 10.1.2 | Une vitesse en \sqrt{t} | 250 |
| 10.1.3 | Passage au continu | 251 |
| 10.1.4 | Diffusion et loi de Fick | 252 |
| 10.1.5 | Temps de parcours moyen | 253 |
| 10.1.6 | Équation de réaction-diffusion – généralisation à plusieurs dimensions | 254 |
| 10.2 | Les modèles de réaction-diffusion | 255 |
| 10.2.1 | L'équation de Fisher : la propagation d'une onde | 255 |
| 10.2.2 | La mise en place de patrons de développement | 259 |
| 10.2.3 | Les anneaux de Turing | 264 |
| 10.2.4 | Les motifs de Turing | 265 |
| 10.3 | La phyllotaxie | 268 |
| 10.3.1 | Feuillages, tournesols et pommes de pin : l'angle de Fibonacci | 269 |
| 10.3.2 | L'angle d'or semble fournir un avantage biologique | 271 |
| 10.3.3 | Une règle simple aboutit à l'angle d'or $2\pi/\Phi$: les plantes ne sont pas géomètres | 275 |
| Chapitre 11. Cellules nerveuses | | 277 |
| 11.1 | Le neurone, les canaux ioniques et l'influx nerveux | 277 |
| 11.1.1 | Potentiel de membrane et canaux ioniques | 278 |
| 11.1.2 | Le neurone : une cellule excitable | 278 |
| 11.1.3 | Des canaux à ouverture variable | 279 |
| 11.1.4 | La modélisation d'un canal ionique | 281 |
| 11.2 | Le potentiel d'action et sa propagation | 284 |
| 11.2.1 | Potentiel d'action et variations de conductance | 285 |
| 11.2.2 | La propagation du potentiel d'action | 288 |
| 11.3 | Le modèle de FitzHugh-Nagumo | 290 |
| 11.3.1 | Réduction du modèle de Hodgkin et Huxley | 290 |
| 11.3.2 | Le comportement du modèle FitzHugh-Nagumo | 292 |
| 11.4 | La synapse et le cumul de potentiels calibrés | 295 |
| 11.4.1 | La communication synaptique | 295 |
| 11.4.2 | Démonstration du caractère quantifié de la réponse synaptique | 298 |

| | |
|--|------------|
| Chapitre 12. Génétique et génétique des populations - Évolution | 303 |
| 12.1 Allèles et structure génétique d'une population : loi de Hardy-Weinberg | 303 |
| 12.1.1 Génotype et phénotype | 304 |
| 12.1.2 Diversité allélique, diversité génotypique | 305 |
| 12.1.3 Fréquence d'allèles, fréquence de génotypes | 306 |
| 12.1.4 La structure de Hardy-Weinberg | 306 |
| 12.1.5 La stabilité des fréquences alléliques | 307 |
| 12.1.6 Structure génotypique et écarts à la panmixie | 310 |
| 12.1.7 Les écarts à la loi de Hardy-Weinberg | 312 |
| 12.2 Les mutations | 312 |
| 12.2.1 L'expérience de Delbrück et Luria (1943) | 313 |
| 12.2.2 Conditions de fixation d'une mutation | 317 |
| 12.2.3 La dérive génétique | 318 |
| 12.3 Les effets de la sélection | 323 |
| 12.3.1 Valeur sélective et évolution d'une population | 323 |
| 12.3.2 Sélection de parentèle | 328 |
| 12.4 Évolution et théorie des jeux | 328 |
| 12.4.1 Faucons et colombes | 329 |
| 12.4.2 Dynamique des populations de colombes et de faucons | 330 |
| 12.4.3 Équilibres et stabilité | 330 |
| Bibliographie | 332 |
| Index | 335 |