

# La modélisation mathématique dans ses relations avec les observations et les expériences en biologie : croissance des populations

Intervention au CS des IREM du vendredi 16 Septembre 2005

Interdisciplinarité mathématiques SVT : interaction, et questionnement réciproque

Guy RUMELHARD

**Observation et dénombrement** d'une culture "pure" de bactéries. On peut distinguer quatre phases : latence, croissance, stationnaire, décroissance (échelle log en ordonnées)

## 1. Modèle partiel décrivant la phase de croissance : une exponentielle.

- 1.1. Le temps de latence initial correspond à une phase de synthèse d'une enzyme capable d'utiliser le sucre présent comme "aliment". Nous nous centrerons sur la phase de croissance. L'exponentielle est-elle un *modèle idéal* qui ne correspond qu' approximativement à la réalité? La croissance réelle dans la nature n'est pas *infinie*. Elle doit être *freinée* par divers facteurs. Peut-elle l'être au laboratoire ? (Pour l'espèce humaine on peut supposer que le modèle de Malthus avait une fonction essentiellement *idéologique* : inciter à limiter la population en dressant le tableau d'un avenir inquiétant, car la croissance des ressources est arithmétique et l'augmentation de la population est géométrique).
- 1.2. **Réponse expérimentale.** Au laboratoire il existe des êtres vivants telles les bactéries qui ont un mécanisme de division par deux, que l'on peut éventuellement synchroniser, qui *correspond exactement* à la croissance exponentielle, sous réserve d'un apport alimentaire en excès. La population de bactéries croît selon la progression 1, 2, 4, 8, 16, 32, etc. Le modèle est donc descriptif, explicatif et permet de prévoir. Dans la nature il y a divers facteurs de *résistance* qui freinent cette croissance. Le modèle n'est donc pas aberrant puisqu'une réalité *construite expérimentalement* lui correspond, mais il ne décrit que partiellement la réalité observée dans la nature.
- 1.3. C'est dans **l'écart** entre l'observation (ou le résultat expérimental) et la modélisation que se situe la *dynamique de la recherche* (fonction heuristique).
  - Cela invite du côté biologie à *rechercher tous les facteurs de résistance* (oxygénation, sucres, déchets toxiques, densité de la population pour la culture "pure" de bactéries ou compétition entre espèces...).
  - Cela invite du côté mathématiques à *ajuster le modèle* en le *rectifiant*. Mais ici il ne faut pas nécessairement trop raffiner en apportant des facteurs de correction visant à réduire cet écart. Le but n'est pas principalement d'aboutir au "bon" modèle qui risque *d'arrêter* la recherche, mais de chercher des facteurs physico-chimiques ou biologiques *internes* (génétiques) ou *externes* qui expliquent cet *écart*, et donc de *relancer* cette recherche.

## 2. Rectification du modèle

## 2.1. loi logistique = loi de P.F. Verhulst.

L'essentiel du travail de recherche est bien souvent un travail de *rectification*, et non pas de création pure. Pédagogiquement aussi, l'important n'est pas tant de faire apprendre un modèle, parmi d'autres, mais de montrer à l'œuvre le *processus de modélisation* qui est un processus d'ajustement, de rectification et/ou de confrontation de plusieurs modèles.

Cette loi logistique *s'ajuste mieux* aux évolutions observées et permet de prévoir une phase stationnaire liée à l'influence d'un certain nombre de facteurs limitant. Il est difficile de donner une signification biologique au facteur mathématique de correction en  $x$  carré. Il ne faut pas nécessairement rechercher des *correspondances biologiques terme à terme* à chaque étape du travail.

Par ailleurs les populations sont constituées d'individus et présentent donc un caractère *discontinu*. Les solutions *continues* entrent dans la logique propre des mathématiques comme approximation d'événements discontinus. Il y a ici un obstacle : on est tenté d'interpréter cette phase stationnaire comme une phase *d'équilibre statique*. En fait il n'en est rien car c'est une phase d'arrêt de la croissance, l'*équilibre* étant *dynamique* pendant la phase de croissance, mais c'est plus difficile à concevoir.

**1.3. Expérimentalement** on peut analyser l'existence et le rôle de ces divers facteurs : variation de la quantité de farine pour le vers de farine, oxygénation de la culture de bactéries, influence de la densité, compétition avec d'autres espèces, etc... Sur cette base J. Monod (1940) propose une *culture de bactéries en continu* en ajoutant à un rythme (à définir), l'aliment (sucre), et en soustrayant régulièrement une partie de la culture. D'une certaine façon la culture reste *autour du point d'inflexion* de la courbe. La culture est alors potentiellement "*infinie*". Il n'y a donc pas de facteur limitant *interne* à la culture. Dans d'autres cas la croissance peut être limitée montrant l'existence d'un déterminisme "*interne*" (génétique) concernant le nombre de génération, ou de divisions cellulaires. De même dans les stations d'épuration qui utilisent des bactéries pour éliminer la matière organique, on ajuste les entrées et les sorties pour "*rester près du point d'inflexion*".

J. Monod observe, dans une situation expérimentale où il offre deux sucres différents à la bactérie (saccharose et maltose par exemple) une *croissance "diauxique"* qui se modélise par l'empilement de deux lois logistiques auxquelles s'ajoute une phase de latence intermédiaire. C'est en fait un temps de latence initial de la deuxième phase de croissance. Les deux sucres ne sont pas utilisés en même temps. Il y a induction d'une seconde enzyme qui permet d'hydrolyser le second sucre qui n'est pas utilisé pendant la première phase de croissance.

