

La mathématique, pour quoi faire ?

(Le point de vue du biologiste)

Jean-Marie LEGAY et Jacques PONTIER (Lyon)

Depuis qu'Auguste Comte a établi sa fameuse classification des sciences, bien des choses ont changé, et à l'heure actuelle nous ne pouvons que constater — et nous ne le déplorons pas, bien au contraire — l'existence d'une multitude de courants interdisciplinaires. Notre but ici n'est pas d'examiner les causes et les effets probables de ce démantèlement progressif d'un cloisonnement qui n'a plus sa raison d'être (en admettant même qu'il en ait eu une un jour). Nous désirons seulement apporter, en tant qu'enseignants d'une part, en tant que mathématiciens et biologistes d'autre part, notre point de vue sur les relations entre mathématiques et sciences naturelles dans l'enseignement, ainsi que notre contribution à une certaine harmonisation de ces relations.

L'interdisciplinarité étant monnaie courante au niveau où s'élabore la science, il serait évidemment absurde, et même malhonnête, s'agissant d'enseignement primaire et secondaire, de continuer à laisser croire aux élèves, par des enseignements compartimentés, que les diverses disciplines n'ont entre elles aucun lien. Certes, la timide apparition de formules mathématiques dans le cours de physique est-elle de nature à mettre la puce à l'oreille des élèves. Mais alors, pourquoi se cantonner à la seule physique (ce qui risque d'introduire, dans l'esprit des élèves, l'idée fausse que les mathématiques ne seraient utiles qu'à la physique), pourquoi ne pas leur avouer franchement que les mathématiques ont une utilité universelle? Le mieux évidemment, pour en persuader les élèves, est de leur fournir des exemples. En effet, mettre concrètement en évidence, devant les élèves, certains liens entre les mathématiques et d'autres disciplines, c'est répondre à la question "à quoi cela sert-il ?" qui, à l'âge des lycéens, remplace souvent la question "dis, pourquoi ?"

des classes enfantines. Et certes, l'un des rôles de l'enseignant est justement de répondre à de telles questions. Pour les sciences de la nature, la réponse est relativement facile : l'avenir de l'humanité étant intimement lié à celui de la nature en général, il est nécessaire, il est vital de bien connaître cette dernière. Pour les mathématiques, la réponse est moins claire, même dans l'esprit des mathématiciens eux-mêmes ...

Il ne manque pas d'exemples de situations rencontrées dans la nature, comme dans la vie courante, et susceptibles d'être mathématisées. Malheureusement, le plus souvent ni le professeur de mathématiques, ni celui de sciences naturelles, ne peuvent franchir ce pas : ils sont eux-mêmes victimes de leur formation trop spécialisée, enfermée dans l'un des compartiments évoqués plus haut. Nous ne pourrions pas, bien entendu, donner ici une multitude d'exemples. Les quelques-uns que nous donnons sont surtout destinés à éveiller des idées, à provoquer des réflexions ... des deux côtés.

Premier exemple

Les élèves ont appris que, chez les êtres vivants, se produisent constamment des échanges de substances entre cellules, entre organes, voire entre individus. Ce phénomène est connu, chez les biologistes, sous le nom d'"échanges entre compartiments". Notons au passage que cette appellation même constitue une première étape dans l'abstraction. Généralement, ce transfert de substance d'un compartiment à un autre, par passage au travers de cloisons conventionnellement appelées "membranes", suit quantitativement une loi simple et presque intuitive, qui veut que

"la quantité de substance quittant un compartiment, à travers une membrane, pendant un petit intervalle de temps Δt , est proportionnelle à ce temps Δt et à la concentration de la substance dans ce compartiment"

Loi qu'il est facile de traduire par la formule

$$\Delta s = k s \Delta t$$

s désignant la quantité de substance présente dans le compartiment à l'instant t ;

Δs la variation de cette quantité, pendant l'intervalle de temps $(t, t + \Delta t)$;

k la constante de proportionnalité.

