

---

Collection Eco-Energies et Environnement  
dirigée par André Mariotti et Jean-Charles Pomerol

---

# Modélisation des systèmes vivants

*de la cellule à l'écosystème*

Alain Pavé

 hermes

Lavoisier

---

---

## Modélisation des systèmes vivants

© LAVOISIER, 2012

LAVOISIER

14, rue de Provigny

94236 Cachan Cedex

[www.hermes-science.com](http://www.hermes-science.com)

[www.lavoisier.fr](http://www.lavoisier.fr)

ISBN 978-2-7462-3911-1

---

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, d'une part, que les "copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective" et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, "toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite" (article L. 122-4). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Tous les noms de sociétés ou de produits cités dans cet ouvrage sont utilisés à des fins d'identification et sont des marques de leurs détenteurs respectifs.

# **Modélisation des systèmes vivants**

*de la cellule à l'écosystème*

Alain Pavé

**hermes**  
**Science**  
—publications—

*Lavoisier*

---

## Collection Eco-énergies et environnement

dirigée par ANDRE MARIOTTI et JEAN-CHARLES POMEROL

---

# Table des matières

<b>Avant-propos</b> . . . . .	15
<b>Chapitre 1. Une méthodologie de la modélisation en biologie et en écologie</b> . . . . .	23
1.1. Modèles et modélisation . . . . .	23
1.1.1. Les modèles . . . . .	24
1.1.2. La modélisation . . . . .	26
1.2. La modélisation mathématique . . . . .	28
1.2.1. Analyse de la situation biologique et du problème posé . . . . .	29
1.2.2. Caractérisation et analyse du système . . . . .	33
1.2.3. Choix ou construction du modèle . . . . .	36
1.2.4. Etude des propriétés du modèle. . . . .	40
1.2.5. Identification. . . . .	47
1.2.6. Validation . . . . .	48
1.2.7. Utilisation . . . . .	53
1.2.8. Conclusion . . . . .	54
1.3. Compléments. . . . .	55
1.3.1. Différences entre objet mathématique et modèle mathématique. . . . .	55
1.3.2. Différents types d'objets et de formalisations utilisés dans une tentative de modélisation mathématique . . . . .	56
1.3.3. Eléments sur le choix d'un formalisme mathématique . . . . .	59
1.3.4. Approche stochastique ou approche déterministe ? . . . . .	60
1.3.5. Temps discret ou temps continu ? . . . . .	61
1.3.6. Variables biologiques, variables physiques. . . . .	62
1.3.7. Le débat quantitatif-qualitatif . . . . .	62

1.4. Le modèle et la modélisation dans les sciences de la vie . . . . .	64
1.4.1. Quelques repères historiques . . . . .	65
1.4.2. La modélisation dans les disciplines biologiques . . . . .	69
1.4.3. La modélisation en biologie des populations et en écologie . . . . .	70
1.4.4. Les acteurs . . . . .	71
1.4.5. Modélisation et informatique . . . . .	72
1.4.6. Une définition de la bio-informatique . . . . .	72
1.5. Une brève histoire de l'écologie et de l'importance des modèles dans cette discipline. . . . .	74
1.6. La notion de système : un concept unificateur . . . . .	80

**Chapitre 2. Schémas fonctionnels : construction et interprétation  
de modèles mathématiques . . . . .**

2.1. Introduction. . . . .	84
2.2. Schémas en boîtes et flèches : les modèles à compartiments. . . . .	86
2.3. Les représentations inspirées des diagrammes de Forrester . . . . .	89
2.4. Représentation « type chimique » et modèles différentiels multilinéaires. . . . .	90
2.4.1. Principaux éléments sur l'algorithme de traduction . . . . .	91
2.4.2. Exemple du modèle logistique . . . . .	95
2.4.3. Phénomènes de saturation . . . . .	97
2.5. Schémas fonctionnels de modèles en dynamique des populations. . . . .	99
2.5.1. Modèles à une population . . . . .	99
2.5.2. Modèles à deux populations en interaction . . . . .	103
2.6. Considérations générales sur les schémas fonctionnels et l'interprétation des modèles différentiels . . . . .	108
2.6.1. Hypothèses générales. . . . .	108
2.6.2. Interprétation : aspects phénoménologiques et mécanistes, connaissances superficielles et connaissances profondes . . . . .	109
2.6.3. Vers une classification des modèles différentiels et intégro-différentiels de la dynamique des populations. . . . .	109
2.7. Conclusion . . . . .	111

