Mathématiques et Biologie

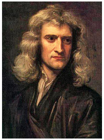
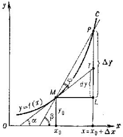
Nils Berglund

MAPMO, Université d'Orléans
CNRS, UMR 7349 et Fédération Denis Poisson
www.univ-orleans.fr/mapmo/membres/berglund

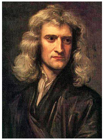
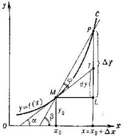
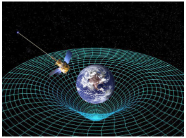
Centre Galois, Juin 2014

*Les mathématiques joueront-elles au XXIe siècle
un rôle aussi important en biologie
qu'au XXe siècle en physique?*

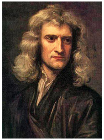
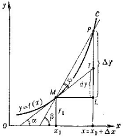
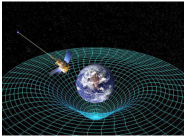
Physique et mathématique

Physique	Mathématique
Gravitation et dynamique  Newton 1687	Calcul différentiel Newton, Leibniz 

Physique et mathématique

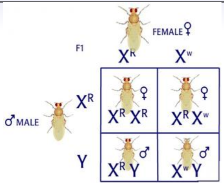
Physique	Mathématique
Gravitation et dynamique  Newton 1687	Calcul différentiel Newton, Leibniz 
Relativité  Einstein 1905, 1916	Géométrie différentielle Riemann 1854 

Physique et mathématique

Physique	Mathématique
Gravitation et dynamique  Newton 1687	Calcul différentiel Newton, Leibniz 
Relativité  Einstein 1905, 1916	Géométrie différentielle Riemann 1854 
Mécanique quantique  Heisenberg 1925,...	Calcul matriciel $\sigma_x = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$ $\sigma_y = \begin{pmatrix} 0 & -\mathrm{i} \\ \mathrm{i} & 0 \end{pmatrix}$ $\sigma_z = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$

Exemples d'applications des maths en biologie

Génétique

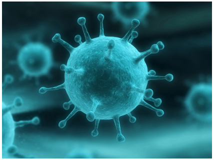


Séquençage ADN

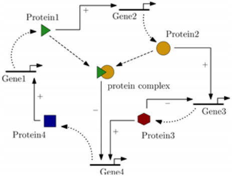
Morphogénèse

Phyllotaxie

Epidémiologie



Réseaux de régulation géniques



Dynamique des populations

Comment évolue une population (bactéries, gibier, humains, . . .)?

1. Prolifération de bactéries ou d'une espèce introduite
2. Extinction d'une espèce menacée
3. Combien peut-on pêcher sans que les poissons disparaissent?

Dynamique des populations

Comment évolue une population (bactéries, gibier, humains, ...)?

1. Prolifération de bactéries ou d'une espèce introduite
2. Extinction d'une espèce menacée
3. Combien peut-on pêcher sans que les poissons disparaissent?

Léonard de Pise – Leonardo Fibonacci
(1175 – $\sim$ 1250)

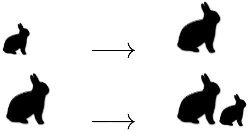
Dynamique des populations

Comment évolue une population (bactéries, gibier, humains, ...)?

1. Prolifération de bactéries ou d'une espèce introduite
2. Extinction d'une espèce menacée
3. Combien peut-on pêcher sans que les poissons disparaissent?

Léonard de Pise – Leonardo Fibonacci
(1175 – $\sim$ 1250)

Evolution d'une population de lapins:



La suite de Fibonacci

An		Population
1		1
2		1
3		2
4		3
5		5
6		8
7		13
...	...	...

