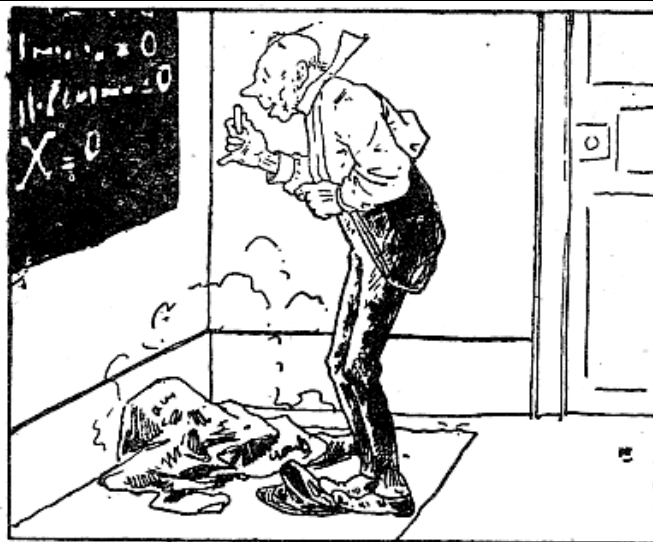


# La relation *Ressource - Consommateur*

## *I - La logistique*

Claude Lobry,  
Université de Nice et MODEMIC  
Octobre 2016

Les "diapos" qui accompagnent l'exposé oral d'un cours sont conçues pour être commentées par l'enseignant. A elles seules elles sont difficilement compréhensibles. Quand l'enseignant suit fidèlement un ouvrage, que ce soit le sien ou celui d'un autre, il lui suffit de renvoyer à cet ouvrage. Malheureusement ce n'est pas le cas de ce cours et je ne vois pas d'autre solution que de livrer mes "diapos". Toutefois, pour essayer de les rendre plus compréhensibles j'ai écrit un texte d'accompagnement, un peu comme les textes qui accompagnaient les bandes dessinées d'autrefois.



A trois heures et demie, le docteur découvre la valeur de X, l'inconnue cherchée ; ce qui lui cause une joie sans mélange. - Nous prions les esprits superficiels de s'abstenir de toute réflexion sur la valeur de x, et de ne point prétendes que Zéphyrin a beaucoup travaillé pour pas grand chose.

Christophe:  
"Le savant Cosinus"  
*Librairie Armand Colin*

# La relation Ressource - Consommateur I - La logistique

Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

Croissance d'une population

Parenthèse mathématique : Le "Type logistique"  
Parenthèse mathématique : La Logistique

Croissance d'une population

Autre modèle de Croissance d'une population

Difficultés d'interprétation

Paradoxe des deux sites

Bibliographie

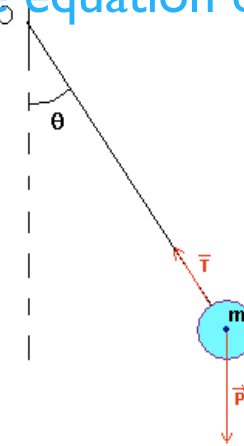
Il y a longtemps que l'on utilise les équations différentielles pour essayer de comprendre comment croissent les populations.

Les équations différentielles ont été inventées pour rendre compte du mouvement des planètes et des pendules. Il ne va pas de soi de les utiliser pour rendre compte de la croissance des populations. C'est ce que nous allons voir dans ce premier cours.

Nous ne commencerons pas par un cours de mathématiques expliquant ce que sont les équations différentielles mais, plutôt, introduirons chaque fois que nécessaire des éléments mathématiques.

Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$$\begin{cases} \frac{d\theta}{dt} = \omega \\ \frac{d\omega}{dt} = -\frac{g}{l} \sin \theta \end{cases}$$

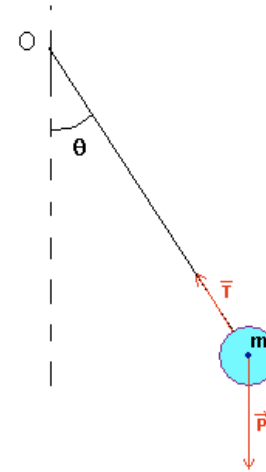


$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN - aNP \\ \frac{dP}{dt} = bNP - mP \end{cases}$$



Ces deux systèmes d'équation différentielles : les équations du pendule et les équations de "Lotka - Volterra" sont utilisées dans des champs scientifiques très différents. Elles n'ont pas le même statut dans les deux cas.

$$\begin{cases} \frac{d\theta}{dt} = \omega \\ \frac{d\omega}{dt} = -\frac{g}{l} \sin \theta \end{cases}$$



$$\vec{F} = m\vec{a}$$

Est l'expression sous une forme mathématique d'une loi fondamentale de la physique

En mécanique classique les lois fondamentales ( $\vec{f} = m\vec{a}$  ;  $\vec{f} = k\frac{mm'}{d^2}$  ; ...) permettent d'écrire les équations différentielles dont le pouvoir de prédiction si étonnamment précis qu'on a pris l'habitude de considérer que les solutions mathématiques de ces équations "sont la réalité du mouvement" et les approximations numériques des solutions des approximations de la réalité.

Est une approximation sous la forme d'une  
“équation différentielle”  
de “bilans de masse”

Les simulations numériques ont plus de sens physique  
que les équations différentielles

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN}{dt} = rN - aNP \\ \frac{dP}{dt} = bNP - mP \end{array} \right.$$



La suite du cours va s'attacher à montrer comment l'on associe un système différentiel comme celui ci-dessus (dit de Lotka-Volterra) à la description d'une situation où des lynx se nourrissent de lièvres.

## Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

Dans une équation du second degré il y a une sorte de devinette : *trouver les  $x$  tels que :*

$$ax^2 + bx + c = 0$$

On présente classiquement les équations différentielles de la même manière : *trouver une fonction dérivable,  $t \mapsto x(t)$  telle que :*

$$x'(t) = 2x^2(t) \text{ et } x(0) = 1$$

devinette dont la solution est :

$$x(t) = \frac{1}{1 - 2t}$$

La présentation que nous faisons ici est très différente mais tout aussi légitime.



Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

*dt* est “petit”

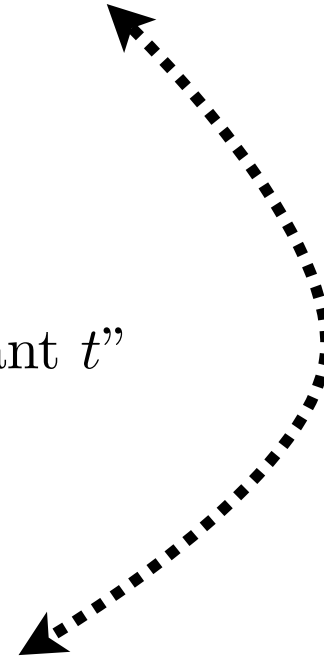
Exemple :

$x(t)$  = “nombre d’individus à l’instant  $t$ ”

Unité =  $10^6$  individus

$$x(t + dt) = x(t) + dt * r * x(t)$$

$$f(x) = r * x$$



Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

*dt* est “petit” Mais pas trop

Exemple :

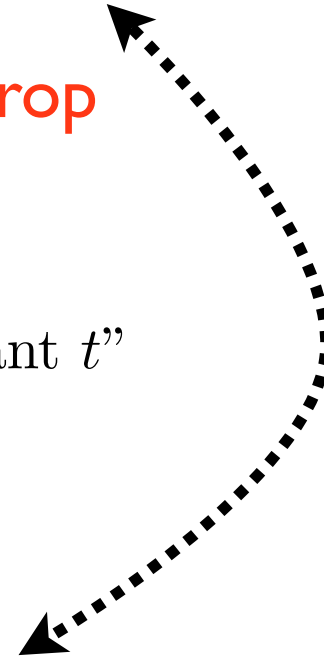
$x(t)$  = “nombre d’individus à l’instant  $t$ ”

Unité =  $10^6$  individus

$$x(t + dt) = x(t) + dt * r * x(t)$$

$$x(t + dt) = x(t) + 10^{-3} x(t)$$

Doublement/20 mn = 1000 sec



## Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$x(t + dt) = x(t) + dt * r * x(t)$  est un "algorithme"

$x(0)$  donné

$$x(dt) \longleftarrow (x(0) + dt * r * x(0))$$

$$x(2 * dt) \longleftarrow (x(dt) + dt * r * x(dt))$$

.....

$$x((k + 1) * dt) \longleftarrow (x(k * dt) + dt * r * x(k * dt))$$

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

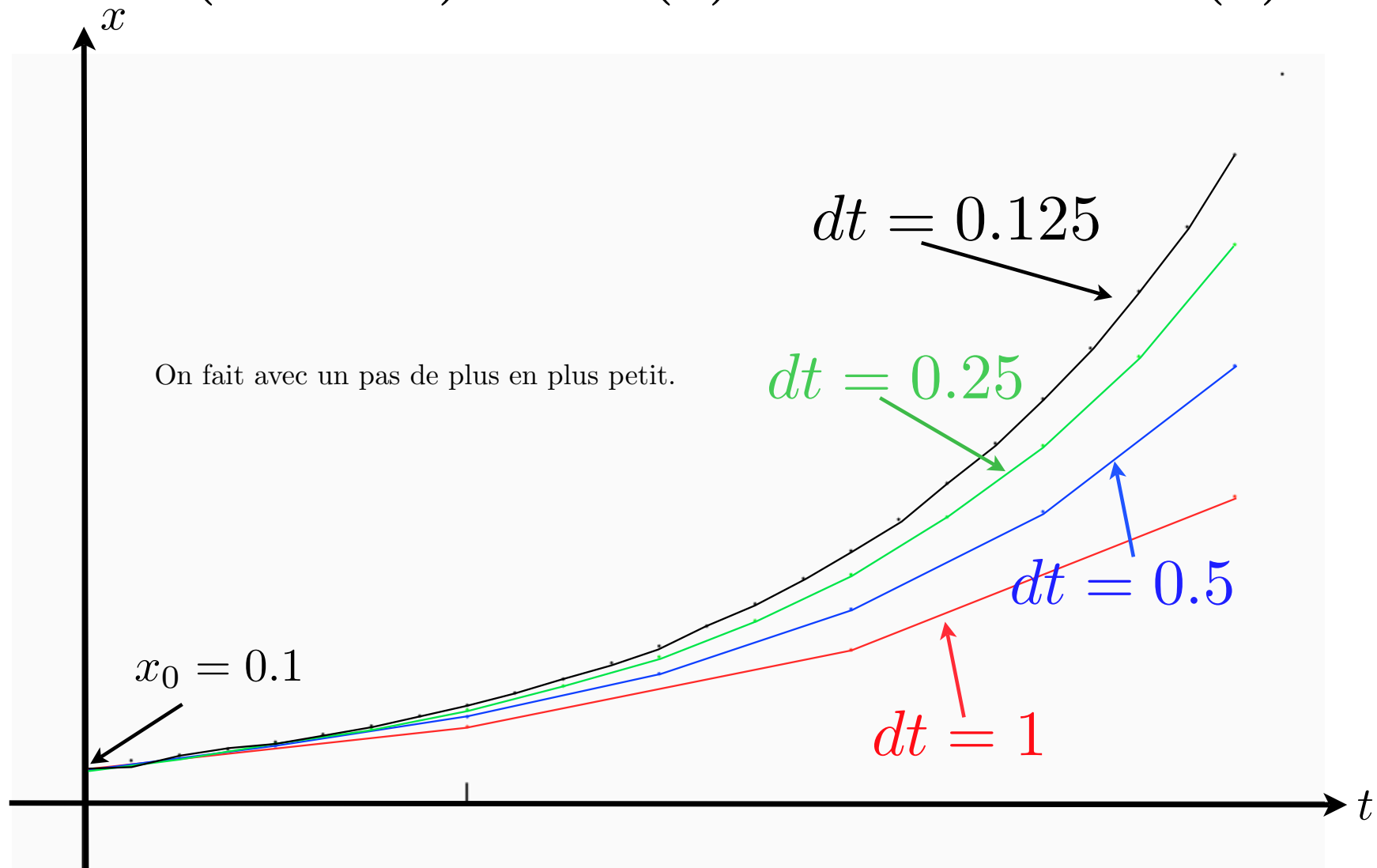
Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

