

La relation *Ressource - Consommateur*

II - GAUSE

Claude Lobry,
Université de Nice et MODEMIC
Octobre 2016

Modèles de Lotka-Volterra et Gause

Nous avons déjà rencontré le modèle de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - \frac{1}{Y}\mu xy \\ \frac{dy}{dt} = \mu xy - my \end{cases} \quad (1)$$

Dans ce modèle la ressource isolée x a une croissance exponentielle alors que le consommateur isolé a une décroissance exponentielle. L'interaction entre la ressource et le consommateur se traduit par les termes $-\frac{1}{Y}\mu xy$ (prélèvement) et $+\mu xy$ (croissance), la constante Y étant le rendement. Les solutions de ce système sont des solutions périodiques qui entourent l'équilibre ($x^* = \frac{m}{\mu}, y^* = Y \frac{r}{\mu}$).

Ce modèle a été conçu indépendamment par Lotka et Volterra autour des années 1920-1925. Il présente deux défauts importants :

- Le taux de prélèvement de la ressource est linéaire en x , donc tend vers l'infini ce qui n'est pas réaliste.
- Le modèle n'est raisonnable que près de l'équilibre. Une solution dont la condition initiale est de l'ordre d'un dixième des valeurs de l'équilibre pourra prendre aussi bien en x qu'en y des valeurs extrêmement petites (c'est le phénomène que constatait Wikipedia sous le nom "atto fox").

Nous examinerons de près ce modèle.

Peu de temps après le biologiste Russe G. F. Gause inspiré par des observations expérimentales a proposé un modèle dans lequel le taux de prélèvement est borné et où la ressource bénéficie d'un "effet refuge" : en dessous d'un certain seuil le consommateur ne peut plus atteindre la ressource (qui se cache). Nous verrons que ce modèle a de bien meilleures propriétés. Curieusement il n'a pas eu de succès et ce n'est que près de vingt ans plus tard que s'est imposé le modèle de Rosenzweig -McArthur (qui fait l'objet du cours suivant) comme successeur de Lotka-Volterra. C'est peut être parce que en raison d'un seuil le second membre du système n'était pas continu et que les équations différentielles à *second membre discontinu* n'étaient pas considérés par les mathématiciens de cette époque. Cette objection n'a plus lieu d'être et ce modèle a été reconsidéré récemment (2011) par V. Krivan à la lumière de la théorie des équations différentielles discontinues de Filippov. C'est ce traitement de Krivan que nous proposons dans ce cours.

Interaction Ressource-Consommateur

Ressource : Biotique ou abiotique

$x(t)$ = “quantité” de ressource à l’instant t

Dynamique de la Ressource seule

$$x(t + dt) = x(t) + dt \cdot f(x(t))$$

- $x(t + dt) = x(t) + dt \cdot r \cdot x(t)$ Croissance exponentielle
- $x(t + dt) = x(t) + dt \cdot r(x(t)) \cdot x(t)$ “Type logistique”
- $s(t + dt) = s(t) + dt \cdot D \cdot S_{in}$ Apport constant en substrat

On définit quel type de dynamique est susceptible d’avoir la ressource

Interaction Ressource-Consommateur

Dynamique du consommateur

$$y(t) + dt = y(t) + dt \cdot (+ \text{“natalité”} - \text{“mortalité”})$$

- “natalité” = “taux de natalité” $\cdot y(t)$
- “mortalité” = “taux de mortalité” $\cdot y(t)$

- “taux de natalité” = $\mu(x(t), y(t))$
- “taux de mortalité” = $\nu(y(t))$

On explicite la dynamique du consommateur en termes de “taux” de natalité et “taux de mortalité”

Interaction Ressource-Consommateur

Interaction

$$x(t + dt) = x(t) + dt \cdot f(x(t)) - dt \cdot c(x(t), y(t)) \cdot y(t)$$

$$y(t + dt) = y(t) + dt \cdot \mu(x(t), y(t)) \cdot y(t) - dt \cdot \nu(y(t)) \cdot y(t)$$

Une hypothèse forte :

$$\mu(x(t), y(t)) = Y \cdot c(x(t), y(t))$$

Proportionnalité entre ce qui est consommé et l'accroissement de la population de consommateurs

On peut toujours en faisant un choix convenable des unités se ramener à un rendement égal à 1

Interaction Ressource-Consommateur

$$x(t + dt) = x(t) + dt \cdot \left(f(x(t)) - \frac{1}{Y} \mu(x(t), y(t)) \cdot y(t) \right)$$

$$y(t + dt) = y(t) + dt \cdot \left(\mu(x(t), y(t)) \cdot y(t) - \nu(y(t)) \cdot y(t) \right)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t)) - \frac{1}{Y} \mu(x(t), y(t)) \cdot y(t)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = \mu(x(t), y(t)) \cdot y(t) - \nu(y(t)) \cdot y(t)$$

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y} \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

On met les deux équations ensemble. On passe à la limite sur "dt" tendant vers 0. On obtient le système différentiel.

Interaction Ressource-Consommateur

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y} \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

Modèle canonique

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y} \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

C'est le modèle le plus général qui respecte l'idée d'une consommation de ressource qui se "transforme" en de la biomasse
Tous les modèles classiques que nous allons décrire dans ce cours : Lotka-Volterra, Gause (revu par Krivan)
Rosenzweig-McArthur, Arditi Ginzburg, sont des cas particuliers.

Interaction Ressource-Consommateur

$$\dot{x} = -\frac{1}{Y}\mu(x, y) \cdot y$$
$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y}\mu(x, y) \cdot y$$
$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

Terminologie

- “Réponse fonctionnelle”
- “Réponse numérique”

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y}\mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

Le plus simple possible

$$f(x) = a \cdot x$$

$$\frac{1}{Y}\mu(x, y) = b \cdot x \cdot y$$

$$\mu(x, y) = c \cdot x \cdot y$$

$$\nu(x, y) = c \cdot y$$

$$\dot{x} = a \cdot x - b \cdot x \cdot y$$

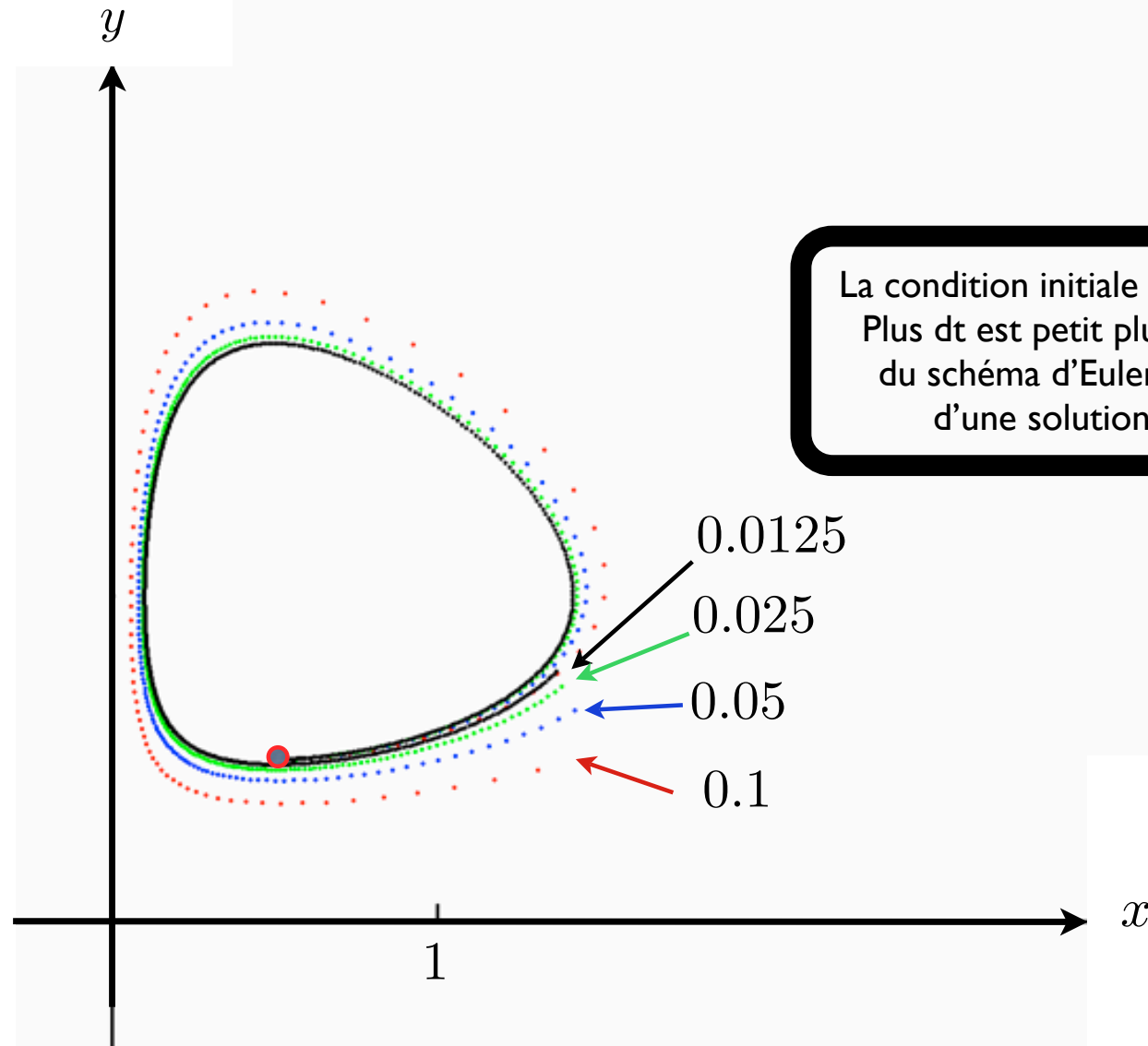
$$\dot{y} = c \cdot x \cdot y - d \cdot y$$

$$\dot{x} = ax - bxy = x(a - by)$$

$$\dot{y} = cxy - dy = y(c - dx)$$

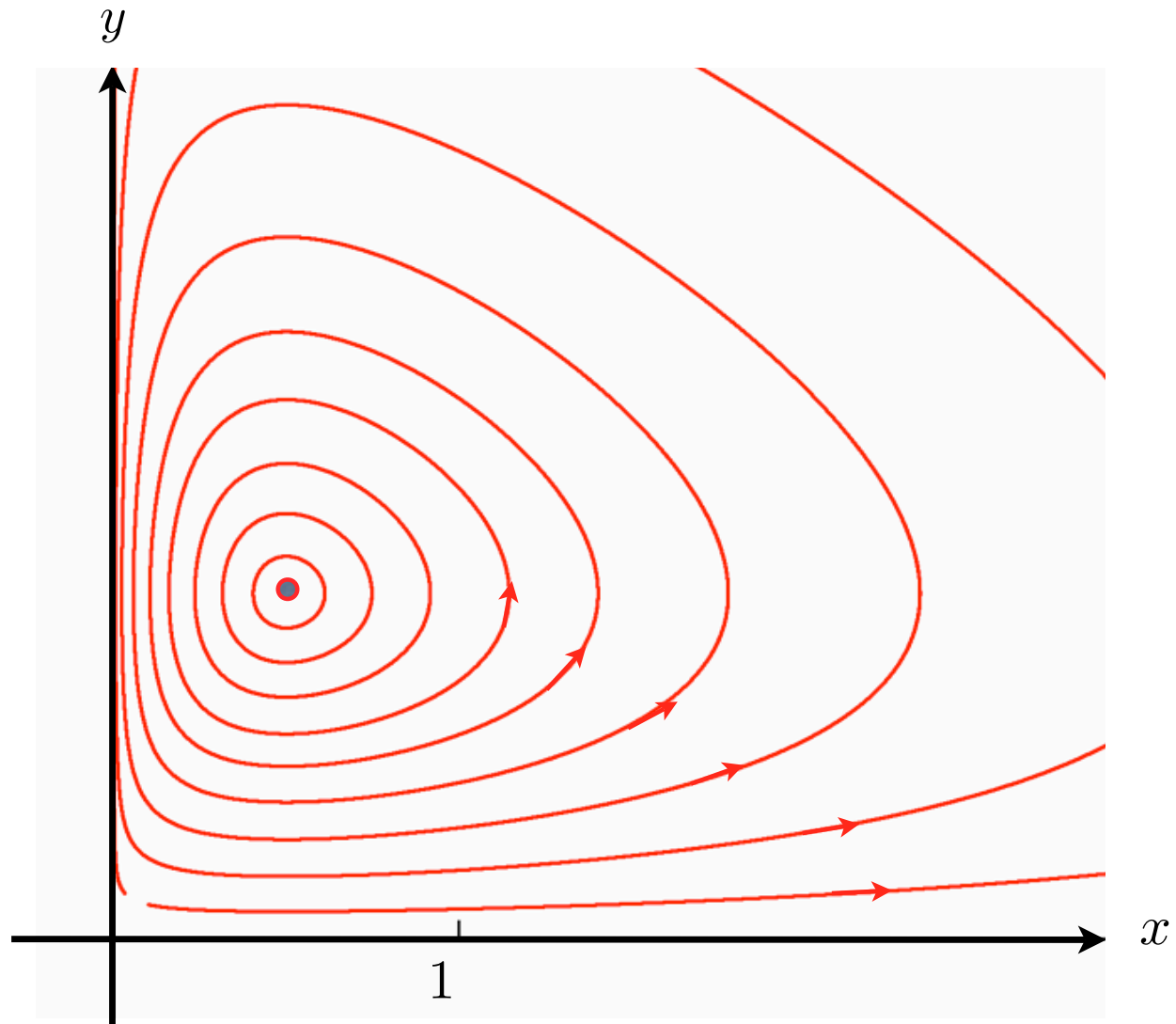
On choisit les fonctions les plus simples possible : croissance exponentielle de la ressource, décroissance exponentielle du consommateur, réponse fonctionnelle linéaire.

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



La condition initiale est le point rouge.
Plus dt est petit plus les simulations
du schéma d'Euler se rapprochent
d'une solution périodique.

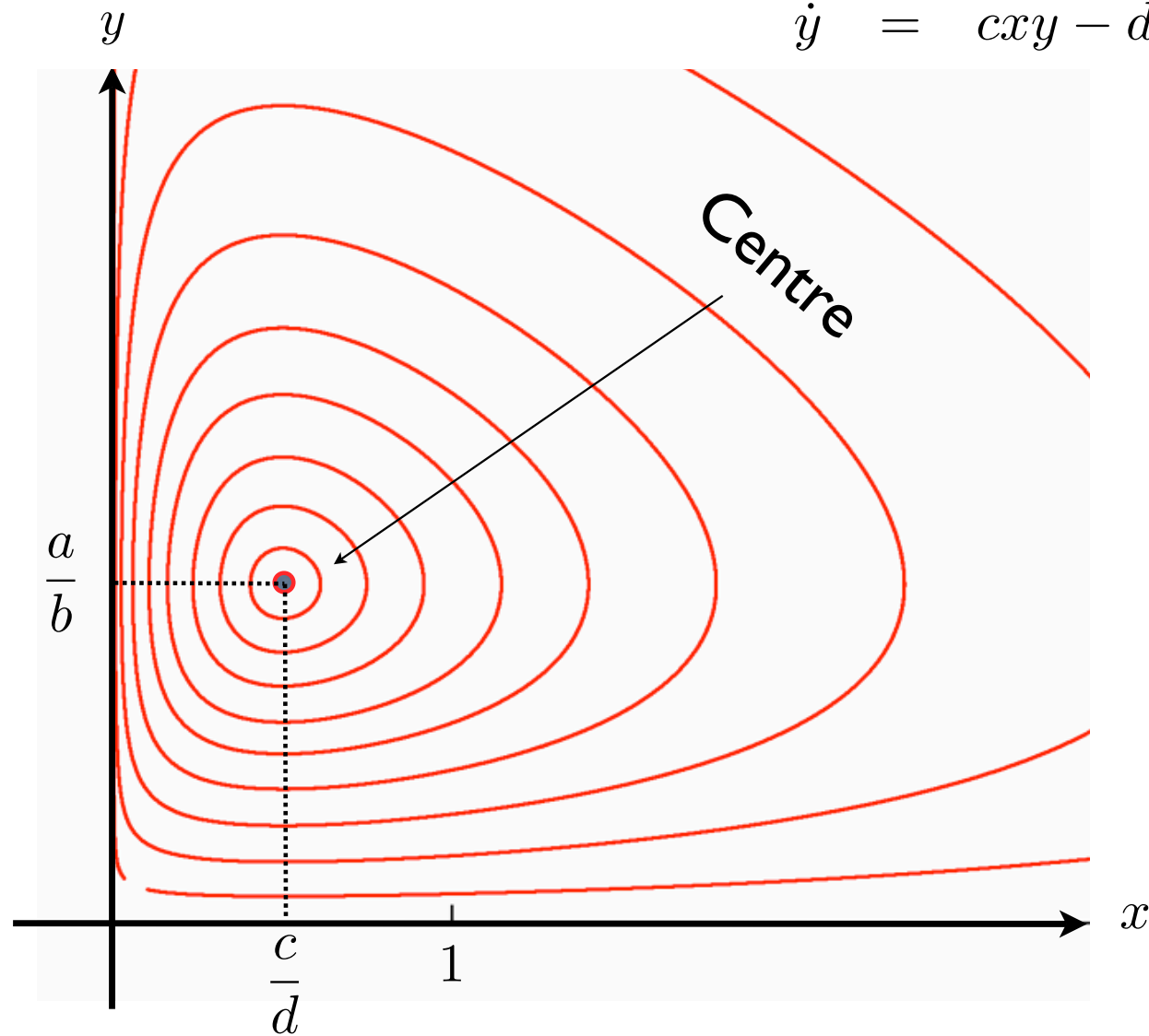
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