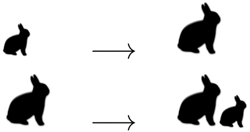
La suite de Fibonacci

$F_1 = 1,\ F_2 = 1,\ F_3 = 2,\ F_4 = 3,\ F_5 = 5,\ F_6 = 8,\ F_7 = 13,\ F_8 = 21,\ \ldots$

La suite de Fibonacci

$F_1 = 1,\ F_2 = 1,\ F_3 = 2,\ F_4 = 3,\ F_5 = 5,\ F_6 = 8,\ F_7 = 13,\ F_8 = 21,\ \ldots$

$J_n =$ nombre de jeunes à l'année n
$A_n =$ nombre d'adultes à l'année n



$\Rightarrow \quad A_{n+1} = A_n + J_n$

$\Rightarrow \quad J_{n+1} = A_n$

La suite de Fibonacci

$F_1 = 1,\ F_2 = 1,\ F_3 = 2,\ F_4 = 3,\ F_5 = 5,\ F_6 = 8,\ F_7 = 13,\ F_8 = 21,\ \ldots$

$J_n =$ nombre de jeunes à l'année n
$A_n =$ nombre d'adultes à l'année n

 $\longrightarrow$  $\Rightarrow \quad A_{n+1} = A_n + J_n$

 $\longrightarrow$  $\Rightarrow \quad J_{n+1} = A_n$

$F_n = A_n + J_n = A_{n+1}$
$F_{n+2} = A_{n+2} + J_{n+2} = (A_{n+1} + J_{n+1}) + A_{n+1} = F_{n+1} + F_n$

$\Rightarrow \boxed{F_{n+2} = F_{n+1} + F_n \quad \text{pour tout} \quad n \geqslant 1}$

Comportement pour n grand

Défi: montrer la formule de Binet

$$\boxed{\text{pour tout } n \geqslant 1, \quad F_n = \frac{\phi^n - (-1/\phi)^n}{\sqrt{5}}}$$

où $\phi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618\ldots$ est le nombre d'or

Comportement pour n grand

Défi: montrer la formule de Binet

$$\boxed{\text{pour tout } n \geqslant 1, \quad F_n = \frac{\phi^n - (-1/\phi)^n}{\sqrt{5}}}$$

où $\phi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618\ldots$ est le nombre d'or

Conséquence: comme $\frac{1}{\phi} = 0.618\ldots < 1$,
$(-1/\phi)^n$ tend vers 0 lorsque $n \to \infty$ et donc

$$F_n \simeq \frac{1}{\sqrt{5}}\phi^n \quad \text{pour } n \gg 1$$

Comportement pour n grand

Défi: montrer la formule de Binet

$$\boxed{\text{pour tout } n \geqslant 1, \quad F_n = \frac{\phi^n - (-1/\phi)^n}{\sqrt{5}}}$$

où $\phi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618\ldots$ est le nombre d'or

Conséquence: comme $\frac{1}{\phi} = 0.618\ldots < 1$,
$(-1/\phi)^n$ tend vers 0 lorsque $n \to \infty$ et donc

$$F_n \simeq \frac{1}{\sqrt{5}}\phi^n \quad \text{pour } n \gg 1$$

La loi de Malthus

Thomas Robert Malthus (1766 – 1834)

P_n population de l'année n
p taux de natalité
q taux de mortalité

$$P_{n+1} = P_n + pP_n - qP_n$$

$$\Rightarrow \quad \boxed{P_n = P_0(1 + p - q)^n}$$

La loi de Malthus

Thomas Robert Malthus (1766 – 1834)

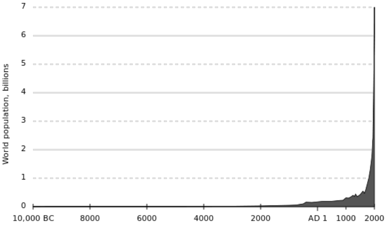
P_n population de l'année n

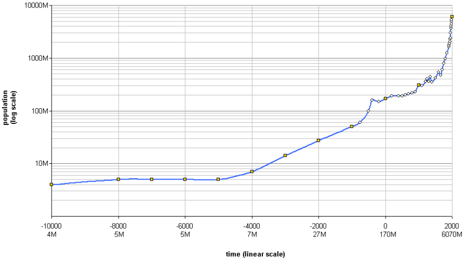
p taux de natalité

q taux de mortalité

$$P_{n+1} = P_n + pP_n - qP_n$$

$$\Rightarrow \quad \boxed{P_n = P_0(1 + p - q)^n}$$





Le modèle logistique

Pierre François Verhulst (1804 – 1849)

