HAL
open science

Propagation d'ondes dans les systèmes biologiques

Christelle Suppo

To cite this version:

Christelle Suppo. Propagation d'ondes dans les systèmes biologiques. Sciences du Vivant [q-bio]. Université François Rabelais - Tours, 2006. tel-00199070

HAL Id: tel-00199070

https://theses.hal.science/tel-00199070

Submitted on 18 Dec 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Discipline : Sciences de la Vie

présentée et soutenue publiquement par :

Christelle SUPPO-MAGAL

le 8 décembre 2006

« Problèmes de propagation dans les systèmes biologiques »

Référent d'HDR : Pr. Jérôme CASAS

JURY :

- BERNSTEIN Carlos, D.R. CNRS, Univ. Claude Bernard Lyon 1.
- CASAS Jérôme, Professeur, Univ. François Rabelais, Tours.
- COQUILLARD Patrick, Maître de Conférence, HDR, Univ. Sophia Antipolis, Montpellier.
- LESIGNE Emmanuel, Professeur, Univ. François Rabelais, Tours.
- MILNER Fabio, Professeur, Univ. de Purdue, USA.

Remerciements

Je tiens à remercier tout spécialement Jérôme Casas de m'avoir recrutée et de m'avoir fait confiance tout au long de ces années. Il m'a permis d'évoluer tant au niveau de la recherche que de l'enseignement. J'ai beaucoup appris à ses côtés et je pense avoir encore beaucoup à apprendre de sa part. Merci de m'avoir épaulé et soutenu depuis bientôt 10 ans. Merci pour les nombreuses corrections, surtout quand il faut corriger l'anglais, et les nombreux conseils. Aucuns des travaux présentés dans cette HDR n'auraient vu le jour sans lui.

Je remercie vivement Emmanuel Lesigne d'avoir accepté de faire partie des membres du jury, Carlos Bernstein, Patrick Coquillard et Fabio Milner d'avoir accepté d'être rapporteurs. Merci d'avoir accepté de juger mon travail et d'avoir accepté de faire partie de ce jury pluridisciplinaire regroupant mathématiciens et biologistes. Les discussions n'en seront, je l'espère, que plus enrichissantes.

Merci à toute l'équipe de Jérôme : Catherine, ma collègue de bureau, David, qui avant d'être un collègue et un ami fût un de mes premiers étudiants, Dominique, Olivier, Thomas, Jean-Philippe, Fabrice, Nicole, Mickaël, Thérésita. Merci aussi aux doctorants : Imen, ma première doctorante, Sylvain, Arnold, Fabienne, continuez à mettre de l'ambiance.

Un grand merci à Florence, Véro, Nathalie qui m'ont toujours épaulée et qui ont été là dans tous les moments, les bons comme les moins bons. Merci aussi à Isabelle et Delphine, même si elles m'ont abandonnée, je ne vous en veux pas !

Je remercie aussi tous les membres de l'IRBI de m'avoir accueilli, ce n'était pas facile d'accepter une mathématicienne au pays des biologistes. J'espère avoir relevé le défi.

Un remerciement tout spécial aux secrétaires : Christine, Dominique et Sonia sans qui nous ne pourrions pas faire notre travail, ni partir en congrès !

Je remercie enfin tous mes proches pour m'avoir toujours soutenu dans mon travail, ils se reconnaîtront.

Enfin, un merci tout spécial à mes enfants, Enzo et Clara qui me laissent travailler de temps en temps à la maison.

CURRICULUM VITAE

CURRICULUM VITAE

Christelle SUPPO ex-épouse MAGAL
2 enfants
49 rue Blanqui, bât. A
37700 St PIERRE DES CORPS
Tél. : 02 47 44 39 94 / 06 32 66 64 03

Née le 18 octobre 1969 à Bayonne (64)

Fonction actuelle : Maître de Conférence, 67ème section, depuis le 1er septembre 1997.

Adresse scientifique : Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte
CNRS UPRESA 6035
Faculté des Sciences
Avenue Monge, Parc de Grandmont
37200 Tours
Tél. : 02 47 36 69 79, Fax : 02 47 36 69 66
E-mail : christelle.magal@univ-tours.fr

Dernier diplôme obtenu : Doctorat de Mathématiques Appliquées, Université Bordeaux 1, soutenu le 18 décembre 1996.

Titre : Modélisation et analyse mathématique de la propagation des viroses dans les populations de Carnivores. (Directeur : M. Langlais)

Référence : Jérôme Casas, directeur de l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte,
E-mail : jerome.casas@univ-tours.fr
Tél. : 02 47 36 69 78.

DIPLOME ET ETUDES UNIVERSITAIRES

1993-1996 : Doctorat de Mathématiques Appliquées "Modélisation et analyse mathématique de la propagation des viroses dans les populations de Carnivores."

1992-1993 : 3ème année Magistère MATMECA (Mathématiques et mécanique des solides et des fluides) et D.E.A de Mathématiques Appliquées et Calcul Scientifique, Mention Assez-Bien.

1990-1992 : 2ème année Magistère MATMECA et Maîtrise d'Ingénierie Mathématique.

1989-1990 : 1ère année magistère MATMECA et Licence de Mathématiques Appliquées.

Juin 1989 : DEUG A, Mathématiques-Informatique, Mention Bien.

PUBLICATIONS AVEC COMITE DE LECTURE

Publications parues et sous presse :

1) Marc ARTOIS, Michel LANGLAIS, **Christelle SUPPO** (1997). Simulations of rabies control within an increasing fox population. *Ecological Modelling,* **97**, 23-34.

2) Olivier DORDAN, **Christelle SUPPO** (1997). Qualitative analysis applied to population dynamics. *Journal of Biological Systems,* **5(1)**.

3) Franck COURCHAMP, **Christelle SUPPO**, Emmanuelle FROMONT, Catherine BOULOUX (1997). Population Dynamics of two Feline Retroviruses (FIV and FeLV) within a Population of Cats. *Proceedings of the Royal Society of London,* **264**, 785-794.

4) Michel LANGLAIS, **Christelle SUPPO** (2000). Remarks on a generic SEIRS model and application to two cat retroviruses and fox rabies. *Mathematical and computer modelling,* **31**, 117-124.

5) **Christelle SUPPO**, Jean-Marc NAULIN, Michel LANGLAIS, Marc ARTOIS (2000). A modelling approach of vaccination and contraception programs for rabies control in fox populations. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences,* **267**, 1575-1582.

6) **Christelle MAGAL**, Jérôme CASAS, Marion SCHÖELLER, Jurgen TAUTZ (2000). The role of leaf structure in vibration propagation. *Journal of Acoustical Society of America,* **108**(5), 2412-2418.

7) **Christelle MAGAL**. Wave Propagation in Leaves. *Proceedings of the 3rd international Conference on Plant Biomechanics, Freiburg 2000,* 7 pages.

8) Imen DJEMAI, Jérôme CASAS, **Christelle MAGAL** (2001). Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, **268**, 2403-2408.

9) Imen DJEMAI, Jérôme CASAS, **Christelle MAGAL** (2004). Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal Behaviour*. 67, 567-571.

10) Olivier DANGLES, **Christelle MAGAL**, Dominique PIERRE, Aurélie OLIVIER, Jérôme CASAS (2005). Variation in morphology and performance of predator-sensing system in wild cricket populations. *Journal of Experimental Biology.* **208**, 461-468.

11) Jérôme CASAS, **Christelle MAGAL** (2005). Chapitre 20 : "Vibratory communication in host-parasitoid systems: from plant biomechanics to behavioural" dans "Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour and Evolution" édité par Sakis Drosopoulos et Mike Claridge, pp. 263-271.

12) **Christelle MAGAL** (2005). Mathématiques en dynamique des populations. Comptes rendus des Journées nationales de l'association des professeurs de mathématiques de l'enseignement public. *Bulletin de l'APMEP*, **459** : 437-448.

13) **Christelle MAGAL**, Olivier DANGLES, Philippe CAPARROY, Jérôme CASAS (2006). Hair canopy of cricket sensory system tuned to predator signals. *Journal of Theoretical Biology*, **241**: 459-466.

14) Olivier DANGLES, Dominique PIERRE, **Christelle MAGAL**, Fabrice VANNIER, Jérôme CASAS (2006). Ontogeny of air-motion sensing in cricket. *Journal of Experimental Biology,* **209**: 4363-4370.

Publications en révision et en préparation :

15) **Christelle MAGAL**, Chris COSNER, Shigui RUAN, Jérôme CASAS (en révision). Spatio-Temporal Dynamics of a Host and a Generalist Parasitoid.

Tableau récapitulatif des publications

Noms du journal	Années	Quartiles, (domaines)	Facteurs d'impact	Rangs d'auteur
Proceedings of the Royal Society of London	1997, 2000, 2001	1 (Biology)	3.5	2/4, 1/4, 3/3
Animal Behaviour	2004	2 (Behavioral Sciences)	2.557	3/3
Journal of Experimental Biology	2005, 2006	1 (Biology)	2.271	2/5, 3/5
Journal of Theoretical Biology	2006	2 (Biology)	1.683	1/4
Ecological Modelling	1997	2 (Ecology)	1.561	3/3
Journal of Acoustical Society of America	2000	1 (Acoustics)	1.398	1/4
Mathematical and computer modelling	2000	3 (Mathematics Applied)	0.425	2/2
Journal of Biological Systems	1997	4 (Biology)	0.282	2/2
Chapitre de livre	2005			2/2

CONFERENCES

Invitée à des Conférences :

2-6 Avril 2001 : Invitée à la conférence 'Annual Meeting of the Society for Experimental Biology', Canterburry (UK), « Wave Propagation in Plant Structure and Insect Communication » C. Magal et J. Casas.

24-27 octobre 2004 : Invitée aux *Journées Nationales de l'Association des Professeurs de Mathématiques de l'Enseignement Public*, Orléans. « Modélisation en Ecologie Physique et en Dynamique de Populations ». C. Magal.

27 août 2004 : Invitée au séminaire de l'Université de Miami. « Spatio-temporal dynamics of a host and a generalist parasitoid ».

7-10 janvier 2005 : Invitée au *Workshop on Spatial Ecology : The interface between theory and data*. Miami (USA). C. Magal, C. Cosner, S. Ruan, J. Casas.

Communications orales :

Octobre 1994 : *MED CAMPUS, Pau*. Un modèle de propagation de la rage et influence de la vaccination, C. Suppo.

Mai 1995 : *The Fourth International Conference on Mathematical Population Dynamics, Houston*. Mathematical Modelling of rabies in a population of Carnivorous,C. Suppo.

Janvier 1996 : *Journée du programme Environnement Vie et Sociétés, Paris*. Modélisation de la propagation de la rage dans une population de Carnivores, C. Suppo.

Mai 1996 : *28ème Congrès National d'Analyse Numérique, La Londe - Les Maures*. Modélisation de la propagation de la rage dans une population de Carnivores, C. Suppo.

Octobre 1996 : *3rd Conference on Mathematics Applied to Biology and Medecine, Heidelberg.* Mathematical modelling of rabies circulation in a population of foxes,C. Suppo.

Juillet 1997 : *8th Symposium ISVEE, Institut Pasteur, Paris.* Dynamics of two retroviruses (FIV and FeLV) within a population of Cats, C. Suppo.

Juin 1998 : *The Fifth International Conference on Mathematical Population Dynamics, Zakopane, Poland.* A two-dimensionnal model for fox rabies control,C. Magal.

27/08-2/09 2000 : 3rd *Plant Biomechanics Meeting,* Freiburg – Badenweiler, Allemagne. "Wave Propagation in Leaves", C Magal.

17-18 avril 2001 : *Journées des Entomophagistes*, Tours. "Rôle biomécanique de la feuille de pommier dans une interaction hôte-parasitoide", C. Magal et J. Casas.

1-5 septembre 2002 : *8th European Workshop on Insect parasitoids*, Tours. "Vibratory sensory ecology in a host-parasitoid system", I. Djemai, J. Casas, C. Magal.

5-9 septembre 2003 : *2nd International Conference on Mathematical Ecology*, Alcala (Espagne). « Host propagation and its control by parasitoids ». C. Magal, F. Jussaume, J. Casas.

21-25 juin 2004 : *Joint Conference MPD 7 – DeStoBio 3 Computational and Mathematical Population Dynamics*. Trento (Italie). « Spatio-temporal dynamics of a host and a generalist parasitoid » .C. Magal, C. Cosner, S. Ruan, J. Casas.

28 avril 2005 : Rencontres scientifiques du Campus Grandmont (Tours). Modélisation en dynamique de populations. C. Magal.

Posters :

6-8 avril 2003 : *Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal*, Tours. « Vibratory communication between a host and its parasitoid ». C. Magal, I. Djemai, J. Casas.

24-28 septembre 2005 : Conférence Jacques Monod "Ecologie physico-chimique des organismes", Roscoff "Response of cricket's hair canopy to predator signals". C. Magal, O. Dangles, J. Casas.

RESPONSABILITES D'ENSEIGNEMENTS

- Responsable, depuis 2003, de la Maîtrise « Biologie des Populations et Environnement » et depuis septembre 2004, du MASTER 1 « Biologie des Populations ».

- Responsable de plusieurs modules d'enseignement en licence, MASTER et formation doctorale: « Statistiques - Informatique » de la licence de Biologie des Organismes, « Ecosystèmes, Environnement, Ecophysiologie et éthologie » et « Outils mathématiques et statistiques » de la maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, « Etude d'impacts sur les écosystèmes » en maîtrise de Sciences de l'Environnement, « Dynamique des Populations » en MASTER1 Biologie des Populations, « Statistiques » pour l'ensemble des MASTER1 de Biologie évolutive et intégrative, infectiologie, « Contrôle des populations et gestion des ressources naturelles » du DEA " Biologie, évolution et contrôle des populations », « Modélisation et simulations » pour l'Ecole Doctorale 'Santé, Sciences et Technologies'.

ACTIVITE D'ENSEIGNEMENT

Mon enseignement s'effectue au sein des filières de Biologie : DEUG Sciences de la Vie, Licence de Biologie des Organismes, Maîtrise des Sciences de l'Environnement, Maîtrise de Biologie des Populations, DEA « Biologie, évolution et contrôle des Populations », DESS « Gestion, Contrôle et Conservation des Populations d'Insectes ». Ces filières correspondent maintenant à la Licence Biologie évolutive et au MASTER « Biologie des Populations ». J'interviens aussi au niveau d'un module transversal « Modélisation et Simulation » de l'Ecole Doctorale « Santé, Sciences, technologie ».

J'ai mis en place tous les cours et les travaux dirigés de Maîtrise. Ces cours sont principalement des cours de **Dynamique de Populations**. Ils me permettent dans un premier temps d'introduire les outils nécessaires à la modélisation (algèbre linéaire, étude de stabilité, équations différentielles, équations aux dérivées partielles) qui sont ensuite appliqués aux interactions en dynamique des populations : compétition, prédation, épidémiologie …. J'initie aussi les étudiants à des logiciels : POPULUS, logiciel de dynamique des populations, et MATLAB.