**Chapitre 3. Modèles de croissance – dynamique et génétique  
des populations . . . . .**

3.1. Les processus biologiques de la croissance . . . . .	114
3.2. Les données expérimentales . . . . .	117

3.2.1. Les données relatives à la croissance des organismes. . . . .	117
3.2.2. Les données relatives à la croissance des populations . . . . .	119
3.3. Les modèles . . . . .	122
3.3.1. Les questions et les utilisations des modèles . . . . .	123
3.3.2. Quelques modèles de croissance classiques . . . . .	125
3.4. Modélisation de la croissance et schémas fonctionnels . . . . .	129
3.4.1. Aspects quantitatifs . . . . .	131
3.4.2. Aspects qualitatifs : choix et construction de modèles . . . . .	131
3.4.3. Schémas fonctionnels et modèles de croissance . . . . .	132
3.4.4. Exemples de construction de nouveaux modèles . . . . .	135
3.4.5. Typologie des modèles de croissance . . . . .	140
3.5. Croissance d'organismes : quelques exemples . . . . .	140
3.5.1. Croissance individuelle du Goéland d'Europe, <i>Larus argentatus</i> . . . . .	140
3.5.2. Croissance individuelle de jeunes rats musqués, <i>Ondatra zibethica</i> . . . . .	143
3.5.3. La croissance des arbres forestiers . . . . .	149
3.5.4. La croissance humaine . . . . .	156
3.6. Modèles en temps continu de la dynamique des populations. . . . .	157
3.6.1. Exemples de modèles de la croissance de populations bactériennes : le modèle exponentiel, le modèle logistique, le modèle de Monod et le modèle de Contois . . . . .	157
3.6.2. Dynamique de la biodiversité à l'échelle géologique . . . . .	170
3.7. Modèles démographiques élémentaires en temps discret . . . . .	176
3.7.1. Un modèle démographique en temps discret de populations microbiennes . . . . .	177
3.7.2. Le modèle de Fibonacci . . . . .	179
3.7.3. Les systèmes de Lindenmayer comme modèles démographiques . . . . .	180
3.7.4. Exemples de processus de ramification . . . . .	187
3.7.5. Evolution de la population du bouquetin du « Grand Paradis » . . . . .	192
3.7.6. Conclusion . . . . .	194
3.8. Modèle en temps continu de la structure en âge d'une population . . .	195
3.9. Dynamique spatialisée : exemple des populations halieutiques et de la régulation des pêches maritimes . . . . .	196
3.10. Évolution de la structure génétique d'une population autogame diploïde . . . . .	197
3.10.1. Le schéma mendélien. . . . .	197
3.10.2. Evolution génétique d'une population autogame. . . . .	199

<b>Chapitre 4. Modèles d'interactions entre populations.</b> . . . . .	205
4.1. Le modèle de Volterra-Kostitzin, un exemple d'utilisation en biologie moléculaire : la dynamique des populations d'ARN . . . . .	205
4.1.1. Les données expérimentales. . . . .	207
4.1.2. Quelques éléments sur l'analyse qualitative du modèle de Kostitzin . . . . .	210
4.1.3. Données initiales . . . . .	211
4.1.4. Estimation des paramètres et analyse des résultats . . . . .	211
4.2. Modèles de compétition entre populations . . . . .	214
4.2.1. Etude du système différentiel . . . . .	215
4.2.2. Description de la compétition à l'aide de schémas fonctionnels. . . . .	219
4.2.3. Application à l'étude de la compétition entre populations de <i>Fusariums</i> dans le sol . . . . .	224
4.2.4. Etude théorique de la compétition en système ouvert. . . . .	228
4.2.5. Compétition en environnement variable . . . . .	231
4.3. Les systèmes prédateurs-proies . . . . .	238
4.3.1. Le modèle de base (modèle I). . . . .	239
4.3.2. Un modèle en milieu limité (modèle II). . . . .	242
4.3.3. Modèle avec des capacités limitées d'assimilation de la proie par le prédateur (Modèle III). . . . .	246
4.3.4. Modèle avec des capacités limitées d'assimilation de la proie par le prédateur . . . . .	252
4.3.5. Modèle avec des capacités limitées d'assimilation du prédateur et une hétérogénéité spatiale . . . . .	253
4.3.6. Dynamique des populations de <i>Rhizobium japonicum</i> dans les sols . . . . .	255
4.3.7. Prédation de <i>Rhizobium japonicum</i> par des amibes dans les sols. . . . .	258
4.4. La modélisation du processus de nitrification par des populations microbiennes des sols : un exemple de succession . . . . .	260
4.4.1. Introduction . . . . .	260
4.4.2. Procédé expérimental. . . . .	262
4.4.3. Construction du modèle – Identification . . . . .	263
4.4.4. Résultats . . . . .	266
4.4.5. Discussion et conclusion. . . . .	268
4.5. Conclusion et autres informations . . . . .	270