Limitation des ressources: $p - q$ dépend de P_n

$p - q = a - bP_n$

$P_{n+1} = (1 + a - bP_n)P_n = \underbrace{(1 + a)}_{r} P_n - bP_n^2$

Le modèle logistique

Pierre François Verhulst (1804 – 1849)

Limitation des ressources: $p - q$ dépend de P_n

$p - q = a - bP_n$

$P_{n+1} = (1 + a - bP_n)P_n = \underbrace{(1 + a)}_{r} P_n - bP_n^2$

Changement d'échelle: $P_n = cx_n$

$cx_{n+1} = rcx_n - bc^2x_n^2$

$x_{n+1} = rx_n - bcx_n^2$

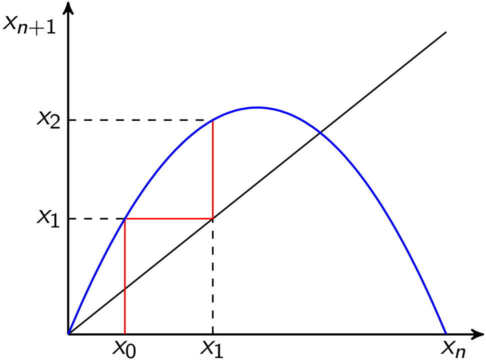
Choix de c: $c = r/b \quad \Rightarrow \quad \boxed{x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)}$ Equation logistique

(Verhulst considérait une variante en temps continu)

L'équation logistique

$$\boxed{x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)}$$

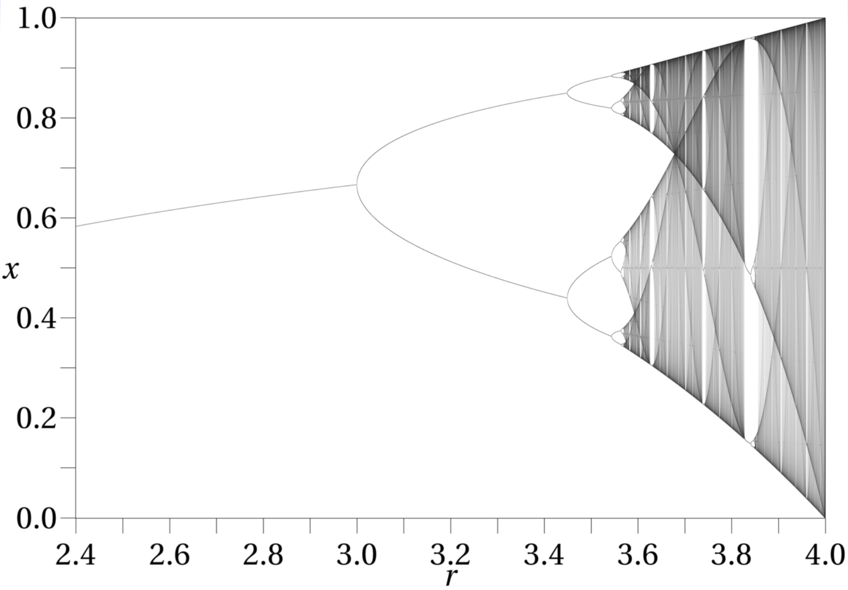
Représentation graphique:

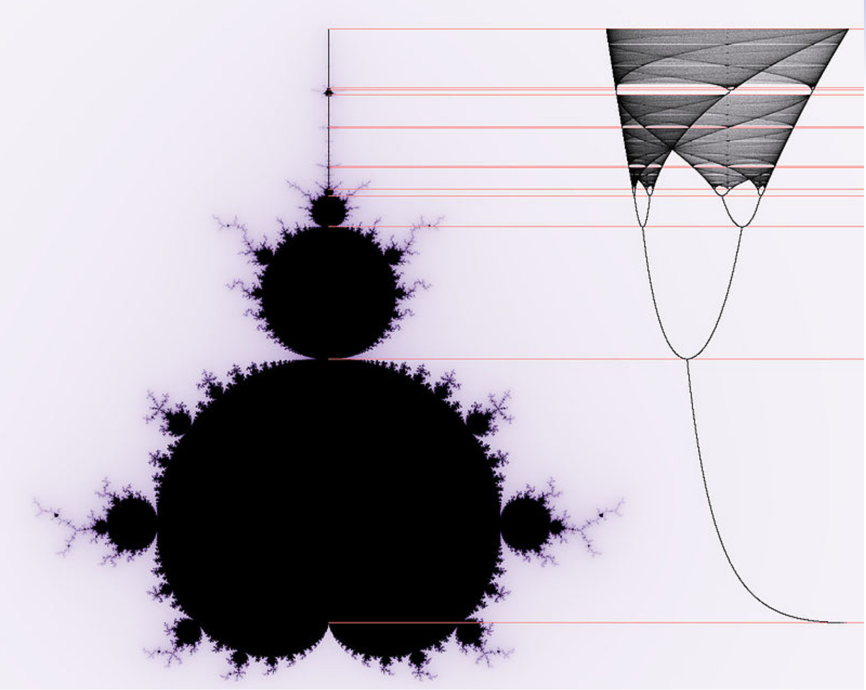


Page d'expérimentation numérique de Jean-René Chazottes et Marc Monticelli:

http://experiences.math.cnrs.fr/Iterations-de-l-application.html

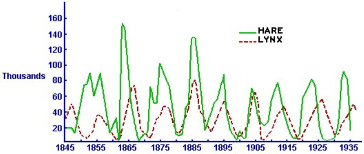
Diagramme de bifurcation de l'équation logistique





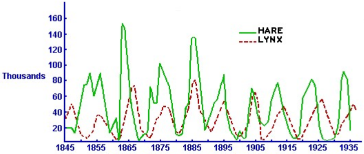
Modèles prédateurs–proie

Alfred James Lotka (1880 – 1949)
Vito Volterra (1860 – 1940)



Modèles prédateurs–proie

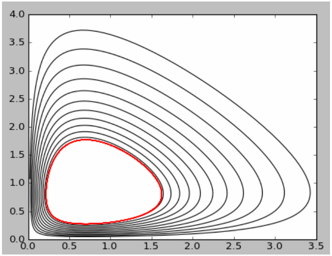
Alfred James Lotka (1880 – 1949)
Vito Volterra (1860 – 1940)



x_n: nombre de proies l'année n
y_n: nombre de prédateurs l'année n

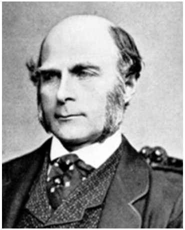
$$x_{n+1} = (1 + r_1)x_n - x_n y_n$$
$$y_{n+1} = (1 - r_2)y_n + x_n y_n$$

(Lotka et Volterra considèrent une version en temps continu)



Le modèle de Bienaymé–Galton–Watson

Irénée–Jules Bienaymé (1796 – 1878)

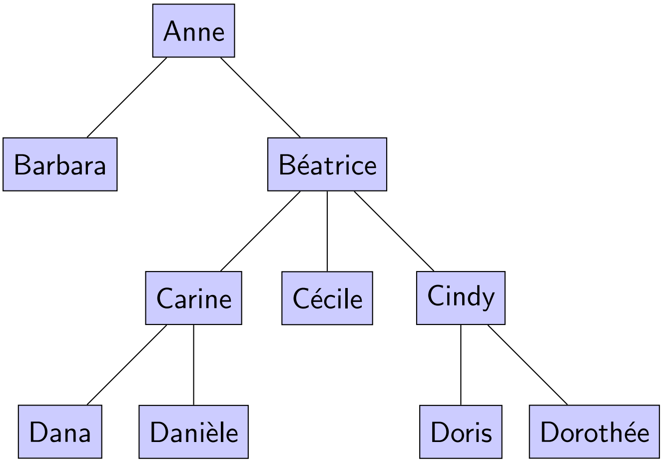


Sir Francis Galton (1822 – 1911)