J'enseigne également les **Statistiques** au niveau Licence et Master : statistiques descriptives, ajustements, tests paramétriques et non paramétriques.

PARTICIPATION A LA VIE SCIENTIFIQUE

2006- ce jour	Responsable de la filière « Biologie des Populations » à l'Ecole Doctorale « Santé, Sciences, Technologie ».
2000 – 2005	Suppléante du Pr. Jérôme Casas comme responsable de la filière « Biologie des Populations » à l'Ecole Doctorale « Santé, Sciences, Technologie ».
2001-2002	Directeur d'Etudes du DEA Biologie, Evolution et Contrôle des Populations.
2003 – ce jour	Titulaire dans la commission de spécialiste 67ème section.
2004 – ce jour	Titulaire dans la commission de spécialiste de l'INAPG.
1998-2003	Suppléante dans la commission de spécialiste 67ème section.
1998-2002	Représentante du laboratoire dans la commission informatique de la faculté des Sciences.

DIVERS

- Referee pour « Biological Invasions », « Ethology », "Journal of Theoretical Biology".
- Interviews radiophoniques pour une radio locale : diffusion de la recherche à un large public.
- Interview pour le magazine « Pour la Science », Mai 2004.

ACTIVITES D'ENCADREMENT

1) **Imen Djemai**, thésarde à Tours, 1997-2001, co-encadrement de thèse pour 30% avec le Pr. Jérôme Casas, « Le jeu du Monstre et de la Princesse : Ecologie comportementale et évolutive d'un système hôte-parasitoïde ». Membre du jury de thèse.

2) **Marion Schoeller**, doctorante à l'université de Würzburg : mai 1998, « Enregistrement de la propagation des signaux sur la feuille de pommier ». Encadrement dans le cadre d'un projet franco-allemand (PROCOPE).

3) **Sébastien Proult**, 2ème année d'école d'Ingénieur (EIT, Tours) : juin-juillet 1999, « Modélisation par élément finis des mouvements de la feuille de pommier à l'aide du logiciel Signal Processing Toolbox de Matlab ».

4) **François Jussaume**, stage de licence professionnelle de biostatistiques à l'université de Grenoble : avril-août 2003, « Modélisation de la propagation d'un insecte invasif et de ses parasitoïdes ».

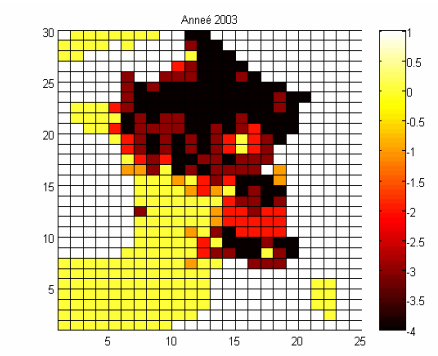
5) **Thomas Peral**, stage de DESS double compétence Informatique de l'université de Tours : mai-septembre 2004. « Optimisation et validation d'un modèle informatique simulant l'invasion de la mineuse du marronnier *Cameraria orhidella* ».

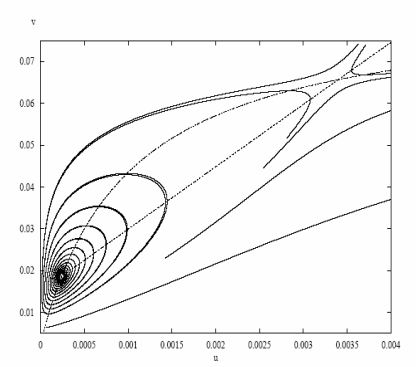
RELATIONS NATIONALES ET INTERNATIONALES

Depuis ma thèse je travaille en collaboration avec des mathématiciens mais aussi des biologistes et des vétérinaires. Ma thèse portait sur la propagation de la rage chez les renards et la partie biologie a été faite en collaboration avec Marc Artois, vétérinaire au CNEVA (Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires de Nancy). J'ai aussi travaillé avec les biologistes Dominique Pontier, Emmanuelle Fromont (Université de Lyon 1) et Franck Courchamp (Université paris Sud) sur des modèles de propagation d'épidémies chez les félins.

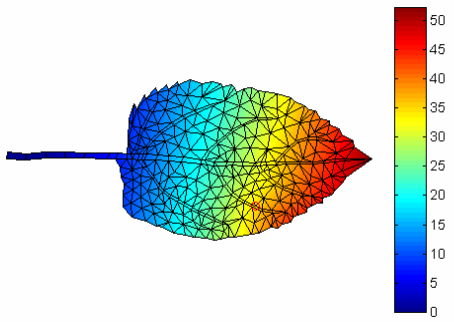
En ce qui concerne la partie modélisation des invasions biologiques, je travaille en collaboration avec les mathématiciens Chris Cosner et Shigui Ruan, professeurs à l'université de Miami. J'envisage aussi de travailler sur la partie contrôlabilité du système en collaboration avec le Pr. Vincenzo Capasso (Univ. De Milan).

RESUMES DES ARTICLES ET CHAPITRE D'OUVRAGE





Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches



Introduction générale **2**

Chapitre 1 : Communication vibratoire dans un système hôte-parasitoïde **8**

I. Introduction 9

II. Etude de la feuille de pommier 10

2.1. Propagation des ondes vibratoires sur une feuille de pommier 10
2.2. Déformation d'une feuille soumise à une force extérieure 18

III. Communication vibratoire entre l'hôte et son parasitoïde 21

IV. Conclusion 33

Chapitre 2 : Modélisation des mouvements des mécanorécepteurs du grillon **34**

I. Introduction 35

II. Etude de la réponse du système sensoriel du grillon à l'approche d'un prédateur 35

III. Conclusion 44

Chapitre 3 : Propagation d'un insecte invasif **45**

I. Introduction 46

II. Modèle discret 48

2.1. Description du modèle et mise en équations 48
2.2. Ajustement et estimations des paramètres 53
2.3. Validation du modèle 54
2.4. Résultats et prédictions 56

III. Modèle continu 57

IV. Conclusion 72

Conclusion générale et perspectives **73**

Bibliographie **80**

Introduction générale

Les mathématiques s'appliquent à un grand nombre de domaines scientifiques comme la physique, la mécanique des solides et des fluides, l'économie, la météorologie et bien sûr la biologie. En effet, la biologie devient de plus en plus quantitative et offre ainsi un grand nombre d'applications aux mathématiciens, et ce à différentes échelles depuis l'étude des molécules jusqu'à l'écosystème en passant par les individus et les populations.

La modélisation des systèmes biologiques est apparue il y a environ un siècle avec une approche purement analytique. Les premiers modèles ont été utilisés en dynamique de populations afin de modéliser la croissance des populations comme par exemple avec les modèles de Malthus et de Verhulst. Il y a aussi les modèles de Lotka et Volterra qui modélisent les différentes interactions qui peuvent exister entre les populations comme la prédation et la compétition. Puis il y a aussi toute la partie épidémiologique où les mathématiciens construisent des modèles compartimentaux permettant de faire des prédictions et d'étudier l'influence de différentes méthodes de prophylaxie sur la propagation des épidémies (Bailey, 1975, Anderson et May, 1982, Murray, 1989, Busenberg et Cooke, 1993, Capasso, 1993). Plus récemment, les activités humaines ont provoqué de graves bouleversements dans l'environnement global, une des conséquences graves de ces changements sont les invasions biologiques (Shigesada et Kawasaki, 1996).

L'essor des technologies et des concepts informatiques a révolutionné les biomathématiques. Les gains en temps de calculs et en capacité de stockage de mémoire ont permis une amélioration majeure dans l'exploration des comportements des modèles. Ceci a par contre impliqué des contraintes en terme de validation des modèles (Coquillard et Hill, 1997).

Les biomathématiques permettent de couvrir tous les aspects de l'écologie depuis la croissance des populations jusqu'à l'écologie des écosystèmes et la biologie de la conservation (Freedman, 1980, Gotelli, 1998). Pour une étude plus réaliste de ces problématiques, prenant en compte par exemple les milieux hétérogènes, une évolution temporelle ne suffit pas et il faut ajouter une dimension spatiale aux modèles.

L'écologie spatiale a été largement étudiée depuis Skellam en 1951 qui introduit les systèmes de réaction-diffusion dans l'écologie théorique jusqu'à plus récemment, avec les livres d'Okubo (1980), de Tilman et Kareiva (1997), et celui de Cantrell et Cosner (2003) qui regroupent dans leurs études beaucoup d'exemples d'applications biologiques de ces systèmes de réaction-diffusion.

La biologie offre des systèmes naturels qui sont tellement complexes que les modèles mathématiques peuvent nous aider à en comprendre certains mécanismes. Mais la recherche en biomathématique se doit, pour être intéressante, d'être pertinente d'un point de vue biologique.

C'est pourquoi une collaboration étroite entre biologistes et mathématiciens est nécessaire si on veut obtenir un modèle réaliste, ceci permet de modifier le modèle jusqu'à ce qu'il reflète la biologie le mieux possible. Pour un mathématicien, une bonne modélisation comprend 4 étapes : i) une compréhension et une appréciation du problème biologique, ii) une représentation mathématique réaliste des principaux phénomènes biologiques, iii) trouver des solutions utiles, de préférence quantitatives et iv) une interprétation biologique des résultats

mathématiques (Murray, 1989). Les mathématiques doivent être dictées par la biologie et non le contraire, ce qui fait que parfois les mathématiques utilisées sont très simples, mais peu importe du moment qu'ils permettent de répondre à un problème biologique donné.

A l'issue de mon DEA de mathématiques appliquées, je me suis retrouvé devant un choix qui allait influencer ma carrière à tout jamais. En effet, on me proposait de continuer en thèse soit dans le domaine de l'aérospatiale pour étudier les ondes de chocs à l'avant d'une navette spatiale soit en biologie pour étudier la propagation d'une épidémie. J'ai choisi de travailler sur la propagation de la rage chez les renards. Le sujet était innovant et ce qui m'intéressait était le fait de ne pas rester cantonnée dans les sciences dures mais de pouvoir mettre mes connaissances en mathématiques au service d'autres domaines tels que les sciences du vivant. Ce travail a été fait en collaboration avec les vétérinaires du CNEVA de Nancy. La collaboration a été fructueuse et enrichissante et cela m'a donné envie de continuer dans cette voie, à l'interface entre mathématiques et biologie. C'est pourquoi, aujourd'hui, je travaille dans un laboratoire de recherche sur la biologie de l'insecte et les modèles présentés dans cette Habilitation à Diriger des Recherches porte sur trois systèmes d'insectes.

Deux de ces systèmes sont des systèmes hôte-parasitoïde dans lesquelles l'hôte et une mineuse de feuille, la mineuse du pommier et la mineuse du marronnier. Ces deux insectes sont attaqués de manière naturelle par des parasitoïdes qui vont pondre dans les larves des mineuses. L'œuf qui se développera donnera alors naissance à un parasitoïde aux dépends d'une nouvelle mineuse. Le troisième système est un système proie-prédateur formé du grillon et de ses prédateurs. Dans ce système nous étudions comment le grillon peut échapper à ses prédateurs en détectant les vibrations de l'air grâce aux soies qu'il portent sur ces deux cerques situés à l'arrière de l'abdomen.

Beaucoup d'insectes réagissent aux stimuli faits par leurs prédateurs, que ce soit en s'immobilisant ou en fuyant immédiatement ou avec des comportements plus complexes (Edmunds, 1974, Sih, 1987). Il y a peu d'exemples où les vibrations produites par un prédateur ont de telles conséquences (Tautz, 1977, Cahmi *et al*. 1978, Gnatzy et Kamper, 1990). De plus, ces vibrations sont souvent transmises par l'air, ce qui est le cas dans notre système avec le grillon. Les vibrations peuvent aussi être transmises par les végétaux comme pour la mineuse du pommier, mais ces systèmes sont plus rarement étudiés.

Ces trois systèmes répondent à des enjeux différents. Ainsi la mineuse du pommier pose des problèmes économiques. En effet, la mineuse du pommier creuse des mines dans les feuilles de pommier, ceci entraîne une diminution de la photosynthèse et donc une baisse de production des fruits. La mineuse du marronnier creuse une mine dans les feuilles et provoque un jaunissement de celles-ci suivi d'une chute prématurée des feuilles dès le mois de juin. Les conséquences sont plutôt esthétiques et sociales puisque le marronnier est avant tout un arbre d'ornementation. L'étude des grillons est motivée par une autre question plus à la pointe de la technologie. Cette étude fait partie d'un projet européen sur les mécanorécepteurs des grillons ayant pour but final la conception d'un micro-senseur. La nanotechnologie est en plein essor, notamment dans le domaine médical où on cherche à mettre au point des biopuces qui seront utilisées dans la fabrication de prothèses sensorielles.

Les approches utilisées dans l'étude de ces trois systèmes sont aussi très différentes. En effet dans l'étude de la mineuse du pommier, il s'agit d'études comportementales et de traitement du signal. Pour les mécanorécepteurs des grillons, on utilise la théorie de la dynamique des solides et des fluides. Et enfin, dans le problème de l'invasion de la mineuse

du marronnier, on modélise l'évolution spatio-temporelle de la mineuse et de ses parasitoïdes avec des systèmes aux différences finies, des systèmes d'équations différentielles ordinaires et des systèmes d'équations aux dérivées partielles analysés avec des méthodes analytiques et numériques.

1) Communication vibratoire dans un système hôte-parasitoïde

Dans le premier chapitre, nous allons donc étudier un système hôte-parasitoïde constitué de la mineuse du pommier, *Phyllonorycter blancardella* (l'hôte) et de son parasitoïde. La mineuse est un lépidoptère qui comporte 5 stades larvaire, un stade pupal et un stade adulte (Pottinger et Le Roux). Au cours des stades larvaires, la mineuse se nourrit de l'intérieur de la feuille de pommier. Elle crée ainsi sa mine qui va lui servir de refuge et de nourriture jusqu'au stade adulte où elle émergera et s'envolera. Cette mineuse est attaquée par des parasitoïdes, le plus répandu d'entre eux étant *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera : Eulophidae). Le parasitoïde pond un œuf sur la larve grâce à son ovipositeur et c'est un parasitoïde qui émergera à la place d'une mineuse.

Grâce à des observations, on sait que le parasitoïde peut détecter la larve dans sa mine, de même que la mineuse essaye d'échapper à son parasitoïde. On a supposé, au vu de la rapidité de réactions, que ces insectes utilisaient les vibrations. Ces signaux vibratoires qui vont du parasitoïde vers la larve et vice-versa se propagent sur la feuille de pommier. Or cette feuille de pommier n'est pas uniforme et a une structure assez complexe faite de limbe et de nervures de différents diamètres, chacune de ces parties ayant des propriétés mécaniques spécifiques. Il a donc fallu dans une première phase étudier la propagation des vibrations sur la feuille de pommier. Or, bien que les végétaux soient le lieu de transmission de signaux vibratoires dans beaucoup de modèles biologiques, la propagation des signaux sur les végétaux a encore été très peu étudiée. L'analyse de cette feuille comme lieu de transmission des vibrations a été faite par deux approches.