<b>Chapitre 5. Modèles à compartiments</b> . . . . .	271
5.1. Représentations schématiques et modèles mathématiques associés . . .	274
5.1.1. Représentations schématiques . . . . .	274
5.1.2. Modèles mathématiques . . . . .	275
5.2. Modèles à compartiments autonomes généraux . . . . .	283
5.2.1. Les systèmes caténaire . . . . .	284
5.2.2. Les systèmes bouclés . . . . .	285
5.2.3. Les systèmes mamillaires . . . . .	286
5.2.4. Les systèmes représentant des processus spatiaux . . . . .	286
5.2.5. Représentation générale d'un système autonome à compartiments . . . . .	287
5.3. Estimation des paramètres des modèles . . . . .	290
5.3.1. La méthode des moindres carrés (principes élémentaires) . . . . .	290
5.3.2. Etude des fonctions de sensibilité – Optimisation de la procédure expérimentale . . . . .	291
5.4. Les systèmes ouverts . . . . .	292
5.4.1. Le compartiment unique . . . . .	292
5.4.2. Le compartiment unique avec une entrée et une sortie . . . . .	293
5.5. Modèles à compartiments ouverts généraux . . . . .	296
5.6. Commandabilité, observabilité, identifiabilité d'un système à compartiments . . . . .	298
5.6.1. Commandabilité, observabilité et identifiabilité . . . . .	298
5.6.2. Applications de ces notions . . . . .	299
5.7. Autres modèles mathématiques . . . . .	299
5.8. Exemples et compléments . . . . .	301
5.8.1. Modèle d'un système à un compartiment : application à la définition d'une posologie optimale . . . . .	301
5.8.2. Un système simple réversible à deux compartiments . . . . .	304
5.8.3. Temps moyen de séjour d'un traceur dans des structures cellulaires . . . . .	309
5.8.4. Exemple de construction de l'équation de diffusion . . . . .	316
 <b>Chapitre 6. Complexités, échelles, chaos, hasards et autres curiosités</b> . . .	 321
6.1. Complexités . . . . .	323
6.1.1. Quelques aspects de l'emploi des mots complexe et complexité . . . . .	324

6.1.2. Biodiversité et complexité vers une théorie unificatrice de la biodiversité ? . . . . .	343
6.1.3. Complexité aléatoire, logique, structurelle et dynamique . . . . .	346
6.2. Les non linéarités, les échelles de temps et d'espace, la notion d'équilibre et ses avatars . . . . .	349
6.2.2. Les échelles d'espace et de temps . . . . .	354
6.2.3. Autour de la notion d'équilibre . . . . .	355
6.2.4. Transitions entre attracteurs, les bifurcations sont-elles prévisibles ? . . . . .	361
6.3. Modélisation de la complexité. . . . .	363
6.3.1. Dynamiques complexes : l'exemple du chaos déterministe . . . . .	364
6.3.2. Dynamique des systèmes complexes et de leur structure. . . . .	372
6.3.3. Formes et morphogenèse – La dynamique des structures spatiales : systèmes de Lindenmayer, fractales et automates cellulaires. . . . .	378
6.3.4. Comportements aléatoires . . . . .	389
6.4. Conclusion . . . . .	391
6.4.1. Hasard et complexité . . . . .	392
6.4.2. La démarche de modélisation . . . . .	395
6.4.3. Les problèmes liés à la prévision . . . . .	399
 <b>CONCEPTS, RÉSULTATS ET OUTILS . . . . .</b>	 403
 <b>Complément I. Equations différentielles . . . . .</b>	 405
I.1. Rappels sur les systèmes de repérage dans le plan : coordonnées cartésiennes, coordonnées polaires et coordonnées paramétriques. . . . .	407
I.1.1. Coordonnées polaires . . . . .	407
I.1.2. Coordonnées paramétriques . . . . .	410
I.2. Equations différentielles dans $\mathbb{R}$ . Equations différentielles du premier ordre. . . . .	411
I.2.1. Définitions et interprétations géométriques . . . . .	411
I.2.2. Théorème d'existence et d'unicité . . . . .	418
I.2.3. Recherche des solutions explicites. Rappel de quelques méthodes formelles. . . . .	420
I.3. Equations différentielles ordinaires dans $\mathbb{R}^2$ – Equations du second ordre dans $\mathbb{R}$ . Systèmes différentiels . . . . .	425
I.3.1. Définitions, équations linéaires . . . . .	425
I.3.2. Solutions du système linéaire plan . . . . .	428