**1.4. Observation dans la nature** : les moutons en Australie et en Tasmanie. L'observation réelle montre, après une phase de croissance rapide, bien décrite par la loi logistique, des *oscillations régulières quinquennales* en Tasmanie ou "*chaotiques*" en Australie. Il faut rechercher au moins un autre facteur expliquant ces écarts et ces oscillations. Ces variations peuvent être *internes* dans la logique du mécanisme de reproduction, ou bien *externes*, traduisant l'action de facteurs physiques ou chimiques (variations climatiques) ou de facteurs biologiques (compétition, épidémies,...). Selon l'importance de ces variations et les difficultés des dénombrement et des mesures, il peut s'agir d'un "*bruit de fond*", ou bien au contraire de variations que l'on peut chercher à modéliser, que ces oscillations soient

régulières ou chaotiques. Les *modèles discrets de suites récurrentes* proposent des oscillations ou des variations chaotiques.

**1.5. Réciproquement** si la croissance des anticorps par exemple est "exponentielle", elle peut résulter d'un mécanisme impliquant des divisions cellulaires, (hypothèse pour rechercher et confirmer expérimentalement cette explication). Il existe cependant une tendance à dire "c'est exponentiel", même si cela ne l'est pas, pour toutes les croissances rapides, de même que l'on dit souvent à tort "c'est gaussien" quand la variation est "en cloche".

2. On peut proposer **plusieurs modèles**

- des modèles *déterministes* et des modèles *probabilistes*.
- ces modèles peuvent être *continus* ou *discrets*

Il reste à savoir ce qui guide le choix de l'un de ces quatre types de modèle. Les modèles continus trouvent leurs solutions avec des équations *différentielles* (pas toujours accessibles aux élèves de TS), qui postulent, sans toujours le dire explicitement, le caractère continu et dérivable. Les modèles *déterministes discontinus* sont traités avec des *suites discrètes récurrentes* (accessibles grâce aux tableurs des calculatrices ou des ordinateurs). Les deux types de résultats ne sont pas toujours exactement concordants. On peut également utiliser des solutions graphiques pour les suites discrètes récurrentes.

Les modèles discontinus de suites récurrentes font parfois apparaître des *comportement oscillants ou chaotiques*, ce que ne font pas les modèles continus. Il apparaît ici un autre type d'*obstacle*. Ce comportement est-il lié au modèle mathématique lui-même, et il n'aurait rien à voir avec la réalité, ou bien est-ce que le modèle décrit et permet de *prévoir* des situations peut être exceptionnelles, sur lesquelles il faut attirer l'attention et qu'il faut tenter de repérer dans la nature ou de créer au laboratoire.

Un recul historique fera mieux comprendre la difficulté. Il y a une trentaine d'années, jusqu'en 1975 environ la plupart des écologistes supposaient implicitement que les *facteurs régulateurs* dépendant de la densité tendaient à maintenir une population à une *densité constante* - ou tout au plus à la faire varier cycliquement - et que les fluctuations irrégulières qu'ils observaient dans de nombreuses populations naturelles résultaient de variations imprévisibles de l'environnement, donc de phénomènes extérieurs à la dynamique propre de la population. La tâche des écologistes consistait donc à extraire le signal stable de la couche de *bruit de fond* qui le masque.

"*Pourquoi les propriétés extraordinaires d'une équation aussi simple n'ont-elles pas été reconnues plus tôt ?*"<sup>1</sup> demande Robert May. Plusieurs obstacles peuvent être évoqués. Une première réponse consiste à souligner la nécessité d'ordinateurs puissants pour étudier numériquement ces équations. Le progrès scientifique dépend aussi du progrès technique. Une deuxième réponse souligne que ces équations auraient pu être étudiées numériquement longtemps avant que de puissants ordinateurs soient disponibles. Certains mathématiciens l'ont fait, mais ils ne s'intéressaient pas aux applications. Certains écologistes suffisamment formés en mathématiques l'ont fait, mais ils cherchaient des *solutions stationnaires*, et les ayant trouvées ils oublièrent le reste. L'*obstacle* consiste ici dans une *survalorisation de*

<sup>1</sup> MAY Robert M., (1991) Le chaos en biologie. La Recherche n°232, vol 22 Mai p. 588 - 598

*l'équilibre*, de la régulation, de l'harmonie, de l'ordre, et un rejet du chaos, du désordre au sens commun de ces termes. On peut également ajouter que, dans la pratique des dénombrements et des mesures, il est difficile, dans les conditions naturelles, d'extraire le "signal" du "bruit de fond".

3. **Les courbes de croissance en S** peuvent aussi se modéliser par **plusieurs autres lois**.

La **loi de Gompertz** en est un exemple. Elle décrit la croissance et la décroissance des populations. Mais épistémologiquement on change d'attitude. Tant qu'on recherche une loi, que l'on améliore par rectifications successives, on peut penser progresser vers une vérité. Si deux lois sont possibles, on peut rechercher le meilleur ajustement possible. Il est aussi possible que l'on ne puisse trancher, ou que les deux conviennent compte tenu du degré de précision des dénombrements ou des mesures. On n'aboutit pas alors (déception ! ) à une *vérité unique*. Le *paradigme de la science physique* (que la biologie souhaite imiter) est celui *d'une science unitaire tendant vers une vérité unique*.