L'énoncé de cette loi peut être éclairé par quelques commentaires :

— la loi n'est valable qu'entre deux seuils (exemple de restriction pratique apportée à une loi théorique) ;

— la constante k dépend de la nature de la membrane, est fonction de sa "perméabilité" à la substance ; elle peut être positive ou négative ; elle peut ne pas être la même dans un sens et dans l'autre de la traversée de la membrane.

Munis de la connaissance de cette loi, examinons la situation suivante :

Un certain médicament est introduit dans le sang par injection intra-veineuse, et circule dans le système vasculaire sans diffuser dans les tissus. Petit à petit, ce médicament est éliminé, uniquement par voie rénale. Comment évolue, au cours du temps, la concentration de ce médicament dans le sang ?

Il est clair qu'il s'agit là de l'échange d'une substance (le médicament) entre deux compartiments (le plasma sanguin et la vessie) au travers d'une membrane (le système rénal de filtrage). Nous dirons que, à l'instant $t = 0$, une quantité connue q_0 de substance a été introduite dans le sang. C'est encore une abstraction : nous n'ignorons pas que l'injection a eu une durée non nulle ; mais elle a été suffisamment rapide pour que nous puissions admettre une absence quasi-totale d'élimination pendant la durée de l'injection. Par conséquent, si nous prenons pour origine des temps l'instant où cesse l'injection, nous savons qu'à cet instant la concentration (moyenne) de substance dans le sang est :

$$s_0 = \frac{\text{quantité injectée}}{\text{volume sanguin total}} = \frac{q_0}{V}$$

La variation de s au cours du temps étant supposée suivre la loi énoncée plus haut, nous remarquons que, comme il s'agit d'une *élimination* (donc $\Delta s < 0$), le coefficient de proportionnalité est nécessairement négatif. Nous conviendrons de le noter $-k$.

La relation ci-dessus s'écrit donc

$$\Delta s = -k s \Delta t$$

et peut indifféremment se transformer en

$$\frac{\Delta s}{\Delta t} = -k s \quad \text{ou} \quad \frac{\Delta t}{\Delta s} = -\frac{1}{k s}$$

ce qui, à la limite lorsque Δt (ou Δs) tend vers zéro, s'écrit

$$\frac{ds}{dt} = -k s \quad \text{ou} \quad \frac{dt}{ds} = -\frac{1}{k s}$$

Ici, la deuxième expression est plus commode à manipuler, car elle exprime que t , exprimé en fonction de s , a une dérivée proportionnelle à $\frac{1}{s}$. Les élèves reconnaîtront alors que t est proportionnel au logarithme népérien de s (à une constante additive près) :

$$t = -\frac{1}{k} \text{Log } s + c$$

Il est alors facile d'exprimer s en fonction de t :

$$\text{Log } s = -k(t - c), \text{ d'où } s = e^{-kt} e^{kc} = A e^{-kt}$$

Le coefficient A est une constante positive dont nous pouvons calculer la valeur ; la fonction cherchée doit en effet être telle que, à l'instant initial $t = 0$, la concentration du médicament ait pour valeur s_0 . Donc $s_0 = Ae^0 = A$. Par conséquent, l'expression de s en fonction de t est finalement

$$s = s_0 e^{-kt}$$

qui est une exponentielle décroissante (car $-k < 0$), définie, dans les conditions de l'expérience, pour $t \geq 0$, et tendant vers zéro au fur et à mesure que t croît.