1.  $x \longleftarrow x_0;$
2.  $t \longleftarrow 0;$
3. **repeat**
4.      $t \longleftarrow t + dt;$
5.      $x \longleftarrow x + dt * f(x);$
6. **Until**  $t > 10 ;$

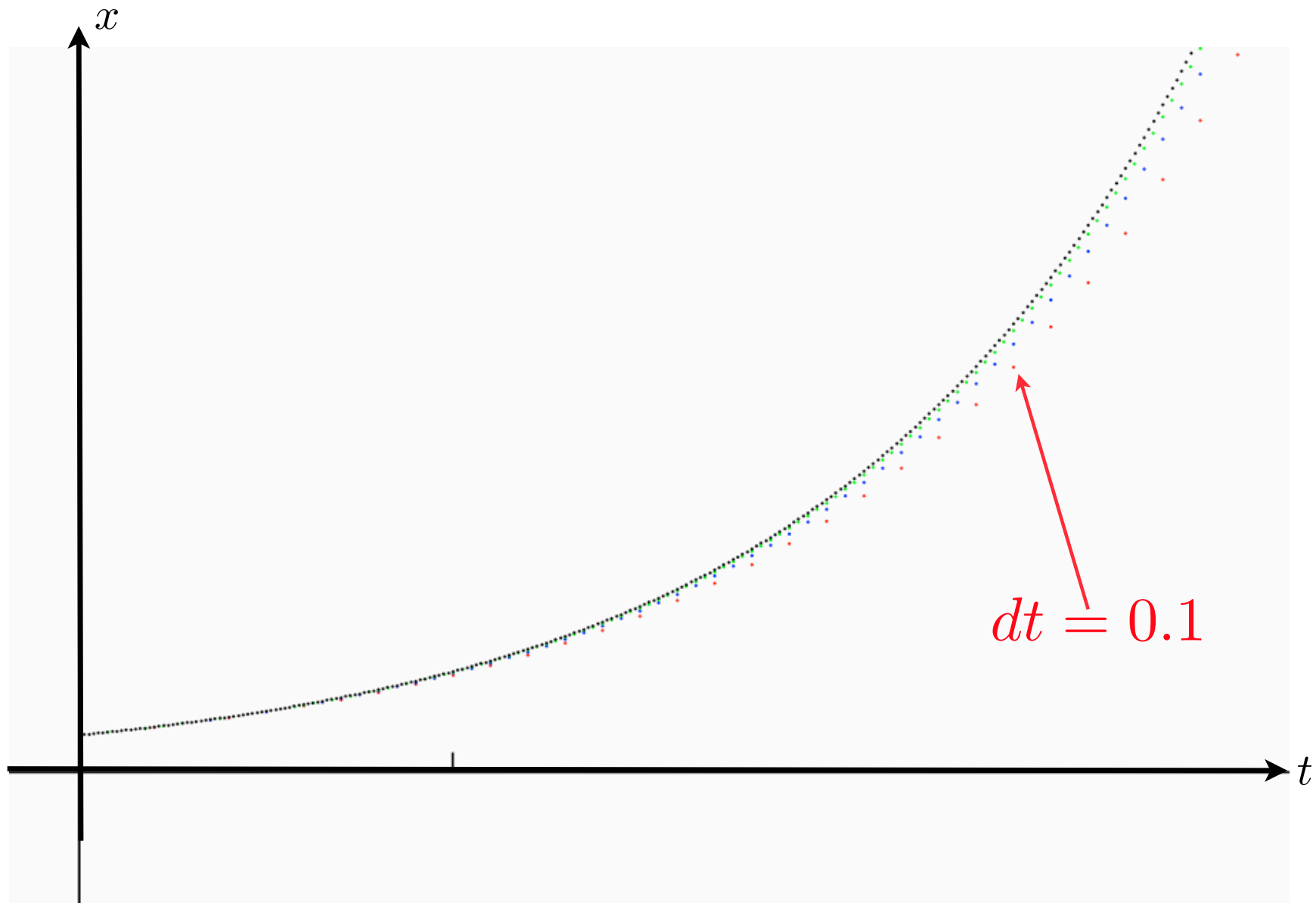
Puisque l'on a affaire à un algorithme de production d'une succession de nombres on demande à notre ordinateur favori de bien vouloir faire ces multiplications successives.

Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

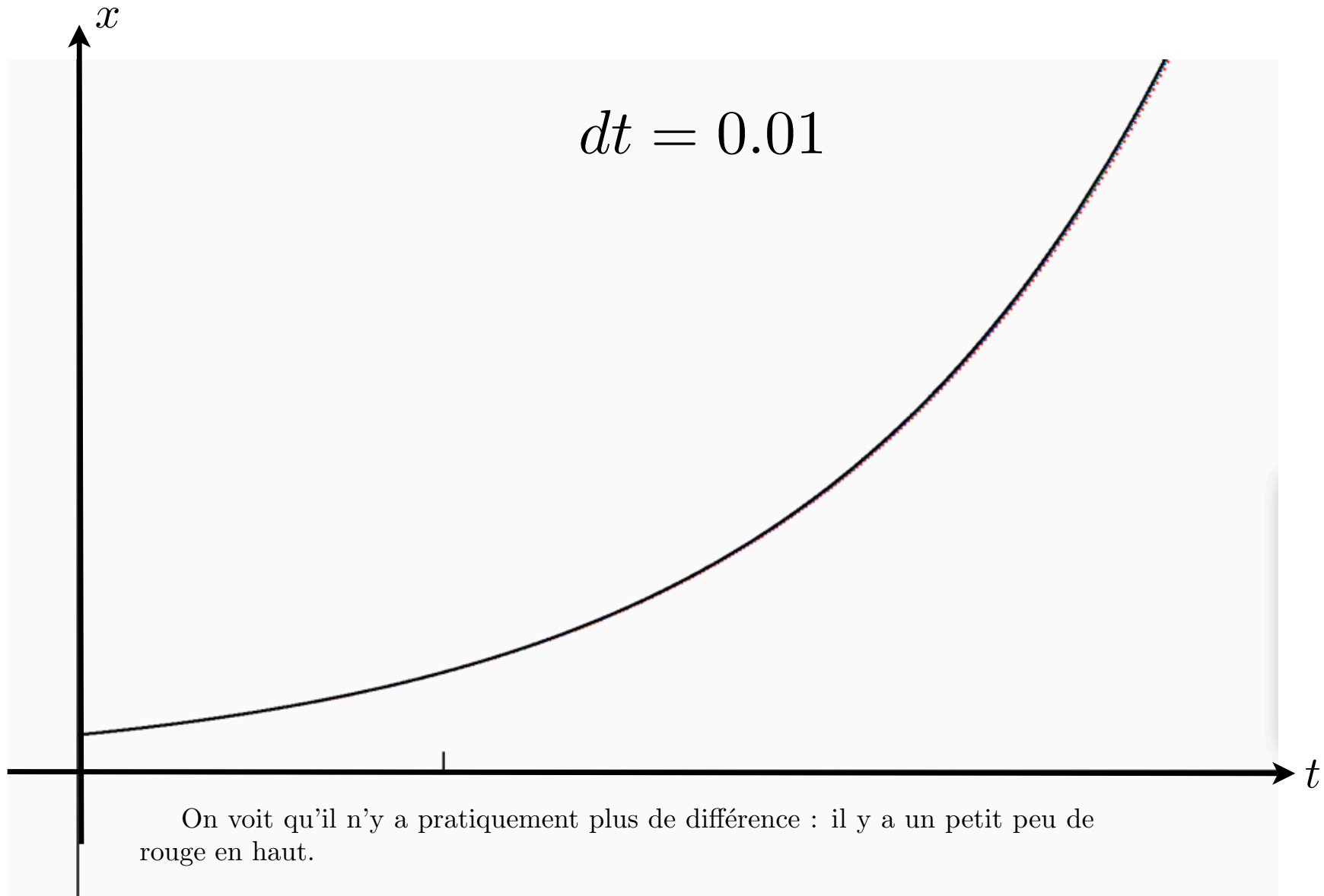
$$x(t + dt) = x(t) + dt * 1 * x(t)$$



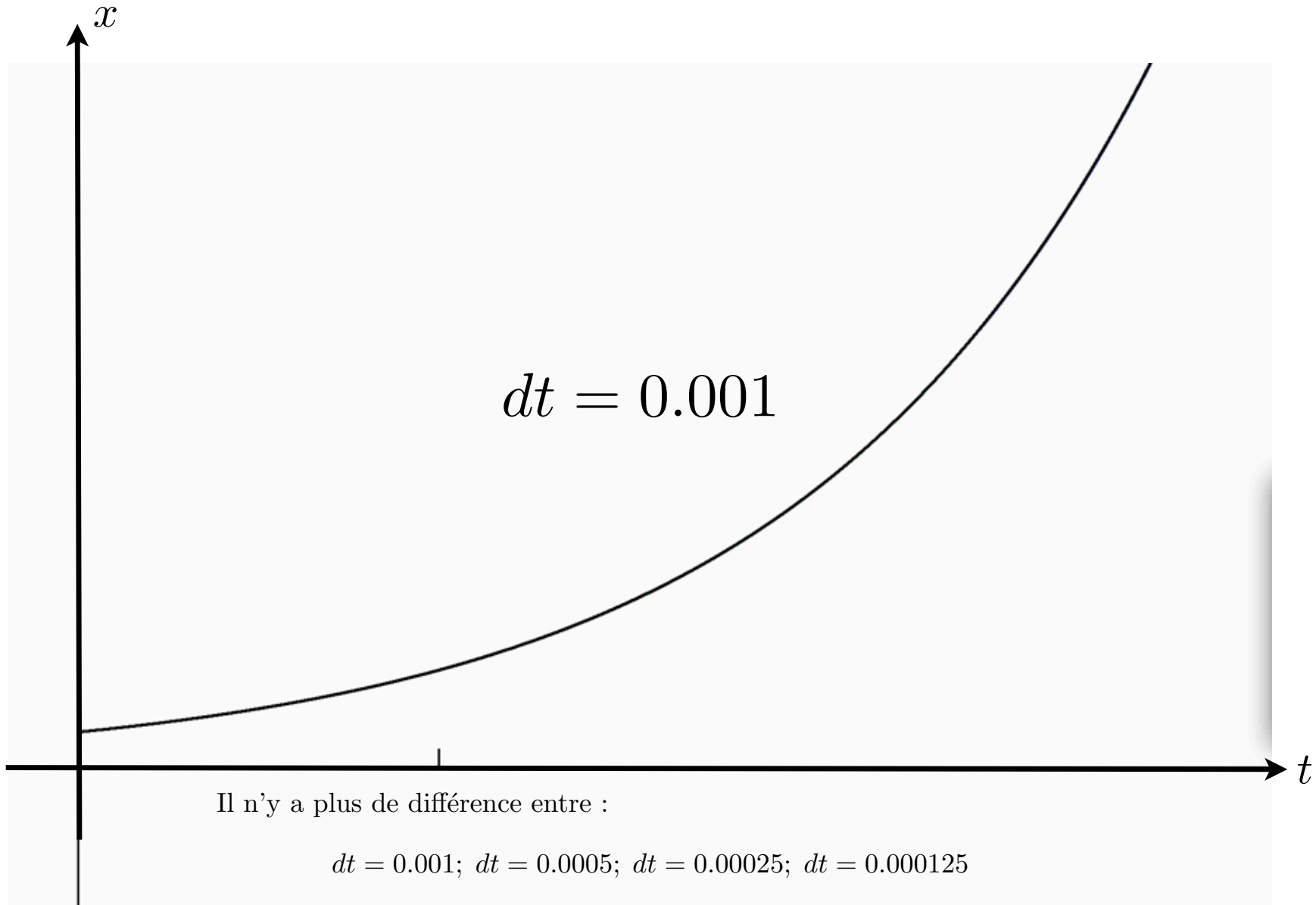
Qu'est ce qu'une équation différentielle ?