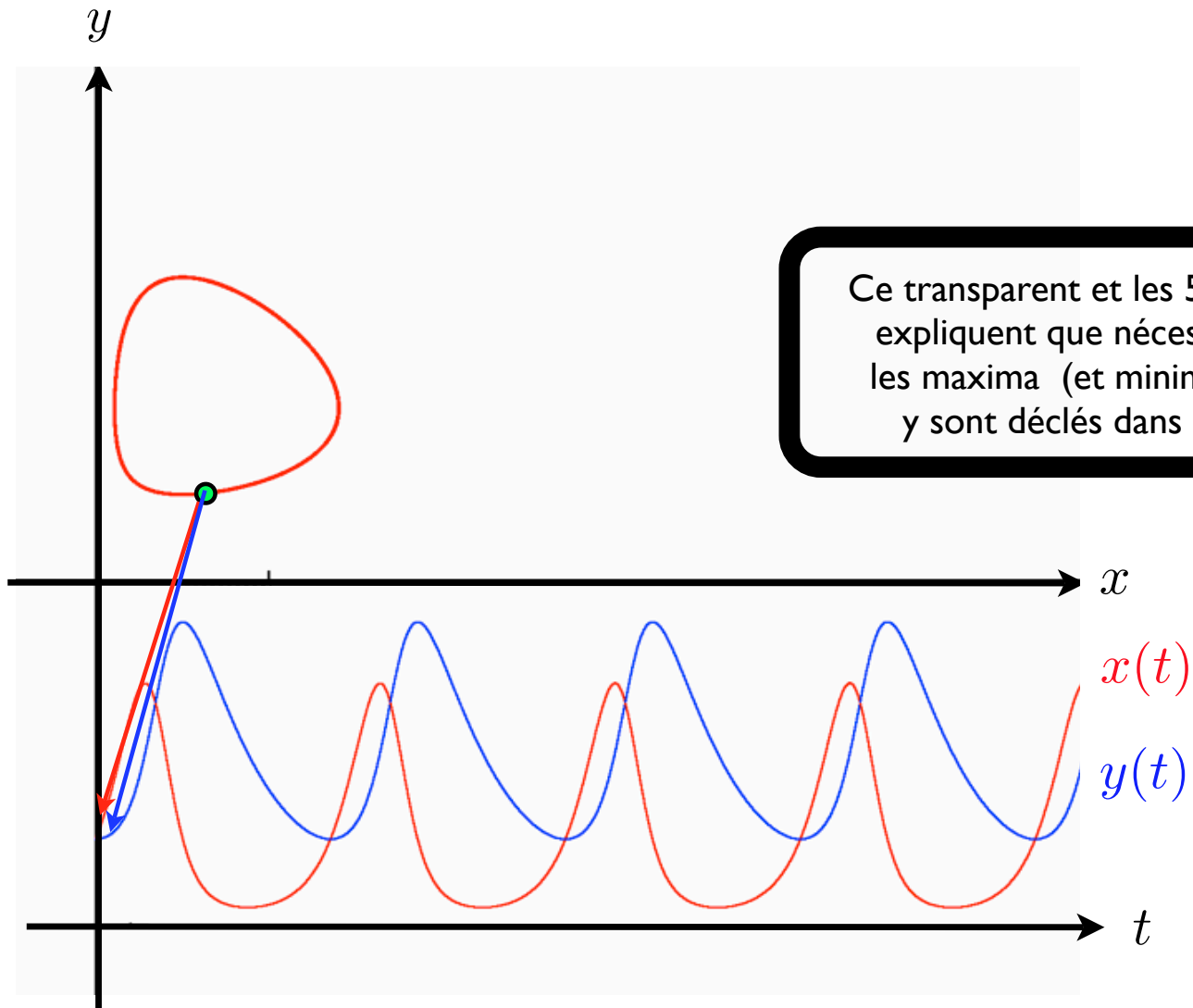
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

$$\dot{x} = ax - bxy = x(a - by)$$

$$\dot{y} = cxy - dy = y(c - dx)$$

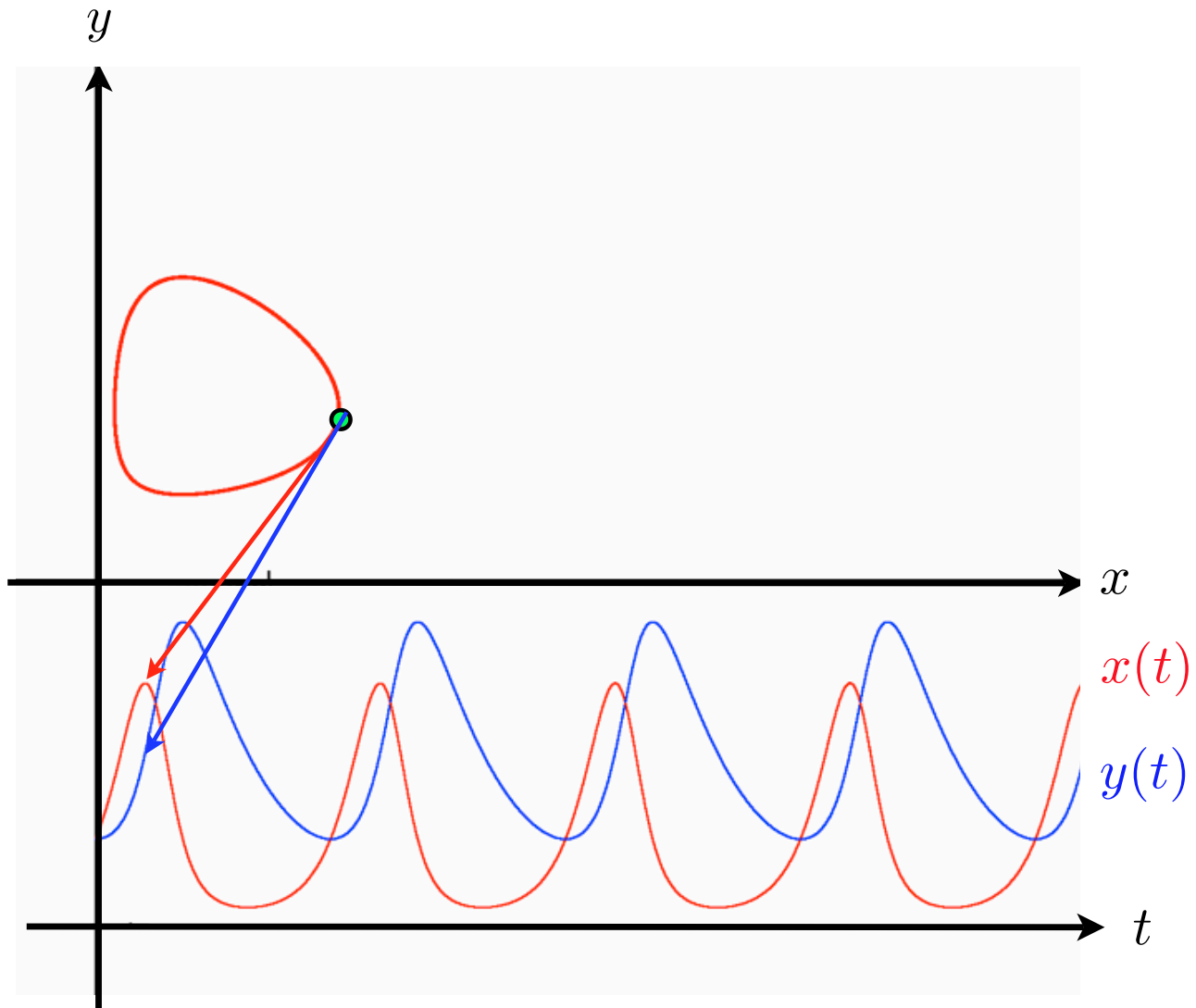


Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

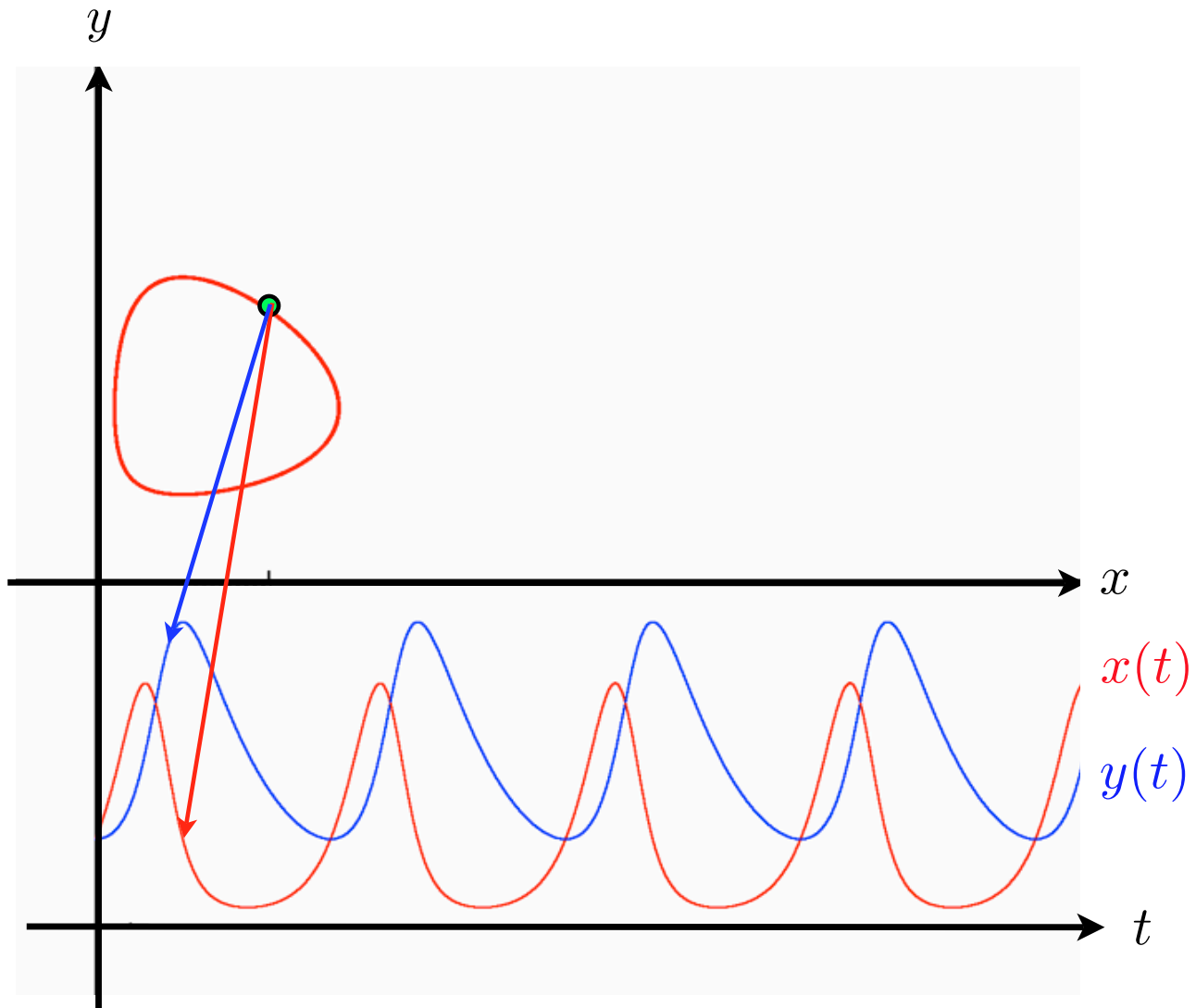


Ce transparent et les 5 qui suivent expliquent que nécessairement les maxima (et minima) de x et y sont décalés dans le temps

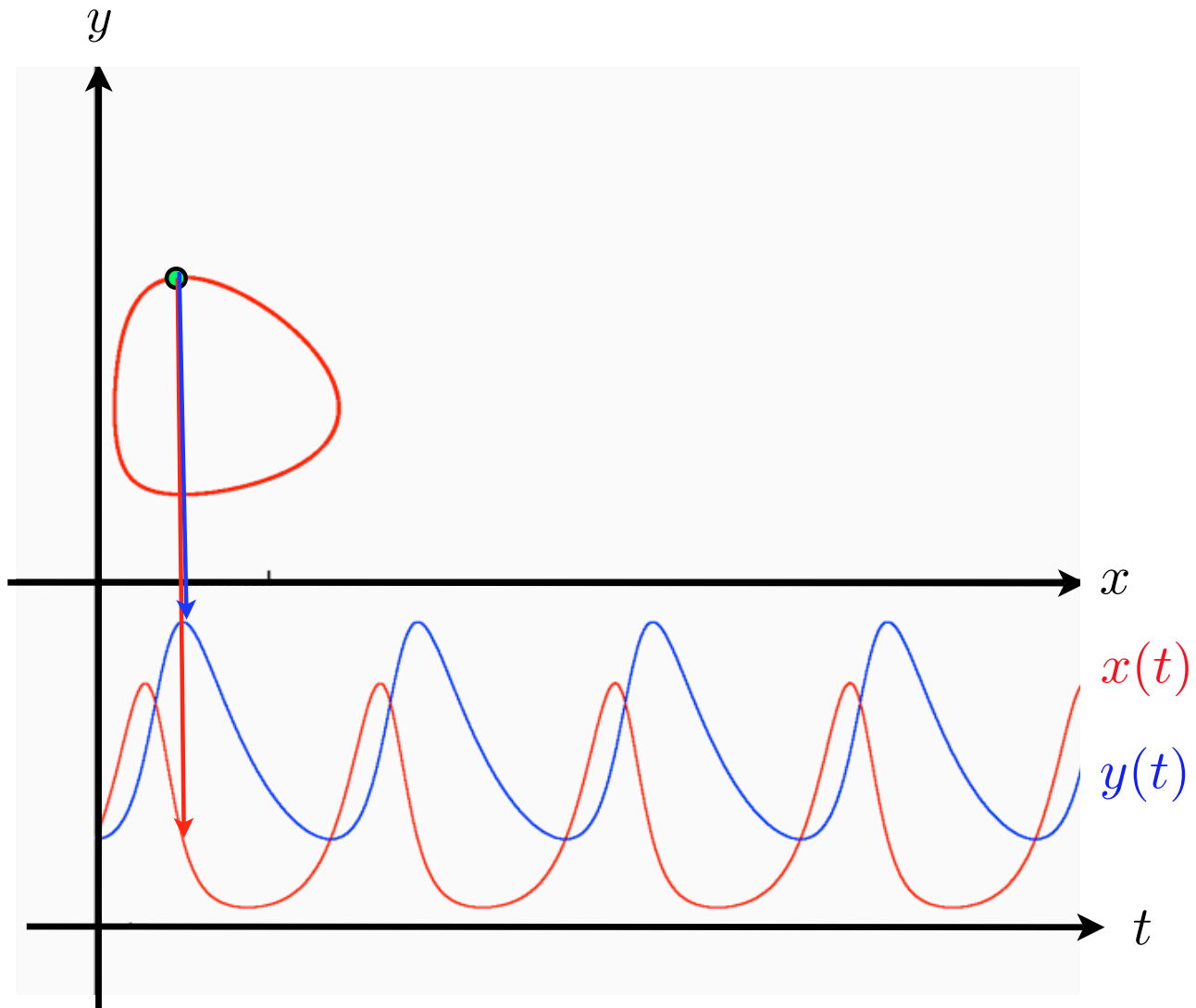
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