I.3.3. Expression matricielle des solutions . . . . .	445
I.3.4. Typologie des solutions du système linéaire . . . . .	445
I.3.5. Solutions du système $X' = AX + B$ . . . . .	447
I.3.6. Quelques concepts élémentaires de l'automatique . . . . .	450
I.4. Etude des systèmes autonomes non linéaires dans $\mathbb{R}^2$ . . . . .	453
I.4.1. Les cycles limites . . . . .	455
I.4.2. Les méthodes d'étude des points dégénérés (Lyapounov) . . . . .	462
I.4.3. Les bifurcations . . . . .	462
I.4.4. Les régimes chaotiques . . . . .	465
I.4.5. Théorème de Poincaré-Andronov-Hopf . . . . .	466
I.4.6. La réaction de Belousov-Zhabotinsky . . . . .	466
I.5. Recherche numérique des solutions d'une équation et d'un système différentiel ordinaire . . . . .	468
I.5.1. L'algorithme d'Euler . . . . .	469
I.5.2. Les algorithmes de Runge-Kutta . . . . .	469
I.5.3. Comparaison des trois méthodes sur un exemple . . . . .	471
I.5.4. Recherche numérique des solutions d'un système différentiel ordinaire . . . . .	474
I.6. Equations aux dérivées partielles (EDP) . . . . .	475
I.6.1. Expression d'une fonction à plusieurs variables et de ses dérivées dans un espace continu . . . . .	476
I.6.2. Solutions des EDP . . . . .	478
<b>Complément II. Equations récurrentes . . . . .</b>	<b>483</b>
II.1. Relations avec le calcul numérique et les équations différentielles . . . . .	485
II.1.1. Algorithmes numériques (exemple de l'algorithme de Newton) . . . . .	485
II.1.2. Equations récurrentes et équations différentielles . . . . .	490
II.2. Equations récurrentes et modélisation . . . . .	494
II.2.1. Le modèle linéaire à une variable . . . . .	494
II.2.2. Le modèle linéaire à $n$ variables . . . . .	498
II.2.3. Les modèles non linéaires . . . . .	499
<b>Complément III. Ajustement d'un modèle à des données expérimentales . . . . .</b>	<b>507</b>
III.1. Introduction . . . . .	507
III.2. Critère des moindres carrés . . . . .	509
III.3. Modèles dépendant linéairement des paramètres . . . . .	512

III.3.1. Cas de la droite. . . . .	512
III.3.2. Interprétations géométriques. . . . .	515
III.3.3. Généralisation . . . . .	520
III.4. Modèles non linéaires en fonction des paramètres . . . . .	524
III.4.1. Recherche d'une solution au système non linéaire : la méthode de Newton-Raphson . . . . .	526
III.4.2. La méthode de Gauss-Marquardt . . . . .	531
III.4.3. Interprétations géométriques. . . . .	533
III.4.4. Cas des modèles définis implicitement par des équations différentielles ordinaires. . . . .	539
III.4.5. Problème des estimations initiales $a_j(0)$ de la procédure itérative de minimisation du critère des moindres carrés. . . . .	544
III.5. Le point de vue du statisticien . . . . .	546
III.5.1. La méthode du maximum de vraisemblance et la méthode des moindres carrés . . . . .	548
III.5.2. Estimateurs centrés – estimateurs biaisés . . . . .	551
III.5.3. Matrice des covariances – Domaine de confiance approché . . . . .	553
III.5.4. Optimisation des protocoles expérimentaux pour l'estimation des paramètres, identifiabilité. . . . .	557
III.5.5. Corrélations entre paramètres . . . . .	563
III.5.6. Reparamétrisation . . . . .	568
III.6. Exemples d'ajustements et de formes du critère des moindres carrés pour le modèle linéaire et quelques modèles non linéaires. . . . .	572
III.6.1. Le modèle linéaire $y = a_0 + a_1 x$ . . . . .	572
III.6.2. Modèle exponentiel $y = a e^{bx}$ . . . . .	572
III.6.3. Modèle de Michaëlis-Menten de la cinétique enzymatique . . . . .	573
III.6.4. Modèle de Gompertz . . . . .	575
<b>Complément IV. Introduction aux processus stochastiques . . . . .</b>	<b>579</b>
IV.1. Processus non markoviens . . . . .	580
IV.1.1. Le processus de Bernoulli . . . . .	580
IV.1.2. Processus continu et homogènes – Processus de Poisson – Lois exponentielle, de Poisson et gamma. . . . .	583
IV.1.3. Exemples tirés des sciences physiques, économiques et biologiques . . . . .	589
IV.2. Introduction aux processus de Markov . . . . .	598
IV.2.1. Processus de Markov discret à deux états . . . . .	599
IV.2.2. Conclusion . . . . .	609
IV.3. Les processus de ramification (brève et simple introduction) . . . . .	609

IV.3.1. Eléments de base : population constituée d'un type d'individus . . . . .	610
IV.3.2. Population constituée de deux types d'individus (par exemple, jeunes et adultes) . . . . .	611
<b>Bibliographie . . . . .</b>	<b>615</b>



## Avant-propos

A travers un exposé général, mais aussi et surtout par la présentation d'exemples précis, cet ouvrage a pour objectif de donner des éléments méthodologiques pour aborder la modélisation. Il s'agit d'analyser le processus qui conduit à un modèle, à savoir à une représentation formelle d'un objet ou d'un phénomène du monde réel, en l'occurrence biologique ou écologique. La partie la mieux connue de la modélisation est fondée sur les mathématiques et encore de façon plus restreinte sur les modèles à variables et paramètres prenant des valeurs numériques. Même si cette catégorie constitue l'essentiel de ce qui est présenté ici, il faut retenir qu'il y a d'autres approches parce que :