## Qu'est ce qu'une équation différentielle ?



# Qu'est ce qu'une équation différentielle ?





## Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

1.  $x \longleftarrow x_0;$
2.  $t \longleftarrow 0;$
3. **repeat**
4.      $t \longleftarrow t + dt;$
5.      $x \longleftarrow x + dt * f(x);$
6. **Until**  $t > 10 ;$

Lorsque  $dt$  est “suffisamment petit”  
le résultat du programme ne dépend plus de  $dt$ .

## Explication mathématique

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

$$x(t + dt) - x(t) = dt * f(x(t))$$

$$\frac{x(t + dt) - x(t)}{dt} = f(x(t))$$

$$\lim_{dt \rightarrow 0} \frac{x(t + dt) - x(t)}{dt} = f(x(t))$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t))$$

Après “passage à la limite”  $dt$  a disparu et il ne reste plus que la devinette.

Qu'est ce qu'une équation différentielle ?

$$x(t + dt) = x(t) + dt * f(x(t))$$

Possède du sens biologique

Si  $x(t)$  est grand ( $\approx 10^6$ )

$$\lim_{dt \rightarrow 0} \frac{x(t + dt) - x(t)}{dt} = f(x(t))$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t))$$

Est une approximation ;  
n'a jamais de sens biologique

### Commentaire sur les 10 transparents précédents

Etant donnée une population qui comporte de l'ordre de  $10^9$  individus (situation courante en écologie microbienne) si l'unité choisie pour mesurer la taille de la population est  $10^9$  la valeur de  $x(t)$  sera un nombre avec 9 chiffres après la virgule. L'accroissement de la population pendant une durée  $\Delta t$  est de l'ordre de  $x(t)\Delta t$  et tant que  $\Delta t$  n'est pas trop petit (par exemple  $\Delta t > 10^{-6}$ ), la quantité  $x(t)\Delta t$  est de l'ordre de  $10^3$  individus et l'approximation par le nombre  $x(t)\Delta t$  de l'accroissement réel de la population a encore du sens. En revanche si  $\Delta t$  est plus petit que  $10^{-10}$  cela n'a plus du tout de sens de considérer un accroissement de l'ordre de un dixième d'individu.

Si l'on veut être plus rigoureux, pour des faibles accroissements de population, il faut parler en terme de probabilité. On dira, par exemple :

- La probabilité pour qu'il naisse un individu sur l'intervalle de temps  $\Delta t$  est  $k\Delta t \times x(t) + o(\Delta t)$ ,
- ou encore on considèrera un "processus de saut" dans lequel la taille  $N(t)$  de la population est constante jusqu'à l'arrivée aléatoire d'un instant où un "évènement" (une naissance, ou une disparition) se produit.

On construit alors des *modèles stochastiques* dont on démontre que quand ils décrivent des populations très nombreuses ils peuvent être approchés par des modèles déterministes.

On retiendra que les modèle déterministe n'ont de sens que si leurs variables représentent des populations nombreuse. En revanchanche, quand c'est le cas, ils sont des approximations très efficaces comme le prouvent les modèles déterministes de la mécanique des fluides.

**Ce dernier point n'est pas toujours très bien compris comme en témoigne l'exemple suivant**

# Lotka–Volterra equation

From Wikipedia, the free encyclopedia

Septembre 2016

The **Lotka–Volterra equations**, also known as the *predator–prey equations*, are a pair of first-order, **non-linear, differential equations** frequently used to describe the **dynamics** of **biological systems** in which two species interact, one a predator and one its prey. They evolve in time according to the pair of equations:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y)$$
$$\frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x)$$

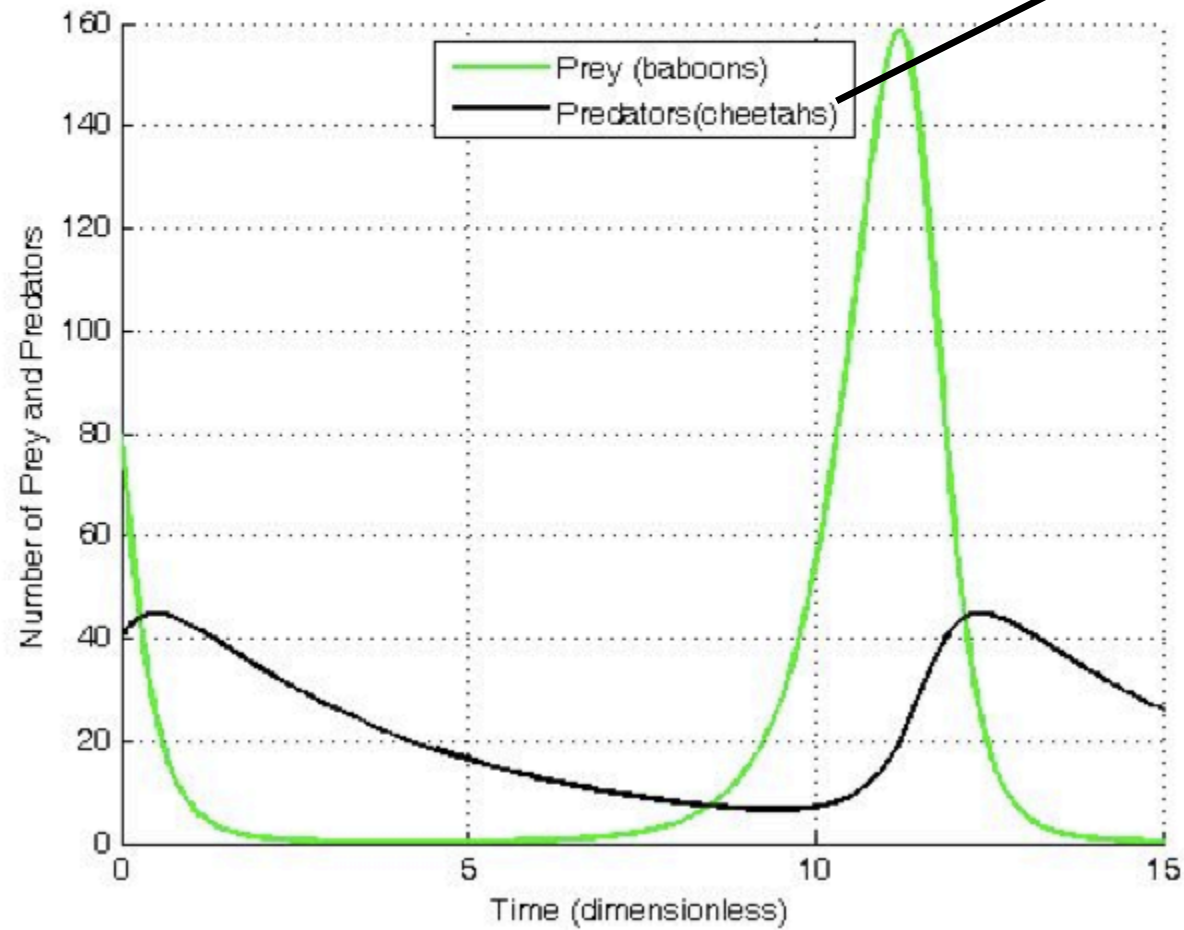
where,

- $y$  is the number of some **predator** (for example, **wolves**);
- $x$  is the number of its prey (for example, **rabbits**);
- $\frac{dy}{dt}$  and  $\frac{dx}{dt}$  represent the growth of the two populations against time;
- $t$  represents the time; and
- $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  and  $\delta$  are **parameters** representing the interaction of the two **species**.

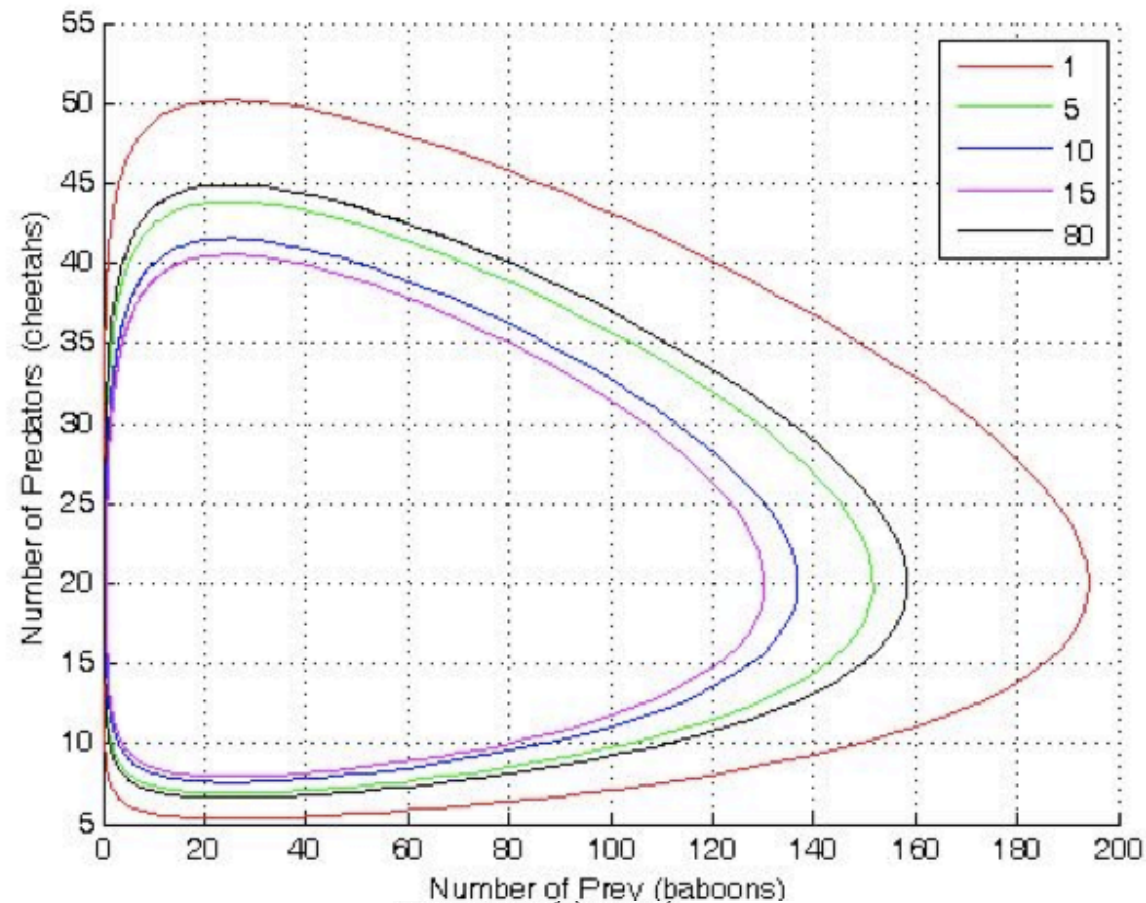
## An example problem

[edit]

Suppose there are two species of animals, a baboon (prey) and a cheetah (predator). If the initial conditions are 80 baboons and 40 cheetahs, one can plot the progression of the two species over time. The choice of time interval is arbitrary.



guépards



An aside: These graphs illustrate a serious potential problem with this *as a biological model*: For this specific choice of parameters, in each cycle, the baboon population is reduced to extremely low numbers, yet recovers (while the cheetah population remains sizeable at the lowest baboon density). In real-life situations, however, chance fluctuations of the discrete numbers of individuals, as well as the family structure and life-cycle of baboons, might cause the baboons to actually go extinct, and, by consequence, the cheetahs as well. This modelling problem has been called the "atto-fox problem",<sup>[26]</sup> an *atto-fox* being a notional  $10^{-18}$  of a fox, in the context of rabies modelling in the UK.

These graphs clearly illustrate a serious problem with this as a biological model: in each cycle, the baboon population is reduced to extremely low numbers yet recovers (while the cheetah population remains sizeable at the lowest baboon density). With chance fluctuations, discrete numbers of individuals, and the family structure and lifecycle of baboons, the baboons actually go extinct and by consequence the cheetahs as well. This modelling problem has been called the "atto-fox problem",<sup>[22]</sup> an **atto-fox** being an imaginary  $10^{-18}$  of a fox, in relation to rabies modelling in the UK.