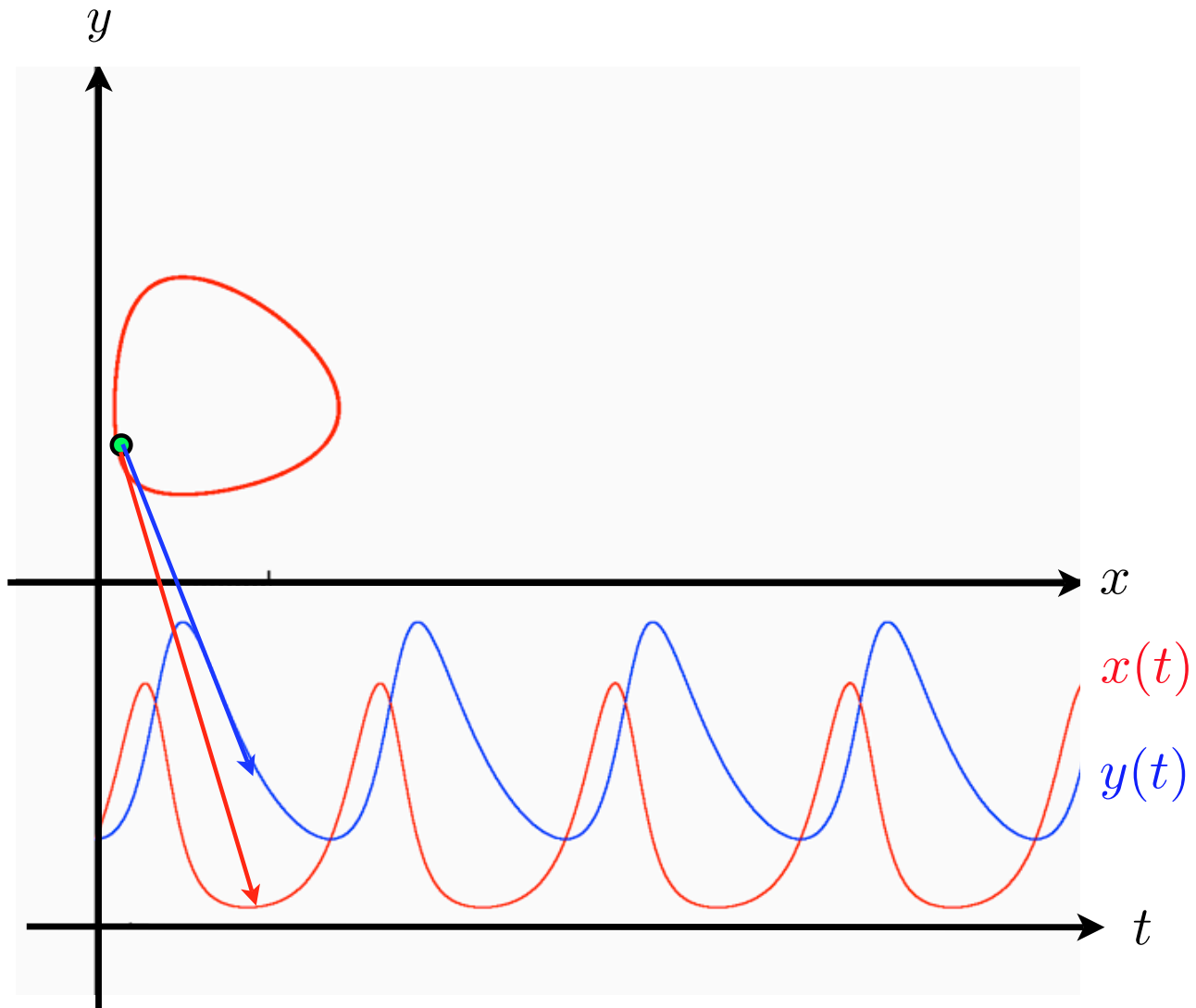
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



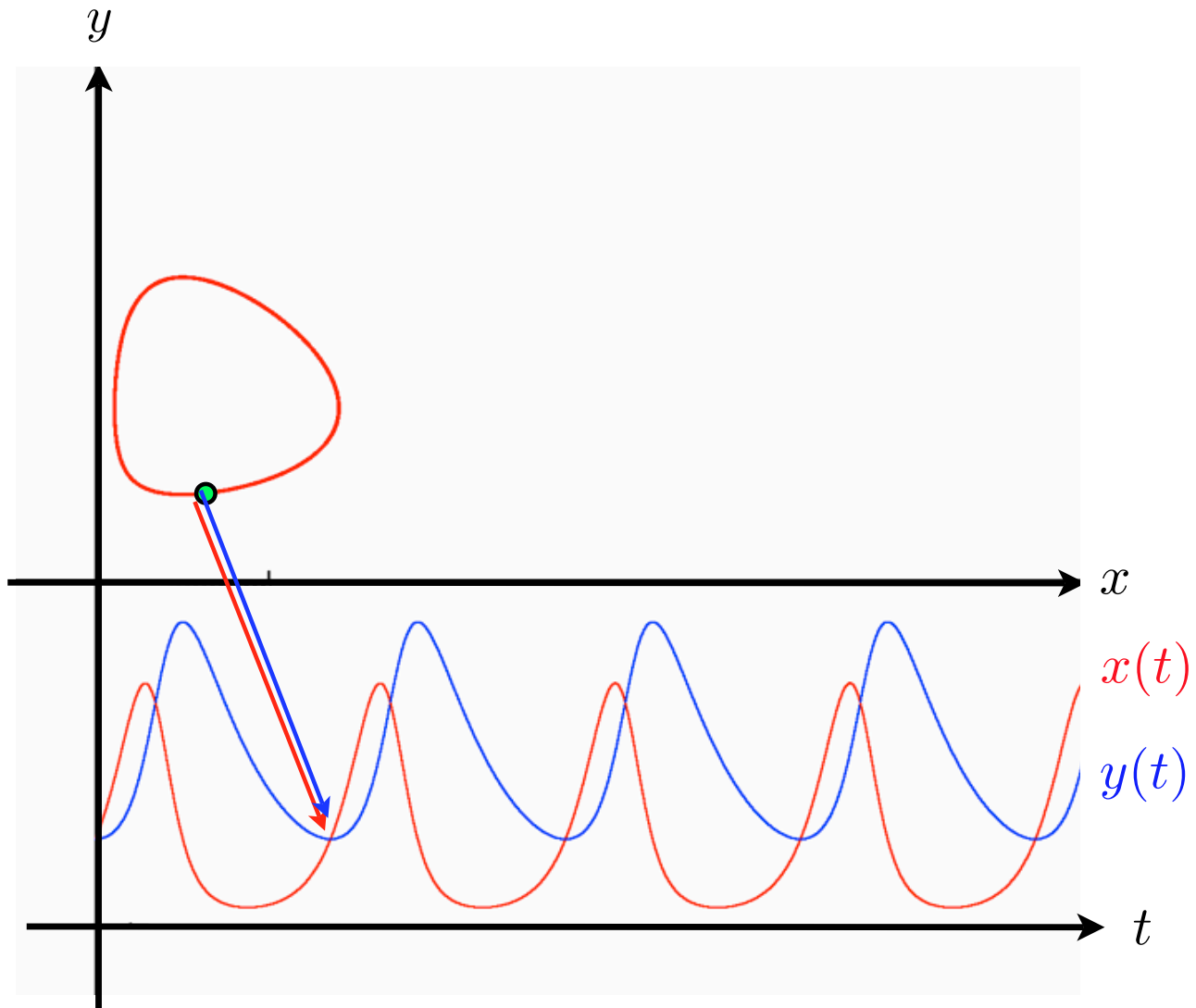
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra



Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

*ANALYTICAL NOTE ON CERTAIN RHYTHMIC RELATIONS IN
ORGANIC SYSTEMS*

BY ALFRED J. LOTKA

BROOKLYN, N. Y.

Communicated by R. Pearl, May 20, 1920

Les 2 transparents qui suivent :
La mise en équation
de Lotka

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

ANALYTICAL NOTE ON CERTAIN RHYTHMIC RELATIONS IN ORGANIC SYSTEMS

BY ALFRED J. LOTKA

BROOKLYN, N. Y.

Communicated by R. Pearl, May 20, 1920

We now proceed to consider a simple special case, as follows:

The system comprises

1. A species of organism S_1 , a plant species, say, deriving its nourishment from a source presented in such large excess that the mass of the source may be considered constant during the period of time with which we are concerned.

2. A species S_2 , for example a herbivorous animal species, feeding on S_1 .

In this case we have the following obvious relations

$$\left. \begin{array}{l} \text{Rate of in-} \\ \text{crease of } X_1 \\ \text{per unit of} \\ \text{time} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{Mass of newly} \\ \text{formed } S_1 \text{ per} \\ \text{unit of time} \end{array} \right\} - \left. \begin{array}{l} \text{Mass of } S_1 \\ \text{destroyed by} \\ S_2 \text{ per unit of} \\ \text{time} \end{array} \right\} - \left. \begin{array}{l} \text{Other dead} \\ \text{or excretory} \\ \text{matter elimi-} \\ \text{nated from } S_1 \\ \text{per unit of} \\ \text{time} \end{array} \right\} \quad (3)$$

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

$$\left. \begin{array}{l} \text{Rate of in-} \\ \text{crease of } X_2 \\ \text{per unit of} \\ \text{time} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{Mass of newly} \\ \text{formed } S_2 \text{ per} \\ \text{unit of time} \\ \text{(derived from} \\ S_1 \text{ as food in-} \\ \text{gested)} \end{array} \right\} - \left. \begin{array}{l} \text{Mass of } S_2 \\ \text{destroyed or} \\ \text{eliminated per} \\ \text{unit of time} \end{array} \right\}$$

Or, in analytical symbols,

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= A'_1 X_1 - B_1 X_1 X_2 - A''_1 X_1 \\ &= (A'_1 - A''_1) X_1 - B_1 X_1 X_2 \\ &= A_1 X_1 - B_1 X_1 X_2 \\ &= X_1 (A_1 - B_1 X_2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{dX_2}{dt} &= A_2 X_1 X_2 - B_2 X_2 \\ &= X_2 (A_2 X_1 - B_2) \end{aligned}$$

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together.

By

Professor **Vito Volterra**, Rome.

Translated by Miss Mary Evelyn Wells, Doctor of Mathematics.

¹) The complete work has been published by me in "Memorie della R. Accademia Nazionale dei Lincei", division on mathematical, physical and natural sciences, Series VI, vol. II, and in Memoria CXXXI, of R. Comitato Talassografico Italiano, with the title: *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. After the publication of this note I received word that in the study of parasites relative to malaria there existed the equations of Ross, and I learned that in the volume: *Elements of physical Biology*, New York 1925, Doctor Lotka had considered the case of two species developed by me in § 3 of part 1, arriving by other methods at the integral, to his diagram, and to the period of small oscillations. However the general laws obtained by me in this same section, the various cases developed in the other sections of the first part, as likewise all the other three parts of my Memoir, in which I consider the applications of the aforesaid laws and the cohabitation of n species in the hypothesis of conservative and dissipative associations, are new and treated for the first time.

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

§ 3. Association of two Species one of which feeds upon the other.

1. Let N_1 and N_2 be the numbers of individuals of the two species. Let $\epsilon_1 > 0$ represent the coefficient of increase which the first would have if the other did not exist. Let us suppose that the second would die out because of lack of food if it were alone; therefore let its coefficient of increase be negative and equal to $-\epsilon_2$ (ϵ_2 can be considered as a coefficient of decrease). If each of the two species were alone we should have

$$[7_1] \quad \frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1,$$

$$[7_2] \quad \frac{dN_2}{dt} = -\epsilon_2 N_2.$$

$$(A_1) \quad \frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1,$$

$$(A_2) \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2.$$

La mise en équation
deVolterra

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

$$r_1 = \frac{\epsilon_1}{K_2}, \quad r_2 = \frac{\epsilon_2}{K_1}.$$

Now let us pass to the integration of equations (A₁) and (A₂).

From (A₁) and (A₂) it follows that

$$[9] \quad \frac{d \frac{N_1}{K_1}}{dt} = \epsilon_1 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \frac{N_1}{K_1}, \quad \frac{d \frac{N_2}{K_2}}{dt} = -\epsilon_2 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \frac{N_2}{K_2},$$

whence, by placing

$$[10] \quad N_1 = K_1 n_1, \quad N_2 = K_2 n_2,$$

the preceding equations may be written

$$(A'_1) \quad \frac{dn_1}{dt} = \epsilon_1 (1 - n_2) n_1, \quad (A'_2) \quad \frac{dn_2}{dt} = -\epsilon_2 (1 - n_1) n_2.$$

Multiplying these equations respectively by ϵ_2 and ϵ_1 and adding we have

$$[11] \quad \frac{d}{dt} (\epsilon_2 n_1 + \epsilon_1 n_2) = \epsilon_1 \epsilon_2 (n_1 - n_2).$$

Multiplying them respectively by $\frac{\epsilon_2}{n_1}$ and $\frac{\epsilon_1}{n_2}$, and adding, we find

$$\frac{\epsilon_2}{n_1} \frac{dn_1}{dt} + \frac{\epsilon_1}{n_2} \frac{dn_2}{dt} = \epsilon_1 \epsilon_2 (n_1 - n_2),$$

that is to say

$$[12] \quad \frac{d}{dt} (\log n_1^{\epsilon_2} + \log n_2^{\epsilon_1}) = \epsilon_1 \epsilon_2 (n_1 - n_2).$$

Equating the first members of [11] and [12] there follows

$$\frac{d}{dt} (\epsilon_2 n_1 + \epsilon_1 n_2) = \frac{d}{dt} (\log n_1^{\epsilon_2} + \log n_2^{\epsilon_1}),$$

and integrating and passing from logarithms to numbers

$$n_1^{\epsilon_2} n_2^{\epsilon_1} = C e^{\epsilon_2 n_1 + \epsilon_1 n_2}$$

where C is a positive constant. Whence

La mise en évidence
de l'intégrale
première



Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

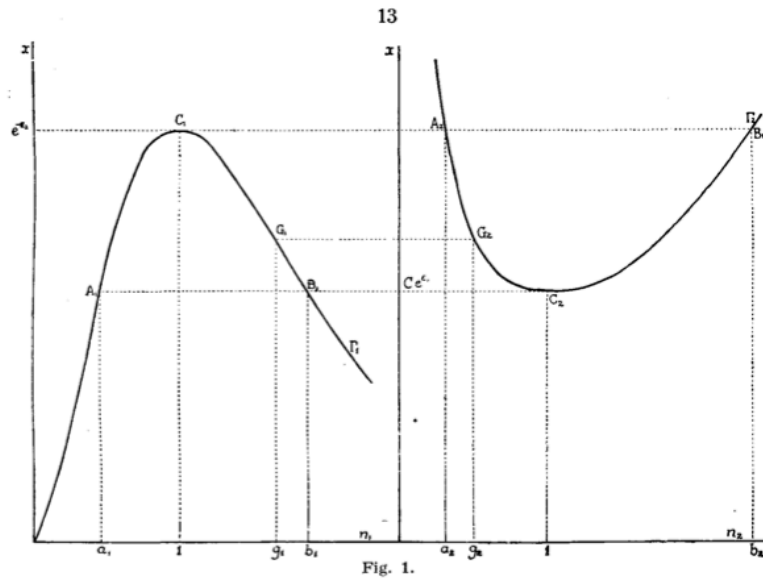


Fig. 1.

arranged the two curves as in fig. 1, with one axis of abscissas the continuation of the other, let us draw the normals to x from the vertices C_1 and C_2 and consider the sections $A_1C_1B_1$, $A_2C_2B_2$ of the two curves lying between these two parallels. Let $a_1 < 1$ and $b_1 > 1$ be the abscissas of A_1 and B_1 , $a_2 < 1$, $b_2 > 1$ the abscissas of A_2 and B_2 .

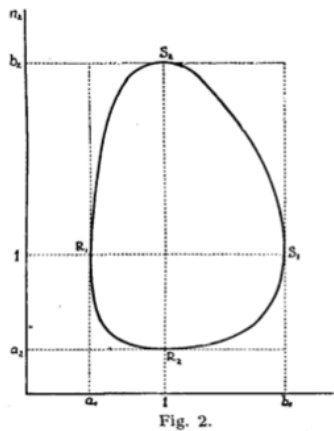


Fig. 2.