Rev. Henry William Watson (1827 – 1903)

- ▹ Extinction des noms de famille
- ▹ Extinction d'une espèce

Arbres généalogiques



Modèle probabiliste

Chaque individu a

- aucun enfant avec probabilité $1/8$
- 1 enfant avec probabilité $3/8$
- 2 enfants avec probabilité $3/8$
- 3 enfants avec probabilité $1/8$

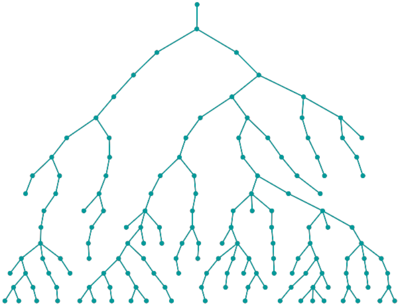
Les nombres d'enfants d'individus différents sont indépendants.

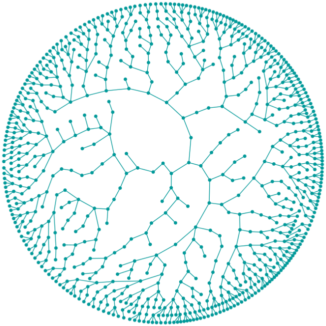
Modèle probabiliste

Chaque individu a

- ▹ aucun enfant avec probabilité $1/8$
- ▹ 1 enfant avec probabilité $3/8$
- ▹ 2 enfants avec probabilité $3/8$
- ▹ 3 enfants avec probabilité $1/8$

Les nombres d'enfants d'individus différents sont indépendants.





Modèle probabiliste

Vidéo disponible sur Youtube et à l'adresse:

http://www.univ-orleans.fr/mapmo/membres/berglund/simgw.html

Modèle probabiliste

Vidéo disponible sur Youtube et à l'adresse:

http://www.univ-orleans.fr/mapmo/membres/berglund/simgw.html

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 =$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

- proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

- ▹ proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- ▹ $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant :

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 1 $=$ $1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 2 $=$

- proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 1 $= \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 2 $=$

- proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$
- $+$ proba d'avoir deux enfants dont aucun n'a d'enfant :

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

- proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$
- $+$ proba d'avoir deux enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1^2$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

- ▹ proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- ▹ + proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$
- ▹ + proba d'avoir deux enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1^2$
- ▹ + proba d'avoir trois enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{1}{8} \cdot q_1^3$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $1 = \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération $2 =$

- ▹ proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- ▹ $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$
- ▹ $+$ proba d'avoir deux enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1^2$
- ▹ $+$ proba d'avoir trois enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{1}{8} \cdot q_1^3$

$q_2 = \frac{1}{8} + \frac{3}{8} q_1 + \frac{3}{8} q_1^2 + \frac{1}{8} q_1^3$

Calcul de la probabilité d'extinction

$q_1 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 1 $= \ 1/8$

$q_2 =$ probabilité qu'il n'y ait aucun enfant à la génération 2 $=$

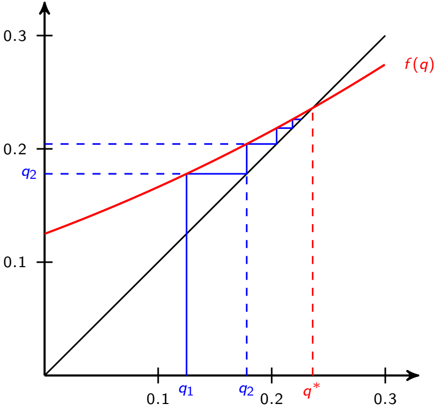
- ▹ proba de n'avoir aucun enfant à la génération 1 : $\frac{1}{8}$
- ▹ $+$ proba d'avoir un enfant à la gén 1 qui n'a pas d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1$
- ▹ $+$ proba d'avoir deux enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{3}{8} \cdot q_1^2$
- ▹ $+$ proba d'avoir trois enfants dont aucun n'a d'enfant : $\frac{1}{8} \cdot q_1^3$