Wikipedia signale le problème **atto-fox** .

*Il n'y a pas de sens biologique à parler d'une fraction de renard.* Si l'unité est  $10^3$  le nombre réel 1.4355 pourra être interprété comme *mille quatre cent trente six* ou *mille quatre cent trente cinq* individus, au choix. Ce qui ne pose pas de problème. L'approximation est très bonne. En revanche le nombre réel 0.0005 (ou tout nombre plus petit) n'est plus interprétable correctement : est-ce 1 ou 0 individu ? C'est faire le choix entre l'extinction et la non extinction.

Il existe des modèles pour traiter un petit nombre d'individus. Ce sont des modèles stochastiques variés mais ils sont plus compliqués à analyser mathématiquement.

En pratique on retiendra que les modèles de type équations différentielles doivent être reconsidérés de façon critique lorsque  $x$  représente moins de 1000 individus.

**Ce n'est pas parce qu'il risque de passer sous le seuil de 1 individu que le modèle de Wikipedia est douteux, c'est dès la départ de ne considérer que des petits nombre d'individus.**

Maintenant nous essayons de représenter la croissance d'une population à l'aide d'équations différentielles.

These graphs clearly illustrate a serious problem with this as a biological model: in each cycle, the baboon population is reduced to extremely low numbers yet recovers (while the cheetah population remains sizeable at the lowest baboon density). With chance fluctuations, discrete numbers of individuals, and the family structure and lifecycle of baboons, the baboons actually go extinct and by consequence the cheetahs as well. This modelling problem has been called the "atto-fox problem",<sup>[22]</sup> an *atto-fox* being an imaginary  $10^{-18}$  of a fox, in relation to rabies modelling in the UK.

*Math Biosciences* (1991) **107**, 255-287.

**DEPENDENCE OF EPIDEMIC AND POPULATION  
VELOCITIES ON BASIC PARAMETERS**

Denis Mollison

Cet article contient une critique d'un article de J.D. Murray

MATHEMATICAL BIOLOGY

# Mathematical Biology

I: An Introduction

J.D. Murray



Third Edition

 Springer

## On the Spatial Spread of Rabies among Foxes



J. D. Murray; E. A. Stanley; D. L. Brown

*Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 229, No. 1255 (Nov. 22, 1986), 111-150.

Infected foxes

$$\partial S / \partial T = (a - b)(1 - N/K)S - \beta RS,$$

$$\partial I / \partial T = \beta SR - \sigma I - [b + (a - b)N/K]I,$$

$$\partial R / \partial T = \sigma I - \alpha R - [b + (a - b)N/K]R + D \partial^2 R / \partial X^2,$$

Mobility modeled by the diffusion operator

4,6/ km<sup>2</sup>

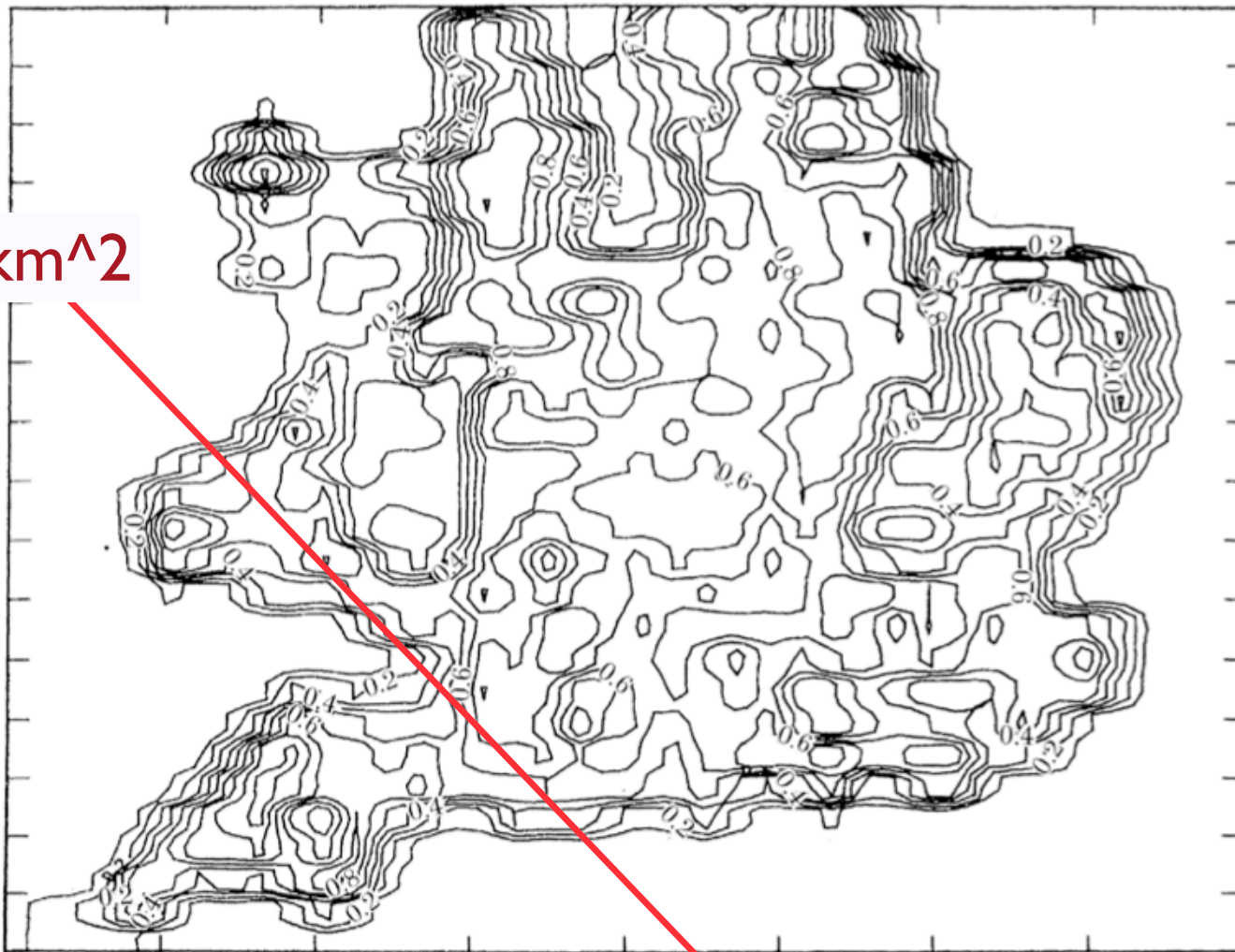


FIGURE 10. Contour plot of fox densities in the southern half of England that were used in our numerical simulations. Values are scaled to lie between 0 and 1, with 1 corresponding to 2.4 adult foxes  $\text{km}^{-2}$  in springtime, or to an average of 4.6 foxes  $\text{km}^{-2}$  throughout the year. These values are based on Macdonald's (1980) estimates, who emphasizes that the density map is probably not very accurate but is based on educated estimates.

4,6/ km<sup>2</sup>

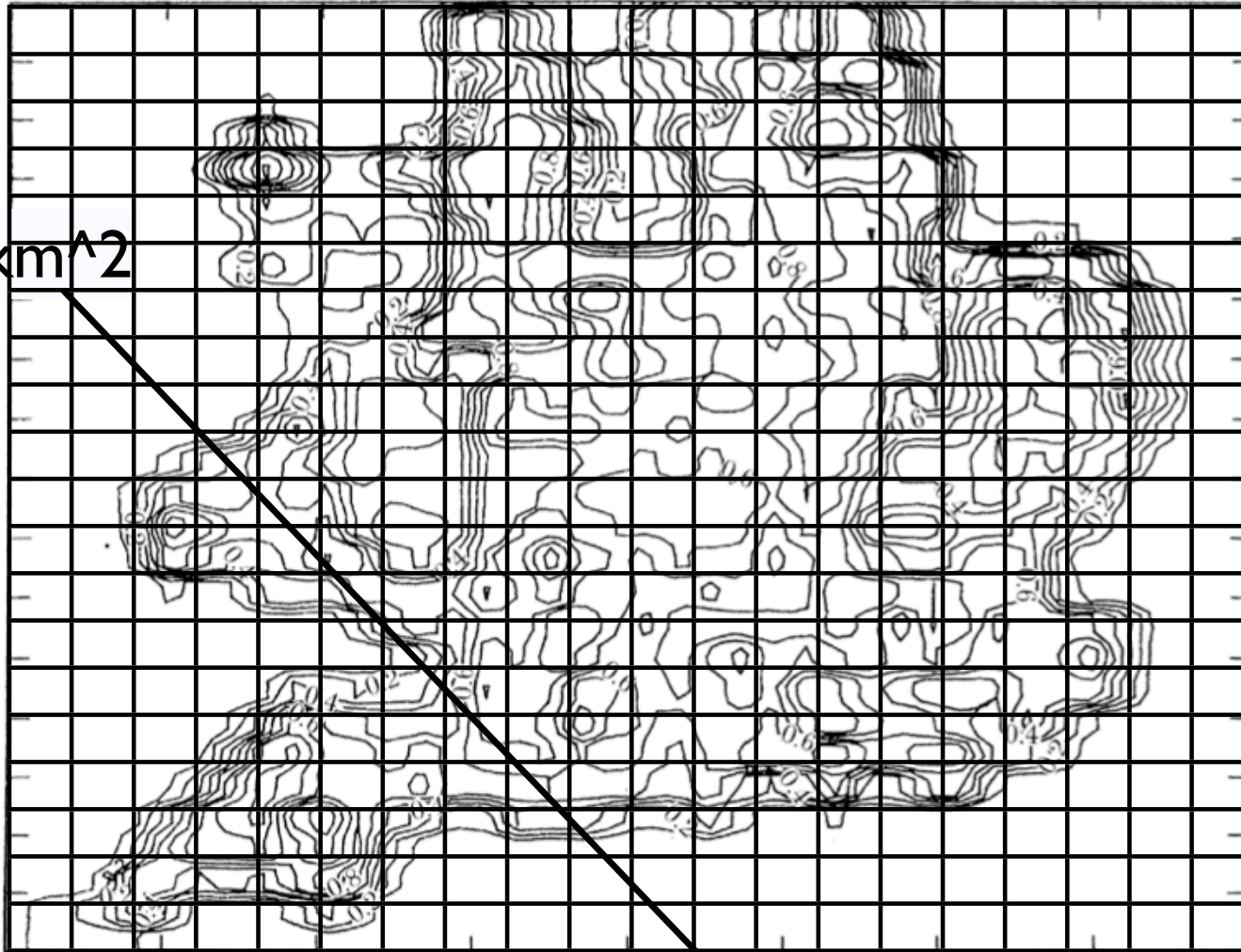


FIGURE 10. Contour plot of fox densities in the southern half of England that were used in our numerical simulations. Values are scaled to lie between 0 and 1, with 1 corresponding to 2.4 adult foxes  $\text{km}^{-2}$  in springtime, or to an average of 4.6 foxes  $\text{km}^{-2}$  throughout the year. These values are based on Macdonald's (1980) estimates, who emphasizes that the density map is probably not very accurate but is based on educated estimates.

## DEPENDENCE OF EPIDEMIC AND POPULATION VELOCITIES ON BASIC PARAMETERS

Denis Mollison

As to the second wave, close inspection shows that the explanation lies, not so much in the determinism of the model, as in its modelling of the population as continuous rather than discrete and its associated inability to let population variables reach the value zero. Thus the density of infected at the place of origin of the epidemic never becomes zero, it only declines to a minimum of around one atto-fox ( $10^{-18}$  of a fox, Hughes 1960) per square kilometre. The model then allows this atto-fox to start the second wave as soon as the susceptible population has regrown sufficiently.

Maintenant que toutes ces précautions oratoires ont été faites on passe à l'écriture de modèles proprement dits.