– tout n'est pas mesurable, c'est-à-dire qu'associer à une observation du monde réel, un nombre lui aussi dit « réel » et tel que les opérations de l'arithmétique élémentaire aient un sens « physique » n'est pas toujours justifié ; les codages réalisés en vue d'utiliser l'arsenal de l'arithmétique, de l'algèbre et de l'analyse sur  $R$ , l'ensemble des réels<sup>1</sup> ne sont pas toujours sans danger ;

– dans certains cas des approches symboliques sont préférables à l'arsenal classique des techniques numériques, ou du moins les complètent harmonieusement... Ainsi, s'il s'agit de modéliser des processus de décision, les recours aux représentations issues de l'intelligence artificielle peuvent être très efficaces.

Néanmoins, si l'on admet une vision large du modèle et de la modélisation, au sens de toute représentation à l'aide d'un système formel, on s'aperçoit que des concepts de base dégagés en modélisation numérique sont transposables dans d'autres contextes (par exemple, les concepts d'identification ou de validation). Dans le premier chapitre, on tente de donner une idée générale de ces concepts.

---

1. Le terme est trompeur lorsque l'on connaît le degré de sophistication de la construction formelle de cet ensemble de nombres.

Les chapitres de cet ouvrage sont consacrés à l'étude aussi bien de méthodes générales d'aide à la modélisation qu'à la présentation d'exemples traités de la façon la plus complète possible. Dans la plupart des cas les données réelles sont fournies dans le texte ; le lecteur pourra donc les utiliser.

Comme il est surtout question de modélisation mathématique, on trouvera en complément quelques rappels techniques sur les principaux objets mathématiques et sur l'essentiel des méthodes employées dans ce texte. Il est aussi principalement question de « modèles conjoncturels », c'est-à-dire en relation avec une situation concrète, souvent une expérience précise. Néanmoins, dans les derniers chapitres, on voit clairement l'intérêt des « modèles paradigmatiques », au sens d'« idéaltype », très utiles pour se donner des idées, pour explorer des mondes virtuels, pour supputer sur des possibles. Cela peut conduire à d'intéressantes conjectures sur ce qui peut se passer dans le monde réel. De ce point de vue, l'exemple du chaos déterministe me semble exemplaire (voir, par exemple, [HAK 90, LET 06]).

Si le modèle est au centre de nos préoccupations, il ne faut pas oublier qu'il s'intègre dans une démarche générale relevant de *l'analyse des systèmes* et qu'il est fortement couplé à l'expérience et à l'observation.

Enfin l'ouvrage a été conçu pour autoriser une lecture non linéaire au gré, aux goûts et aux besoins du lecteur (il y a, en particulier, certaines redondances voulues).

### **Quel est le statut scientifique de la modélisation ?**

On peut admettre qu'il s'agit, comme l'analyse des systèmes, d'une méthodologie ayant un certain caractère de transversalité entre les disciplines scientifiques ; par exemple, on a énoncé des concepts voisins et des techniques communes, voire des langages proches, entre biométriciens, automaticiens et économètres. Dans cet ouvrage on trouvera les éléments de ce langage commun. Cependant, la méthodologie ne peut se développer indépendamment du contexte scientifique qui la sous-tend : d'une part il y a des spécificités propres à chaque domaine d'utilisation, d'autre part le développement méthodologique doit s'articuler sur des questions propres à ces disciplines. Par exemple, pour un biométricien c'est le problème biologique ou écologique qui doit inciter au développement méthodologique et non pas l'inverse. Il faut se garder de « fabriquer des fusils à chasser les dinosaures et passer le reste de sa vie à chercher ces dinosaures pour utiliser ces fusils ». Il ne faut pas non plus confondre modélisation et théorisation : on peut théoriser sans modéliser, on peut modéliser sans théoriser. En revanche, le modèle est un outil précieux pour toute démarche théorique ; il est d'autant plus efficace qu'il participe à un effort de théorisation.

De ce fait, concrètement la modélisation intervient dans les trois grandes fonctions de la recherche scientifique : (i) détection et énoncé des questions, (ii) problématisation et acquisition de données et de connaissances, (iii) définition des actions et étude de leurs conséquences.