On a utilisé une première approche expérimentale qui nous a permis de quantifier l'énergie d'un signal se propageant sur une feuille. Pour cela on a engendré un signal en faisant tomber une petite bille de métal en un point de la feuille et grâce à deux lasers vibromètres on a mesuré le signal près du point d'impact de la bille et en un autre point. Les deux points étaient situés sur différentes parties de la feuille afin de mesurer les pertes d'énergie le long de la limbe ou à travers des nervures de différents diamètres. L'utilisation d'un tel matériel reste quelque chose de rare et peu de laboratoires sont équipés de ce type d'appareils de mesures.

Une deuxième approche théorique par une méthode d'éléments finis nous a permis de comprendre le rôle de chaque partie de la feuille. Pour cela, nous avons fait des simulations numériques en utilisant différents modèles de feuilles en modifiant la structure initiale de la feuille et les propriétés physiques des matériaux qui la composent.

Ces deux approches ont montré que c'était le limbe qui permettait la transmission des vibrations mais avec une perte d'amplitude du signal de l'ordre de 40%. Au contraire la nervure centrale a un rôle de filtre basses fréquences, c'est-à-dire qu'elle ne laisse passer que les basses fréquences (< 500 Hz). La perte d'énergie à travers les sous-nervures de diamètres inférieurs à 0.4 mm est la même qu'à travers le limbe. Ceci nous a permis de construire une approximation d'une feuille.

Après avoir étudié les propriétés du lieu de transmission, et avoir montré que les signaux vibratoires pouvaient effectivement se propager par l'intermédiaire de la feuille, nous avons étudié l'influence des vibrations sur chacun de deux adversaires. Le principe a été de repasser à chacun des protagonistes les signaux émis par l'autre et d'observer leurs réactions comportementales. Dans cette partie, nous avons utilisé nos lasers vibromètres pour vérifier les signaux que nous envoyions. Les signaux ont été émis à l'aide d'un pot vibrant muni d'une fine aiguille, permettant de simuler un signal produit par un insecte. C'est la première fois qu'on démontre réellement une relation entre les signaux produits par le parasitoïde et les mouvements de la larve dans sa mine ainsi que la concordance entre les signaux émis par la larve et le spectre fréquentiel de réception du parasitoïde.

2) Modélisation des mouvements des mécanorécepteurs du grillon

Dans le chapitre deux, il s'agit d'étudier la réponse des mécanorécepteurs du grillon à des vibrations émises par ses prédateurs. Les grillons possèdent deux cerques à l'arrière de leur abdomen. Chacun de ces cerques est pourvu de soies, ou poils, de différentes longueurs. Lorsque ces soies bougent sous l'effet d'un flux d'air, elles envoient un message sous forme neuronale au ganglion et le grillon a alors une réaction de fuite lui permettant d'échapper à son prédateur.

Ce travail fait partie d'un projet européen CICADA (Cricket Inspired PerCeption and Autonomous Decision Automata) groupant plusieurs partenaires travaillant sur différentes approches. Il y a tout d'abord une partie neurologique avec de la culture de cellule, puis une partie micro-électronique et une autre sur l'analyse des flux d'air autour des soies. Le but final de ce projet était de construire des MEMS c'est-à-dire des micro-senseurs capables de réagir à des vibrations simulant l'approche d'un prédateur.

Le modèle que nous avons développé pour calculer la réponse des soies du grillon utilise la théorie de la mécanique des solides et des fluides. En effet nous considérons le poil comme un pendule inversé. Ce pendule se « balance » sous l'effet du flux d'air produit par le prédateur et nous mesurons l'amplitude de l'angle de déformation. La somme des angles de déformation des poils nous donne la réponse de la canopée totale qui sera transmise au ganglion.

Afin de calculer cette réponse nous avons besoin de connaître la longueur exacte et le nombre de poils présents sur les cerques. Ce travail de comptage et de mesures des poils est un travail très fastidieux fait à partir de photos réalisées sous microcopie électronique.

3) Propagation d'un insecte invasif

Le troisième chapitre porte sur l'invasion d'une mineuse qui s'attaque aux marronniers. Ce projet fait partie d'un programme national sur les invasions biologiques, financé par le ministère de l'Environnement. Cette mineuse vient des pays de l'Est mais on ne connaît pas encore son lieu d'origine. Les effets sont avant tout esthétiques puisque les feuilles des arbres vont jaunir et tomber prématurément dès le mois de juin. Le marronnier n'est pas très important économiquement en France mais il a plutôt un rôle ornemental le long des allées.

De ce fait, peu de moyens de luttes ont été mis en place. Dans certaines communes, les marronniers malades ont été tout simplement remplacés par d'autres arbres ornementaux et à long terme on ne connaît pas encore les effets de cette mineuse invasive sur la population de marronniers. Le problème pour les forêts primaires est plus alarmant puisque les jeunes pousses de marronniers qui n'ont que quelques feuilles sont complètement attaquées par les mineuses et meurent, ce qui empêche la forêt de se renouveler. Le projet d'étude de cette invasion comportait plusieurs parties comme par exemple construire les réseaux trophiques de cette mineuse. En effet, la mineuse du marronnier est attaquée par différentes espèces de parasitoïdes qu'il a fallu recenser (Grabenweger, 2003). Ces parasitoïdes sont généralistes, c'est-à-dire qu'ils s'attaquent à d'autres espèces de mineuses que celles du marronnier. Ceci implique aussi qu'ils soient présents sur tout le domaine, indépendamment de la densité de mineuses du marronnier. Mais malheureusement, malgré le nombre important de parasitoïdes, ils n'arrivent pas à réguler l'avancée de la mineuse. Nous avons donc utilisé des modèles permettant de mieux comprendre les mécanismes d'invasion de la mineuse du marronnier et d'essayer de trouver des solutions pour stopper cette invasion. Ces modèles permettent de quantifier la propagation spatio-temporelle de la mineuse et de ses parasitoïdes. Deux types de modèles ont ainsi été élaborés.

Le premier est un système discret prenant en compte un maximum d'hypothèses et modélisant l'avancée de la mineuse et de ses parasitoïdes sur le territoire français et sur les pays limitrophes. Les différentes simulations permettent d'observer, sous forme de cartes, l'avancée de la mineuse et de ses parasitoïde en France.

Le deuxième modèle, qui est continu, est basé sur un système d'équations aux dérivées partielles. Dans cette deuxième approche, nous avons d'abord fait une étude analytique sur le système d'équations différentielles ordinaires associé puis des simulations numériques montrent les différents attracteurs possibles suivant les jeux de paramètres. Puis nous avons fait de simulations numériques sur le système d'équations aux dérivées partielles. Cette approche en continu nous a permis de mettre en évidence le rôle de la diffusion de la mineuse et de ses parasitoïdes. Nous avons ainsi montré que si la mineuse se disperse trop, sa densité diminue alors au niveau local. Le parasitoïde, qui lui est présent partout car c'est un généraliste, peut alors localement la faire disparaître. Ce résultat est intéressant car l'effet spatial est usuellement bénéfique en écologie des populations car il permet souvent aux populations d'avoir des refuges, alors qu'ici il est plutôt au détriment de la mineuse.

Chapitre 1

Communication vibratoire dans un système hôte-parasitoïde

I. Introduction

Les mineuses sont un large groupe d'insectes parmi lesquels on trouve des lépidoptères, des coléoptères et des diptères. Elles passent la majeure partie de leur stade larvaire, voire tout le stade, dans un tunnel qu'elles ont construit en mangeant des tissus spécifiques de la plante dans laquelle elle se développent. Elles quittent cette mine au stade adulte.

Parmi ces mineuses, certaines sont nuisibles comme la mineuse du pommier, *Phyllonorycter blancardella*, qui réduit fortement la production de fruits. Ces mineuses sont attaquées par un grand nombre de parasitoïdes parmi lesquels des Eulophidae et des Braconidae (Casas et Baumgärtner 1990). Le taux de mortalité dû au parasitisme peut atteindre facilement 80%. *Sympiesis sericeicornis* est l'un des parasitoïdes les plus important et l'un des plus agiles.

L'interaction durant l'attaque se déroule comme suit. Tout de suite après avoir atterri sur une mine, la femelle parasitoïde insère son ovipositeur dans la mine en essayant d'atteindre l'hôte afin de pouvoir pondre ses œufs dans la mineuse (Fig. 1).

Figure 1 : Mineuse attaquée par un parasitoïde

Cependant, cette tentative de toucher l'hôte est souvent un échec car soit l'hôte se déplace pour échapper au parasitoïde, soit le parasitoïde n'arrive pas à localiser son hôte dans la mine. La violente insertion de l'ovipositeur provoque une vive réaction de l'hôte qui se déplace alors vers une autre position. La femelle doit alors localiser de nouveau son hôte et faire une nouvelle oviposition. Ce jeu de « cache-cache » peut durer 20 min. avec 200 tentatives d'oviposition. Soit la femelle réussie à atteindre son hôte, soit elle quitte la feuille pour prospecter sur une autre mine. L'interaction se déroule à une vitesse très importante, ce qui nous a conduit à supposer qu'il y a une communication physique entre le parasitoïde et son hôte, et que ces signaux vibratoires sont bien transmis et perçus par les deux protagonistes.

Avant d'étudier la transmission des signaux vibratoires, nous avons dû étudier la feuille de pommier comme lieu de transmission des vibrations. En effet la feuille est un système complexe composé de différents matériaux : la nervure centrale, les nervures secondaires et le limbe, ayant chacun des propriétés physiques différentes. Afin de mieux connaître les propriétés physique de la feuille nous avons utilisé deux approches. Dans une première approche, nous avons analysé la propagation des signaux sur une feuille de pommier (Magal

et al. 2000). Puis, dans un deuxième temps, nous avons analysé, à l'aide d'une méthode d'éléments finis, la déformation d'une feuille soumise à une force.

Nous avons ensuite analysé les signaux vibratoires émis par le parasitoïde et ceux émis par la mineuse. Puis, nous avons étudié le comportement de la mineuse quand elle est soumise aux vibrations simulant l'attaque d'un parasitoïde (Djemaï et al. 2001) et réciproquement le comportement d'un parasitoïde quand il est soumis aux vibrations simulant la présence d'une mineuse dans une mine (Djemaï et al. 2004). Ces biotests ont été réalisés par Imen Djemaï, une doctorante que j'ai co-encadré.

II. Etude de la feuille de pommier

2.1. Propagation des ondes vibratoires sur une feuille de pommier

Christelle Magal, Jérôme Casas, Marion Schöeller, Jurgen Tautz (2000). The role of leaf structure in vibration propagation. *J. Acoust. Soc. Am.,* **108**(5), 2412-2418.

2.2. Déformation d'une feuille soumise à une force extérieure

Introduction

Nous étudions à l'aide d'une méthode aux éléments finis la déformation d'une feuille soumise à une force statique représentant par exemple l'atterrissage ou l'oviposition d'un parasitoïde. Pour cela nous utilisons un logiciel d'éléments finis de Matlab. Le but est de caractériser le rôle des nervures et du limbe dans la déformation de la feuille.

Construction du maillage

La première étape consiste à construire un maillage de la feuille. Ce maillage a été réalisé par Sébastien Proult lors d'un stage de d'école d'ingénieur (EIT, Tours). Les éléments utilisés pour ce maillage sont 81 rectangles pour les nervures et la tige et 452 triangles pour le limbe de la feuille (Fig. 2)

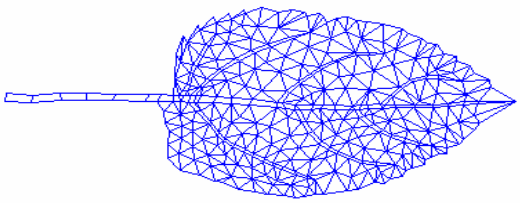


Figure 2 : Maillage d'une feuille de pommier

Nous distinguons trois parties dans la feuille : le limbe, les nervures secondaires et la nervure centrale. Ces trois parties ont des propriétés physiques propres. Le module de Young est de 10 GPa pour toutes les nervures et 1 GPa pour le reste. Le nombre de Poisson est égal à 0.3 partout et la densité est de 1000 kg/m^3 pour toute la feuille. L'épaisseur des éléments finis est de 1 mm pour la nervure centrale, 0.5 mm pour les nervures secondaires et de 0.1 mm pour le reste. Tous les nœuds peuvent bouger dans les trois directions excepté les deux nœuds situés à la base de la tige qui sont fixés et immobiles.

Résultats

A l'aide des simulations numériques, nous analysons l'effet des différentes intensités et des différents points d'application de la force.

Tout d'abord nous observons que la base de la feuille bouge moins que la pointe. Les plus grandes déformations ne sont pas toujours observées aux noeuds proches du point d'application mais plus souvent aux nœuds se situant près de la pointe de la feuille. Par exemple, si nous appliquons une force au nœud 334 avec une intensité de 0.0001 Pa, la plus grande amplitude de déformation a lieu au nœud 334 (Fig. 3). Si nous appliquons la même force au nœud 109, sur une nervure secondaire, la plus grande amplitude est observée à la pointe de la feuille et non au nœud 109 (Fig. 3).

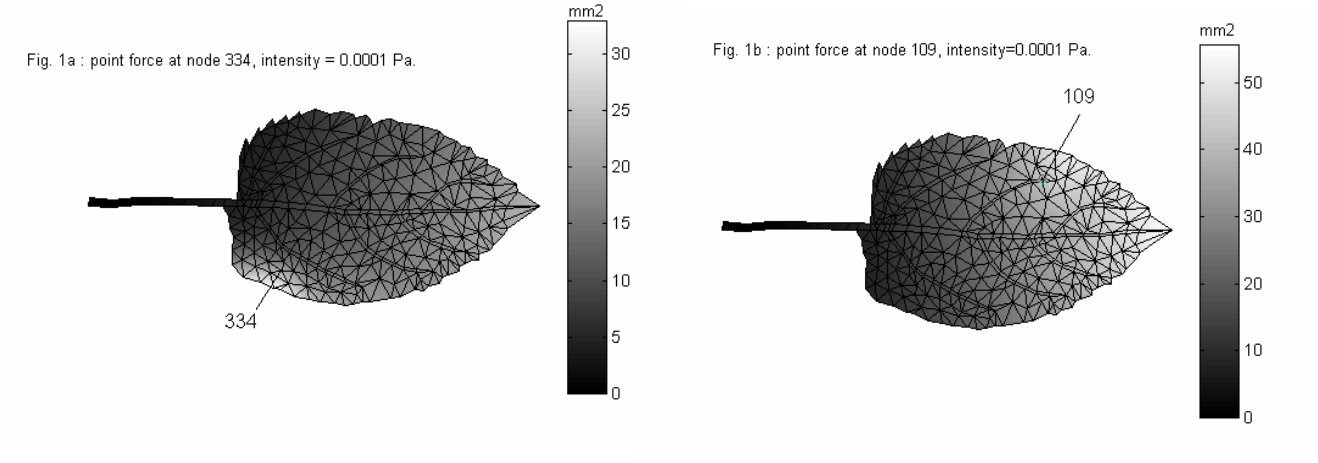


Figure 3 : déformation d'une feuille soumise à une force ponctuelle appliquée au nœud 334 (à gauche) et au nœud 109 (à droite).