## Croissance d'une population

$$x(t + dt) = x(t) + dt * [\mu(s_1, s_2, \dots, s_p) * x(t) - \nu(w_1, w_2, \dots, w_q) * x(t)]$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \mu(s_1, s_2, \dots, s_p) * x(t) - \nu(s_1, s_2, \dots, s_p) * x(t)$$

$$\mu(s_1, s_2, \dots, s_p) = \text{taux de "natalité"}$$

$$\nu(w_1, w_2, \dots, w_q) = \text{taux de "mortalité"}$$

Si les conditions environnementales sont constantes et les mêmes pour tous les individus les taux  $\mu$  et  $\nu$  sont constants le *taux de croissance*  $r = \mu - \nu$  est constant. On a une croissance exponentielle :

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t)$$

$$x(t) = x_0 * \exp(r * t) = x_0 * e^{r*t}$$



## Croissance d'une population

La présence de la population modifie les conditions environnementales  
Il y a “rétro-action” de la population sur l'environnement.

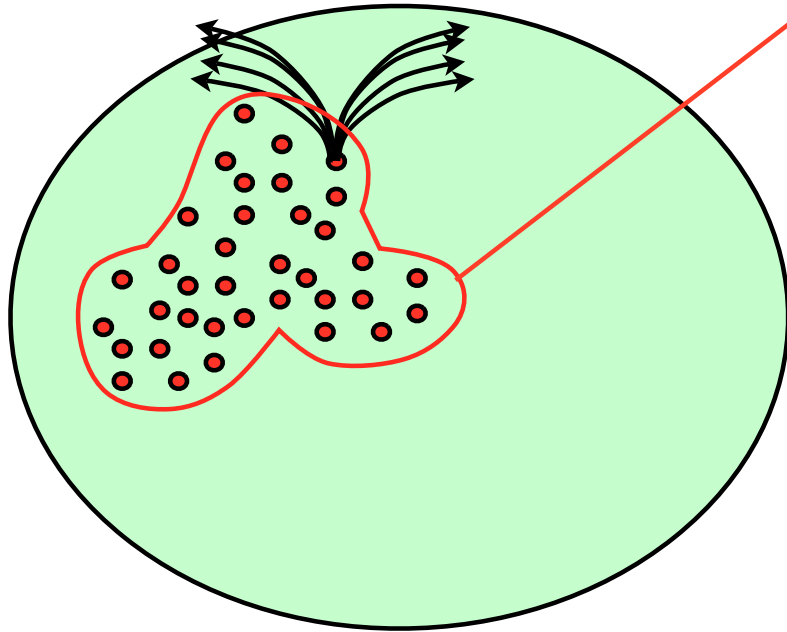
Ce qui modifie les taux de natalité et de mortalité.

**Exemple 1 : L'espace est le facteur limitant**

**Exemple 2 : Le substrat est le facteur limitant**

## Croissance d'une population

### Exemple I : L'espace est le facteur limitant



$s_o(t)$  = surface occupée

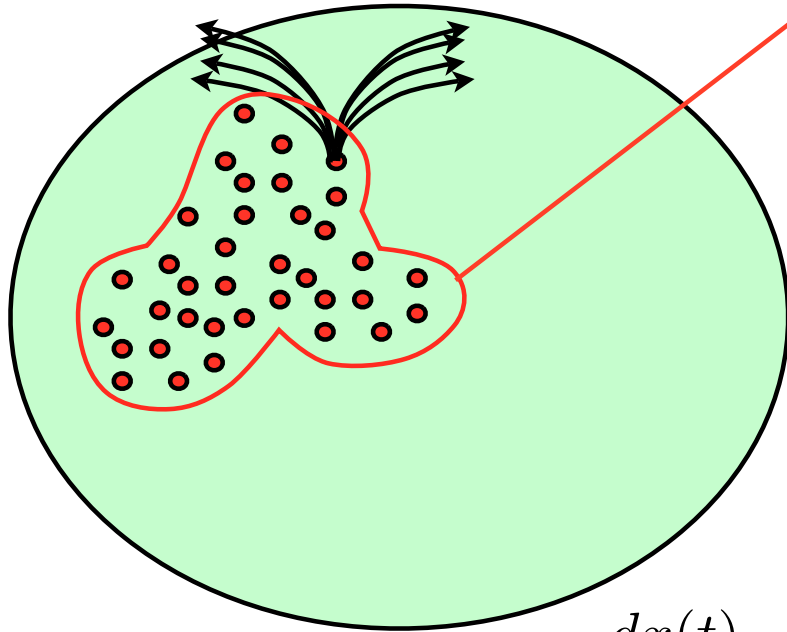
$s_l(t)$  = surface libre

$$S = s_o(t) + s_l(t)$$

$$s_o(t) = a * x(t)$$

## Croissance d'une population

### Exemple I : L'espace est le facteur limitant



$s_o(t)$  = surface occupée

$s_l(t)$  = surface libre

$$S = s_o(t) + s_l(t)$$

$$s_o(t) = a * x(t)$$

$$x(t + dt) = x(t) + dt * \rho * x(t) * s_l(t)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) s_l(t)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) (S - a * x(t))$$

$$\frac{ds_o(t)}{dt} = \rho * s_o(t) (S - s_o(t))$$

**Logistique**

## Parenthèse mathématique : Le “Type logistique”

Nous faisons quelques commentaires mathématiques sur l'équation différentielle logistique. En particulier nous essayons de nous habituer à remplacer (au moins mentalement) la fonction :

$$x \mapsto a \cdot x - b \cdot x^2$$

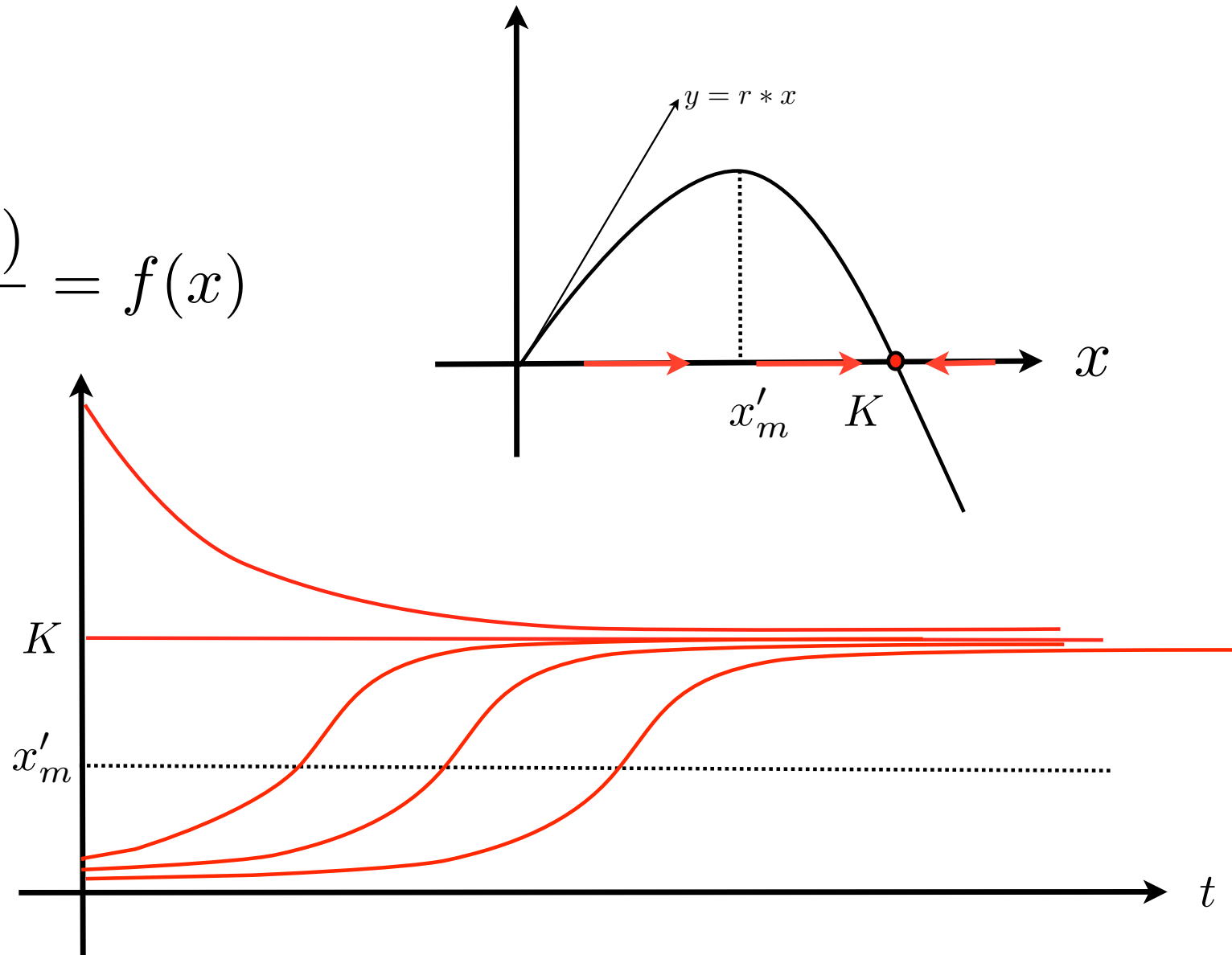
par des expressions équivalentes et par des fonctions non explicités nulles en 0, croissantes puis décroissantes puis nulles.

On explique comment résoudre la devinette : *trouver  $t \mapsto x(t)$  telle que :*

$$x'(t) = a \cdot x(t) - b \cdot x^2(t)$$

## Parenthèse mathématique : Le “Type logistique”

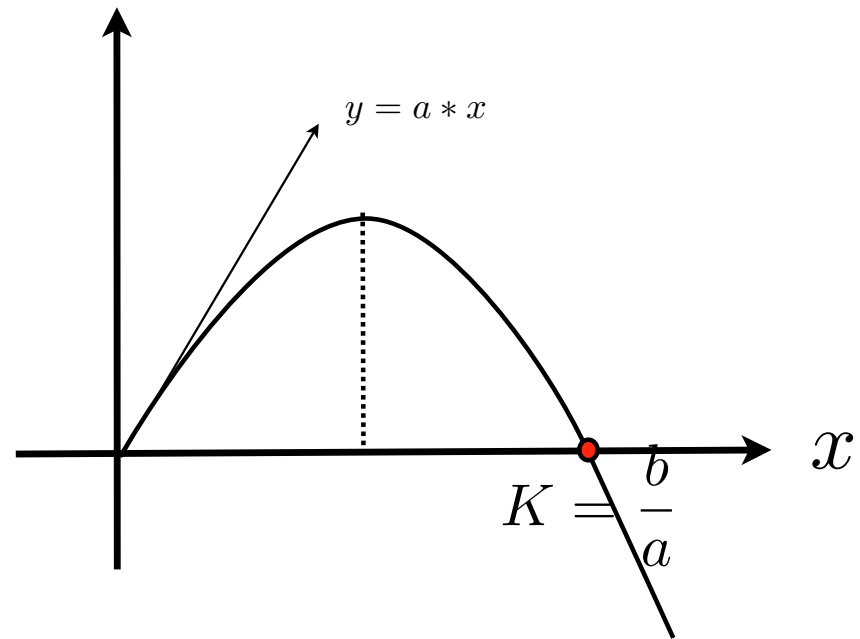
$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x)$$



## Parenthèse mathématique : La Logistique

$$x'(t) = \frac{dx(t)}{dt} = a * x(t) - b * x^2(t) \quad x(0) = x_0$$

$$f(x) = a * x - b * x^2$$



## Parenthèse mathématique : La Logistique

$$x'(t) = \frac{dx(t)}{dt} = a * x(t) - b * x^2(t) \quad x(0) = x_0$$

$$u = \frac{1}{x} \quad u' = -\frac{x'}{x^2} \quad u'(t) = -\frac{a * x(t) - b * x^2(t)}{x(t)^2}$$

$$u'(t) = b - a * x(t) \quad u(0) = \frac{1}{x_0}$$

$$u(t) = b + (u(0) - b) * e^{-a*t}$$

$$x(t) = \frac{1}{b + (u(0) - b) * e^{-a*t}}$$

$$x(t) = \frac{x_0}{b * x_0 + (1 - b * x_0) * e^{-a*t}} = \frac{x_0 * e^{a*t}}{1 - b * x_0 + b * x_0 e^{a*t}}$$

## Croissance d'une population

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t)(S - a * x(t))$$

$$r = \rho * S \quad K = S/a$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