Then let us try to construct the curve λ having n_1 for abscissa and n_2 for ordinate. First let us make the point A_2 correspond to the point C_1 and trace the arc C_1B_1 with the point G_1 . Then in the curve F_2 let us trace the arc A_2C_2 , and, corresponding to G_1 on F_1 we shall have G_2 on F_2 , on the same perpendicular to x . Then the value $n_2 = g_2$ will correspond to $n_1 = g_1$, g_1 and g_2 being respectively the abscissas of G_1 and G_2 . Then while n_1 increases from 1 to b_1 , n_2 will increase from a_2

Traitement graphique
des lignes de niveau
de l'intégrale première.
Volterra ne dispose pas d'un
ordinateur comme nous

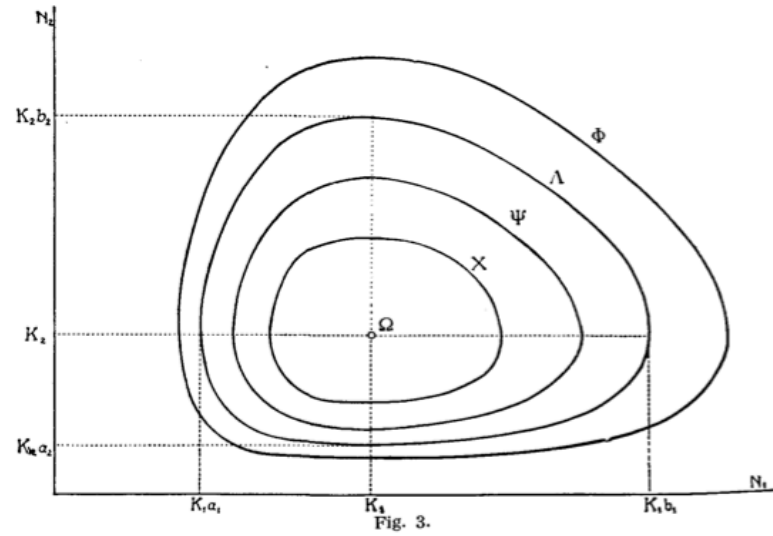


Fig. 3.

Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

Evidences expérimentales et critique du modèle.

- Remarques de U. d'Ancona sur le rôle de la pêche en Adriatique.
- La série des lièvres et des Lynx du Canada
- Expériences de laboratoire
- synthèse TD Lyon 1 de J-R Lobry

On trouvera sur le lien :

<https://team.inria.fr/modemic/files/2015/09/J-R-LotkaVolterra.pdf>

une analyse très détaillée des propriétés de ce modèle

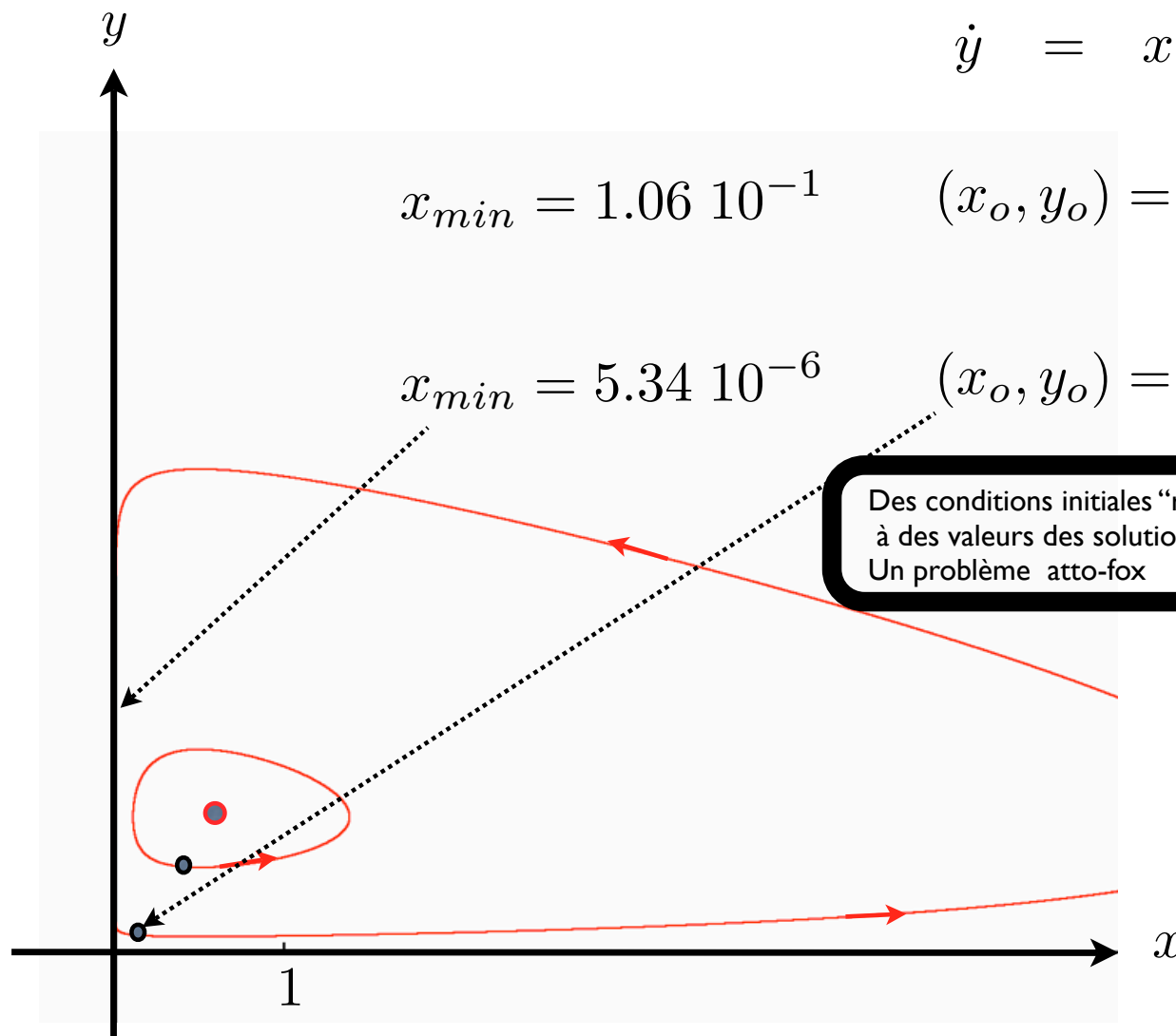
Le modèle Proie-Prédateur de Lotka-Volterra

$$\dot{x} = 4 \cdot x - \frac{1}{0.2} x \cdot y$$

$$\dot{y} = x \cdot y - 0.5 \cdot y$$

$$x_{min} = 1.06 \cdot 10^{-1} \quad (x_o, y_o) = (0.5, 0.5)$$

$$x_{min} = 5.34 \cdot 10^{-6} \quad (x_o, y_o) = (0.1, 0.1)$$



Des conditions initiales “raisonnables” conduisent à des valeurs des solutions très petites. :
Un problème atto-fox

Evolution de Gause

Gause, G. F., Smaragdova, N. P., Witt, A. A., 1936. Further studies of interaction between predators and prey. *The Journal of Animal Ecology* 5, 1–18.

D'après

On the Gause predator-prey model with a refuge: A fresh look at the history

January 14, 2011

Vlastimil Křivan^{a,b}

^a*Institute of Entomology, Biology Centre, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic*

^b*National Institute for Mathematical and Biological Synthesis, 1534 White Avenue, Knoxville, TN 37996-1527*

Le modèle de Gause est ancien (1936) et plus pertinent à bien des égards que celui de Rosenzweig-MacArthur (1963). C'est pourtant ce dernier qui est le plus utilisé. Un article récent de V. Křivan corrige cette erreur.

Evolution de Gause

Gause 1936

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y} \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

~~Lotka-Volterra : $\mu(x) = \rho \cdot x$~~

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

Seuil et saturation

$$\text{Si } x > \alpha \text{ alors : } \mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$$

$$\text{sinon : } \mu(x) = 0$$

Gause propose un modèle où le $\mu(x)$ linéaire est remplacé par une fonction discontinue et bornée.

Evolution de Gause

$$\dot{x} = f(x) - \frac{1}{Y} \mu(x, y) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x, y) \cdot y - \nu(y) \cdot y$$

3. INTERACTION BETWEEN *PARAMECIUM* AND YEAST CELLS

The technique of our previous investigations with this biological system has been described in (3) and (4). It can be summarised by stating that we cultivated Paramecia and yeast cells in glass tubes for centrifuging containing 5 c.c. of the liquid (Osterhout's medium as described in (3) buffered with the aid of 3 c.c. $m/20$ KH_2PO_4 per 100 c.c. and $m/20$ KOH to $p\text{H}$ equal to 7.7). These tubes were shaken once a day to avoid the sedimentation of yeast, and kept in a thermostat with a glass wall at 23.5°C . Putting the general equation of interaction between predators (N_2) and prey (N_1) in the form

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 - N_2 f(N_1), \\ \frac{dN_2}{dt} &= k N_2 f(N_1) - d_2 N_2, \end{aligned} \right\} \dots\dots(1)$$

we can state that the multiplication of prey (yeast cells, *Saccharomyces exiguus*) per unit of time ($b_1 N_1$) as well as the mortality of predators (*Paramecium bursaria*) per unit of time ($d_2 N_2$) were maintained constant by addition of yeast cells and by rarifying Paramecia as described in (3) and (4), in order to measure the movement of the system due to the factors $N_2 f(N_1)$ and $k N_2 f(N_1)$.

Evolution de Gause

8 Studies of Interaction between Predators and Prey

Table 2 (cont.).

Days	<i>A. agilis</i>			<i>Ch. eruditus</i>			Image
	Larvae			IMAGES OF THE BIOMASS OF THE PREDATORS.			
	♀	♂	Total	6-pod	8-pod	Total	
Wheat flour 50/5							
6	4	4	16	20	44	4	
12	12	4	16	36	68	—	
18	8	4	76	24	112	—	
23	20	8	100	20	148	4	
27	8	—	216	—	224	16	
32	32	16	448	—	496	—	
35	—	—	112	16	128	—	
38	—	—	16	—	16	8	
41	—	—	—	—	—	4	
44	—	—	—	—	—	4	
Semoletta 50/5							
7	12	4	26	20	62	—	
24	64	32	128	32	256	—	
Wheat flour 50/5							
6	—	—	12	12	24	4	
12	20	8	—	—	28	4	
23	12	8	228	8	256	8	
27	24	16	32	336	408	8	
32	32	16	336	112	496	—	
35	80	16	160	32	288	48	
38	8	—	16	8	32	32	
41	—	—	—	—	—	8	
44	—	—	20	—	20	12	
47	—	—	—	—	—	4	
Wheat flour 75/5							
12	12	—	—	8	20	—	
18	—	—	4	—	4	—	
27	4	—	36	4	44	—	
32	16	8	32	56	112	—	
35	16	32	16	96	160	—	
38	40	16	—	—	56	8	
41	—	—	—	—	—	8	
44	—	—	12	—	12	8	
47	—	—	—	—	—	—	
Semoletta 100/5							
8	4	4	36	40	84	—	
14	—	—	68	20	88	—	
20	—	—	—	—	—	24	
24	—	—	8	4	12	—	
30	—	—	—	—	—	—	
Semoletta 125/5							
8	12	4	44	72	132	4	
14	—	—	48	16	64	—	
20	—	—	8	—	8	—	
25	—	—	—	—	—	—	
30	—	—	—	—	—	—	
Wheat flour 150/5							
7	12	4	24	64	104	—	
13	24	24	88	88	224	—	
19	64	40	72	112	288	8	
24	8	8	160	56	232	16	
29	64	24	184	64	336	—	
33	—	—	192	—	192	32	
36	—	—	16	—	16	—	
38	—	—	8	—	8	4	
41	—	—	—	—	—	8	

INCREASE OF THE BIOMASS OF THE PREDATORS.

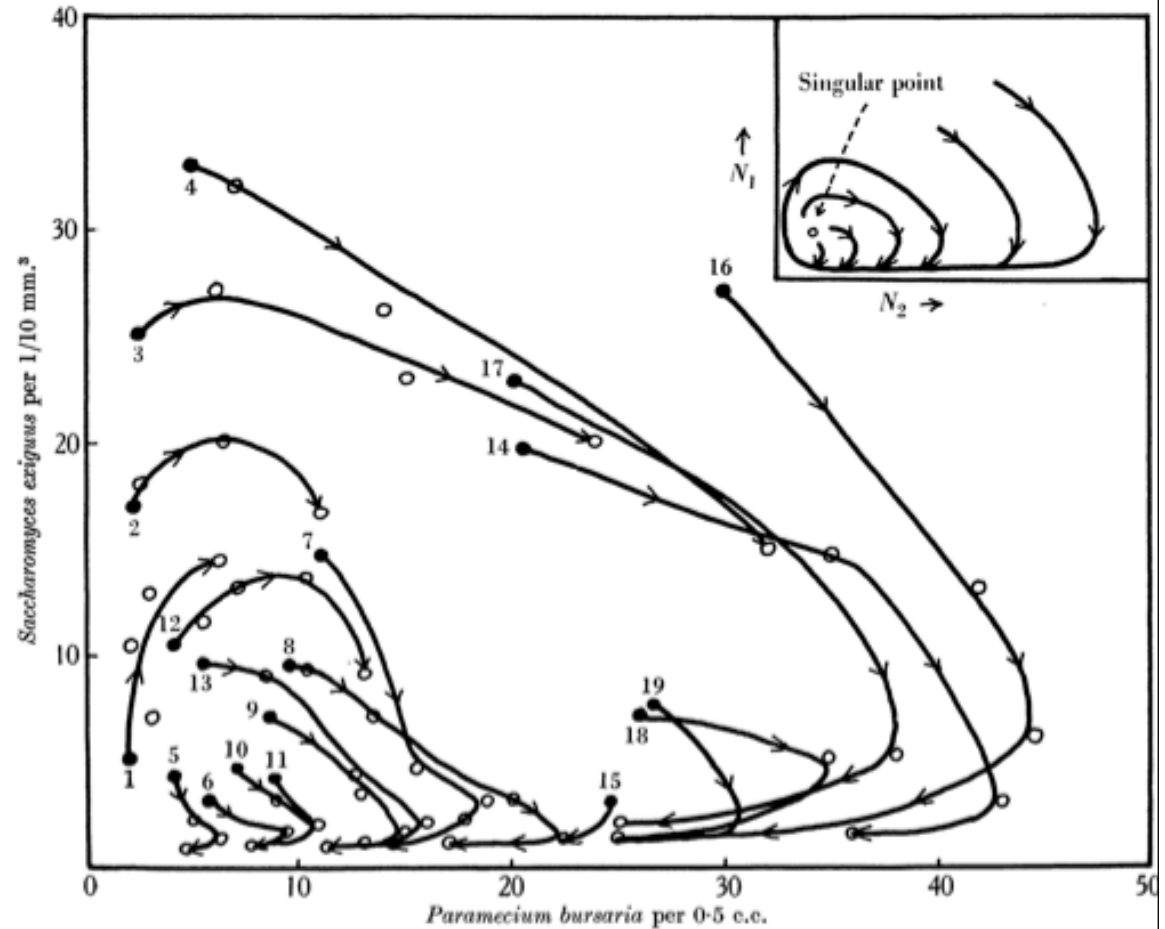


Fig. 4. Interaction between predators (*Paramecium bursaria*) and prey (*Saccharomyces exiguus*).

Evolution de Gause

The conclusion of our previous investigations (3, 4) was that, under the conditions as laid down above, periodic fluctuations are observed in the concentrations of both species. The *P. bursaria* cannot completely destroy the yeast cells and “sterilise” the microcosm, and at the same time do not disappear entirely from the population at the time of food shortage. We have also remarked (3) that these periodic fluctuations do not apparently belong to the “conservative” type. In other words they do not keep the magnitude initially given them but tend towards an inherent magnitude of their own. Let us continue here the analysis of this problem.

Gause a très bien vu de façon informelle que son modèle possède un cycle limite. Nous allons le montrer de façon formelle conformément aux canons mathématiques en vigueur actuellement.