De plus, nous observons des résultats différents suivant que la force est appliquée sur un seul nœud ou distribuée sur plusieurs nœuds. En effet, si nous appliquons une force de 0.0001 Pa sur un nœud, la déformation est deux fois moins importante que si cette force est répartie sur 5 nœuds.

On a cherché à définir le rôle de chaque élément de la feuille. Pour cela, nous utilisons quatre modèles de feuille (Fig. 4) : une feuille réelle (modèle 1), un squelette constitué seulement des nervures de la feuille (modèle 2), une feuille constituée uniquement du matériau limbe (modèle 3) et une feuille uniforme constitué du matériau nervure centrale, donc plus rigide que le modèle 3 (modèle 4).

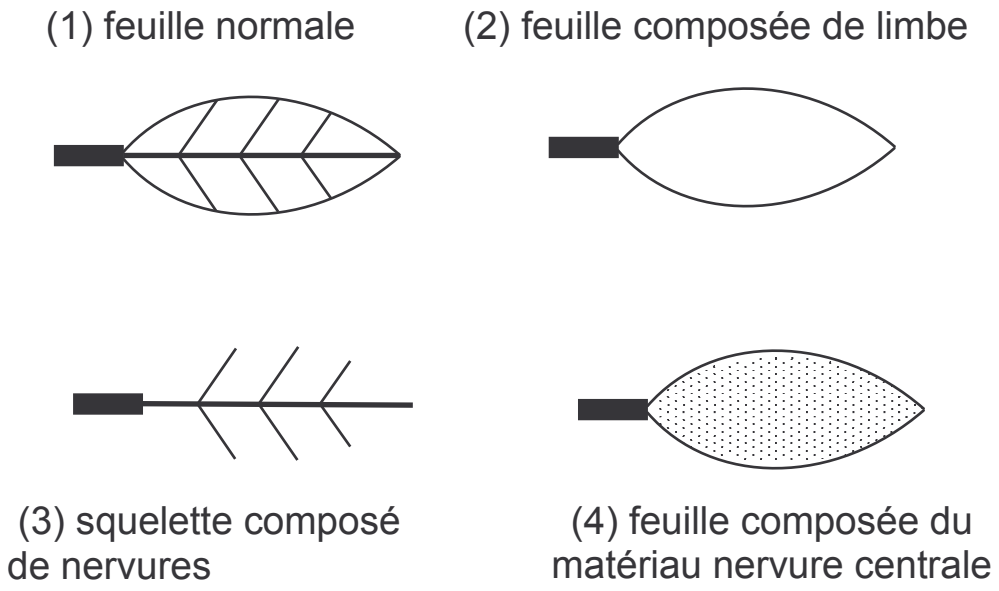


Figure 4

Les amplitudes de déformations observées sont très différentes d'un modèle à l'autre (Fig. 5).

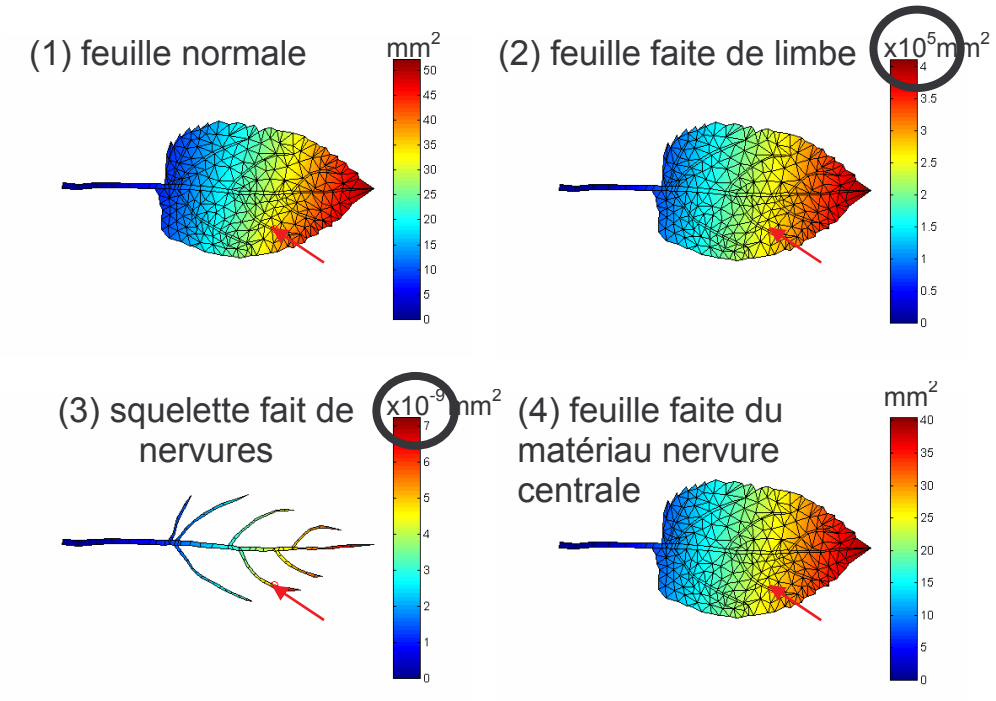


Figure 5 : Déformation des 4 modèles de feuilles

En effet pour le modèle 1, les déformations sont très faibles, de l'ordre de 10^{-9} mm². Par contre pour le modèle 3 constitué uniquement de limbe, les déformations sont de l'ordre de 10^{5} mm². Par contre pour les modèles 1 et 4, les déformations sont semblables, de l'ordre de 40 mm².

La comparaison entre les modèles 1 et 2 montre l'importance du limbe dans la transmission de la déformation. Si nous comparons les modèles 1 et 3, nous en déduisons que les nervures stabilisent la feuille. Les déformations du modèle 4 sont beaucoup plus faibles que pour le modèle 3, ceci est normal car le modèle 4 est plus rigide que le modèle 3. La similarité des déformations des modèles 1 et 4 nous permet de prendre comme approximation d'une feuille pour de futures études, une feuille homogène constituée d'un matériau ayant les propriétés physiques de la nervure centrale.

Discussion

Les déformations sont plus importantes à la pointe de la feuille car la base est fixée. Nous avons choisi une fixation de type encastrement mais nous pouvons imaginer d'autres types de fixations plus proches de la fixation d'une feuille à une branche. Les forces ponctuelles seraient plus représentatives de ce que peut produire un insecte quand il atterrit sur la feuille, pour un parasitoïde par exemple. Tandis qu'une force distribuée sur plusieurs nœuds représenterait davantage ce que produit une mineuse en se déplaçant dans sa mine ou en mangeant, car la mineuse met tout son corps en contact avec la feuille. Le modèle obtenu (modèle 4) peut servir pour de futures études comme par exemple l'impact du vent sur les feuilles.

III. Communication vibratoire entre l'hôte et son parasitoïde

Imen DJEMAI, Jérôme CASAS, Christelle MAGAL (2001). Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, **268**, 2403-2408.

Imen DJEMAI, Jérôme CASAS, Christelle MAGAL (2004). Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal Behaviour*. **67**, 567-571.

IV. Conclusion

L'analyse de propagation des vibrations sur la feuille de pommier peut être étendu à d'autres végétaux. En effet la communication vibratoire entre insectes s'applique à d'autres comportements, comme par exemple, l'utilisation des vibrations pour localiser son partenaire. Mais les végétaux demeurent des systèmes complexes dont on ne connaît pas les propriétés comme lieu de transmission. Des études ont été faites sur une tige de jonc (Casas et al. in prep.) montrant la dispersion des ondes suivant leurs fréquences.

Nous avons établi la preuve que la mineuse et son parasitoïde émettent et perçoivent des signaux vibratoires qui se propagent sur la feuille. Mais que se passe-t-il dans la nature ? En effet beaucoup d'autres signaux sont émis sur la feuille par exemple par le vent ou la pluie. Des observations montrent que le parasitoïde ne prospecte pas par temps de pluie ou de vent fort (Casas 1989, Casas et al. 1998). On ne sait pas exactement comment la mineuse réagit dans de telles conditions mais on a observé occasionnellement un violent mouvement de la mineuse quand il pleut. D'un point de vue coût, la mineuse a davantage intérêt à réagir à une fausse alerte plutôt que de ne pas réagir quand le parasitoïde attaque. Des expériences en laboratoire ont montré que les feuilles oscillent quand elles sont soumises à des oscillations de fréquences inférieures à 10 Hz et leur intensité décroît avec les fréquences (Casas et al. 1998). On peut donc affirmer que les vibrations d'origine abiotique n'interfèrent pas avec les vibrations d'origine biotique.

Dans cette interaction entre la mineuse et son parasitoïde, chacun des protagonistes cherche l'autre, mais en bougeant celui-ci risque de se faire localiser. Cette interaction hôte - parasitoïde est analogue au jeu du monstre et de la princesse (Meyhöfer et al. 1997, Djemaï et al. 2001). Le but de la princesse est de retarder au maximum l'attaque. Ce qui est efficace ici car le parasitoïde abandonne la recherche au bout de 20 minutes (Casas 1999).

Lorsque la larve construit sa mine, elle mange les tissus de la feuille, créant ainsi des fenêtres au travers desquelles elle peut être attaquée. La mineuse peut adapter une stratégie pour préserver des zones de refuge sous lesquelles elle ne peut pas être attaquée. En contrepartie, ceci implique qu'il y a de larges zones de fenêtres sous lesquelles elle est entièrement à découvert. Elle augmente donc sa probabilité d'être trouvée par le parasitoïde. Ce qui n'est pas le cas si les fenêtres sont construites au hasard, car dans ce cas les fenêtres sont réparties sur la feuille et la larve n'est que partiellement visible où qu'elle soit. Se placer au hasard dans une mine non aléatoire est plus risquée que de se placer au hasard dans une mine construite au hasard (Djemaï et al. 2000).

Chapitre 2

Modélisation des mouvements des mécanorécepteurs du grillon

I. Introduction

Il s'agit ici d'étudier la réponse du grillon à un prédateur. En effet, le grillon est attaqué par différents types de prédateurs qui, en s'approchant de leur proie, engendrent des mouvements d'air. Le grillon possède des soies situées sur deux cerques à l'arrière de son abdomen, lui permettant de détecter les vibrations.

Ce chapitre fait partie d'un projet européen CICADA (Cricket Inspired PerCeption and Autonomous Decision Automata) qui est un projet pluridisciplinaire puisqu'il intègre aussi bien la physique, la mécanique des fluides, la biologie que la neurologie. L'objectif premier de ce projet est de comprendre toute la chaîne biologique, depuis le stimulus physique, c'est-à-dire le flux d'air provoqué par l'approche d'un prédateur, jusqu'à la réponse comportementale du grillon. Ceci permettra de modéliser les différentes informations biologiques afin de développer des outils technologiques tels que des senseurs, des interfaces bio-électroniques. L'objectif final est la construction d'un nano-robot capable de percevoir les stimuli et d'y répondre.

Ce projet va depuis l'étude des neurones d'insectes jusqu'à l'étude de l'interaction entre le grillon et son prédateur dans leur écosystème. Dans une première partie, nous avons étudié les déformations locales des poils afin d'en déduire les propriétés mécaniques. Cette étude a servi à la construction d'un poil puis par extension à la construction d'une canopée de poils. Dans une deuxième partie, nous nous sommes intéressés aux prédateurs. Nous avons identifié les principaux prédateurs, leur biologie et leur impact sur la mortalité des grillons. Puis nous avons mesuré le nombre et la fréquence des attaques sur un grillon.

Nous avons ensuite analysé les flux d'air provoqué par l'arrivée d'un prédateur à l'aide d'une PIV, ce qui nous permet d'avoir une cartographie des vitesses de flux. Ceci nous a permis de mettre au point un système reproduisant le flux d'air provoqué par l'arrivée d'un prédateur. Ensuite, nous avons étudié les mécanorécepteurs du grillon. Nous avons tout d'abord cartographié la distribution des poils sur un cerque en notant leur position et leur diamètre, le diamètre permettant d'obtenir par interpolation la longueur du poil. Mon travail portait sur la construction d'un modèle calculant la déflection angulaire d'un poil soumis à un flux d'air suivant la vitesse d'arrivée du prédateur et la longueur du poil. En utilisant une relation d'additivité, nous pouvons ainsi quantifier la réponse d'une canopée de poils à un stimulus donné (Magal et al. 2006).

Le modèle physique que nous avons élaboré permet donc de calculer la réponse de la canopée de poils. Or, la distribution de poils est différente suivant les espèces de grillons. Elle peut aller d'une centaine à plusieurs milliers de poils. Le modèle développé ici peut donc permettre de comprendre les différences morphologiques qu'il existe entre les différentes espèces de grillons (Dangles et al. 2005). Cette canopée varie aussi en fonction du stade des grillons. En effet, le grillon comprend 9 stades qui auront une sensibilité différente face à l'attaque des prédateurs (Dangles et al. 2006).

II. Etude de la réponse du système sensoriel du grillon à l'approche d'un prédateur

Christelle MAGAL, Olivier DANGLES, Philippe CAPARROY, Jérôme CASAS (2006). Hair canopy of cricket sensory system tuned to predator signals. *Journal of Theoretical Biology*, **241**, 459-466.

III. Conclusion

Les poils mécanorécepteurs des Arthropodes sont parmi les senseurs les plus sensibles du monde animal (Barth, 2002). Les systèmes les plus sensibles sont chez les grillons et autres Orthopteroïdes qui sont composés de centaines de poils réagissant à des vitesses de $0{,}03.10^{-3}$ m/s (Shimozawa et al., 2003).

Le modèle présenté ici nous permet de quantifier la réponse du grillon soumis à un signal vibratoire émis par l'approche d'un prédateur. Le modèle calcule pour l'instant la réponse des soies soumises à un signal vibratoire sinusoïdal qui correspond à un prédateur ailé. Mais le spectre des prédateurs des grillons comporte aussi des prédateurs terrestres qui produisent d'autres types de signaux vibratoires. Il faudrait donc faire une extension du modèle afin de pouvoir calculer la réponse d'un grillon soumis à un signal émis aussi bien par un prédateur terrestre que par un prédateur ailé.

Les systèmes sensoriels ont un rôle influent dans l'écologie et sur le comportement des animaux. La biomécanique et la physiologie montrent une adaptation à l'intensité et à la qualité des signaux environnementaux (Dusenberg, 1992). Les risques de prédation sont souvent liés à la taille et les proies doivent développer leurs défenses sensorielles. Les senseurs changent en général au cours du développement des individus. Par conséquent, la réponse à la prédation aussi.

Cependant, les mécanismes neurologiques qui permettent de conduire l'information du poil au cerveau sont encore mal connus. Nous avons supposé dans notre modèle que la réponse de chaque poil s'additionnait pour calculer la réponse totale de la canopée, mais il existe peut-être un seuil de réponse au-delà duquel le mouvement des poils n'est plus pris en compte. Cette relation d'additivité pourra être modifié dès que nous aurons plus d'information sur le traitement neurologique de l'information.