Taux de croissance intrinsèque

Capacité de charge

(Carrying capacity)

*Ici la surface totale de l'île*



## Croissance d'une population

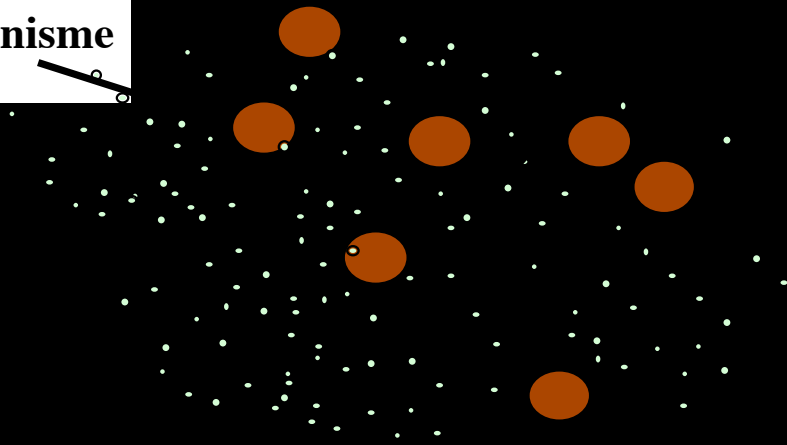
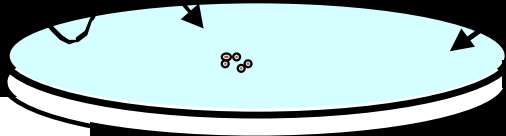
**Exemple 2 : Le substrat est le facteur limitant**

**Croissance dans une boîte de Pétri**

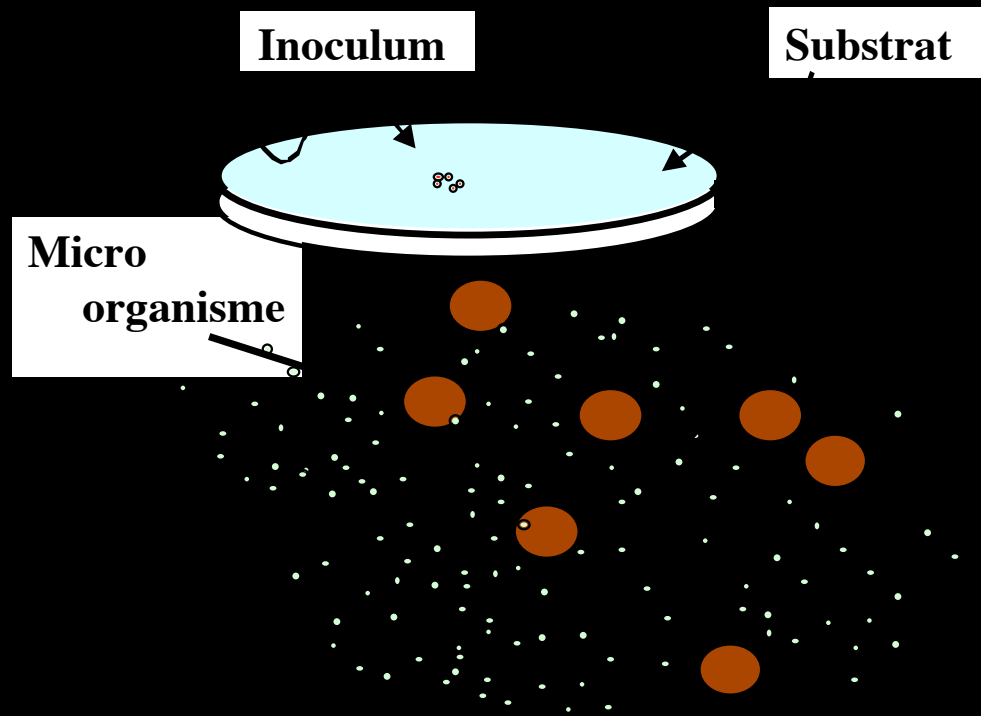
**Inoculum**

**Substrat**

**Micro  
organisme**



## Croissance dans une boîte de Pétri



$$x(t + dt) = x(t) + dt * \rho * x(t) * s(t)$$

$$s(t + dt) = s(t) - dt * \rho * x(t) * s(t)$$

## Croissance d'une population

### Exemple 2 : Le substrat est le facteur limitant

$$x(t + dt) = x(t) + dt * \rho * x(t) * s(t)$$

$$s(t + dt) = s(t) - dt * \rho * x(t) * s(t)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * s(t)$$

$$\frac{ds(t)}{dt} = -\rho * x(t) * s(t)$$

## Croissance d'une population

$$\begin{aligned} \frac{dx(t)}{dt} &= \rho * x(t) * s(t) \\ \frac{ds(t)}{dt} &= -\rho * x(t) * s(t) \end{aligned} \implies \frac{d(x(t) + s(t))}{dt} = 0$$

$$\begin{aligned} x(t) + s(t) &= x(0) + s(0) = M \\ \implies s(t) &= M - x(t) \end{aligned}$$

$$\implies \frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) (M - x(t))$$

## Croissance d'une population

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * (M - x(t))$$

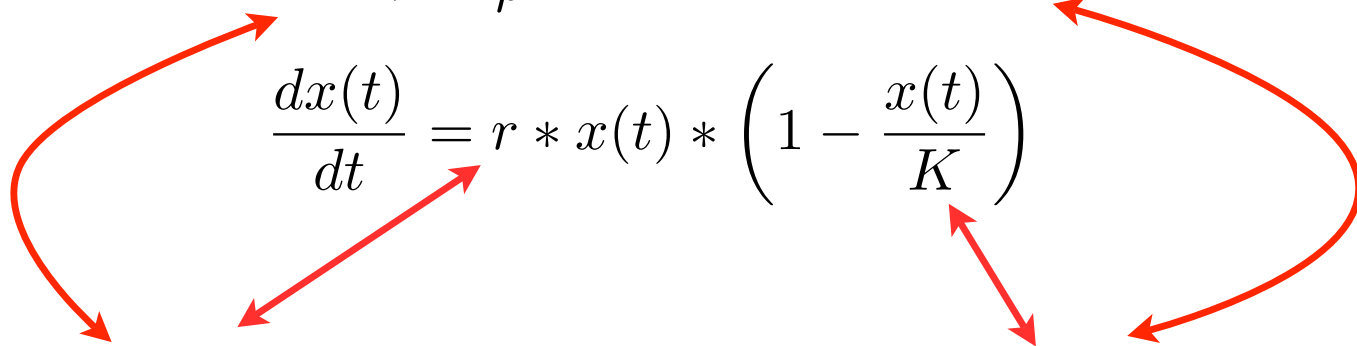
$$r = \rho * M$$

$$K = M$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) * \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

“Intrinsic growth rate”

Carrying capacity



## Croissance d'une population

L'article de Pearl, par l'ajustement remarquable qu'il décrivait de données expérimentales à des logistiques a été à l'origine d'un grand engouement pour cette dernière. Engouement qui a motivé la petite note de W. Feller qui suit.

Feller compare un ajustement à des données expérimentales, de la logistique et de deux autres "courbes de croissance" :

$$y(t) = a \frac{\pi}{2} \operatorname{arctg} 10^{b(t-c)}$$

$$y(t) = \frac{a}{2} \Phi(b(t-c))$$

où  $\Phi$  est la primitive de la gaussienne normalisée ; il montre que l'ajustement peut être meilleur qu'avec la logistique. Ceci prouve que les explications sur les mécanismes de croissance fournis par l'équation différentielle ne sont pas forcément exacts du seul fait que l'ajustement est très bon.

## Croissance d'une population

### THE GROWTH OF POPULATIONS

BY RAYMOND PEARL

[1927]

An experiment on the growth of a population of yeast cells is made as follows: A measured amount of wort, which furnishes nutriment to the yeast plants, is seeded with a few cells. Then at equal intervals of time thereafter the equivalent of a census count is made of the cells then present.



# Croissance d'une population

TABLE I

Growth of a population of yeast cells (data from Carlson)

HOURS OF GROWTH	QUANTITY OF YEAST		ABSOLUTE QUANTITY OF YEAST PRODUCED PER HOUR (= TIME RATE OF GROWTH)	QUANTITY OF YEAST PRODUCED PER HOUR IN PERCENT UP TO THAT HOUR (= PERCENTAGE RATE OF GROWTH)
	OBSERVED	CALCULATED		
(a)	(b)	(c)	(d)	(e)
0	9.6	9.9		<i>per cent</i>
1	18.3	16.8	8.7	90.6
2	29.0	28.2	10.7	58.5
3	47.2	46.7	18.2	62.8
4	71.1	76.0	23.9	50.6
5	119.1	120.1	48.0	67.5
6	174.6	181.9	55.5	46.6
7	257.3	260.3	82.7	47.4
8	350.7	348.2	93.4	36.3
9	441.0	433.9	90.3	25.7
10	513.3	506.9	72.3	16.4
11	559.7	562.3	46.4	9.0
12	594.8	600.8	35.1	6.3
13	629.4	625.8	34.6	5.8
14	640.8	641.5	11.4	1.8
15	651.1	651.0	10.3	1.6
16	655.9	656.7	4.8	0.7
17	659.6	660.1	3.7	0.6
18	661.8	662.1	2.2	0.3

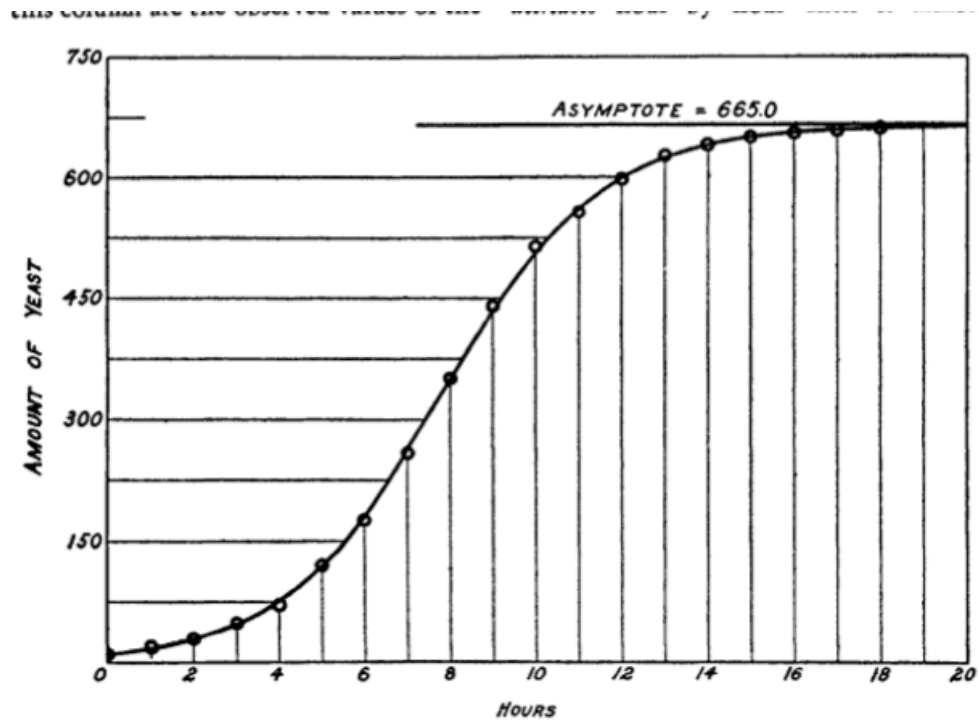


FIG. 1. THE GROWTH OF A POPULATION OF YEAST CELLS

In the publication of this diagram in (8), through an error in proof-reading the abscissal units were stated to be days, when they should have been hours, as is correctly shown here. (Data from Carlson.)

Croissance d'une population

**ON THE LOGISTIC LAW OF GROWTH AND ITS  
EMPIRICAL VERIFICATIONS IN BIOLOGY**

by

**WILLY FELLER**

(Dpt of Mathematics, Brown Univ., Providence, R. I.)