Plaçons-nous maintenant dans une situation voisine de la précédente, situation où l'introduction de la substance dans le sang aurait une durée non nulle. C'est le cas où le médicament est introduit par perfusion. Celle-ci a une durée T connue, pendant laquelle le médicament est introduit à vitesse constante, en quantité a par unité de temps (a positif bien entendu). De sorte que, si comme précédemment q_0 est la quantité totale de substance à introduire dans le sang, les trois constantes a , q_0 et T sont liées par la relation

$$T = \frac{q_0}{a}$$

Dans cette situation, il y aura lieu d'étudier séparément deux phases :

— pendant la perfusion, trois compartiments interviennent : l'ampoule à perfusion, le volume sanguin, le compartiment d'élimination ; la variation de s , pendant un petit intervalle de temps Δt de cette phase, est alors égale à la différence entre ce que reçoit le compartiment sanguin et ce que perd par élimination ce même compartiment :

$$\Delta s = \left(\frac{a}{V} - ks\right) \Delta t$$

— après la perfusion, le phénomène n'intéresse plus que deux compartiments, c'est la situation déjà étudiée plus haut, avec deux seules différences : le début de cette phase est à l'instant T , et la concentration de substance au début de cette phase n'est pas s_0 .

Revenons à la phase de perfusion. Pour simplifier l'écriture de la relation précédente, nous introduisons une variable intermédiaire, $y = \frac{a}{V} - ks$, de sorte que $\Delta y = -k \Delta s$, et par conséquent la relation devient :

$$-\frac{\Delta y}{k} = y \Delta t \quad \text{d'où} \quad \frac{\Delta t}{\Delta y} = -\frac{1}{ky}$$

A la limite lorsque Δy tend vers zéro, nous avons donc

$$\frac{dt}{dy} = -\frac{1}{ky} \quad \text{de sorte que} \quad t = -\frac{1}{k} \text{Log} |y| + C$$

Notons au passage que y peut valablement être supposé positif, car il est raisonnable de dire que, par unité de temps, ce qui est introduit dans le sang ($\frac{a}{V}$) est supérieur à ce qui en est éliminé (ks). Nous écrivons donc

$$t = -\frac{1}{k} \text{Log} y + C$$

d'où finalement $y = A e^{-kt}$, soit $\frac{a}{V} - ks = A e^{-kt}$,

$$s = \frac{1}{k} \left(\frac{a}{V} - A e^{-kt} \right)$$

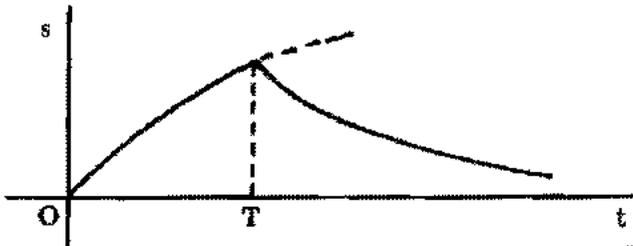
A l'instant $t = 0$, début de la perfusion, la substance n'étant pas encore introduite dans le sang, nous avons :

$$s(0) = 0 = \frac{1}{k} \left(\frac{a}{V} - A \right) \quad \text{d'où} \quad A = \frac{a}{V}$$

et par conséquent

$$s = \frac{a}{kV} (1 - e^{-kt})$$

fonction croissante, positive, nulle à l'origine des temps, et tendant asymptotiquement vers la valeur $\frac{a}{kV}$ lorsque t croît. En fait, pour la description du phénomène pratique, cette fonction n'est à prendre en considération que pendant la durée de la perfusion : $0 \leq t \leq T$. Au bout de ce temps-là, tout le médicament a été introduit dans le sang (mais une partie en a déjà été éliminée) ; la deuxième phase commence, au cours de laquelle l'évolution de s est semblable à celle étudiée dans le premier exemple (exponentielle décroissante) :



La valeur de s , au début de cette phase, n'est plus $s_0 = \frac{q_0}{V}$, mais

$$s_1 = s(T) = \frac{a}{kV} (1 - e^{-kT}) = \frac{a}{kV} \left(1 - e^{-k \frac{q_0}{a}} \right)$$

donc, compte tenu du fait que c'est à partir de l'instant T , et non de l'instant 0 , que l'évolution de s se fait selon cette loi, celle-ci s'écrira finalement

$$s = s_1 e^{-k(t-T)} = \frac{a}{kV} e^{kT} (1 - e^{-kT}) e^{-kt}$$

de la forme $s = s_2 e^{-kt}$

Selon les situations (possibilités d'échanges dans les deux sens, avec des coefficients de proportionnalité différents), et le nombre de compartiments, nous pourrions multiplier les exemples. Mais ce faisant, nous serions obligés de faire intervenir des équations ou des systèmes d'équations différentielles linéaires du premier ordre (dont les expressions trouvées ci-dessus ne sont que des cas simples), dont la résolution est hors du programme des classes terminales.