Les mécanorécepteurs soulèvent encore de nombreuses questions et un nouveau projet CILIA (Customized Intelligent Life-Inspired Arrays) tout aussi pluridisciplinaire que ce premier projet a été mis en place. Dans ce nouveau projet CILIA, il s'agit d'étudier les mécanorécepteurs non seulement des grillons mais aussi des poissons et des chauves-souris.

Chapitre 3

Propagation d'un insecte invasif

I. Introduction

Ce travail fait partie d'un programme national sur les invasions biologiques. Notre problème d'invasion est causé par la mineuse du marronnier qui s'attaque aux feuilles de l'arbre. Cette mineuse est elle-même attaquée par des parasitoïdes. Notre but était de comprendre les mécanismes de l'invasion de cette mineuse et de trouver des moyens de lutte pour la stopper. Le système biologique que nous avons donc étudié est un système tritrophique composé d'un végétal, le marronnier d'Inde (*Aesculus hippocastaneum*), d'un insecte phytophage, la mineuse (*Cameraria ohridella*) et de ses parasitoïdes polyphages.

Le marronnier d'Inde n'est pas une espèce originaire de nos régions, il a été implanté en Europe en tant qu'arbre d'ornementation. Il est très utilisé dans les villes partout en Europe. Jusqu'à ces dernières années, il n'avait pas d'ennemi naturel connu. Mais en 1985, une espèce de microlépidoptère mineur de feuille (*Cameraria ohridella*) attaquant le marronnier a été découverte en Macédoine. Lorsque cet insecte est présent en forte densité, il provoque des dégâts importants. Les feuilles criblées de mines deviennent marrons et tombent prématurément (Fig.1).

Figure 1 : feuille de marronnier attaqué par les mineuses (à gauche), marronnier jauni prématurément par les mines (à droite)

L'hôte préféré de *C. ohridella* est le marronnier d'Inde, *Aesculus hippocastanum*, mais d'autres espèces de marronniers et même l'érable sycomore, *Acer pseudoplatanus*, et l'érable plane *A. platanoides* peuvent présenter de faibles attaques.

Au printemps, les adultes (Fig.2) sont facilement observables sur les troncs où ils se retrouvent pour l'accouplement après émergence des feuilles restées au sol.

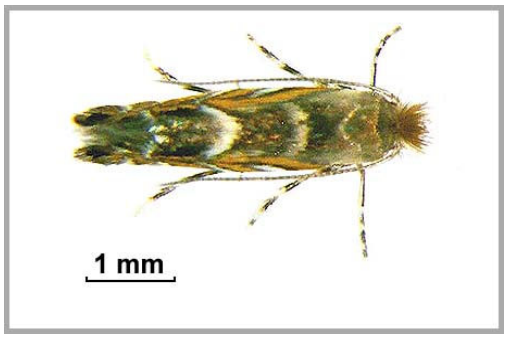


Figure 2 : *C. ohridella* adulte.

Les femelles attirent les mâles en émettant une phéromone, et peu de temps après la fécondation, elles pondent plusieurs dizaines d'œufs minuscules à la surface supérieure des feuilles. Les œufs éclosent après un délai variant de 1 à 3 semaines et les jeunes chenilles (Fig.3) s'enfoncent dès l'éclosion à l'intérieur de la feuille dont elles dévorent le parenchyme supérieur.

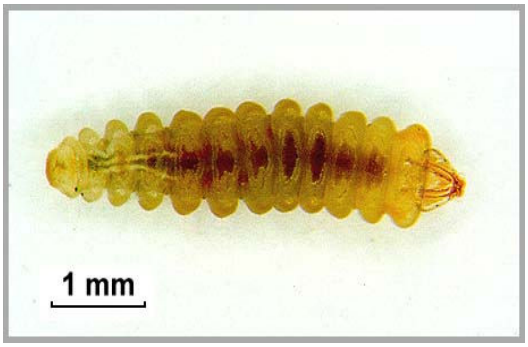


Figure 3 : Larve de *C. ohridella*

A la fin du développement larvaire, la nymphose se produit le plus souvent dans un petit cocon blanc à l'intérieur de la mine. La chrysalide perce ensuite la paroi du cocon et l'épiderme de la feuille, permettant ainsi la libération du papillon. L'insecte passe l'hiver à l'état de chrysalide dans les feuilles tombées au sol et émerge au printemps suivant (Fig.4). *C. ohridella* a généralement 3 générations par an en France.

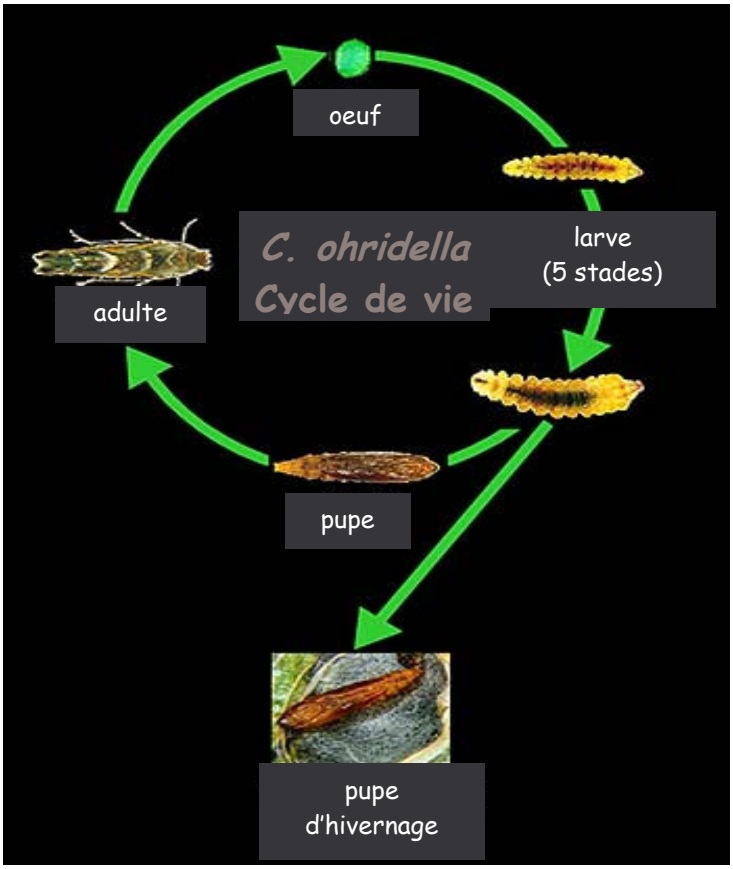


Figure 4 : Cycle de vie de *C. ohridella*

Les facteurs de mortalité les plus importants sont la compétition, pour se nourrir dans les feuilles au cours de la saison, et la mortalité hivernale. Les mortalités liées au parasitisme sont faibles.

La vitesse de propagation de cette mineuse a été estimée à environ 60 km/an (Sefrova et Lastuvka, 2001). Sur de longues distances, *C. ohridella* est transportée passivement par le vent, les voitures ou les trains (Heitland *et al*., 1999). En 10 ans, cet insecte a déjà envahi une bonne partie de l'Europe.

Les parasitoïdes de la mineuse du marronnier sont des insectes appartenant à l'ordre des Hyménoptères. Ils se reproduisent en pondant leurs œufs à l'intérieur de leurs hôtes qui se trouvent dans les mines (endoparasitisme) ou en pondant à l'extérieur de leurs hôtes mais dans la mine (ectoparasitisme).

C. ohridella est une espèce invasive. Elle va donc s'installer dans des milieux où les écosystèmes sont déjà en place. Quand *C. ohridella* arrive dans le milieu, tout un cortège de parasitoïdes polyphages (qui n'est pas spécialiste d'une espèce hôte) est déjà présent.

Ce qu'il y a de remarquable chez *C. ohridella*, est que le taux de parasitisme reste très faible, entre 5% et 15%. En effet, chez les autres espèces de mineuses, ce taux est d'environ 50% voir 80%, ce qui permet de réguler la population. Ce très faible taux de parasitisme est une des raisons possibles de l'invasion si rapide de l'Europe par ce Lépidoptère.

Pour modéliser l'avancée spatio-temporelle de la mineuse et de ses parasitoïdes, deux approches ont été utilisées, d'une part un modèle discret contenant toutes les données biologiques du terrain. D'autre part un modèle continu, plus simple, mais donnant des dynamiques assez complexes d'un point de vue mathématique. Ces deux modèles ont ensuite été comparés dans le cadre de l'effet de la dispersion des mineuses sur l'avancée de celles-ci.

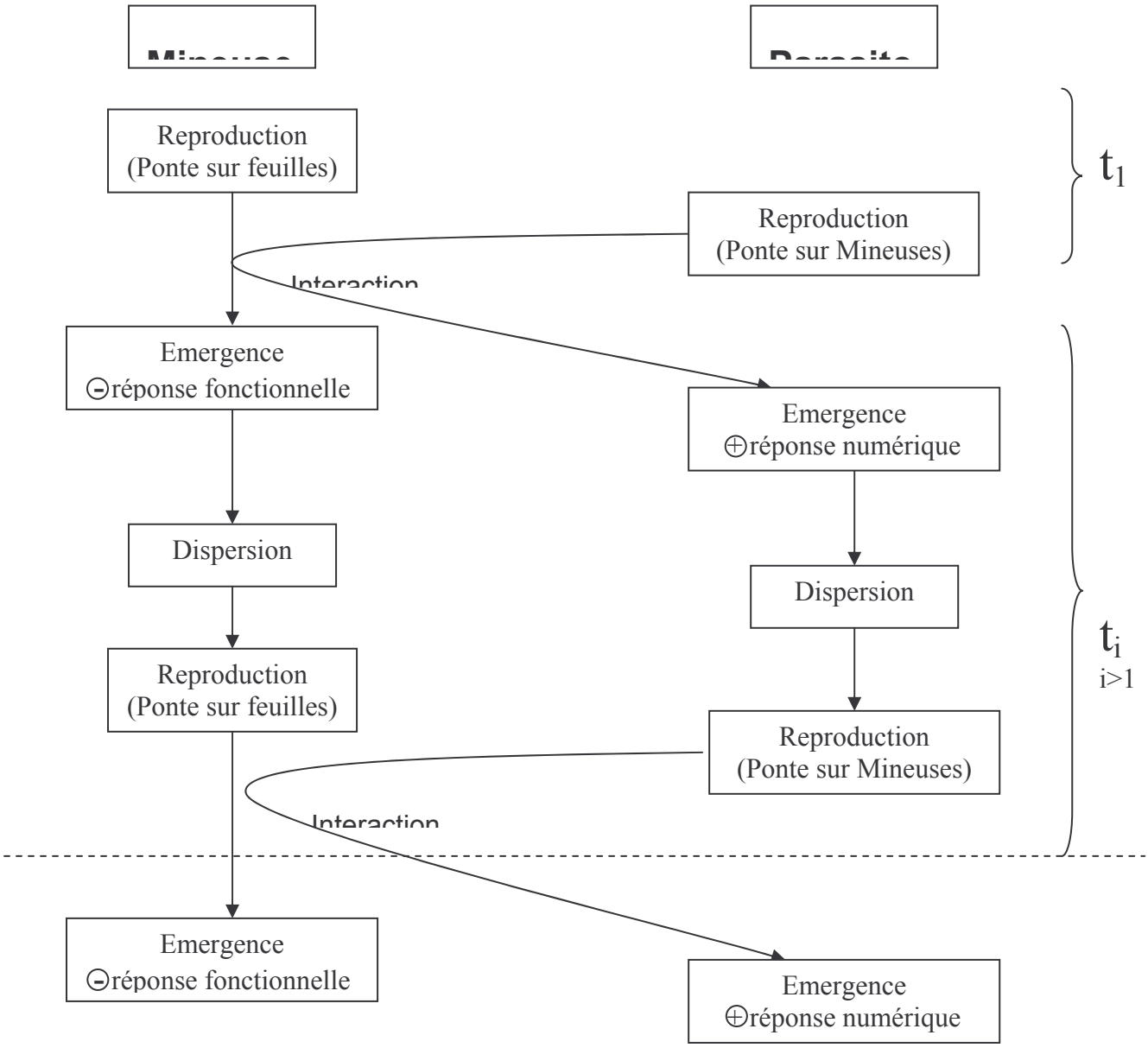
Le modèle discret a été développé avec l'aide de deux étudiants François Jussaume, lors de son stage de licence professionnelle en biostatistiques et Thomas Peral lors de son stage de DESS double compétence en informatique.

II. Modèle discret

2.1. Description du modèle et mise en équations

Afin de créer une représentation schématique de la réalité, il est nécessaire de dégager les principales caractéristiques du système biologique. Ce schéma structural va employer les concepts de réponse fonctionnelle (nombre de proies que va parasiter un parasitoïde au cours de sa vie) et de réponse numérique (nombre de parasitoïdes engendrés par hôte parasité) afin de caractériser l'interaction entre mineuses et parasitoïdes (Fig.5). Dans notre modèle nous différencions les mineuses du marronnier, dites focales, et les mineuses alternatives sur lesquelles survivent les hôtes en l'absence de la mineuse focale. Nous ne comptabiliserons que les mineuses focales que nous appellerons simplement 'mineuses'.

Figure 5 : Cycle des mineuses et des parasitoïdes



Le modèle utilisé ici est un modèle discret en temps et en espace. Les simulations numériques de ce modèle ont été réalisées avec le logiciel MATLAB. Le pas de temps correspond à une génération de mineuses et de parasitoïdes. Comme il y a 3 générations par an, il y a donc 3 pas de temps par année. L'espace est divisé en 750 patchs d'une dimension de 80 km sur 60 km. Cela représente la France et ses voisins les plus proches (Fig.6).

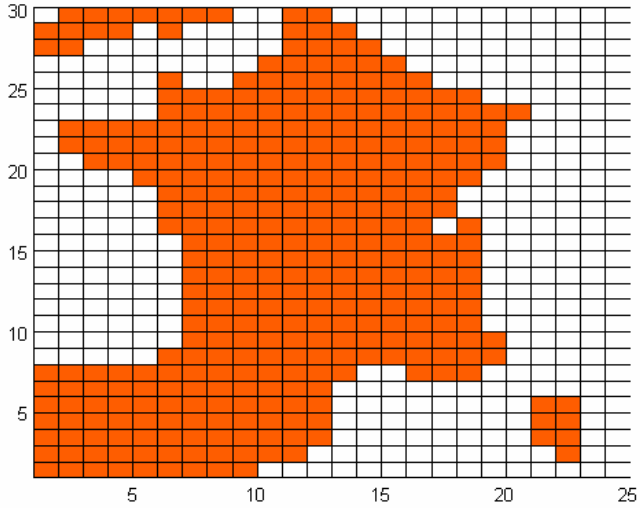


Figure 6 : Discrétisation spatiale de la France.