Analyse des trajectoires en dimension 2

Exemple

$$\dot{x} = 2 \cdot x \cdot (1 - x - y)$$

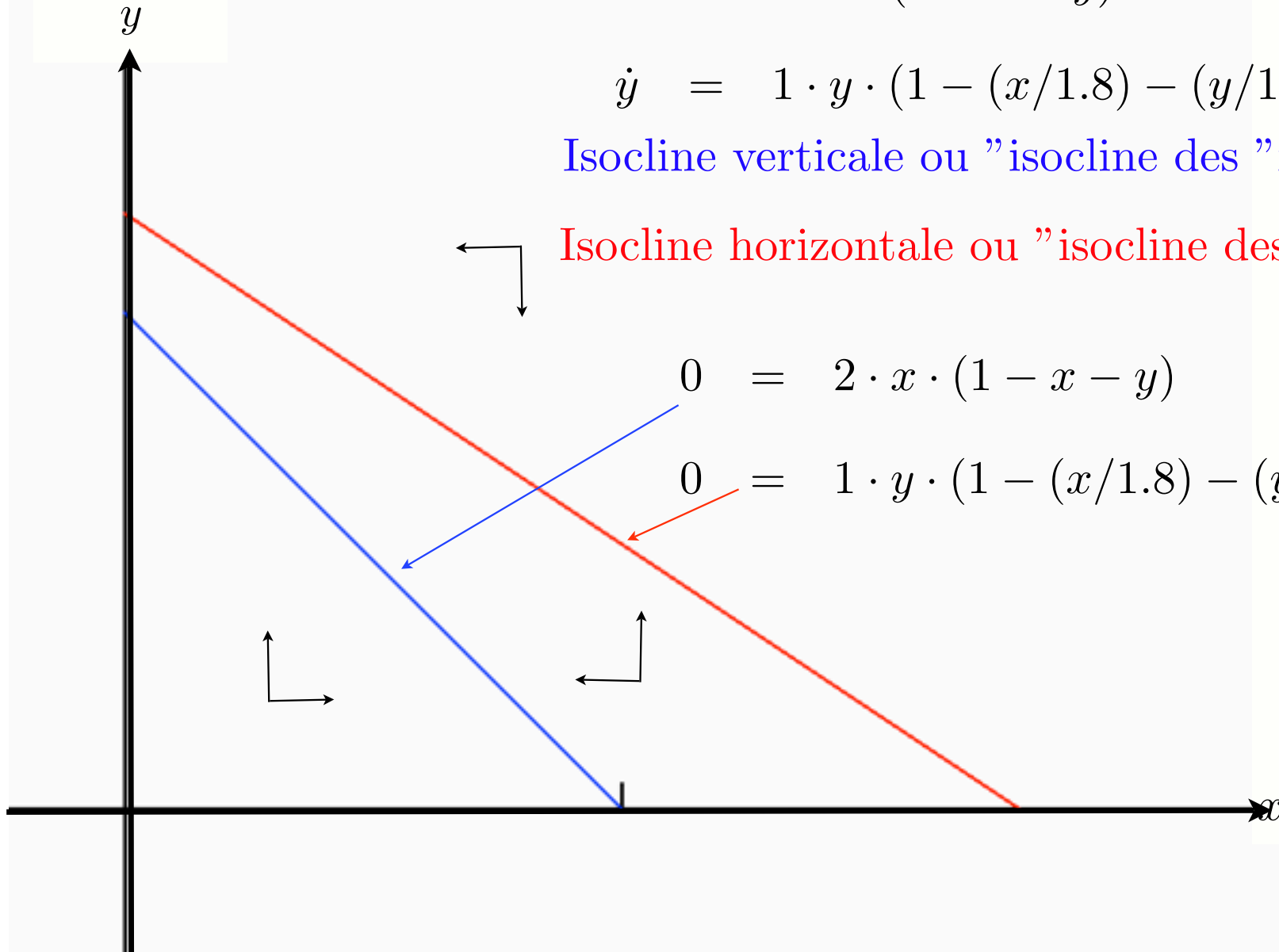
$$\dot{y} = 1 \cdot y \cdot (1 - (x/1.8) - (y/1.2))$$

Isocline verticale ou "isocline des "x"

Isocline horizontale ou "isocline des "y"