Deuxième exemple

Le problème que nous allons évoquer ci-dessous a un intérêt très général : il s'agit de l'estimation de la taille d'une population. Les éléments de cette population peuvent être de nature quelconque : s'il s'agit d'organismes, la question relèvera de l'écologie ; s'il s'agit de molécules, elle relèvera de la biochimie, etc... C'est dire que de nombreuses disciplines peuvent revendiquer la discussion des modèles que nous allons présenter. Nous nous limiterons au point de vue de l'écologiste.

Méthode

Nous allons estimer la taille d'une population par capture, marquage et recapture. Dans une population P de taille inconnue N , nous effectuons un prélèvement de n_1 individus que l'on marque et que l'on relâche ensuite parmi les autres. Dans un deuxième temps, on prélève un deuxième échantillon de n_2 individus, parmi lesquels on retrouve quelques individus marqués, soit K . Les trois données n_1 , n_2 et K nous permettent-elles de calculer N ?

Modèle et solution analytiques

Si nous supposons :

- 1) que la population P est parfaitement homogène,
- 2) que le premier prélèvement et le marquage n'ont en aucune manière modifié les n_1 individus,
- 3) que le mélange de ces n_1 individus aux $N - n_1$ autres est parfaitement homogène,
- 4) que les tirages des n_1 comme des n_2 individus du deuxième prélèvement sont des tirages au hasard,

alors on peut affirmer que la proportion des K individus marqués par rapport aux n_2 est égale à celle des n_1 par rapport aux N . On a donc la relation simple

$$\frac{n_1}{N} = \frac{K}{n_2}$$

d'où

$$N = \frac{n_1 n_2}{K}$$

Modèle et solution probabilistes

Nous nous intéresserons à la probabilité de tirer un échantillon de n_2 individus dont K exactement sont marqués.

Le nombre de *cas possibles* pour cet échantillon est évidemment égal à $\binom{N}{n_2}$ c'est-à-dire le nombre de combinaisons de N objets n_2 à n_2 .

Le nombre de *cas favorables* est égal au nombre de façons de choisir K individus parmi les n_1 (qui sont marqués) multiplié par le nombre de façons de choisir $n_2 - K$ individus parmi les $N - n_1$ (qui ne sont pas marqués), soit :

$$\binom{K}{n_1} \times \binom{n_2 - K}{N - n_1}$$

La probabilité de tirer un échantillon de n_2 individus dont K exactement sont marqués est :

$$p = \frac{\binom{K}{n_1} \times \binom{n_2 - K}{N - n_1}}{\binom{N}{n_2}}$$

On peut donc considérer p comme une fonction de N : $p = p(N)$. En vertu du principe des méthodes statistiques qui veut que "l'échantillon obtenu est le plus probable", nous chercherons la valeur de N qui rend p maximum. Nous utiliserons pour cela un artifice en considérant le rapport

$$\frac{p(N)}{p(N-1)}$$

et en discutant des cas où

$$\frac{p(N)}{p(N-1)} \text{ est } > \text{ ou } < 1.$$

$$\frac{p(N)}{p(N-1)} = \frac{N-n_1}{N} \times \frac{N-n_2}{N-n_1-n_2+K}$$

$$\frac{p(N)}{p(N-1)} > 1 \text{ pour } N < \frac{n_1 n_2}{K}$$

$$\text{donc } \frac{p(N)}{p(N-1)} \text{ maximum pour } N = \frac{n_1 n_2}{K}$$

$$\frac{p(N)}{p(N-1)} < 1 \text{ pour } N > \frac{n_1 n_2}{K}$$

Ainsi nous apprenons :

1) que le cas où $N = \frac{n_1 n_2}{K}$ n'est pas le seul cas possible

2) que c'est seulement le cas dont la probabilité est maximum.