$q_2 = \frac{1}{8} + \frac{3}{8} q_1 + \frac{3}{8} q_1^2 + \frac{1}{8} q_1^3$

$$\boxed{q_{n+1} = f(q_n) \qquad f(q) = \frac{1}{8} + \frac{3}{8} q + \frac{3}{8} q^2 + \frac{1}{8} q^3}$$

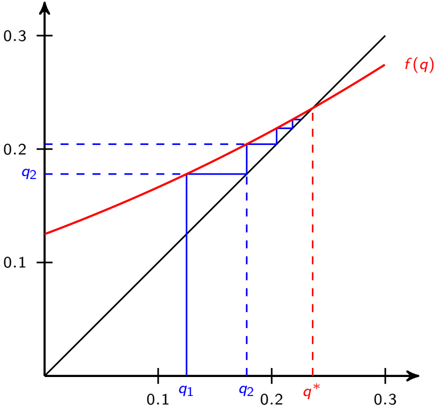
Représentation graphique

$$\boxed{q_{n+1} = f(q_n) \qquad f(q) = \frac{1}{8} + \frac{3}{8}q + \frac{3}{8}q^2 + \frac{1}{8}q^3}$$



Représentation graphique

$$\boxed{q_{n+1} = f(q_n) \qquad f(q) = \frac{1}{8} + \frac{3}{8}q + \frac{3}{8}q^2 + \frac{1}{8}q^3}$$



La suite des q_n converge vers q^* tel que $f(q^*) = q^*$

$f(q) - q = \frac{1}{8}(q-1)(q^2 + 4q - 1) \Rightarrow q^* = \sqrt{5} - 2 \simeq 0.236$

Distribution d'enfants générale

p_0 = proba d'avoir 0 enfant, ..., p_k = proba d'avoir k enfants
$q_1 = p_0$ et $q_{n+1} = f(q_n)$ avec

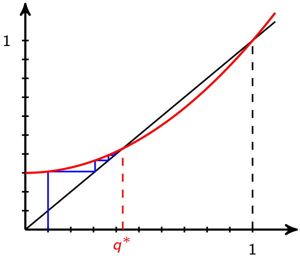
$$f(q) = p_0 + p_1 q + p_2 q^2 + \cdots + p_k q^k$$

Remarque: $f(1) = p_0 + p_1 + p_2 + \cdots + p_k = 1$

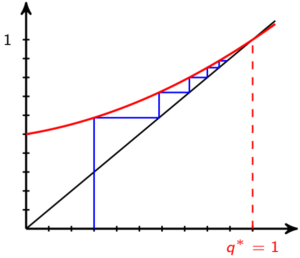
p_0 = proba d'avoir 0 enfant, . . . , p_k = proba d'avoir k enfants
$q_1 = p_0$ et $q_{n+1} = f(q_n)$ avec

$$f(q) = p_0 + p_1 q + p_2 q^2 + \cdots + p_k q^k$$

Remarque: $f(1) = p_0 + p_1 + p_2 + \cdots + p_k = 1$



Pente en $q = 1 \; > \; 1$
Proba d'extinction $q^* < 1$



Pente en $q = 1 \; \leqslant \; 1$
Proba d'extinction $q^* = 1$

Distribution d'enfants générale

Calcul de la pente

$$
\begin{aligned}
f(q) &= p_0 + p_1 q + p_2 q^2 + \cdots + p_k q^k \\
f(1+y) &= p_0 + p_1(1+y) + p_2(1+y)^2 + \cdots + p_k(1+y)^k \\
&= \underbrace{p_0 + p_1 + \cdots + p_k}_{=1} + \underbrace{(p_1 + 2p_2 + \cdots + kp_k)}_{\text{pente } m} y + (\ldots)y^2 + \ldots
\end{aligned}
$$