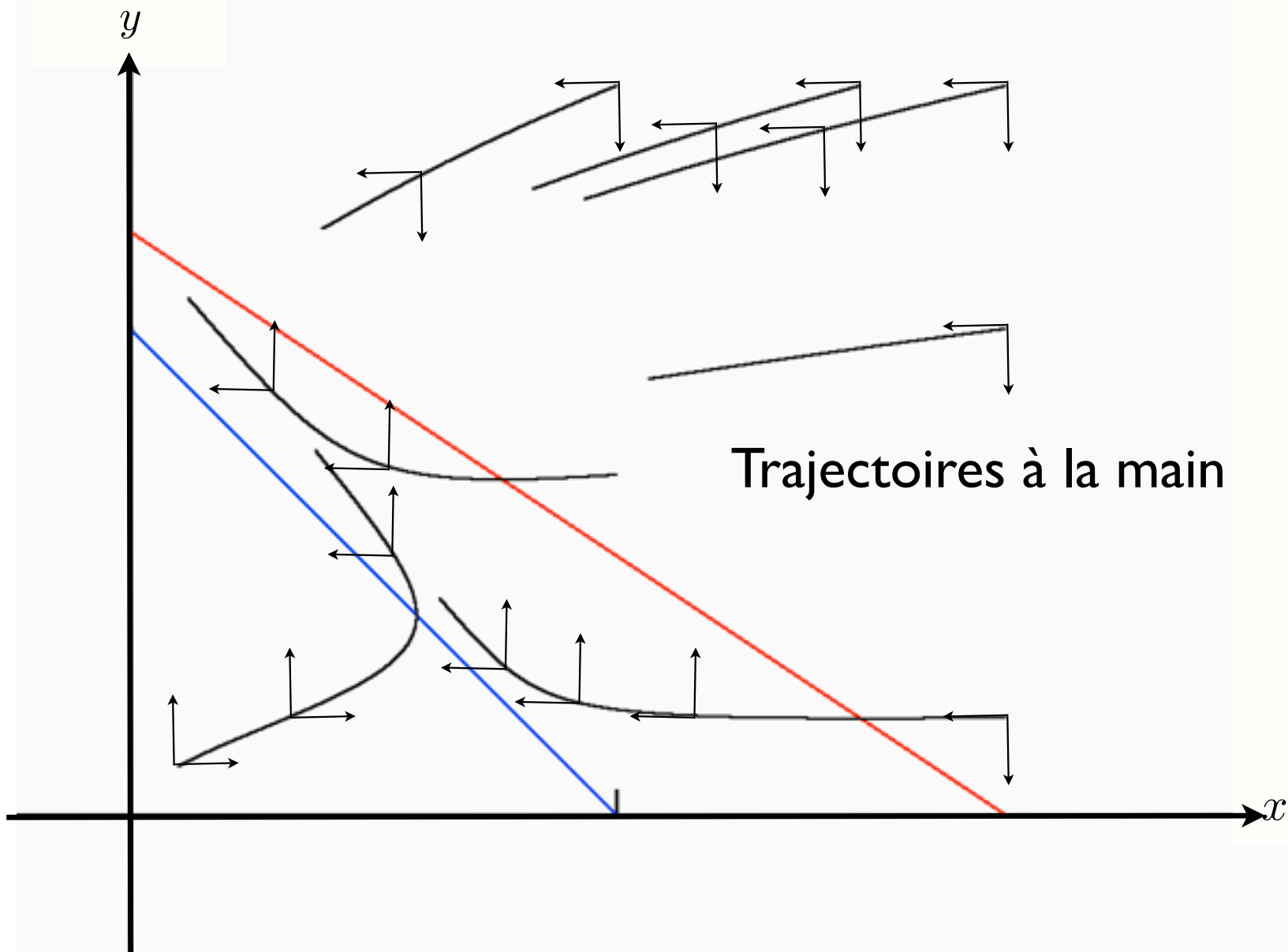
$$0 = 2 \cdot x \cdot (1 - x - y)$$

$$0 = 1 \cdot y \cdot (1 - (x/1.8) - (y/1.2))$$



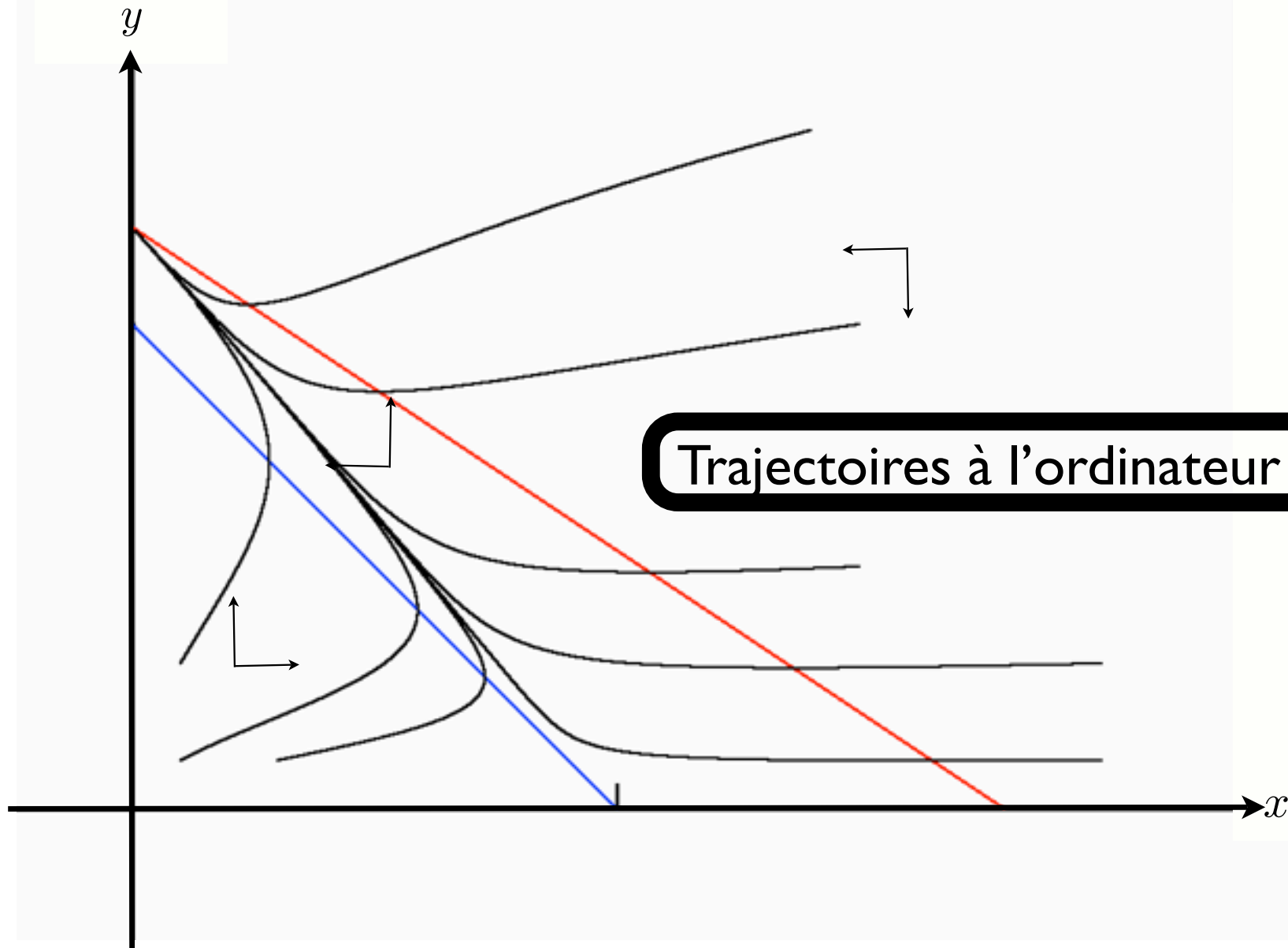
Analyse des trajectoires en dimension 2

Exemple

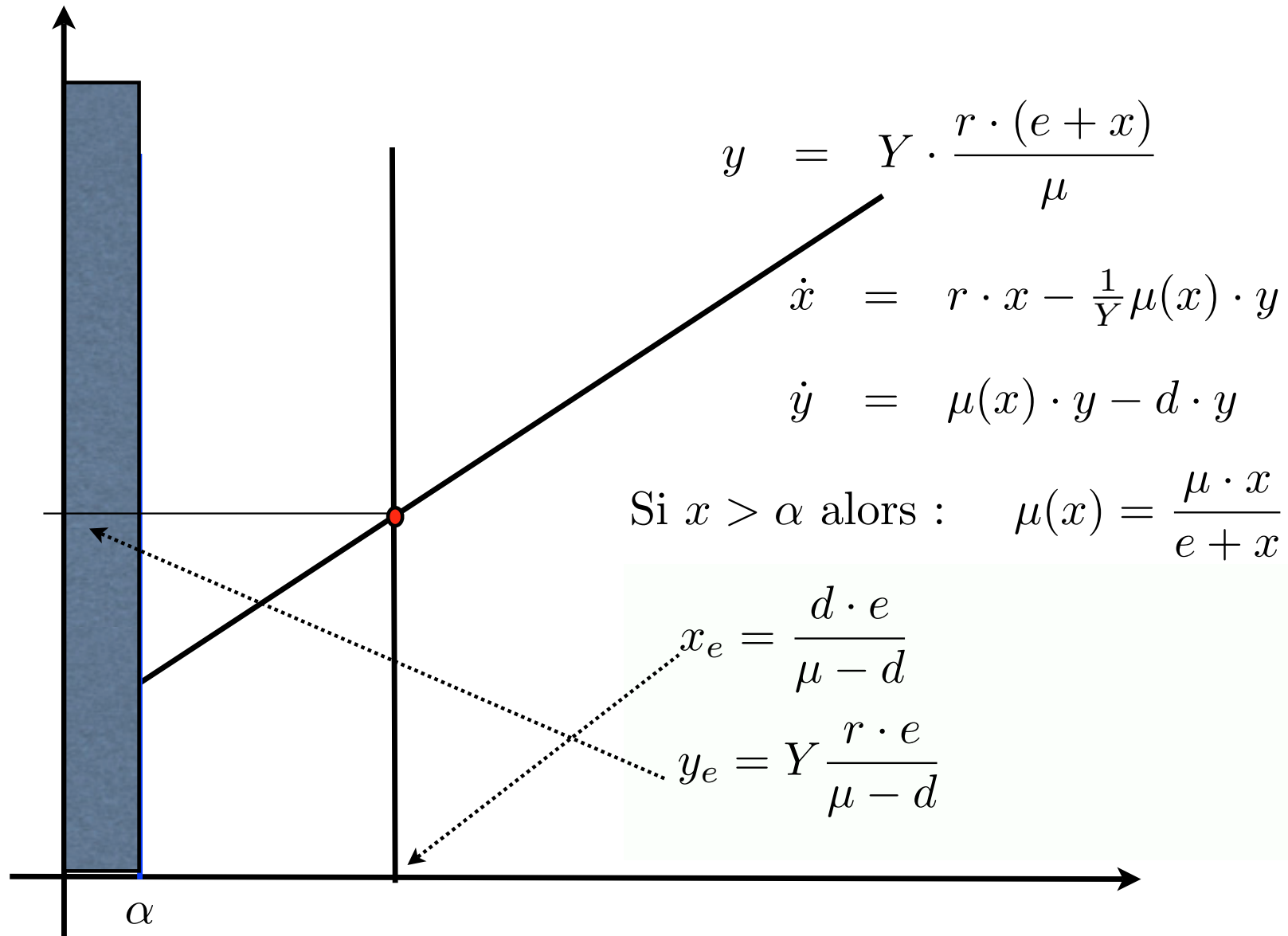


Analyse des trajectoires en dimension 2

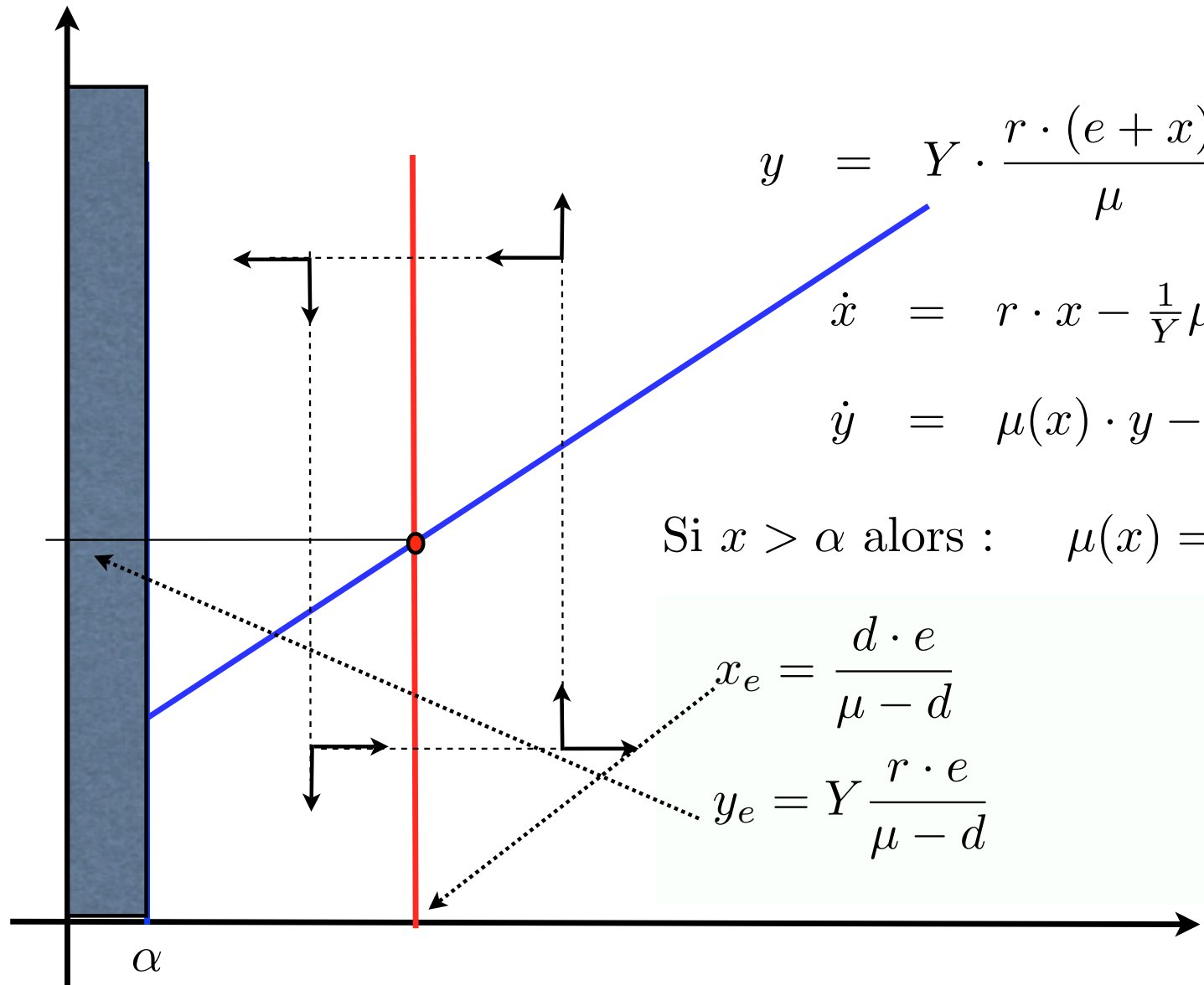
Exemple



Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause



$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

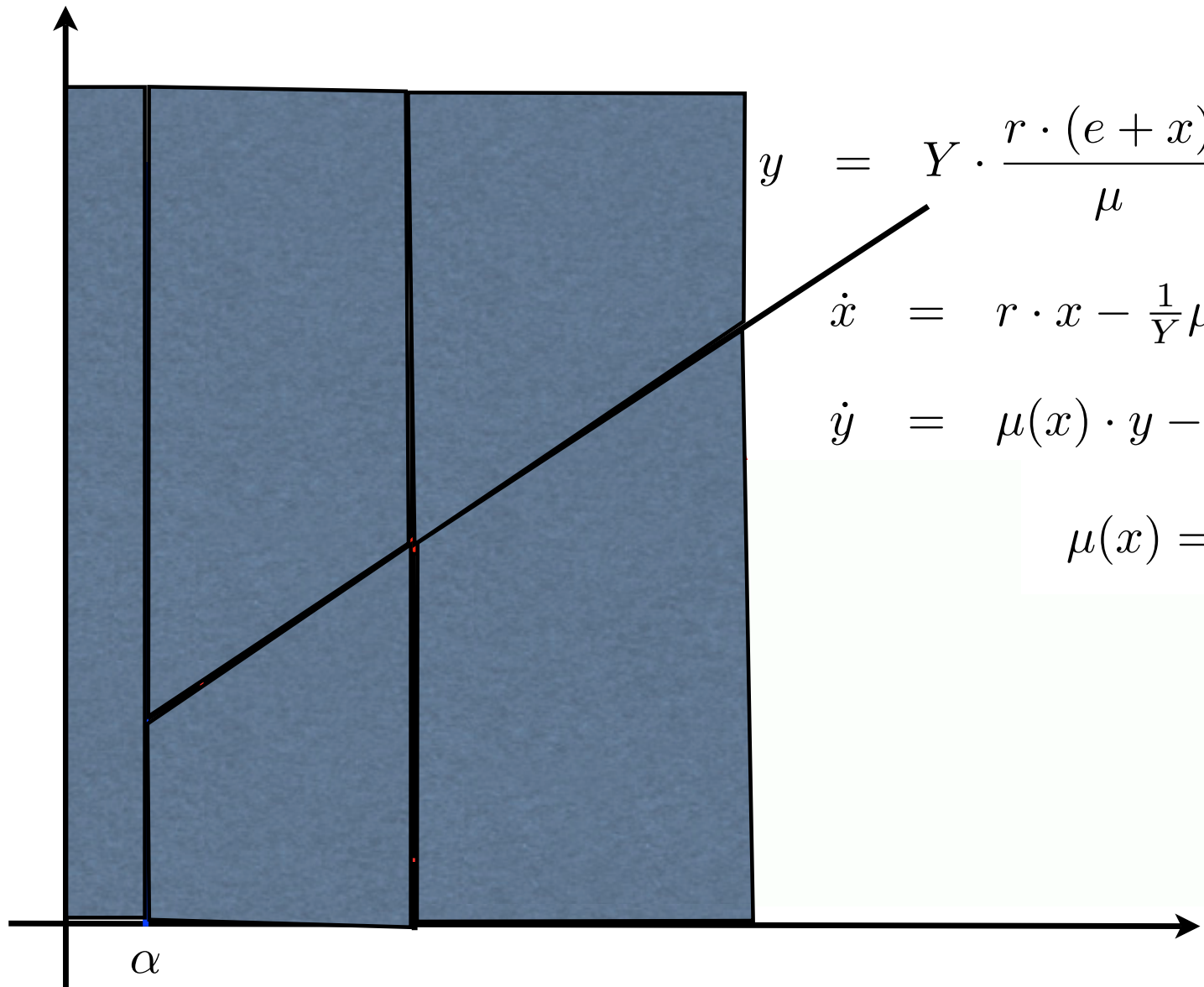
$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$

$$x_e = \frac{d \cdot e}{\mu - d}$$

$$y_e = Y \frac{r \cdot e}{\mu - d}$$

Mathématiques du modèle de Gause



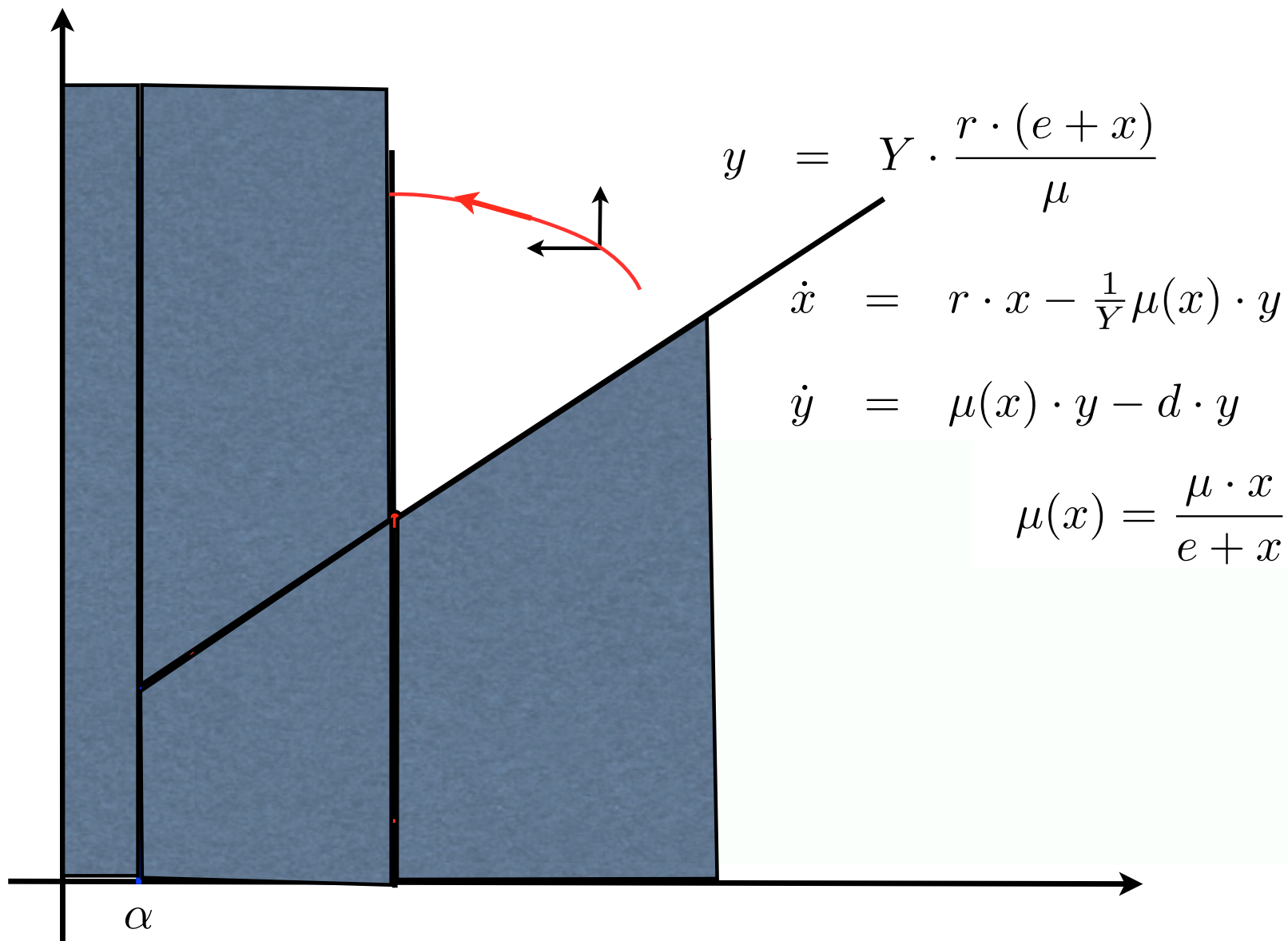
$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

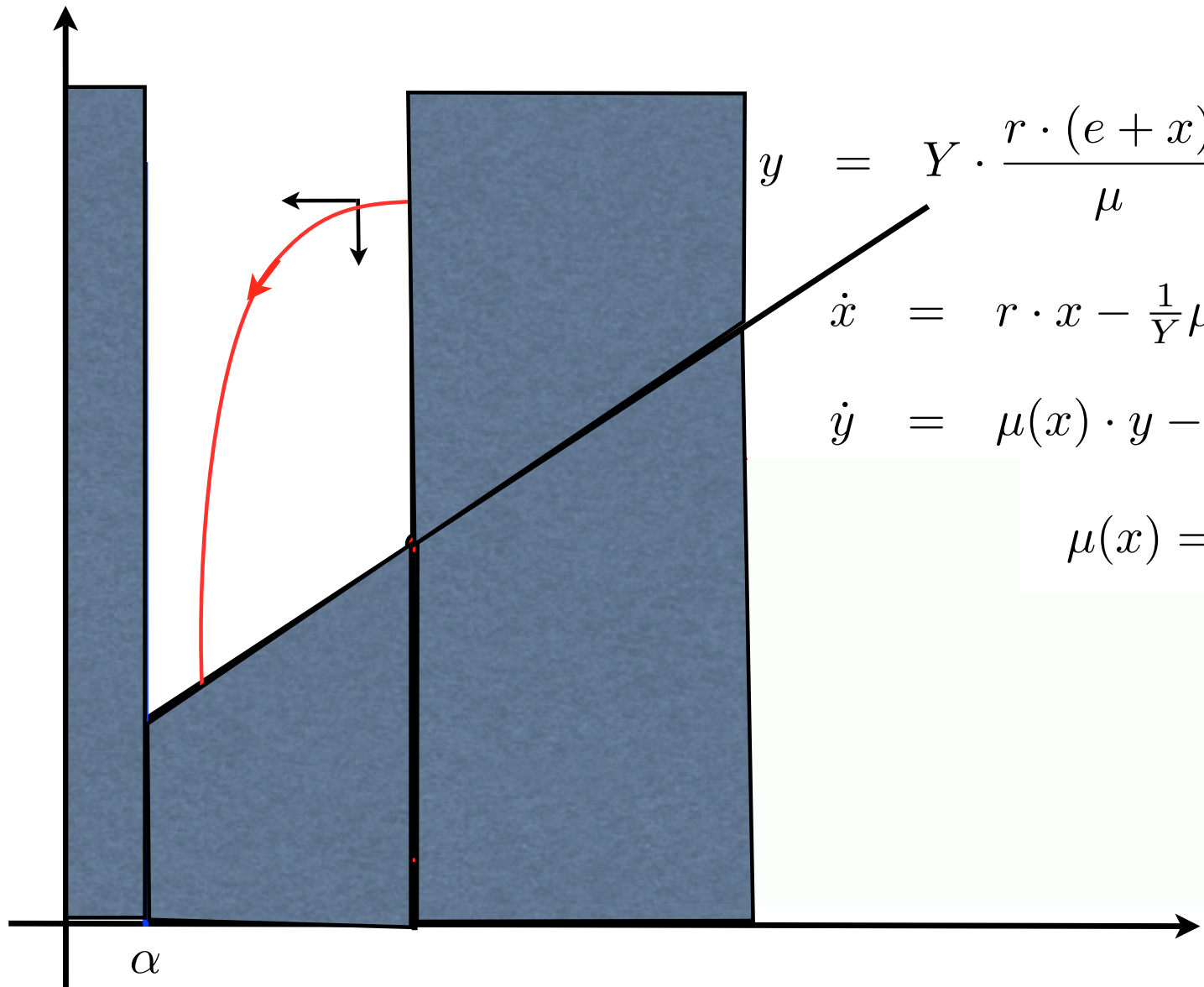
$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

$$\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$$

Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause



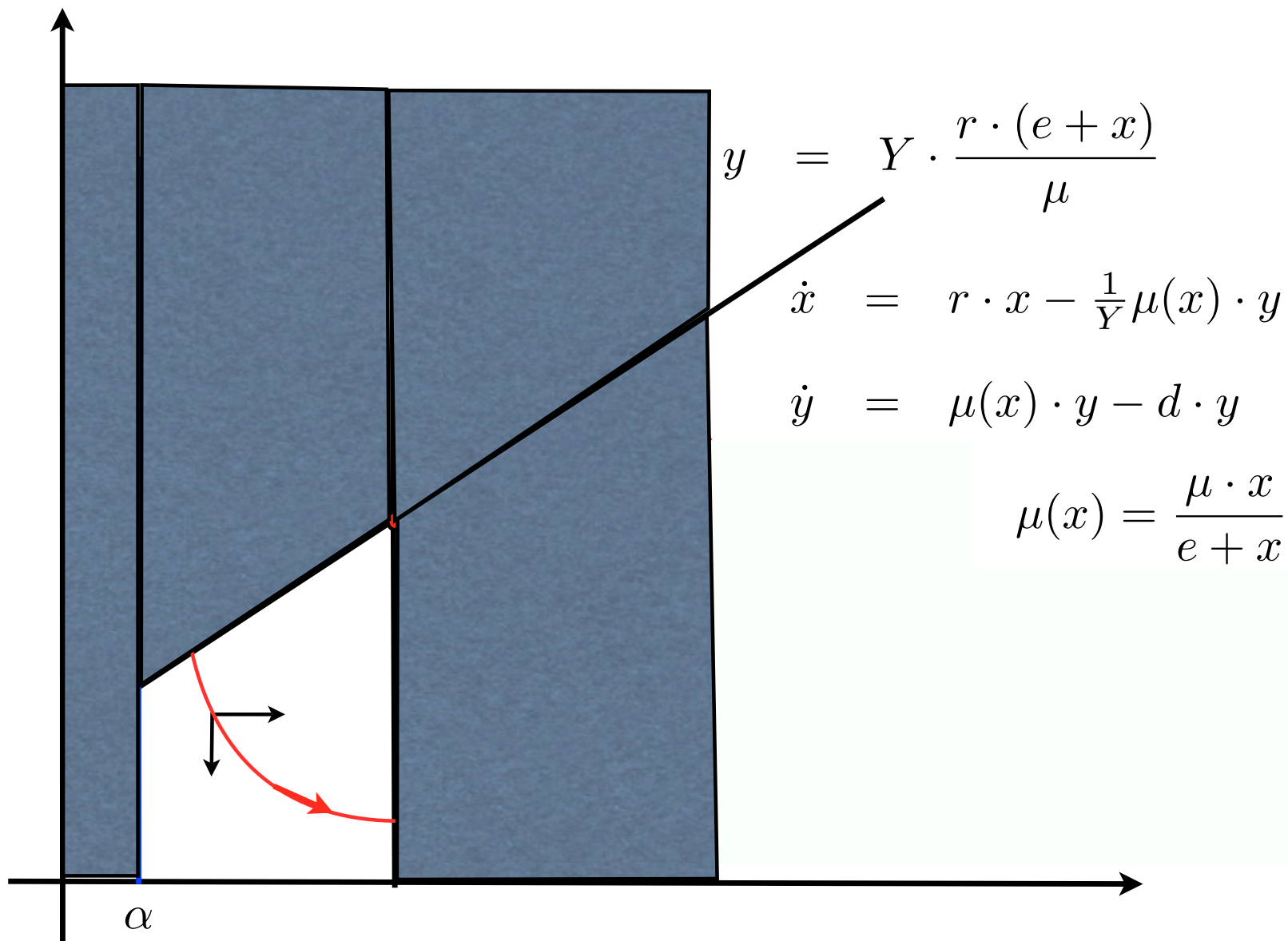
$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