On voit que le modèle probabiliste est plus riche que le modèle analytique, qu'il explore mieux la réalité, mais que l'un et l'autre ne sont pas contradictoires.

DISCUSSION

Si le modèle probabiliste permet de découvrir et de formaliser des situations autres que celle exprimée par le modèle analytique, c'est que le problème n'était pas posé avec suffisamment de précision et de clarté. Nous sommes donc amenés à discuter des hypothèses impliquées dans ce problème et en particulier des hypothèses qu'il faudrait satisfaire pour valider le modèle analytique.

Nous en trouvons sept :

1) la première et la plus importante des hypothèses est que la population étudiée soit formée d'*éléments mobiles* ; il est clair par conséquent que la méthode proposée ne convient ni pour les organismes végétaux, ni pour les objets inanimés (sauf dispositions particulières) ; elle peut convenir au niveau cellulaire, dans le cas des cellules circulantes, et bien entendu au niveau moléculaire.

2) la population inconnue doit être *finie*.

3) les éléments de la population doivent être *bien définis et identiques* ; cette hypothèse n'est jamais complètement satisfaite et soulève

parfois de difficiles problèmes ; en fait on cherchera à définir une relation d'équivalence dans une population donnée et on s'intéressera à l'une des classes d'équivalence ainsi définies. Par exemple, si on étudie la population de poissons d'un lac, on travaillera sur les poissons d'une certaine espèce retenus par les mailles d'un certain filet.

4) le tirage du premier échantillon sera effectué *au hasard* : on sait les innombrables difficultés que soulève une telle exigence ; on cherchera, grâce à l'expérience acquise, à la connaissance du matériel biologique considéré, à se rapprocher le plus possible de cette modalité idéale.

5) le marquage ne doit pas contrevenir aux hypothèses précédentes et en particulier à l'hypothèse n° 3. Les éléments marqués devront se mélanger aux éléments non marqués, *sans introduire d'hétérogénéité nouvelle*. En fait la satisfaction de cette hypothèse est rien moins qu'assurée : des expériences préliminaires, des contrôles divers devront être spécialement organisés pour apprécier la situation sur ce point particulier.

6) le tirage du deuxième échantillon sera également effectué *au hasard*.

7) la population étudiée sera *stable* pendant la durée de l'expérience. Il est clair que l'on devra tenir compte des résultats de recherches préliminaires sur les points suivants :

a) la vitesse de développement de l'espèce examinée doit être déterminée et la durée de l'expérience adaptée à cette vitesse afin que l'objet de l'étude ne change pas de définition en cours d'expérience. Un délai d'un mois, qui s'il s'agit de poissons ne modifie pas les termes du problème, a toute chance, s'il s'agit d'insectes, de faire disparaître l'objet même de la recherche : en un mois, un insecte a le temps de passer de l'état larvaire à l'état adulte, ou de se reproduire et disparaître, ou de tomber en diapause, etc ...

b) l'éventualité d'immigrations ou d'émigrations devra être contrôlée ; pour les espèces à déplacements lents, ce facteur peut avoir peu d'importance dans les limites de durée de l'expérience.

Ainsi le modèle devant servir à l'estimation de la taille d'une population se révèle finalement un puissant instrument d'étude de la population elle-même ; de même que le remplacement de la loupe par le microscope a fait découvrir de nouveaux problèmes, le modèle *contraint* l'expérimentateur non seulement à la rigueur mais à la perte de sa naïveté. Il prendra conscience de difficultés insoupçonnées et exprimera la réalité avec toute la prudence nécessaire.