Distribution d'enfants générale

Calcul de la pente

$$\begin{aligned} f(q) &= p_0 + p_1 q + p_2 q^2 + \cdots + p_k q^k \\ f(1+y) &= p_0 + p_1(1+y) + p_2(1+y)^2 + \cdots + p_k(1+y)^k \\ &= \underbrace{p_0 + p_1 + \cdots + p_k}_{=1} + \underbrace{(p_1 + 2p_2 + \cdots + kp_k)}_{\text{pente } m} y + (\ldots)y^2 + \ldots \end{aligned}$$

$\Rightarrow$ la pente en $q = 1$ vaut $m = p_1 + 2p_2 + \cdots + kp_k \qquad (= f'(1))$

C'est le nombre moyen d'enfants

Distribution d'enfants générale

Calcul de la pente

$$\begin{aligned} f(q) &= p_0 + p_1 q + p_2 q^2 + \cdots + p_k q^k \\ f(1+y) &= p_0 + p_1(1+y) + p_2(1+y)^2 + \cdots + p_k(1+y)^k \\ &= \underbrace{p_0 + p_1 + \cdots + p_k}_{=1} + \underbrace{(p_1 + 2p_2 + \cdots + kp_k)}_{\text{pente } m} y + (\dots)y^2 + \dots \end{aligned}$$

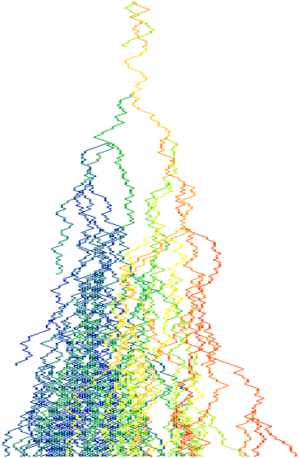
$\Rightarrow$ la pente en $q = 1$ vaut $m = p_1 + 2p_2 + \cdots + kp_k \qquad (= f'(1))$

C'est le nombre moyen d'enfants

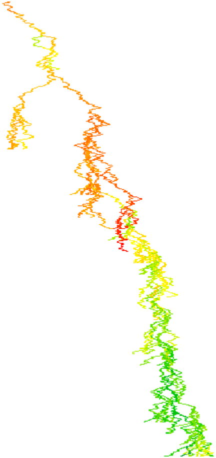
Théorème

- *Si le nombre moyen d'enfants est > 1, la population s'éteint avec proba $q^* < 1$, où q^* est une solution de $f(q^*) = q^*$*
- *Si le nombre moyen d'enfants est $\leqslant 1$, la population s'éteint avec proba 1*

Recherche actuelle : processus de branchement



Marche aléatoire branchante



Marche aléatoire branchante
avec sélection

Pour en savoir plus

- Article dans Images des mathématiques :
  http://images.math.cnrs.fr/La-probabilite-d-extinction-d-une.html
- Application logistique en JavaScript :
  http://experiences.math.cnrs.fr/Iterations-de-l-application.html
- Modèle prédateur–proie en JavaScript :
  http://experiences.math.cnrs.fr/Le-modele-proie-predateur-de-Lotka.html
- Sur l'origine du modèle prédateur–proie :
  http://mpt2013.fr/histoire-du-modele-proie-predateur-ou-la-mathematique-des-poissons/
- Animations du modèle de Bienaymé–Galton–Watson :
  http://www.univ-orleans.fr/mapmo/membres/berglund/simgw.html
- Sur YouTube :
  http://www.youtube.com/channel/UCq09j1kihaQzlTpxJriVWMQ/videos
- Cette présentation :
  http://www.univ-orleans.fr/mapmo/membres/berglund/galois14.pdf