Le but de ce modèle est de simuler l'invasion de la mineuse en calculant, à chaque pas de temps, la densité de mineuses et de parasitoïdes de chaque patch et d'autres variables telles que la vitesse de propagation et le taux de parasitisme (cf. Annexe 1). A chaque pas de temps, le modèle renvoie des variables de sortie qui sont les suivantes :

- Densité de mineuses en présence ou non des parasitoïdes
- Densité de parasitoïdes
- Taux de parasitisme
- Vitesse de propagation
- Extinctions

Les différentes hypothèses prises en compte dans la modélisation sont décrites ci-dessous.

La capacité biotique des patchs (nombre maximal d'individus que peut accueillir le milieu) pour les mineuses est dépendante du nombre de marronniers présents dans chaque patch. Malheureusement, il n'existe pas de recensement de marronniers. Il a donc fallu trouver un moyen d'estimer cette densité. Comme nous l'avons vu précédemment, le marronnier d'Inde est un arbre d'ornementation et va donc se trouver principalement dans les villes. Plus une ville est importante et plus il y aura de marronniers. Les capacités biotiques des patchs ont donc été estimées en fonction des densités de populations humaines.

Les mineuses et les parasitoïdes possèdent des capacités de dispersion identiques, d'une part de proche en proche, ce qui donne une dispersion à courte distance, et d'autre part via les axes de transports routiers et ferroviaires ce qui leur permet une dispersion à longue distance.

La croissance des mineuses est de type logistique. Le taux de croissance est densité-dépendant. Ainsi la densité de mineuses va augmenter jusqu'à ce qu'elle arrive à un seuil (limite de la capacité biotique des patchs) et qu'elle se stabilise autour de ce seuil.

Les parasitoïdes sont déjà à l'équilibre au début des simulations sur les mineuses alternatives, leur taux croissance est donc constant et égal à 1.

Avant d'écrire les équations aux différences, il a fallu définir un certain nombre d'expressions :

- Le taux de croissance des mineuses :

$$Rm = 1 + rd\left(1 - \frac{m}{K(i,j)}\right)$$

m représente la densité de mineuses après réponse fonctionnelle et avant dispersion.
rd fixe le taux de croissance maximal. Il est compris entre 0 et 1.
m / K(i,j) représente le taux de saturation du patch (i,j). Si *m / K(i,j) = 1* alors le patch est saturé.

- La dispersion de la mineuse :

$$Pstrm = A * \left(1 - \exp\left(-B * \frac{m}{K(i,j)}\right)\right)$$

Psrtm est la proportion de mineuses qui quitte le patch (i,j).
A représente la proportion maximale de sortie. Elle est 10% dans notre modèle final.
B permet de moduler l'influence du taux de saturation du patch.

- La réponse fonctionnelle :

$$RF = Z * \frac{m}{m + F}$$

Z est le nombre d'hôtes qu'un parasitoïde peut parasiter au cours d'un pas de temps.
F représente l'avantage lié à la rareté de la mineuse. Plus *F* sera grand et plus les mineuses seront difficiles à trouver.

- La réponse numérique :

$$RN = I * RF$$

I est le taux de succès du parasitisme. Ici il est de 90%.

Nous pouvons maintenant définir la densité de mineuses du patch L de coordonnées (i,j) au temps t :

$$\text{mineuse}(i,j,t) = \boxed{rm*(1-psrtm)*m} + \boxed{rm*\sum_{750}^{K=1}\left[pstrm_1 * ppm(K,L)*m_1\right]}$$

Mineuses qui restent dans le patch L et qui s'y reproduisent

Mineuses qui arrivent des autres patchs K et qui se reproduisent sur le patch L

où *ppm(K,L)* est la matrice des probabilités de passage des mineuses entre un patch K et un patch L.

et m et m_1 sont définis par :

$$\boxed{m = \text{mineuse}(i,j,t-1) - RF*\text{parasit}(i,j,t-1)} \qquad \boxed{m_1 = \text{mineuse}(i_1,j_1,t-1) - RF*\text{parasit}(i_1,j_1,t-1)}$$

Mineuses présentes sur le patch L après interaction mineuses/parasitoïdes

Mineuses présentes sur les patchs K après interaction mineuses/parasitoïdes

Pour pouvoir ajuster le modèle il nous faut des données de terrain. Ces données nous ont été fournies par S. Augustin, chercheuse à l'INRA d'Orléans. Elles se présentent sous la forme de 4 cartes de France représentant les densités de mineuses sur 4 ans (de 2000 à 2003).

Ces données ont été numérisées afin d'obtenir des cartes comparables à nos cartes de sortie du modèle.

Ces 4 cartes ont été utilisées de la manière suivante :

- 2000 : état initial du modèle.
- 2001 et 2002 : ajustement du modèle aux données de terrain.
- 2003 : validation du modèle.

Les densités de mineuses de l'année 2000 ont été entrées dans le modèle comme données initiales (Fig.7). C'est à partir de ces données que les densités des années suivantes seront calculées.

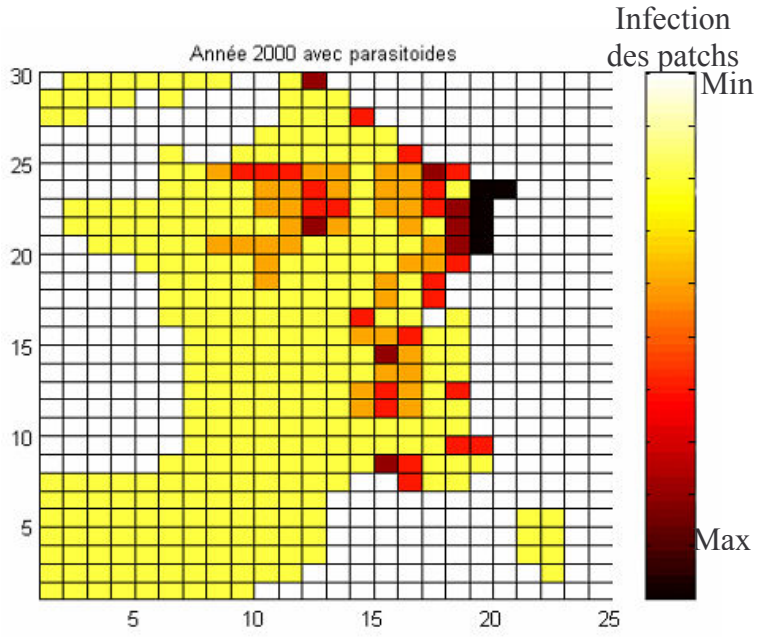


Figure 7 : Etat inital

2.2. Ajustement et estimations des paramètres

L'objectif de l'ajustement est de trouver la série de variables qui va permettre de s'approcher le plus près possible des données de terrain pour les années 2001 et 2002. Avant de faire cet ajustement, nous avons fait une analyse de sensibilité pour déterminer les variables les plus influentes du modèle. Nous avons ainsi montré que les variables les plus sensibles étaient les suivantes :

- Le taux de croissance de la mineuse : il a une forte influence sur le comportement global du modèle. Il agit principalement sur la densité de mineuses (+1000%).
- La réponse fonctionnelle : elle possède une très forte influence sur le comportement du parasitoïde (taux de parasitisme +280% et densité de parasitoïdes +300000%)
- Le taux de succès du parasitisme : il a une forte influence sur la densité de parasitoïdes (+250% pour une augmentation de 100%).
- La capacité biotique des patchs : elle agit sur la densité de mineuses de manière linéaire (une augmentation de 100% de la capacité biotique provoque une augmentation de 100% de la densité de mineuses).
- La densité initiale de parasitoïdes par rapport à celle des mineuses : elle agit de manière linéaire sur le taux de parasitisme (+100%) et sur la densité de parasitoïdes (+100%).

L'ajustement se fait en deux étapes.

La première étape est une recherche empirique qui consiste à modifier petit à petit les variables sélectionnées par les analyses de sensibilité. Cela nous a permis, après de multiples essais, d'obtenir une série de variables qui nous donne des résultats assez proches visuellement des données de terrains. La recherche empirique est nécessaire pour avoir des variables de départ assez proche du résultat final car la minimisation de fonction nécessite un

long temps de calcul. En effet, elle ne modifie que très peu les variables à chaque simulation, ce qui va donc nécessiter de nombreuses simulations.

La deuxième étape est une méthode d'optimisation. Pour cela nous avons appliqué la méthode des moindres carrés. Nous avons ensuite utilisé une fonction MATLAB de minimisation : 'fminsearch'. 'fminsearch' a pour action de prendre une fonction et une série de variables d'entrées de celle-ci et de modifier ces variables afin d'obtenir le minimum de la fonction. MATLAB va donc réaliser des simulations successives en modifiant à chaque fois les variables et en mesurant la différence par rapport au terrain.

Au final nous avons obtenu la série de variables qui donnait le moins de différence par rapport au terrain. Les valeurs des variables obtenues sont les suivantes :

- *A* : Maximum de mineuses sortantes = 0.1
- *B* : Fréquence de sortie des mineuses en fonction de la saturation du patch = 2
- *C* : capacité biotique des patchs = 1000000 (valeur maximum qui est multipliée par un facteur correspondant à la densité de population humaine <1)
- *E* : taux de croissance des mineuses = 2
- *F* : avantage lié à la préférence du parasitoïde = 30
- *D* : % de parasitoïdes sortant à chaque pas de temps = 0.1
- *Z* : maximum d'hôtes parasités par 1 parasitoïde = 1
- *I* : taux de succès du parasitisme = 0.9
- *a* : densité initiale en parasitoïdes par rapport à la mineuse = 5

2.3. Validation du modèle

Pour la validation, il n'existe pas, vu la complexité de notre modèle, de méthode statistique qui nous permet de dire de façon exacte si notre modèle est valide ou non. Nous avons calculé les résidus entre les résultats du modèle et les données de terrain. La carte des résidus est créée avec les valeurs absolues de la différence entre les résultats du modèle et les données de terrain pour l'année 2003 (Fig.8). Si nous comparons ces résidus aux données de terrain (Fig.9), nous remarquons que quand la mineuse est présente sur le terrain, elle l'est dans notre modèle. Nous pouvons donc dire que les principales différences se produisent au niveau du front de propagation comme nous pouvons le voir dans le sud est de la France et en Bretagne. En Bourgogne nous pouvons voir une forte différence qui est due à l'absence de mineuses sur le terrain.

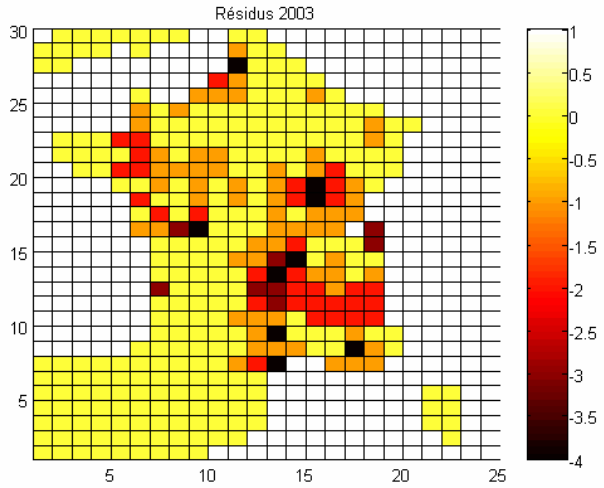


Figure 8 : Densité année 2003 sur le terrain

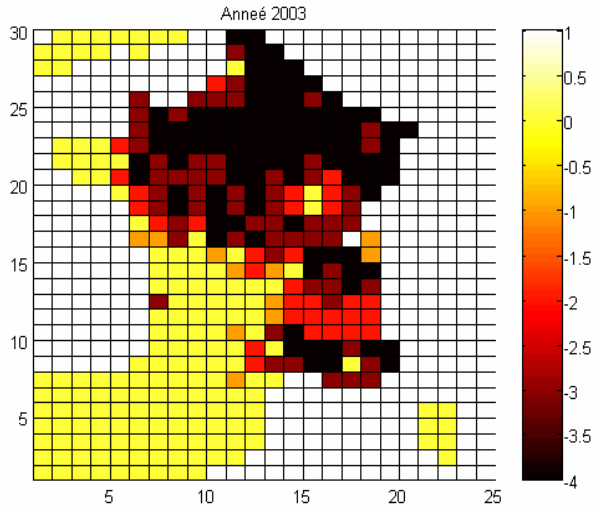


Figure 9 : Résidus

D'un point de vue qualitatif, si nous ne regardons que les différences de présence des mineuses (Fig.10), nous pouvons nous apercevoir que la plupart de nos erreurs sont des erreurs de densité de mineuses.

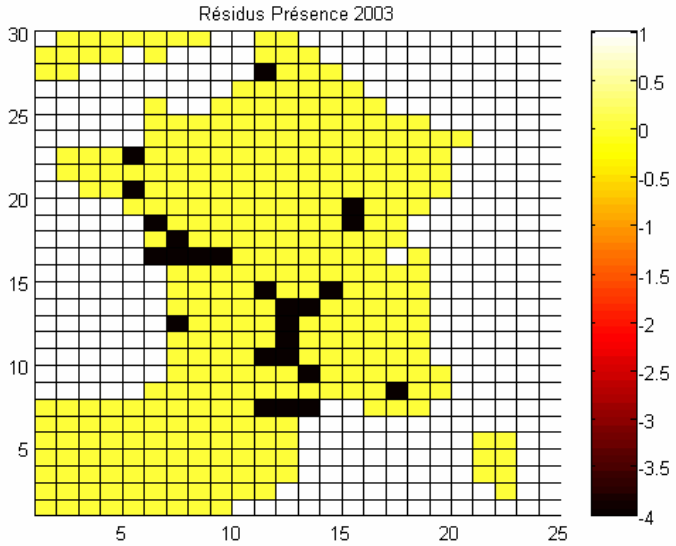


Figure 10 : Résidus présence

Nous pouvons donc dire que notre modèle prédit assez bien la propagation des mineuses même s'il persiste quelques approximations en ce qui concerne l'estimation des populations sur le front de propagation (Fig.10). Mais le front de propagation étant par définition une zone à faible densité, il y a peut-être des erreurs d'échantillonnage liées aux faibles densités. En effet, le 'terrain' n'est pas une image exacte de la réalité.

2.4. Résultats et prédictions

Grâce à ce modèle, il est donc maintenant possible de faire quelques prédictions. Par exemple, la France devrait être complètement envahie vers 2008 (Fig.11).

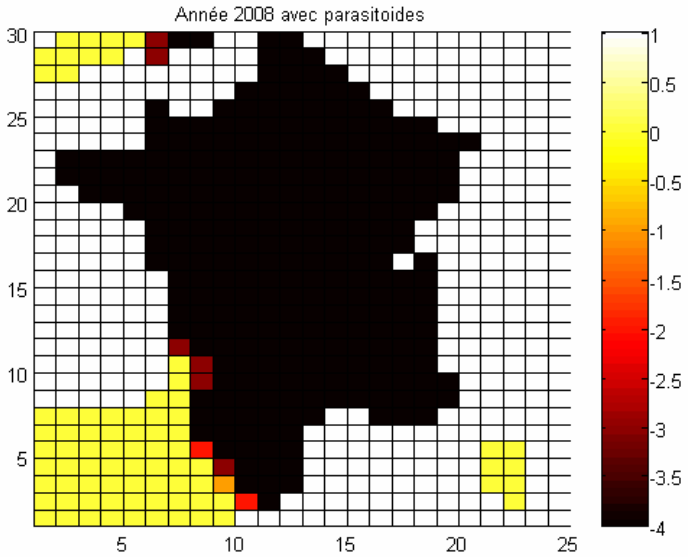


Figure 11 : Presque toute la France est envahie en 2008

Bien sûr, ce modèle n'a pu être testé que sur une période de 4 ans et il faudra donc continuer la validation en vérifiant si ces prédictions sont correctes.