### **Quel est le statut du modélisateur ? Ou même : y a-t-il place pour une telle spécialité ?**

Même si l'utilisation des mathématiques pour représenter des phénomènes observés est ancienne, notamment dans les sciences physiques, la spécialité a émergé récemment (depuis une trentaine d'années tout au plus) lorsque l'on s'est aperçu, dans d'autres disciplines, par exemple dans les sciences de la vie ou les sciences de l'ingénieur, que la construction et l'utilisation des formules demandait d'assembler méthodiquement des techniques de disciplines différentes (par exemple, mathématiques, statistiques, informatiques). Actuellement, des scientifiques revendiquent cette étiquette. Il s'agit bien d'un mouvement participant à la dynamique propre de la science ; si des modélisateurs existent c'est qu'une démarche et des techniques spécifiques sont apparues. Je pense cependant qu'un modélisateur ne peut pas mener son activité indistinctement dans tous les domaines scientifiques : il est nécessaire qu'il ait une bonne culture dans le domaine. Il doit aussi maîtriser une grande variété de techniques et de méthodes. De tels spécialistes sont rares, voire n'existent pas. Ne pouvant être omniscient, il s'agit, pour le modélisateur, d'avoir une dominante technique : plutôt statisticien et probabiliste ou au contraire analyste ou informaticien.

Et surtout, il doit être spécialiste d'une *stratégie*, savoir comment modéliser efficacement dans la discipline dans laquelle il applique sa compétence.

### **Quel est le rôle du modélisateur dans un projet scientifique ?**

Il est clair que ce rôle, lorsqu'il existe, conduit à une position clé : la modélisation conduit à une forme de synthèse ; le modélisateur acquiert une vue d'ensemble, souvent critique, du projet dans lequel il intervient. Il peut être le seul. Connaissant les relations savoir-pouvoir on devine dans quelle position privilégiée pourrait se trouver le modélisateur. Or il n'y a *a priori* aucune raison que l'on reconnaisse concrètement aux modélisateurs une telle position. Il y aurait même danger à en faire une règle, même implicite : piloter un projet demande bien d'autres qualités. Un autre aspect demande aussi à être précisé : si la fonction de modélisation conduit à manipuler des objets formels et mène donc à un type de travail très « crayon – papier – ordinateur », il est essentiel que le modélisateur ait un contact concret, voire pratique de la réalité de terrain, des dispositifs et des techniques

expérimentaux. Il doit s'imprégner des conditions concrètes de la mesure et de l'observation ; s'il modélise la dynamique des macro-molécules il doit comprendre le dispositif de mesure ; s'il travaille sur l'évolution des systèmes forestiers inter tropicaux, aller sur le terrain est une bonne chose. Quelquefois d'ailleurs, sa perception de « naïf-expert » peut conduire à d'autres façons de représenter les objets qu'il observe si tant est que les spécialistes de ces objets sont influencés par les concepts dominants dans leurs disciplines. Pour conserver la fraîcheur de son point de vue, le modélisateur doit à la fois s'impliquer dans la connaissance des aspects biologiques qu'il étudie dans une action de recherche spécifique, mais aussi diversifier ses objets et ses sujets d'études. Il évite ainsi de s'enfermer dans les représentations et les concepts dominants, sachant que ceux-ci, sélectionnés par la démarche scientifique des disciplines concernées ont leur légitimité, mais ces disciplines, pour évoluer, doivent maintenir une diversité des points de vue. Et là, le modélisateur peut jouer de son rôle critique et constructif.

Il doit bien être entendu que le modèle n'est pas une fin en soi, il n'est qu'un instrument dans la boîte à outils du scientifique. Il s'intègre dans la dialectique modèle-expérience du discours et de la pratique scientifique. Enfin, les données ont le plus souvent raison, mais pas toujours : dans certains cas, le modèle peut valider ou invalider les données. Il peut être un instrument de contrôle.

### **Dans quelle mesure une telle compétence est-elle, au moins en partie transmissible à l'ensemble d'une communauté scientifique ?**

Il y a quelques années, nous avons tenté de répondre à cette question en nous appuyant sur des outils de l'informatique moderne. Il faut avouer qu'aujourd'hui ces outils sont encore plus utiles aux modélisateurs eux-mêmes qu'aux béotiens. Je crois qu'il ne faut pas désespérer : il faut diversifier les approches et ne pas se fonder uniquement sur le miracle informatique, même s'il se dit artificiellement intelligent, mais passer aussi par les voies les plus classiques de l'enseignement et de la formation (introduction de la modélisation dans les cursus universitaires, diffusion de la connaissance sous forme d'écoles, d'ouvrages, etc.). C'est notamment pour cette raison que ce livre a été écrit.