(Received 1. V. 1939)

---

I. The logistic curve

$$y(t) = \frac{\alpha}{1 + e^{-\beta(t-m)}}, \quad (\alpha > 0, \beta > 0), \quad \dots \dots \dots (1)$$

or the corresponding differential equation

$$\frac{dy}{dt} = \beta y \left( 1 - \frac{y}{\alpha} \right) \dots \dots \dots (2)$$

## Croissance d'une population

is divergent. For these reasons I have based my computations chiefly on two forms, namely firstly on <sup>1)</sup>

$$y(t) = a \frac{2}{\pi} \operatorname{arc} \operatorname{tg} 10^{b(t-c)}, \quad \dots \dots \dots (3)$$

and secondly on

$$y(t) = \frac{a}{2} \{ 1 + \Phi(b(t-c)) \}, \quad \dots \dots \dots (4)$$

where

$$\Phi(t) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^t e^{-s^2} ds$$

## Croissance d'une population

TABLE I  
Growth of a Bacterial Colony, according to H. G. THORNTON

Age in days	Area in square centimetres				
	Observed	Computed			
		(I)	(II)	(III)	(IV)
0	0.24	0.25	0.07	0.57	0.37
1	2.78	2.03	1.86	2.82	2.51
2	13.53	13.08	13.82	13.36	13.62
3	36.30	37.05	36.06	36.60	36.30
4	47.50	47.39	47.70	47.14	47.42
5	49.40	49.02	49.40	49.40	49.55

Explanation:

$$(I) \ y = \frac{0.2524}{e^{-2.128t} + 0.005125}$$

computed by LOTKA (p. 70), and reproduced by KOSTITZIN.

$$(II) \ y = 24.735 \{ 1 + \Phi(0.844(x - 2.49)) \}, \text{ see formula (4),}$$

$$(III) \ y = 49.966 \frac{2}{\pi} \arctg 10^{0.7(x-2.5)}, \quad \text{ " " (3),}$$

$$(IV) \ y = \frac{49.9237}{1 + e^{-1.96(x-2.5)}}.$$

## Croissance d'une population

TABLE 2  
List of Errors corresponding to Table 1

Days	(I)	(II)	(III)	(IV)
0	+ 0.01	- 0.17	+ 0.33	+ 0.13
1	- 0.75	- 0.92	+ 0.04	- 0.27
2	- 0.45	+ 0.29	- 0.17	+ 0.09
3	+ 0.75	- 0.24	+ 0.30	$\pm$ 0.00
4	- 0.11	+ 0.20	- 0.36	- 0.08
5	- 0.38	$\pm$ 0.00	$\pm$ 0.00	+ 0.15
Sum of Errors	- 0.93	- 0.84	+ 0.14	+ 0.02
Sum of Errors ignoring signs	2.45	1.82	1.20	0.72
Sum of squares of Errors	1.4841	1.0568	0.3590	0.1268
Maximum Error	0.75	0.92	0.36	0.27

## Autre modèle même équation

Nous avons “justifié” l’équation différentielle logistique par un mécanisme de “rétro-action” de la population sur l’environnement. Pour que ces mots aient un sens il faut la présence de deux entités bien distinctes : la *population* et l’*environnement*. L’environnement pouvant être réduit à une entité très simple comme l’espace (compétition pour l’espace) ou un substrat (compétition pour un substrat en micro biologie). De ces deux entités a émergé une terminologie :

- Le taux de croissance “intrinsèque” (le coefficient de  $x$  dans le modèle)
- La “capacité de charge” du milieu (le  $K$  du modèle écrit  $x' = rx(1 - x/K)$ ).

En d’autres termes nous avons d’une part une équation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

et, d’autre part, une *interprétation* de  $r$  et de  $K$ . Nous allons voir qu’une autre interprétation est possible. Ceci montre qu’un modèle ce n’est pas uniquement une équation mais :

**Modèle = Equation + Interprétation**

## Autre modèle même équation

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - l * e * x(t) * x(t)$$

Ressources non limitantes  
Taux de croissance constant

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t)$$

La rencontre de deux  
individus  
est "musclée"

coef. de létalité

$$-l * e * x(t) * x(t)$$

taux de rencontre

## Autre modèle même équation

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - l * e * x(t) * x(t)$$

$$l * e = \alpha$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - \alpha * x^2(t) \quad \text{Modèle } (r - \alpha)$$

“Intrinsic growth rate”      Compétition densité dépendante





## Autre modèle même équation

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - l * e * x(t) * x(t)$$

$$l * e = \alpha$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - \alpha * x^2(t) \quad \text{Modèle } (r - \alpha)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) * \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

Modèle  $(r - K)$

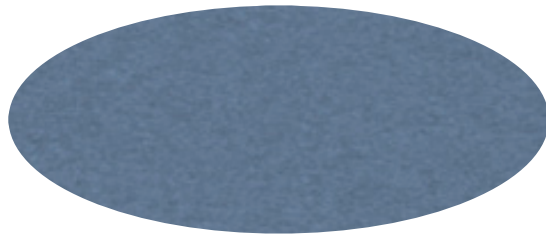
Mathématiquement ces deux modèles sont identiques mais pas du point de vue de la dynamique des populations. Le second est adapté à une ressource limitée, le premier à la compétition intraspécifique.

## Le paradoxe des deux sites

Nous considérons deux sites différents de surface  $S_1$  et  $S_2$  sur lesquels croissent deux populations identiques, nous supposons que la ressource limitante est l'espace et que sur chaque site on a une croissance logistique. Si on identifie la taille de la population  $x_1(t)$  et  $x_2(t)$  à la surface occupée la capacité de charge des deux îles considérées comme un tout est  $S_1 + S_2$ . On va "démontrer" que si les deux populations ont la capacité de migrer entre les deux îles alors la population totale  $x_1(t) + x_2(t)$  va tendre vers une limite :

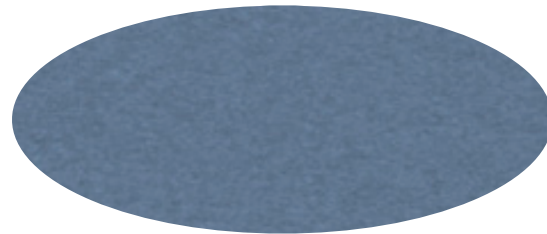
$$x_1^* + x_2^* > S_1 + S_2$$

ce qui est évidemment impossible. Nous allons voir où réside ce paradoxe.



$S_1$

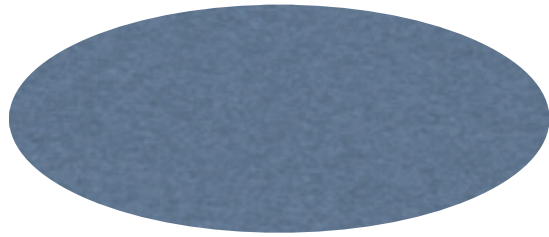
$$\frac{dx_1(t)}{dt} = \rho * x_1(t) * (S_1 - x(t))$$



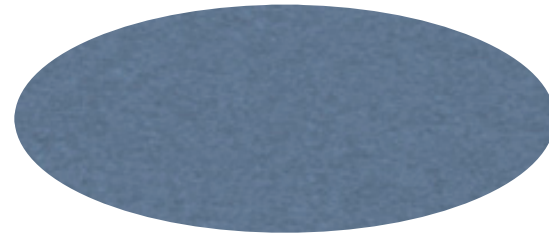
$S_2$

$$\frac{dx_2(t)}{dt} = \rho * x_2(t) * (S_2 - x(t))$$

## Paradoxe des deux sites



$S_1$



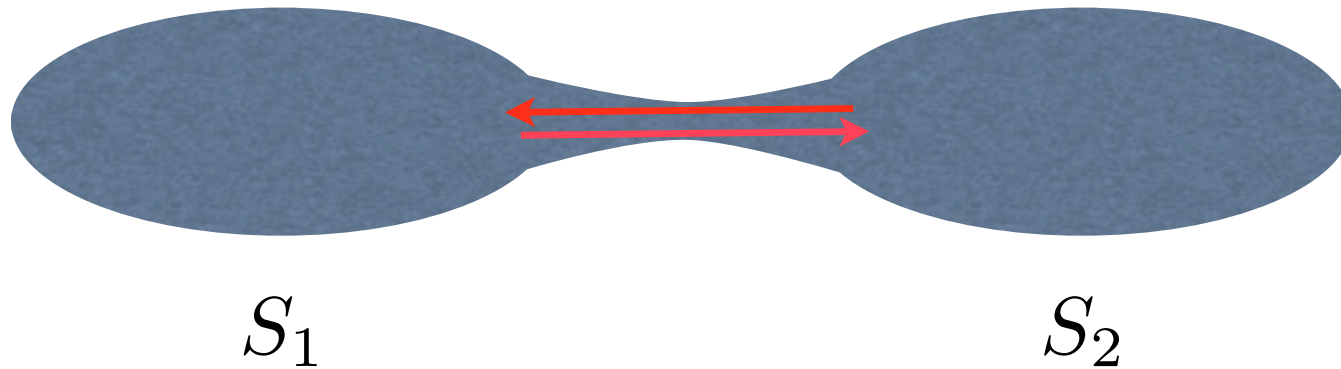
$S_2$

$$\frac{dx_1(t)}{dt} = \rho * x_1(t) * (S_1 - x(t))$$

$$\frac{dx_2(t)}{dt} = \rho * x_2(t) * (S_2 - x(t))$$

**Sans migration**

## Paradoxe des deux sites



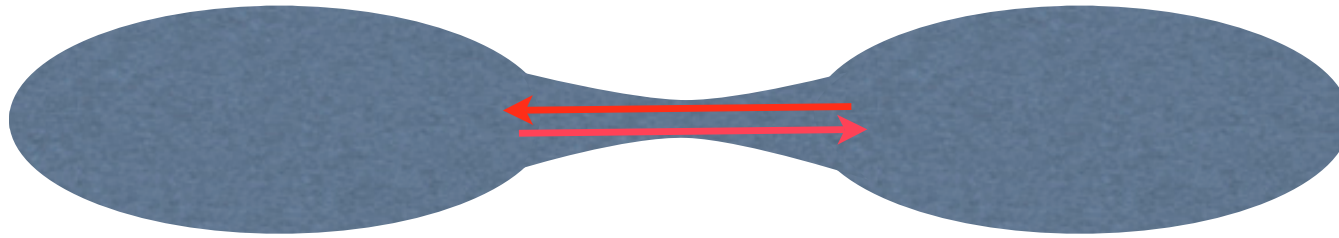
$$\frac{dx_1(t)}{dt} = \rho * x_1(t) * (S_1 - x(t)) + \beta * (x_2 - x_1)$$

$$\frac{dx_2(t)}{dt} = \rho * x_2(t) * (S_2 - x(t)) + \beta * (x_1 - x_2)$$

**Avec migration**

## Paradoxe des deux sites

Equilibre avec  $S_1 \neq S_2$



$S_1$

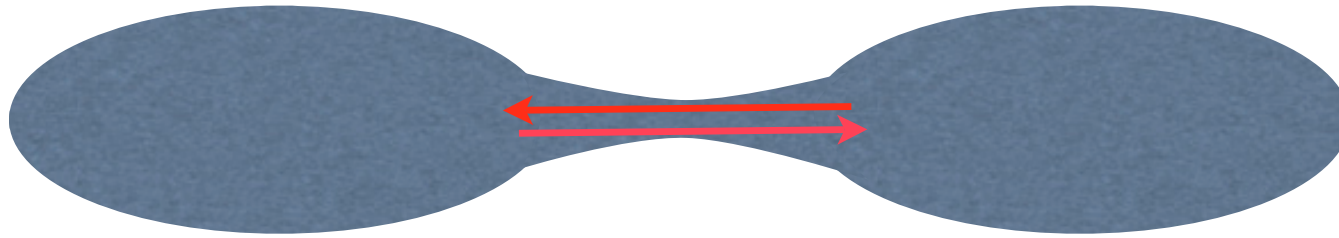
$S_2$

$$\begin{aligned} 0 &= \rho * x_1^* * (S_1 - x_1^*) + \beta * (x_2^* - x_1^*) \\ 0 &= \rho * x_2^* * (S_2 - x_2^*) + \beta * (x_1^* - x_2^*) \end{aligned}$$

