



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