Pour l'instant, les parasitoïdes n'influencent que très peu la dynamique de la mineuse (Fig.12 et 13). Cela s'explique par le faible taux de parasitisme (<10%). Mais nous pouvons voir que si nous augmentons ce taux de parasitisme à environ 25%, nous observons des extinctions à l'arrière du front (Fig.14). Il reste donc maintenant à chercher les moyens d'augmenter ce taux de parasitisme.

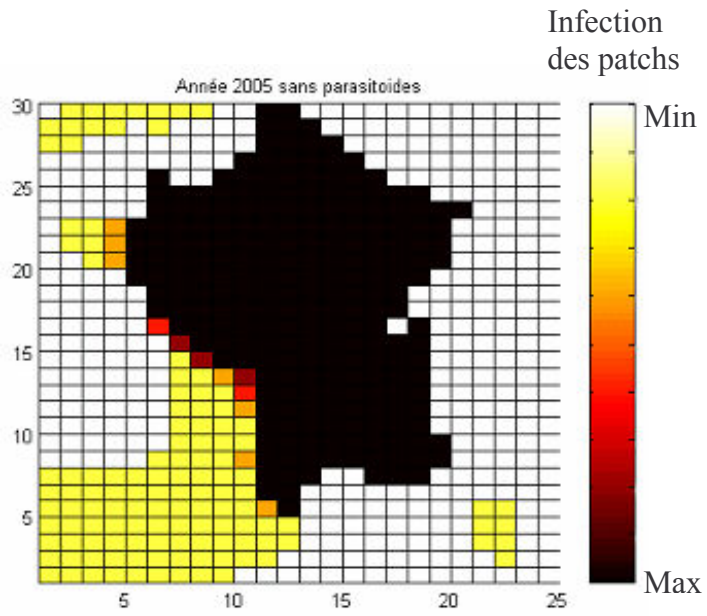


Figure 12 : Carte sans parasitisme

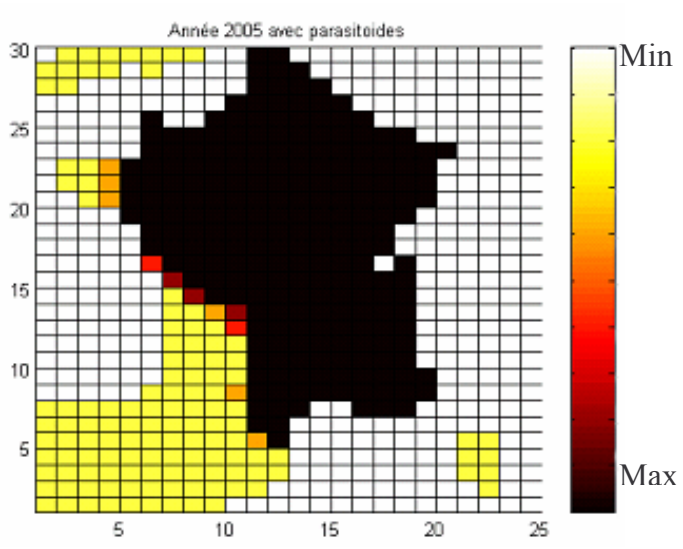


Figure 13 : Carte avec faible taux de parasitisme (<10%)

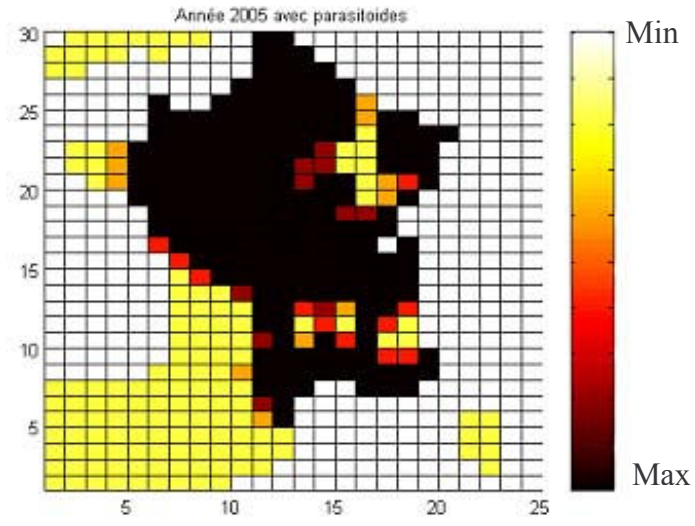


Figure 14 : Carte avec fort taux de parasitisme (25%)

III. Modèle continu

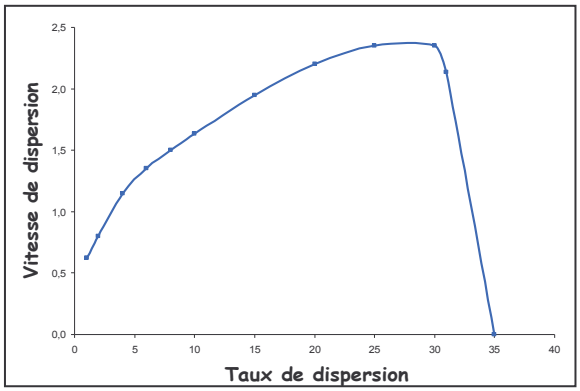
Christelle MAGAL, Chris COSNER, Shigui RUAN, Jérôme CASAS (en révision). Control of invasive hosts by generalist parasitoids.

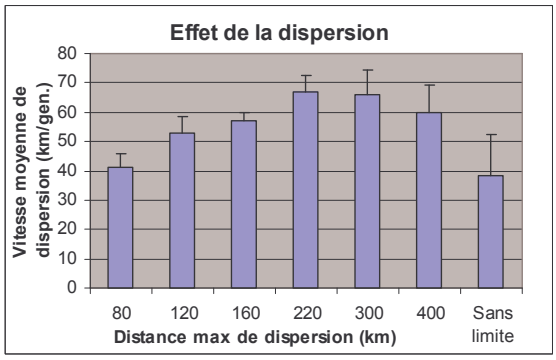
IV. Conclusion

Le modèle discret présente non seulement l'avantage de prendre en compte un grand nombre d'hypothèses, mais il a aussi été développé de manière à intégrer une interface homme-machine. Ceci permet d'avoir un modèle informatique utilisable par des non informaticiens.

Les résultats de la modélisation montrent que les parasitoïdes sont un moyen de lutte potentiel face à l'invasion de cette mineuse. En effet, d'une part le modèle discret montre qu'en augmentant le taux de parasitisme, nous arrivons à faire diminuer les foyers d'infection de la mineuse. D'autre part, avec le modèle continu, nous avons montré que le parasitoïde pouvait contrôler localement la mineuse.

Les deux modèles, discret et continu, nous ont permis de mettre en évidence l'influence de la dispersion. Nous avons comparé l'effet de la dispersion sur la vitesse de propagation de la mineuse (Fig. ci-dessous).





Vitesse de propagation de la mineuse en fonction du taux de dispersion dans le modèle continu (à gauche) et dans le modèle discret (à droite).

Pour le modèle continu nous observons que quand le taux de dispersion augmente, la vitesse de dispersion augmente dans un premier temps, puis à partir d'un certain taux (autour de 30), la vitesse chute ce qui signifie que la mineuse n'avance plus, elle est stoppée puis recule. Ceci peut s'expliquer par le faire que la mineuse se dispersant beaucoup, sa densité devient faible localement, ce qui fait que le parasitoïde peut la contrôler. Nous observons le même genre de courbe avec le modèle discret.

Ce système s'inscrit tout à fait en biomathématique car d'une part c'est un problème biologique important et d'autre part, les mathématiques sur lesquelles ce problème débouche ne sont pas triviales. L'étude analytique du système de réaction-diffusion n'est d'ailleurs pas terminée. Je voudrais maintenant démontrer l'existence des différentes bifurcations obtenues par les simulations numériques pour des faibles capacités d'accueil d'hôtes et de parasitoïdes. De plus, dans le modèle non-spatial, nous avons montré la coexistence de différents points d'équilibre, ceci laisse penser qu'il y a existence de travelling waves reliant les équilibres stables et instables.

Conclusion générale et perspectives

Les trois thèmes sur lesquels j'ai travaillé jusqu'à présent ont au moins deux points communs. Premièrement dans chaque système nous étudions le phénomène de propagation et deuxièmement tous les systèmes modélisent des interactions soit de type hôte-parasitoïde soit de type proie-prédateur.

En ce qui concerne la propagation, il y a tout d'abord la propagation des ondes vibratoires dans un solide pour la communication entre l'hôte et son parasitoïde. Puis nous avons étudié la propagation des vibrations dans l'air entre le grillon et son prédateur. Et enfin, dans les problèmes d'invasion biologique, il s'agit de la propagation spatiale d'insectes.

Dans le modèle de la mineuse du pommier et de son parasitoïde, la propagation des ondes vibratoires a lieu sur la feuille de pommier. La feuille est un matériau de structure assez complexe car elle est constituée de nervures de différents diamètres et de limbe. Le grillon, lui, utilise la propagation des vibrations dans l'air pour détecter ses prédateurs. Le type de signaux émis sera différent suivant que le prédateur vole ou se déplace au sol.

La théorie de la propagation des vibrations dans l'air et dans les solides est bien connue mais elle est difficilement transposable à des organismes vivants. En effet, plusieurs difficultés sont apparues au cours de l'étude de nos systèmes biologiques. Tout d'abord, dans tous nos modèles les signaux sont de faibles amplitudes. Ceci est d'autant plus gênant qu'il y a souvent beaucoup de bruit de fond dans la nature, les insectes ne perçoivent pas un signal isolé mais une multitude de signaux dont ils doivent extraire une information. D'autre part les propriétés mécaniques du végétal (module d'Young, élasticité) en tant que milieu de propagation sont inconnues. C'est pourquoi il a d'abord fallu étudier la propagation des ondes sur une feuille. Les propriétés de la dynamique des fluides autour des poils de grillons sont aussi inconnues. Est-ce que le mouvement d'un poil perturbe la circulation de l'air autour des poils voisins ?

L'échelle à laquelle ces systèmes sont étudiés nécessite l'utilisation d'instrumentations assez complexes. Nous avons notamment utilisé des lasers vibromètres, mais avant de pouvoir réaliser des mesures sur la feuille de pommier, il a d'abord fallu se familiariser avec l'appareil et le calibrer. Cette mise au point a été réalisée sur une barre métallique dont nous connaissions les propriétés physiques.

1) Mineuse pommier

Le système de la mineuse du pommier et de ses parasitoïdes est un système assez complexe que nous avons étudié par différentes approches qui sont la modélisation, l'expérimentation et l'observation comportementale. Ceci nous a permis de mieux comprendre l'interaction entre la mineuse, son parasitoïde et la feuille. En effet, la feuille intervient non seulement dans la propagation des vibrations mais aussi dans l'alimentation et le camouflage de la mineuse.

Avant d'étudier l'interaction de la mineuse et du parasitoïde, il fallait connaître le rôle de la feuille de pommier comme lieu central de l'interaction et montrer que les vibrations pouvaient se transmettre via la feuille. Nous avons montré que la nervure centrale agit

comme un filtre basse-fréquence c'est à dire que les hautes fréquences ne passent pas à travers cette nervure. Le limbe par contre permet la transmission des vibrations, avec tout de même une atténuation de l'amplitude. Le fait que la mine soit construite entre deux sous-nervures n'est sans doute pas dû au hasard puisque vu l'amplitude des signaux émis par les deux protagonistes, le signal ne serait pas perçu au-delà d'une nervure secondaire.

Les études sur les signaux acoustiques des insectes sont encore très récentes, en effet cette thématique a vraiment été abordée il y a seulement une soixantaine d'année (Insects Sounds and Communication, 2006).

L'avantage d'utiliser des signaux vibratoires plutôt que des signaux chimiques et la rapidité de la réponse. C'est pourquoi les vibrations sont très utilisées par les insectes. Dans nos deux systèmes, les proies utilisent les vibrations pour échapper à leur prédateur, mais les insectes utilisent aussi ces vibrations pour retrouver leur partenaire.

Dans le modèle de la mineuse du pommier et de ses parasitoïdes nous parlons de communication vibratoire mais le terme de « communication » est habituellement employé par les éthologues quand il y a une volonté de transmettre de l'information (Danchin *et al*. 2004) ce qui n'est pas le cas ici. Au contraire, l'hôte ne veut pas être détecté par le parasitoïde et de même le parasitoïde ne veut pas être détecté pas la mineuse. La diffusion de l'information est donc involontaire et nous devrions donc parler de « signaux informatifs ». Le terme de « communication » est employé car l'utilisation des signaux se fait dans les deux sens, du parasitoïde vers la mineuse et de la mineuse vers le parasitoïde. C'est cette symétrie que nous avons voulu mettre en avant.

Nous avons, grâce aux différentes études que nous avons menées, une compréhension globale de ce système mineuse du pommier-hôte. En effet, nous savons comment les deux protagonistes se localisent mutuellement et comment ils réagissent aux vibrations faites par le partenaire. Nous savons aussi comment se propagent ces vibrations sur la feuille de pommier et quel est le rôle de celle-ci.

Hélas ce genre d'étude n'est pas forcément transposable à n'importe quel autre système. En effet, nous voudrions faire une étude similaire avec la mineuse du marronnier et ses parasitoïdes. Mais chaque système a ses particularités que ce soit au niveau comportemental ou physiologique.

Ce système biologique est le centre d'autres mécanismes aussi divers que complexes. Lors de l'interaction, la mineuse et son parasitoïde sont engagés dans une sorte de course-poursuite dans laquelle chacun doit localiser son adversaire et lui échapper sans se faire repérer à son tour. Des études sur ce jeu de la princesse et du monstre ont été réalisées par Djemaï *et al*. (2001). D'autre part, la mineuse qui mange l'intérieur de la mine pour se nourrir, crée des fenêtres par lesquelles elle devient accessible à l'insertion de l'ovipositeur du parasitoïde. Là encore, la mineuse ne mange pas au hasard mais adopte une stratégie afin de minimiser son exposition au parasitoïde (Djemaï *et al*. 2000).

D'autres études sur le rôle de la mine dans la régulation de température dans la mine par rapport aux conditions extérieures ont été réalisées par Pincebourde et Casas (2006a, 2006b). Un travail sur la qualité nutritive des différents composants de la feuille est en train d'être réalisé par David Giron dans le cadre d'un projet ANR « ECOREN ». Tout ceci montre que, dans un tel système, rien n'est fait au hasard mais les insectes suivent bel

et bien des stratégies. Toutes ces études permettent d'avoir une compréhension de tous les mécanismes intervenants dans un tel système depuis la stratégie de ponte du parasitoïde jusqu'au rôle de la mine sur les conditions environnementales de la mineuse, en passant par la propagation des vibrations.