Le contenu de cet ouvrage est volontairement partiel, voire orienté : il ne s'agit pas d'une encyclopédie. Seuls quelques problèmes sont évoqués et bien que je sois partisan d'une conception large de la modélisation, les développements précis et opératoires s'appuient sur des exemples auxquels j'ai été confronté, eux aussi précis et traités pour beaucoup d'entre eux dans le détail. L'approche est essentiellement quantitative, approche pour laquelle on dispose d'un arsenal technique important et efficace. Comme il a déjà été dit ci-dessus, il faut néanmoins se souvenir que tout n'est pas quantifiable, ni mesurable. Ce qui ne l'est pas n'en est pas moins

justiciable d'une modélisation. A ce sujet, il faut se méfier d'un intégrisme, obligatoirement conservateur, voir réactionnaire, de certains tenants d'une technique particulière et qui propagent une vision étroite de la modélisation. Il faut également éviter toute attitude mercantiliste aux dépens d'une obligation éthique du chercheur et de l'ingénieur : le modèle ne doit pas être l'argument péremptoire d'une décision prise *a priori* ou l'outil d'une idéologie (à savoir d'une façon de voir le monde et dont on souhaite imposer qu'il se conforme à cette idée). En revanche, il peut être un instrument de définition d'une décision technique ou politique. S'il me semble important d'avoir l'esprit ouvert et curieux, il est tout aussi important d'être profondément honnête et le plus rigoureux possible : une déontologie de la modélisation me semble souhaitable à créer (que le lecteur ne se trompe pas si je suis amené à insister sur ce point c'est que certains comportements m'ont fait frémir). Cette dernière phrase concluait cet avant propos dans l'édition de 1994, force est de constater vingt ans après que la modélisation a fait de grands progrès, mais que l'éthique et la déontologie de cette pratique sont encore balbutiantes alors que la vie de tous les jours nous en montre les limites, par exemple en économie où son usage est quelquefois critiquable.

## Remerciements et quelques repères historiques

Au début des années 1970, je me suis lancé dans la modélisation, sur les traces de Jean-Marie Legay. Il est de nombreuses fois cité dans ce livre, non pas par reconnaissance postume, car ces citations ont été faite bien avant sa disparition, mais tout simplement parce qu'il a été un et peut-être même le fondateur de la méthode et que sa façon de diriger mon travail de thèse a été parfaitement adapté à ce que j'étais et à ce que je voulais faire. Nous étions peu nombreux dans le laboratoire de biométrie, qu'il avait créé à l'époque, et je me souviens des collaborations étroites, scientifiques et amicales avec toute l'équipe, du premier article signé avec Jean-Dominique Lebreton, du premier ouvrage écrit avec Jean-Luc Chassé et des heures passées avec Jacques Estève à préparer des enseignements de mathématiques pour les étudiants biologistes motivés par cette aventure, à savoir connecter deux domaines, alors très séparés. Il fallait alors convaincre mathématiciens et biologistes, pas uniquement par de beaux discours, mais par des résultats tangibles. Aujourd'hui, je pense que c'est gagné.

C'est aussi grâce à l'aventure du Greco (Groupement de recherche coordonné du CNRS) « Analyse des systèmes », où avec Arlette Chéry et nos collègues réciproques, en mêlant notre expérience d'automaticienne et de biométricien, nous avons conforté les bases méthodologiques de la modélisation des systèmes biologiques. A l'époque aussi, la Société Française de Biométrie complétait son approche traditionnellement statistique par une ouverture sur la modélisation, sous l'impulsion notamment de Richard Tomassone et bien sûr de Jean-Marie Legay.

En 1983, le Groupe, puis le Club Edora (équations différentielles ordinaires et récurrentes appliquées), de l'INRIA fut créé et vécu une vie stimulante pendant une dizaine d'année ; nous étions quelques-uns à l'origine de cette sympathique et efficace association : Pierre Bernhard, Jacques Demongeot, Claude Lobry, François Rechenmann, et moi-même, avec un groupe de chercheurs (un peu plus jeunes !), dont Jean-Luc Gouzé. Pour bien modéliser, il faut être imprégné de la réalité biologique et écologique, aussi des biologistes, médecins et écologues participaient activement à notre réflexion, comme Jean-Pierre Flandrois et Gérard Carret, pharmaciens et chercheurs. Ce Club a grandement contribué à l'émergence de la modélisation dans les sciences de la Vie. En 1989, le groupe de réflexion « interactions des mathématiques » du CNRS a publié une contribution déterminante dans son rapport de conjoncture. Je me souviens des passionnants débats de ce groupe, animés par Jean-Pierre Kahane. En 1990 et à la suite de ces réflexions, au sein du programme environnement du CNRS, dirigé par Alain Ruellan, nous avons créé le programme thématique « méthodes, modèles et théories ». Loin de la modélisation Alain était convaincu de son utilité et même de sa nécessité. Avec lui j'ai appris à concevoir et à animer des grandes opérations scientifiques. En 1996 le Programme Environnement, Vie et Sociétés du CNRS, nom du successeur du Programme Environnement, organisait un colloque sur les « tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement » et montrait, grâce à la qualité des débats et des productions écrites, la pertinence de l'approche dans ce vaste domaine.