En guise de conclusions

Avant de terminer, nous poserons une question : qui doit exposer aux élèves les exemples d'application des mathématiques en biologie ? Nous posons la question parce qu'il ne nous paraît nullement évident que, du mathématicien ou du naturaliste, ce doive être l'un plutôt que l'autre. Notre opinion sur cette question est que chacun des deux devrait en parler, ce qui rendrait plus crédibles aux yeux des élèves les relations entre mathématiques et biologie, et qui d'autre part permettrait à chacun d'éclairer son enseignement d'une manière un peu différente.

Ainsi, dans les cas examinés plus haut d'échange de substance entre compartiments, nous sommes partis d'une loi physiologique que nous aurions pu énoncer en termes de vitesses : "la vitesse de variation de s , au cours du temps, est proportionnelle à s ". Qui dit "vitesse" sous-entend "dérivée d'une fonction". Or traditionnellement la concrétisation de la dérivée, dans l'enseignement secondaire, ne se fait que de deux façons : la "signification géométrique" (pente de la tangente) et la "vitesse d'un mobile". Hors ces deux cas précis, les élèves sont incapables d'attribuer une quelconque signification à la notion de dérivée. Au contraire, il nous semblerait bon que les élèves lient automatiquement la notion commune de vitesse de variation (qui n'est pas nécessairement une variation spatiale) et la notion de dérivée de fonction. Le mathématicien peut donc trouver son compte dans la présentation d'exemples où ce qui varie n'est pas nécessairement la position d'un mobile dans l'espace, et où la dérivée a néanmoins une signification précise et utile. Réciproquement, c'est à propos d'échange de substance entre deux organes que nous parlons de cette vitesse de variation. Le naturaliste peut donc facilement introduire le problème par la mise en évidence d'échanges entre la cellule et le milieu par exemple, puis passer au modèle mathématique en parlant d'échanges entre compartiments, et énoncer finalement, avec les commentaires et restrictions appropriés, la loi des échanges qui par la suite pourra être reprise par le mathématicien. D'autre part, l'introduction d'exemples mathématiques par le naturaliste montrera aux élèves que la mesure de grandeurs variables est aussi un moyen de description en sciences naturelles.

Le deuxième exemple attire également quelques commentaires. L'écologie est une science dont on entend beaucoup parler, mais dont un examen superficiel aurait pu laisser penser qu'elle était le fief des biologistes. Or il n'en est rien. Ainsi il est clair qu'avant de s'attaquer aux difficiles problèmes d'équilibres de population, de génétique de population, etc ..., il faut répondre à une première question fondamentale : à combien d'êtres vivants ai-je affaire ? quelle est la taille des

populations des espèces qui m'intéressent ? Nous avons donné l'une des réponses possibles sur le plan méthodologique.

Il faut ajouter que si nous avons choisi cet exemple, c'est qu'il est passible d'expériences en classe, par la voie de la simulation ; c'est même une excellente occasion d'expliquer aux élèves quelle est la démarche de la *simulation* en général. Dans notre cas avec une boîte, des billes de couleurs et un instrument quelconque permettant de prélever plusieurs billes à la fois (éventuellement à la main) on peut pour un prix ridiculement bas simuler la situation biologique étudiée. Il y a là le thème de travaux dirigés où la présence simultanée des deux professeurs (le mathématicien et le naturaliste) serait très profitable : l'un répondrait aux nombreuses questions probabilistes qui ne manqueraient pas de se poser (ne serait-ce qu'à propos de la variabilité des échantillons), l'autre aux questions biologiques (ne serait-ce qu'à propos de l'application du modèle à un matériel vivant précis). Les grands problèmes de la recherche contemporaine, ceux de modèle, de simulation, d'échantillonnage, etc ... peuvent donc être abordés de façon *concrète* et *simple*, à partir des petits problèmes de la vie courante, en essayant de susciter la curiosité des élèves et de les motiver en vue d'études plus théoriques (qu'ils auront toujours de temps de faire plus tard ...).