Ceux sont toutes ces étapes qui rendent intéressant l'étude de ces systèmes. Mais ces études font appel à plusieurs disciplines, que ce soit la biologie des organismes, la physiologie, l'écologie comportementale, le traitement de signal ou encore l'écologie physique. C'est parce qu'ils nécessitent justement des connaissances diverses que peu de systèmes sont étudiés de manière aussi complète.

2) Grillons

Le grillon possède deux cerques situés à l'arrière de l'abdomen, ces cerques sont pourvus de poils de différentes longueurs qui agissent comme des mécanorécepteurs. Le modèle développé dans Magal *et al*. (2006) permet de quantifier la réponse de la canopée de poils du grillon soumis à des vibrations émises par l'approche d'un prédateur ailé. Ce modèle est basé sur la théorie de la mécanique des solides et des fluides. Le poil est considéré comme un pendule inversé qui bouge suivant le flux d'air qu'il subit. Chaque longueur de poil va engendrer une réponse différente suivant la fréquence du signal vibratoire. En effet, les poils de différentes longueurs vont bouger à des fréquences préférentielles. Cette réponse va dépendre de la position du prédateur par rapport au grillon et de la fréquence des vibrations qu'il émet. Chaque combinaison de poils va donc donner une réponse spécifique pour chaque grillon. Ainsi un même signal reçu par deux grillons ayant des canopées de poils différentes donnera des réponses différentes.

Ceci a pu être appliqué à l'étude de la phylogénie et l'ontogénie des grillons. En effet la distribution des poils de différentes longueurs varie non seulement suivant l'espèce de grillons mais aussi suivant le stade de celui-ci. Ceci va engendrer des propriétés de détection des mouvements des prédateurs différentes suivant l'espèce et le stade du grillon. Nous avons ainsi pu montrer que la performance de détection des grillons était différente suivant la région d'habitation des grillons (Dangles *et al*. 2005). Les grillons les moins performants vivent peut-être dans des conditions plus favorables, par exemple plus cachés par la litière, ou alors sont soumis à un taux de prédation plus faible. Les grillons présentent huit stades juvéniles plus le stade adultes. Au cours de ces différents stades, la canopée de poils évolue en nombre et en longueur. A l'aide du modèle, nous avons pu montrer que la réponse de la canopée devenait de plus en plus importante au cours des différents stades (Dangles *et al*. sous presse).

Dans l'étude de la réaction de poils de grillons face au prédateur, il nous manque des connaissances au niveau neurologique. Comment est traitée l'information pas le système neuronal ? Quel est le seuil de réaction des neurones ? Nous avons supposé dans notre modèle que l'information était traitée de manière additive alors qu'il y a sans doute un seuil de réaction a partir duquel toute information supplémentaire n'amplifie pas forcément la réponse neuronale. Nous avons choisi l'additivité car c'est l'hypothèse la plus simple. Une étude plus poussée de la chaîne neuronale nous permettrait d'avoir un modèle plus adéquat.

D'autre part nous avons supposé que le mouvement d'un poil ne modifiait pas la circulation de l'air autours des poils voisins, nous avons une indépendance des

mouvements des poils. Nous avons fait cette hypothèse car l'amplitude du mouvement des poils est très faible.

3) Invasions biologiques

Dans l'étude de l'invasion de la mineuse du marronnier, nous avons utilisé deux approches : un modèle discret et un modèle continu.

Le modèle discret présente l'avantage de pouvoir inclure un grand nombre d'hypothèses, ce qui le rend plus réaliste que le modèle continu. Mais il nécessite, en contrepartie, de connaître les valeurs des différents paramètres, ce qui n'est pas toujours facile. Certains sont trouvés expérimentalement ou d'après des données de terrain, d'autres d'après la littérature, mais la plupart sont assez incertains. L'analyse de sensibilité est alors indispensable afin de savoir quels sont les paramètres à connaître de manière précise.

Le modèle continu présente l'avantage d'utiliser peu de paramètres car les hypothèses sont simplificatrices, mais il est en revanche moins réaliste. Il permet tout de même d'avoir une compréhension mécanistique du système biologique. Nous avons pris une dimension 1 d'espace. Une dimension 2 ne nous apporterait pas plus d'information concernant les mécanismes de l'invasion (Aronson et Weinberger, 1978).

Dans ce modèle continu, nous avons tout d'abord étudié le système d'EDO associé c'est-à-dire sans espace. Il nous a permis de déceler des comportements dynamiques complexes avec notamment des points de bifurcation. Puis nous avons étudié le système d'EDP c'est-à-dire avec diffusion spatiale. Le problème est que ce système d'EDP étant assez complexe à analyser, nous avons fait des simulations numériques. Mais cette première approche numérique nous a permis de mettre en évidence le rôle du généralisme du prédateur dans la dynamique de la mineuse envahissante. Nous avons ainsi une explication quand au non-contrôle de la mineuse par le parasitoïde. C'est la comparaison entre le système sans espace et avec espace qui nous a permis de mettre aussi en évidence le rôle de la diffusion dans ce système. Nous avons aussi comparé le rôle de la diffusion sur la vitesse de propagation de la mineuse dans les modèles discret et continu, et nous avons montré que la diffusion avait le même effet dans les deux approches.

4) Conclusion et perspectives

J'ai travaillé sur différentes thématiques depuis mon doctorat mais toujours à l'interface entre mathématiques et biologie. Mon souci a toujours été de rester à cette interface, ce qui me permet d'avoir une vue d'ensemble des problèmes. Cela m'aide à comprendre aussi bien les difficultés biologiques que les difficultés mathématiques que l'on peut rencontrer. Ceci m'aide aussi lors de mes enseignements car il est plus facile d'enseigner des mathématiques à des biologistes en leur parlant d'exemples concrets. On sait que les mathématiques peuvent apporter beaucoup à la biologie mais la biologie permet aussi de se poser de nouvelles questions en amenant de nouveaux systèmes à résoudre. Les biomathématiques sont devenus un domaine à part entière.

Dans un futur proche je vais continuer à travailler sur le problème des invasions biologiques. Ce modèle pose en effet encore beaucoup de questions, notamment le problème des mineuses alternatives. En effet, le fait que les mineuses du marronnier envahissent le terrain fait augmenter la densité de parasitoïdes. Mais ces parasitoïdes, qui sont généralistes, vont alors faire diminuer la densité de mineuses autres que celle du marronnier. Il y aura donc un déséquilibre au niveau trophique. L'incorporation de ces mineuses alternatives dans le modèle permettrait de mieux comprendre les effets secondaires de l'invasion de la mineuse du marronnier sur les mineuses alternatives. Le modèle deviendrait alors un système de trois équations aux dérivées partielles assez complexe à analyser.

J'envisage aussi travailler sur la partie contrôlabilité du système en collaboration avec le Pr. Vincenzo Capasso (Univ. De Milan). Il existe en effet une méthode mathématique prometteuse dans le contexte des invasions biologiques qui consiste à montrer que si nous pouvons faire un contrôle local, alors le système est contrôlable dans tout l'espace. Cette méthode s'appliquerait parfaitement à notre système puisque nous avons montré que, localement, le parasitoïde arrive à contrôler les mineuses.

De plus, les simulations numériques nous montrent qu'il y a des points de bifurcation et il faudrait maintenant le démontrer de manière analytique. Un travail sur les travelling waves reliant les différents points d'équilibre sera fait en collaboration avec Chris Cosner et Shigui Ruan (Univ. Miami). J'aimerais recruter un thésard pour développer cette thématique. Ce thésard pourrait être coencadré par un mathématicien et serait ainsi à l'interface entre mathématique et biologie.

En ce qui concerne la dynamique des populations, je vais aussi travailler sur la dynamique des lycaons qui est une espèce en danger. Ce projet sera fait en collaboration avec Franck Courchamp (Univ. Paris Sud) et financé dans le cadre d'un GDR. Il s'agit d'étudier la dynamique des chiens sauvages africains (*Lycaons pictus*). En effet la survie de cette espèce est menacée et son fort taux de mortalité l'a classé parmi les espèces en danger. Des études récentes ont montré qu'il y avait un biais dans la sex-ratio des descendants. Il y a en effet plus de mâle que de femelles dans une portée. Il s'agira d'étudier comment ce biais dans la sex-ratio fait décroître le taux de survie. Pour cette étude nous allons construire un modèle pour voir les mécanismes qui conduisent à la décroissance du taux de survie.

En ce qui concerne la partie écologie physique, il reste des améliorations et plusieurs extensions du modèle à développer, ainsi que plusieurs simulations numériques sur différentes espèces de grillons à faire. Ce modèle peut être adapté aux prédateurs terrestres mais le type de vibrations émises sera différent et la dynamique des fluides aussi. En effet, les prédateurs terrestres, comme par exemple les araignées, produisent des signaux continus alors que les prédateurs ailés produisent des signaux vibratoires sinusoïdaux. Ceci va modifier l'équation différentielle permettant de calculer le déplacement angulaire des poils soumis aux vibrations. Ce projet est suivi par un deuxième projet européen, CILIA, dans lequel je suis également impliquée, qui porte sur les mécanorécepteurs non seulement chez les grillons mais aussi chez les chauves-souris et les poissons.

Dans un futur plus lointain, je souhaite rester à cette interface entre mathématiques et biologie car c'est un domaine riche en problématiques nouvelles. J'aimerais plus particulièrement rester dans les domaines de la dynamique des populations et de

l'épidémiologie. Ces deux domaines me semblent important pour répondre à de grands problèmes actuels comme par exemple les espèces invasives, les épidémies ou encore la biodiversité.

En effet, ce problème des espèces invasives est en pleine expansion à cause d'une part du réchauffement climatique et d'autre part des moyens de locomotion qui ont beaucoup évolué.

Puis avec l'arrivée de ces nouvelles espèces, des épidémies risquent aussi réapparaître. Ce phénomène peut avoir de graves conséquences, car après l'éradication d'une épidémie, on cesse de vacciner et la population devient alors un énorme réservoir potentiel pour une épidémie que l'on croyait disparue.

D'autre part aujourd'hui la dynamique des populations n'est plus seulement utilisée pour étudier la croissance des populations mais elle permet aussi d'analyser des problèmes de conservation et de biodiversité. Nous pouvons grâce à ces modèles trouver des moyens de freiner le processus d'homogénéisation et de disparition des espèces et préserver ainsi notre biodiversité.

Références bibliographiques

R.M. Anderson, R.M. May, (1982). Population Biology of Infectious Diseases. Springer-Verlag.

D. G. Aronson et H. F. Weinberger, (1978). Multidimensional nonlinear diffusions arising in population genetics, *Advances in Mathematics*, **30**: 33-76.

N. T. J. Bailey, (1975). The Mathematical Theory of Infectious Diseases and its Application. Griffin, London.

S. Busenberg, K. Cooke, (1993). Vertically Transmitted Diseases, Models and dynamics. Biomathematics, vol. 23, Springer-Verlag.

J. M. Camhi, W. Tom, S. Volman, (1978). The escape behaviour of the cockroach *Periplaneta americana*. II. Detection of natural predators by air displacement. *J. Comp. Physiol*., A**128**: 203-212.

R. S. Cantrell, C. Cosner, (2003). Spatial Ecology via Reaction–Diffusion Equations. Wiley, West Sussex.

V. Capasso, (1993). Mathematical Structures of Epidemic Systems. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

J. Casas, C. Magal, (2005). Chapitre 20: "Vibratory communication in host-parasitoid systems: from plant biomechanics to behavioural" dans "Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour and Evolution" édité par Sakis Drosopoulos et Mike Claridge, pp 263-271.

P. Coquillard, D. R. C. Hill, (1997). Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Ed. Masson, Paris.

E. Danchin, L. A. Giraldeau, T. J. Valone, R. H. Wagner, (2004). Public information: from noisy neighbors to cultural evolution, *Science,* **305**: 487-491.

O. Dangles, C. Magal, D. Pierre, A. Olivier, J. Casas, (2005). Variation in morphology and performance of predator-sensing system in wild cricket populations. *Journal of Experimental Biology,* **208**: 461-468.

O. Dangles, D. Pierre, C. Magal, F. Vannier, J. Casas (sous presse). Ontogeny of air-motion sensing in cricket. *Journal of Experimental Biology*.

I. Djemaï, J. Casas, C. Magal, (2001). Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, **268**: 2403-2408.

I. Djemaï, J. Casas, C. Magal, (2004). Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal Behaviour*, 67: 567-571.

I. Djemaï, R. Meyhöfer, J. Casas, (2000). Geometrical games in a host-parasitoid system, *American Naturalist,* **156**: 257-265.

M. Edmunds, (1974). Defense in animals. New York: Longman.

H.I. Freedman, (1980). Deterministic Mathematical Models in Population Ecology. Marcel Dekker, New-York.

W. Gnatzy, G. Kamper, (1990). Digger wasps against cricket. II. An airborne signal produced by a running predator. *Journal of Comparative Physiology*, A**167**: 551-556.

N. J. Gotelli, (1998). A Primer of Ecology, second edition. Ed. A. D. Sinauer, USA.

G. Grabenweger, (2003). Parasitism of different larval stages of *Cameraria ohridella*. *Biological Control*, **48**: 671-684.

M. P. Hassell, (2000). ``The Spatial and Temporal Dynamics of Host–Parasitoid Interactions.'' Oxford University Press, New York.

W. Heitland, J. P. Kopelke, J. Freise, J. Metzger, (1999). Ein Kleinschmetterling erobert Europa – Die Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella*. *Natur und Museum*, **129**: 186-195.

J.D. Murray, (1989). ``Mathematical Biology.'' Springer, New York.

A. Okubo, (1980). Diffusion and Ecological Problems: *Mathematical Models*. Springer-Verlag, New York.

S. Pincebourde et J. Casas, (2006a). Leafminer-induced changes in leaf transmittance cause variations in insect respiration rates. *Journal of Insect physiology*, **52**: 194-201.

S. Pincebourde et J. Casas, (2006b). Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate insect-plant interaction. *Ecological monographs*.

H. Sefrova, Z. Lastuvka, (2001). Dispersal of the horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986, in Europe: its course, ways and causes (Lepidoptera: Gracillariidae). *Entomologische Zeitschrift-Stuttgart*, **111**: 194-198.

A. Sih, (1987). Predator and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In *Predation: direct and indirect impact on aquatic communities* (ed. W. C. Kerfoot & A. Sih), pp. 203-224. Hannover, NH: University Press of New England.

J. G. Skellam, (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika,* **38**: 196-218.

J. Tautz, (1977). Reception of medium vibration by thoracal hairs of caterpillars of Baratha brassicae L. (Lepidoptera, Noctuidae). I. Mechanical properties of the receptor hairs. *Journal of Comparative Physiology*, A**118**: 13-33.

D. Tilman, P. Kareiva, (1997). Spatial Ecology. The role of space in populations dynamics and interspecific interactions. *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.