Cette dynamique se développait simultanément dans d'autres communautés, certaines pouvaient d'ailleurs en revendiquer une antécédence. Elle a largement contribué au progrès de la modélisation et à son extension à la plupart des secteurs scientifiques. Pour conforter cette dynamique et mieux mettre en relation ces diverses communautés, le CNRS a créé en 1997 le Programme interdisciplinaire « modélisation et simulation numérique ». Il était conçu et animé par Claudine Schmidt-Lainé. J'y ai un peu contribué et la collaboration avec Claudine s'est poursuivie pendant quelques années, quand elle a occupé les fonctions de directeur scientifique du Cemagref, devenu Irstea (Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture). Nous avons alors publié quelques articles ensemble montrant notamment en quoi la modélisation facilite la pratique de l'interdisciplinarité.

Depuis, le travail a continué et bien qu'en charge d'un projet loin du territoire métropolitain, j'ai continué à m'intéresser à la modélisation et à la promouvoir. Elle tient d'ailleurs une bonne place dans les travaux initiés en Guyane depuis 2002, dont on peut trouver le récit dans l'ouvrage écrit avec Gaëlle Fornet « Amazonie, une aventure scientifique et humaine du CNRS ».

Avec du recul, on peut esquisser un bilan. Tout cela participe d'abord d'une activité sociale et de multiples relations personnelles. On se nourrit de nos multiples

lectures, discussions, rêves individuels ou collectifs, et aussi de nos amitiés. J'ai beaucoup appris de mes collègues, de mes amies et amis, des personnes avec qui j'ai collaboré, de l'efficacité de Mme Piéri qui a intégralement composé mes premiers ouvrages. Et ma petite famille n'est pas en reste, loin de là. Marie-José m'a beaucoup soutenu pendant des années nombreuses, mais trop tôt interrompues. Marc tient tous les espoirs que nous avons en lui. Historien, il embrasse de nombreux secteurs du savoir, si bien qu'il est toujours un lecteur critique et avisé de mes écrits.

Au bout du compte, nous avons démontré l'efficacité de la méthode, une véritable communauté scientifique s'est créée. Le laboratoire d'une douzaine de personnes en 1966, est devenu une unité de recherche de plus de 200 scientifiques et s'est développé dans de nombreuses directions : biométrie, modélisation, bioinformatique, évolution moléculaire, écologie et biologie évolutive. En 2012, nous fêtons son cinquantième anniversaire. Dans « La course de la gazelle », j'en dis plus sur cette histoire. Et sur la méthode, cet ouvrage tente s'efforce d'en transmettre l'essentiel avec la complicité et la redoutable efficacité de l'éditeur qui a accepté de le publier.



*Allégorie des mathématiques, mère de la modélisation : Pierre de Fermat et son « égérie », sans doute imaginée par le sculpteur. Pierre de Fermat est l'un des plus grands mathématiciens de l'histoire, connu pour son célèbre théorème qui résista trois siècles aux assauts des mathématiciens et qui fut, notamment avec Blaise Pascal, l'un des inventeurs de la théorie des probabilités. « Mathématiques » est de genre féminin, comme toutes les autres disciplines scientifiques, c'est peut-être ce qui a inspiré le sculpteur et bien que l'égérie soit unique. En ce qui me concerne, c'est tout à fait volontairement des noms ou des acronymes féminins ont été donnés à toutes les opérations scientifiques dont j'ai été responsable, de Miladie, à Amisa (en fait plus connu sous l'intitulé Amazonie), en passant par Edora.*

*Salle des Illustres. Mairie de Toulouse (crédit photo : Muriel Preux-Pavé)*

La modélisation est devenue une méthodologie incontournable dans les sciences et les technologies du vivant. Cependant, quand doit-on avoir recours au modèle et comment l'appliquer ? Didactique, cet ouvrage propose de nombreux exemples partant de la question biologique, suivie de la construction du modèle, de sa mise en œuvre numérique et de l'interprétation des résultats. Les éléments fournis permettent de refaire la démarche et les calculs.

Les principaux outils sont présentés dans un langage accessible aux lecteurs ayant une culture mathématique de base. Les aspects conceptuels et théoriques sont également exposés avec précision. L'histoire de la méthode, les dimensions épistémologiques et éthiques ainsi que les développements futurs sont aussi introduits. Alliant pratique et théorie, mathématiques, biologie, écologie, histoire et perspectives, *Modélisation des systèmes vivants* permet d'acquérir à la fois une culture et une technicité dans ce domaine.

### *L'auteur*

Professeur émérite à l'université Claude Bernard (Lyon 1), Alain Pavé a dirigé plusieurs programmes interdisciplinaires du CNRS. Il a été l'un des pionniers de la bioinformatique et de la modélisation en biologie et en écologie. Il est membre de l'Académie des Technologies, correspondant de l'Académie d'Agriculture et a reçu la Légion d'Honneur au titre de la Recherche.



[www.hermes-science.com](http://www.hermes-science.com)

978-2-7462-3911-1