On a forcément :  $x_1^* \neq x_2^*$

## Paradoxe des deux sites

$$S_1 \neq S_2 \quad x_1^* \neq x_2^*$$



$S_1$

$S_2$

$$0 = \rho * x_1^* * (S_1 - x_1^*) + \beta * (x_2^* - x_1^*)$$

$$0 = \rho * x_2^* * (S_2 - x_2^*) + \beta * (x_1^* - x_2^*)$$

$$0 = (S_1 - x_1^*) + \frac{\beta (x_2^* - x_1^*)}{\rho x_1}$$

$$0 = (S_2 - x_2^*) + \frac{\beta (x_1^* - x_2^*)}{\rho x_2}$$

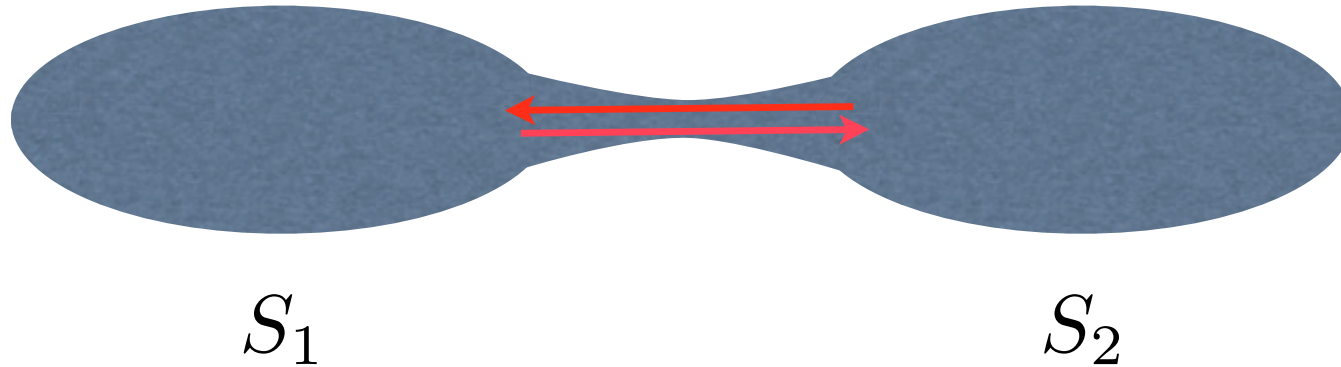
+

---


$$0 = (S_1 - x_1^*) + (S_2 - x_2^*) + \frac{\beta (x_2^* - x_1^*)}{\rho x_1} + \frac{\beta (x_1^* - x_2^*)}{\rho x_2}$$

## Paradoxe des deux sites

$$S_1 \neq S_2 \quad x_1^* \neq x_2^*$$



$$0 = (S_1 - x_1^*) + (S_2 - x_2^*) + \frac{\beta}{\rho} \frac{(x_2^* - x_1^*)}{x_1} + \frac{\beta}{\rho} \frac{(x_1^* - x_2^*)}{x_2}$$

$$x_1^* + x_2^* = S_1 + S_2 + \frac{\beta}{\rho} \left( \frac{x_2^*(x_2^* - x_1^*) + x_1^*(x_1^* - x_2^*)}{x_1 * x_2} \right)$$

$$x_1^* + x_2^* = S_1 + S_2 + \frac{\beta}{\rho} \frac{(x_2^* - x_1^*)^2}{x_1 * x_2} > 0$$

## Paradoxe des deux sites

Si la ressource est le facteur limitant

$$x(t + dt) = x(t) + dt * \rho * x(t) * s(t)$$

$$s(t + dt) = s(t) - dt * \rho * x(t) * s(t)$$

$$\begin{array}{l} \frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * s(t) \quad x(t) > 0 \\ + \quad \frac{ds(t)}{dt} = -\rho * x(t) * s(t) \quad s(t) > 0 \end{array}$$

---

$$\frac{d(x(t) + s(t))}{dt} = 0$$

$$x(t) + s(t) = x(0) + s(0) = M$$



## Paradoxe des deux sites

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * s(t) \quad x(t) > 0 \quad s(t) > 0$$

$$x(t) + s(t) = x(0) + s(0) = M$$



**Inoculum**  $\approx 0$       **Substrat initial**  $= S$

$$s(t) = S - x(t) \quad s(t) > 0 \rightarrow x(t) < S$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * (S - x(t)) \quad 0 < x(t) < S$$

## Paradoxe des deux sites

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * s(t) \quad x(t) > 0 \quad s(t) > 0$$

$$x(t) + s(t) = x(0) + s(0) = S$$



Population initiale

Surface libre initiale

$$s(t) = S - x(t) \quad s(t) > 0 \rightarrow x(t) < S$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * (S - x(t)) \quad 0 < x(t) < S$$

## Paradoxe des deux sites

Lorsque la logistique prétend représenter une croissance limitée par une ressource la “véritable” modèle n’est pas comme on l’écrit sans précaution :

$$x' = \rho \cdot x \cdot (S - x)$$

mais bien :

$$x' = \rho \cdot x \cdot (S - x) \text{ et } 0 < x < S$$

et alors on ne peut plus exprimer le paradoxe des deux îles.

Mais, si la logistique prétend modéliser la présence d’une interférence entre les individus alors il n’y a plus de paradoxe, comme le montre le prochain “transparent”, mais il n’est plus question de “capacité de charge”.

## Paradoxe des deux sites

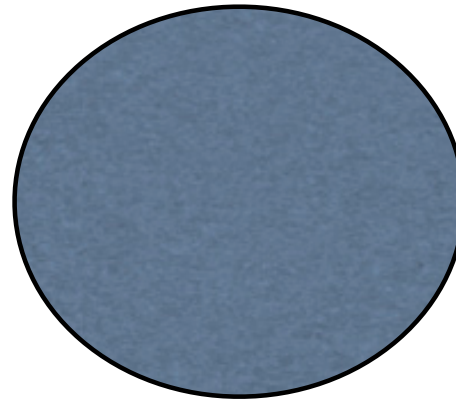
$$\frac{dx(t)}{dt} = p * x(t) * s(t) \quad x(t) > 0 \quad s(t) > 0$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - \alpha * x^2(t)$$

Pas de limitation sur x



$$r \gg 0$$




$$r = 0 \text{ où } r \approx 0$$

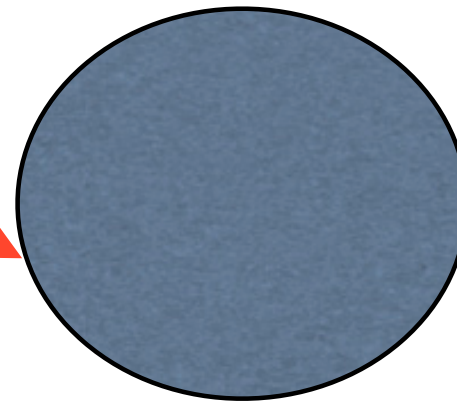
## Paradoxe des deux sites

$$\frac{dx(t)}{dt} = p * x(t) * s(t) \quad x(t) > 0 \quad s(t) > 0$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - \alpha * x^2(t)$$

Pas de limitation sur x

  
 $r \gg 0$



$r = 0$  où  $r \approx 0$

## Difficultés d'interprétation

$$\frac{dx(t)}{dt} = \rho * x(t) * (S - x(t))$$

~~“Intrinsic growth rate”~~

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) - \alpha * x^2(t)$$

~~“Carrying Capacity”~~

$$\frac{dx(t)}{dt} = r * x(t) * \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

Taux de croissance initial  
(x petit (condition initiale))

$$\rho * S \quad ; \quad r \quad ; \quad r$$

Population à l'équilibre  
(t grand)

$$S \quad ; \quad \frac{r}{\alpha} \quad ; \quad K$$

Bibliographie  
**Mémoire historique**

Verhulst 1844 et 1846

*Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population*  
(mémoires Acad. Royale de Belgique)

RECHERCHES MATHÉMATIQUES  
SUR LA  
**LOI D'ACCROISSEMENT DE LA POPULATION,**  
PAR  
P.-F. VERHULST,  
MEMBRE DE L'ACADÉMIE, PROFESSEUR D'ANALYSE A L'ÉCOLE MILITAIRE DE BELGIQUE.  
  
(Lu à la séance du 30 novembre 1844).

## Bibliographie

# Ajustement de la logistique à des expériences de laboratoire

### THE GROWTH OF POPULATIONS

BY RAYMOND PEARL

[1927]

Introduced by

LAWRENCE SLOBODKIN

*Department of Ecology and Evolution, State University of New York,  
Stony Brook, New York 11794*



## Bibliographie

### Ajustement de la logistique à des expériences de laboratoire : Etude de Feller

Acta Biotheoretica

1940, Volume 5, Issue 2, pp 51-66

ON THE LOGISTIC LAW OF GROWTH AND ITS  
EMPIRICAL VERIFICATIONS IN BIOLOGY

by

WILLY FELLER

(Dpt of Mathematics, Brown Univ., Providence, R. I.)

(Received 1. V. 1939)

---

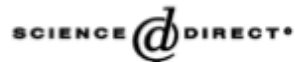
# Bibliographie

## Synthèse des questions soulevées 2005

---



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)



Ecological Modelling 185 (2005) 147–151

ECOLOGICAL  
MODELLING

[www.elsevier.com/locate/ecolmodel](http://www.elsevier.com/locate/ecolmodel)

Short communication

### Paradoxes in the logistic equation?

Jean-Pierre Gabriel<sup>a</sup>, Francis Saucy<sup>b</sup>, Louis-Félix Bersier<sup>c,d,\*</sup>

<sup>a</sup> *Department of Mathematics, University of Fribourg, ch. du Musée 23, CH-1700 Fribourg, Switzerland*

<sup>b</sup> *Rue des Châteaux 49, CH-1633 Vuippens, Switzerland*

<sup>c</sup> *Zoological Institute, University of Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, C.P. 2, CH-2007 Neuchâtel, Switzerland*

<sup>d</sup> *Department of Mathematics, Swiss Federal Institute of Technology, CH-1015 Lausanne, Switzerland*

Received 3 February 2004; received in revised form 8 September 2004; accepted 6 October 2004

---

#### Abstract

Levins and Ginzburg raised two paradoxes concerning the logistic equation of population growth. None of them received a satisfactory answer within the frame of the original equation. Here, we propose solutions to both paradoxes.

© 2004 Elsevier B.V. All rights reserved.

*Keywords:* Logistic model; Population dynamic; Population regulation; Verhulst equation

---

## Bibliographie

Le titre est explicite. Noter la date récente

*Evolutionary Ecology Research*, 2012, **14**: 627–665

---

**The struggle for existence: how the notion of carrying capacity,  $K$ , obscures the links between demography, Darwinian evolution, and speciation**

James Mallet

*Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA and Department of Genetics, Evolution and Environment, University College London, London, UK*

---

# Bibliographie

Theoretical Population Biology 106 (2015) 45–59



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

## Theoretical Population Biology

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/tpb](http://www.elsevier.com/locate/tpb)



### Is dispersal always beneficial to carrying capacity? New insights from the multi-patch logistic equation



Roger Arditi<sup>a,d,\*</sup>, Claude Lobry<sup>b,e</sup>, Tewfik Sari<sup>c,f</sup>

<sup>a</sup> University of Fribourg, Department of Biology, Chemin du Musée 10, 1700 Fribourg, Switzerland

<sup>b</sup> INRA, INRIA, Projet Modemic, UMR Mistea, 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 2, France

<sup>c</sup> IRSTEA, UMR Itap, 361 rue Jean-François Breton, 34196 Montpellier Cedex 5, France

<sup>d</sup> Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Institute of Ecology and Environmental Sciences (iEES-Paris), 75252 Paris Cedex 5, France

<sup>e</sup> Université de Nice-Sophia-Antipolis, France

<sup>f</sup> Université de Haute Alsace, LMIA, 4 rue des Frères Lumière, 68093 Mulhouse Cedex, France

## Bibliographie