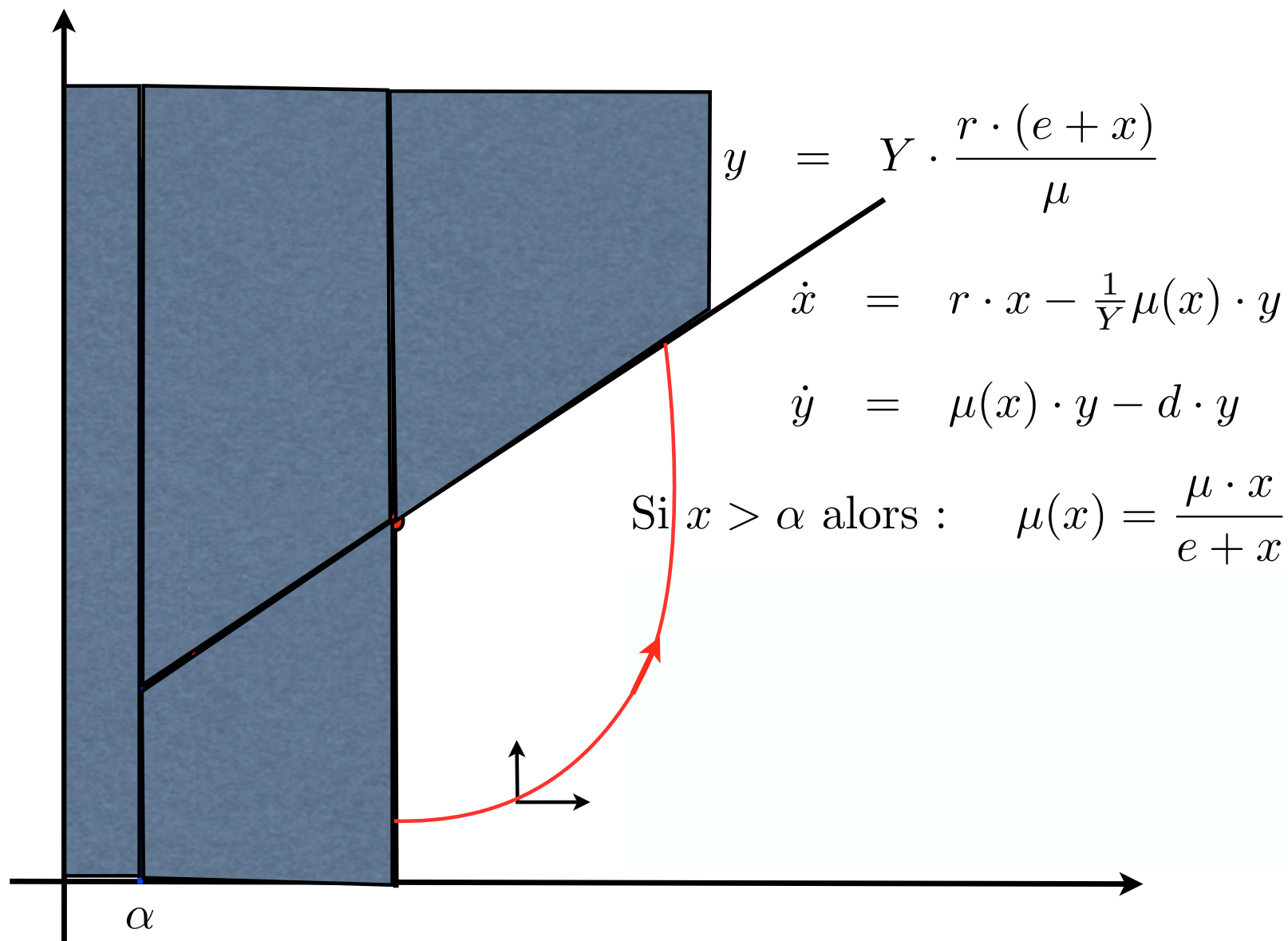
$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

$$\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$$

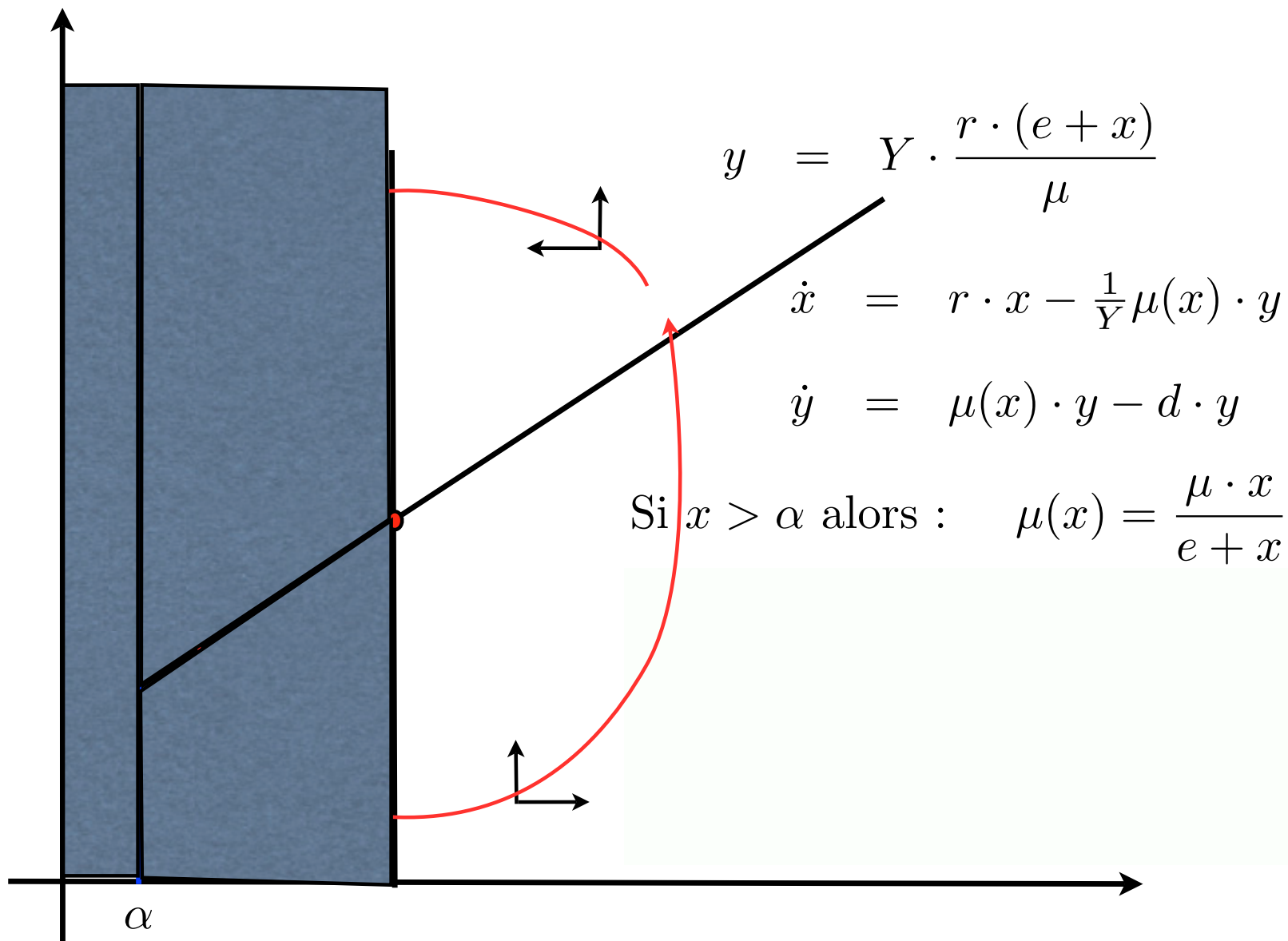
Mathématiques du modèle de Gause



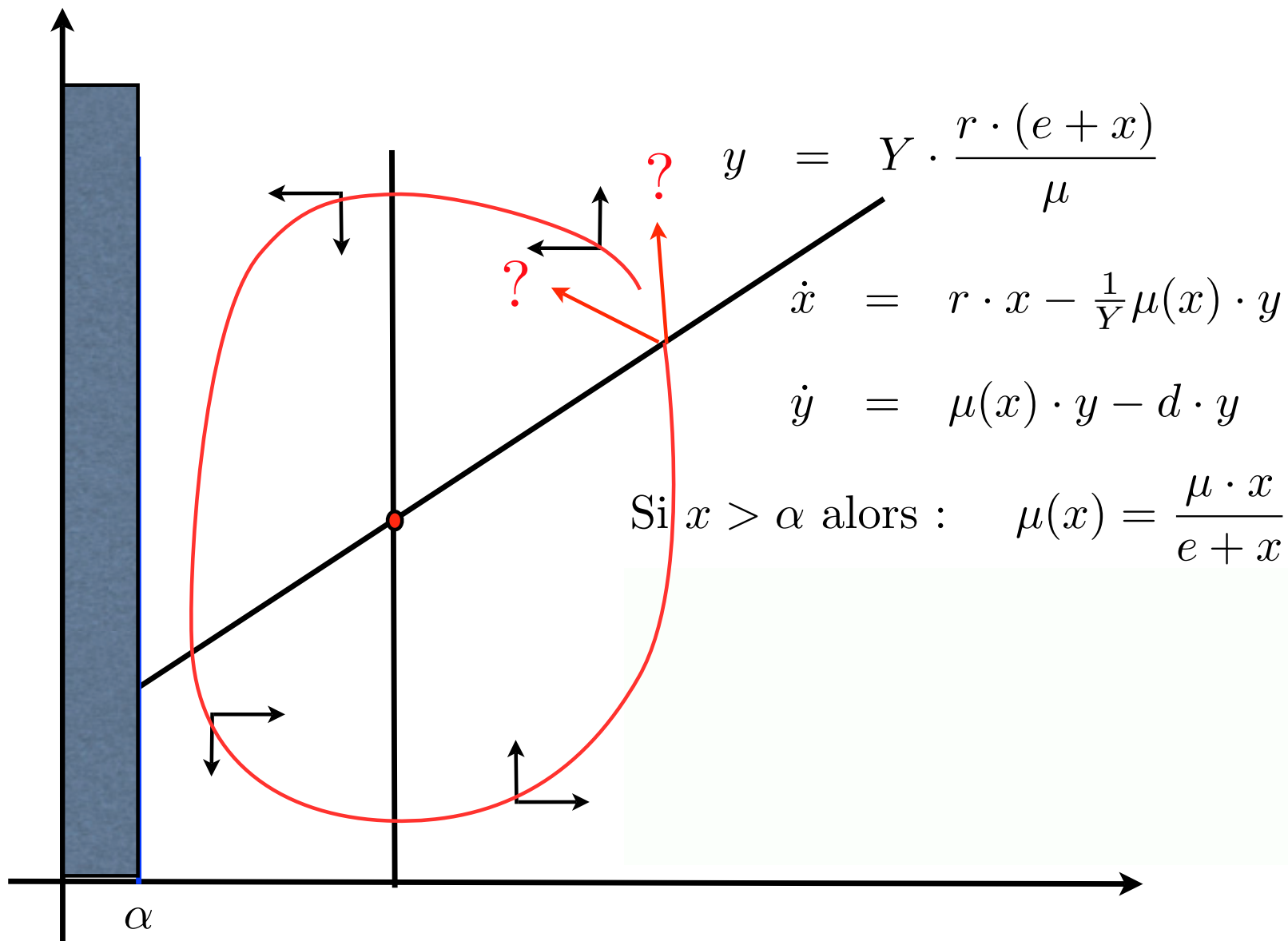
Mathématiques du modèle de Gause



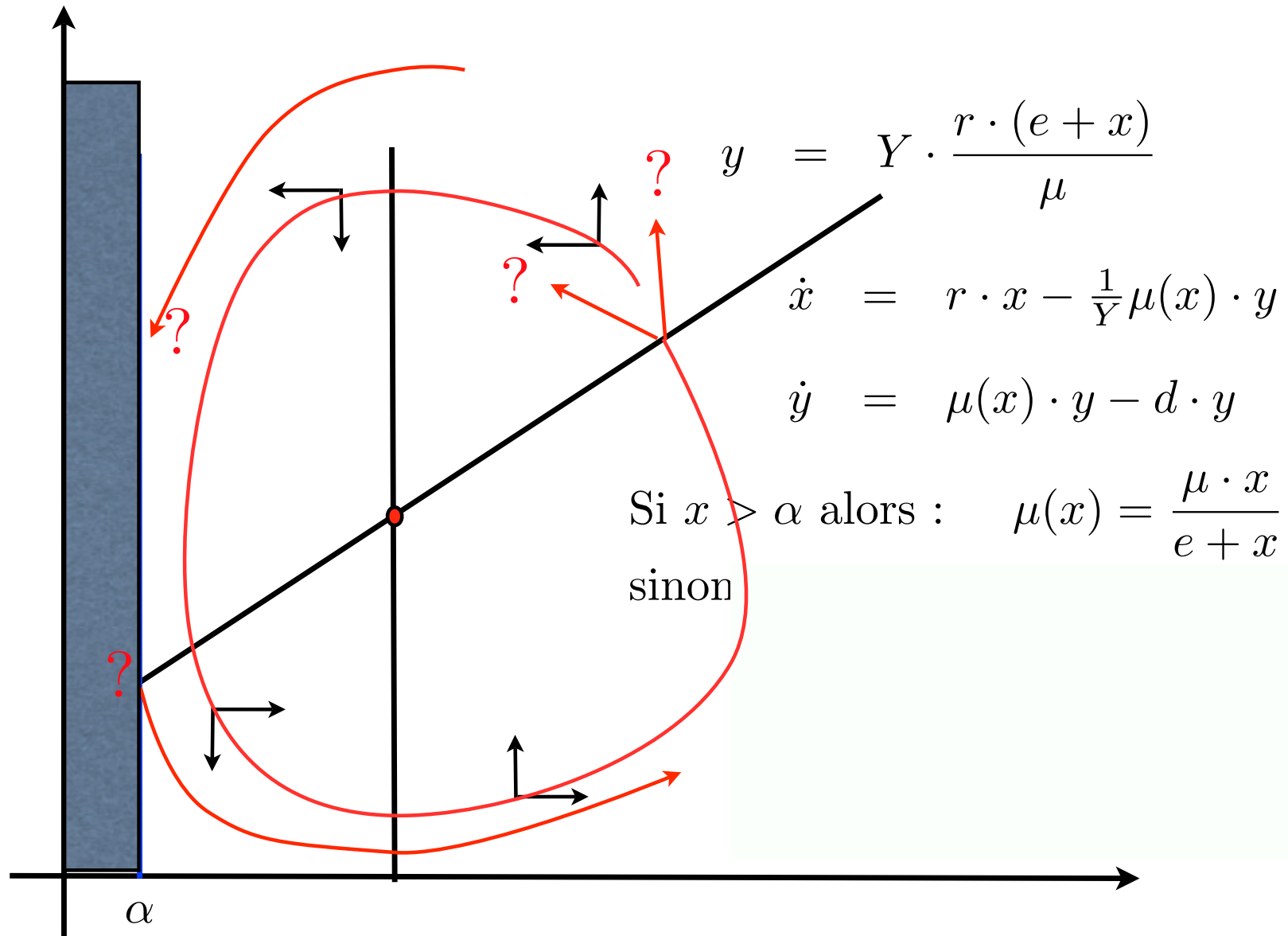
Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause



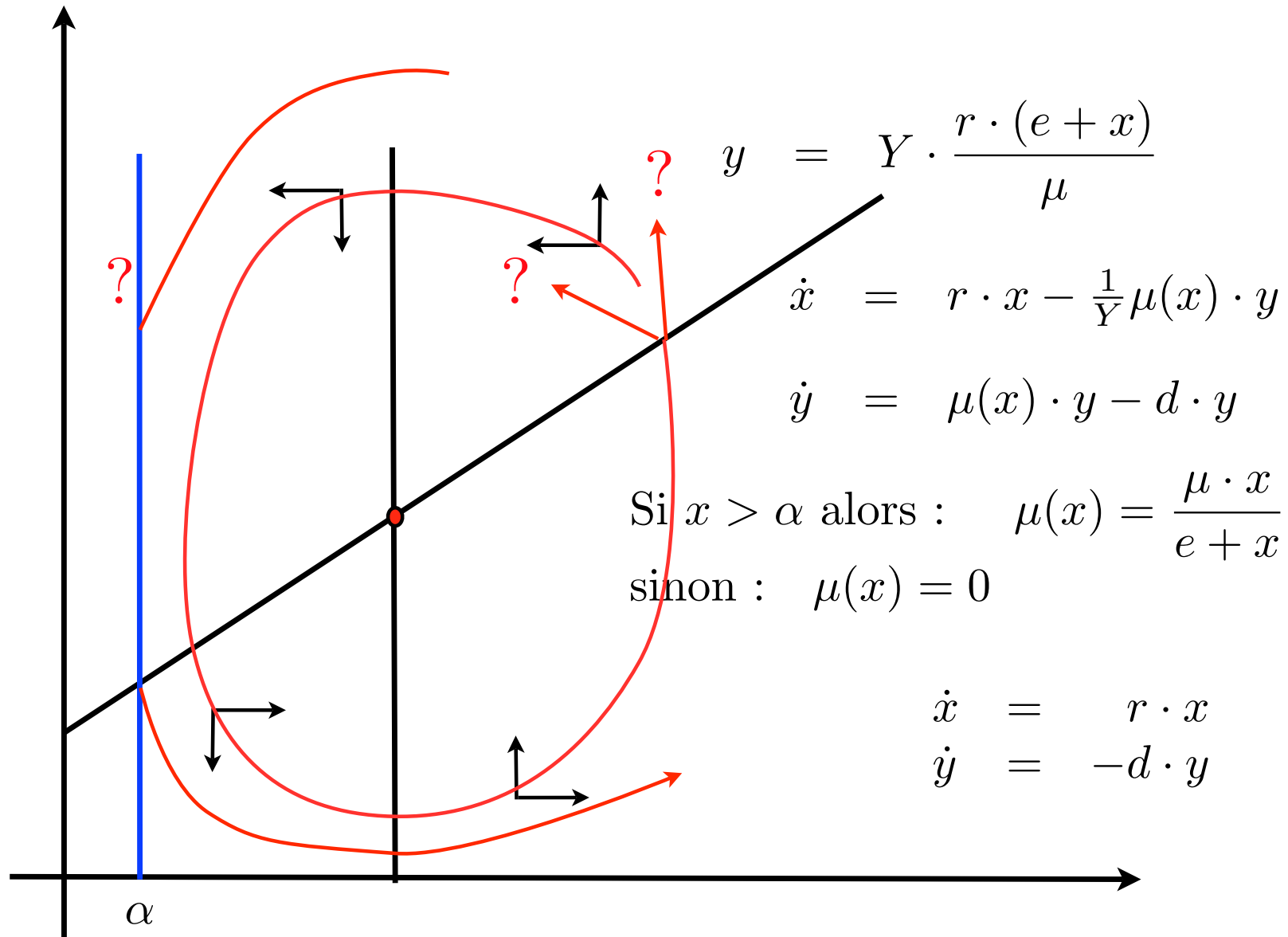
$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$
 sinon

Mathématiques du modèle de Gause



$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$

sinon : $\mu(x) = 0$

$$\dot{x} = r \cdot x$$

$$\dot{y} = -d \cdot y$$

Mathématiques du modèle de Gause

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

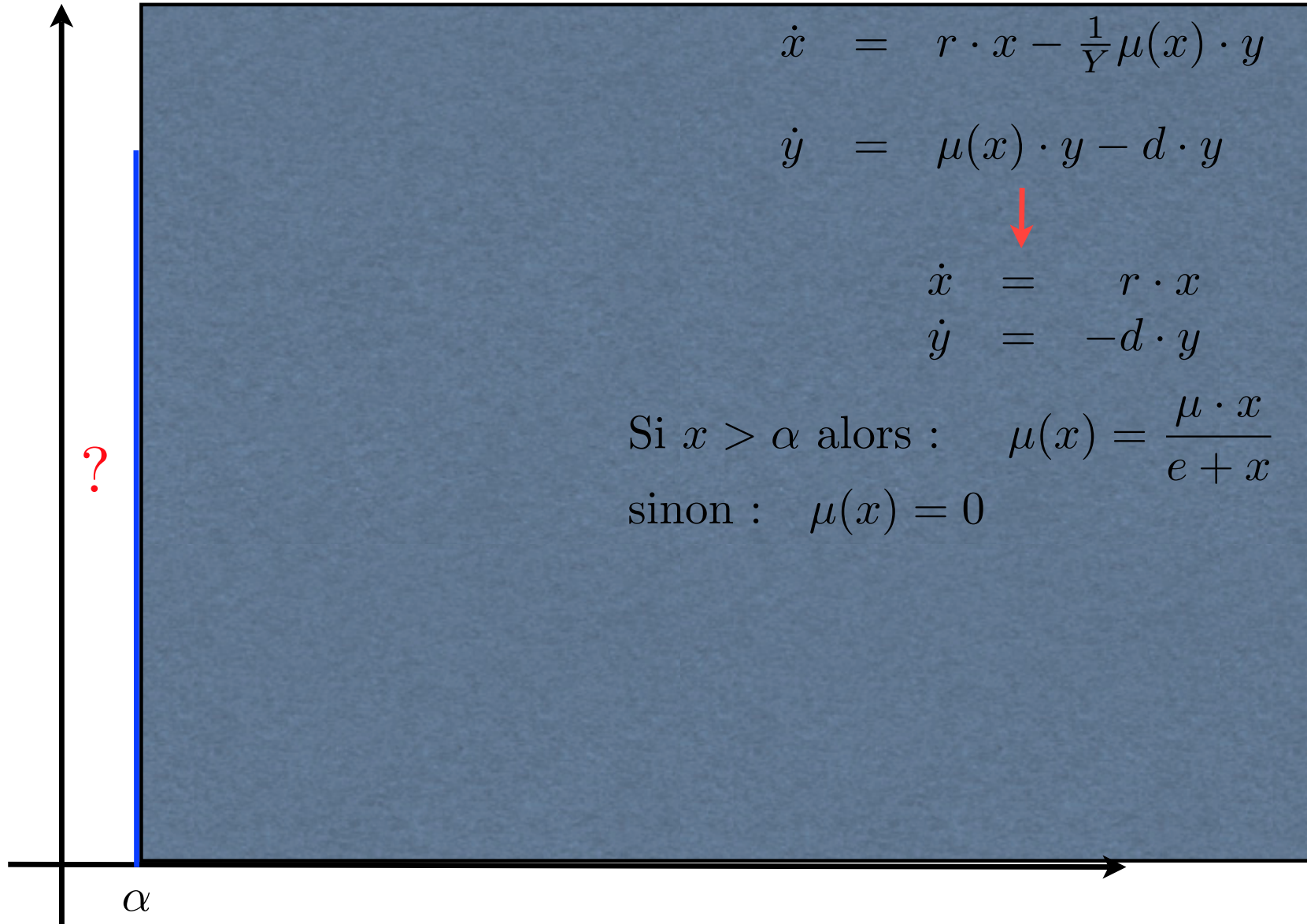
$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

$$\dot{x} = r \cdot x$$

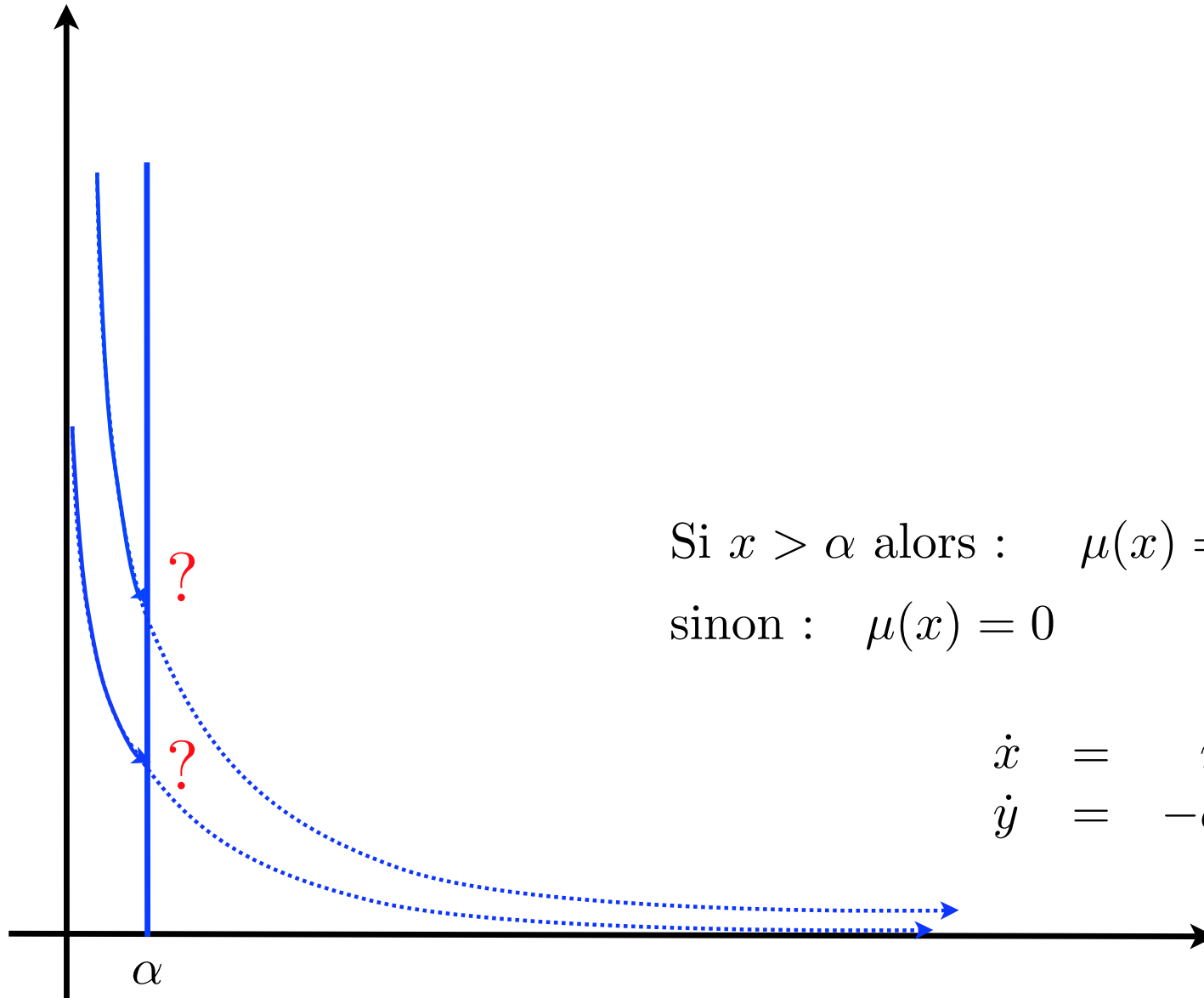
$$\dot{y} = -d \cdot y$$

Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$

sinon : $\mu(x) = 0$



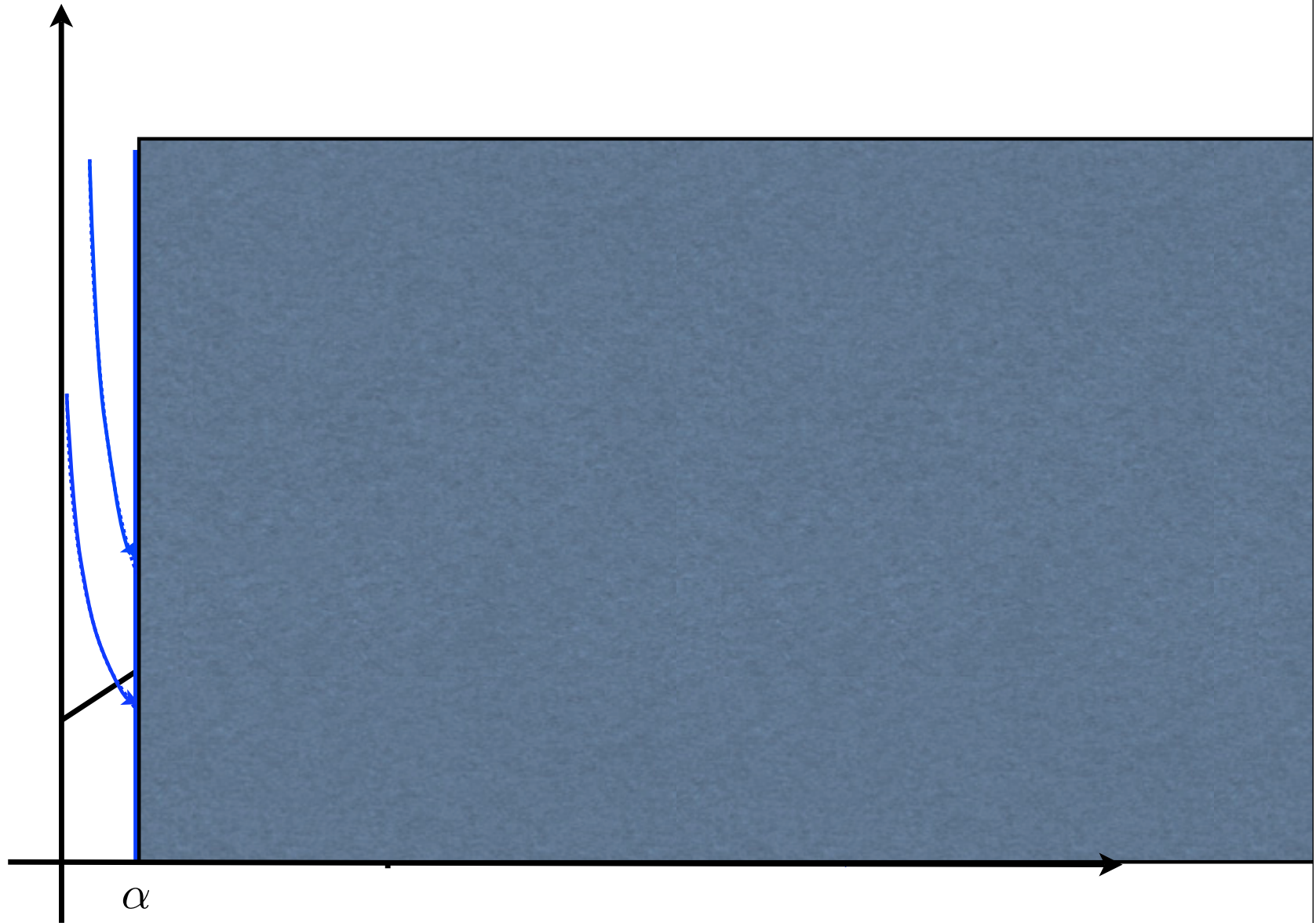
Mathématiques du modèle de Gause



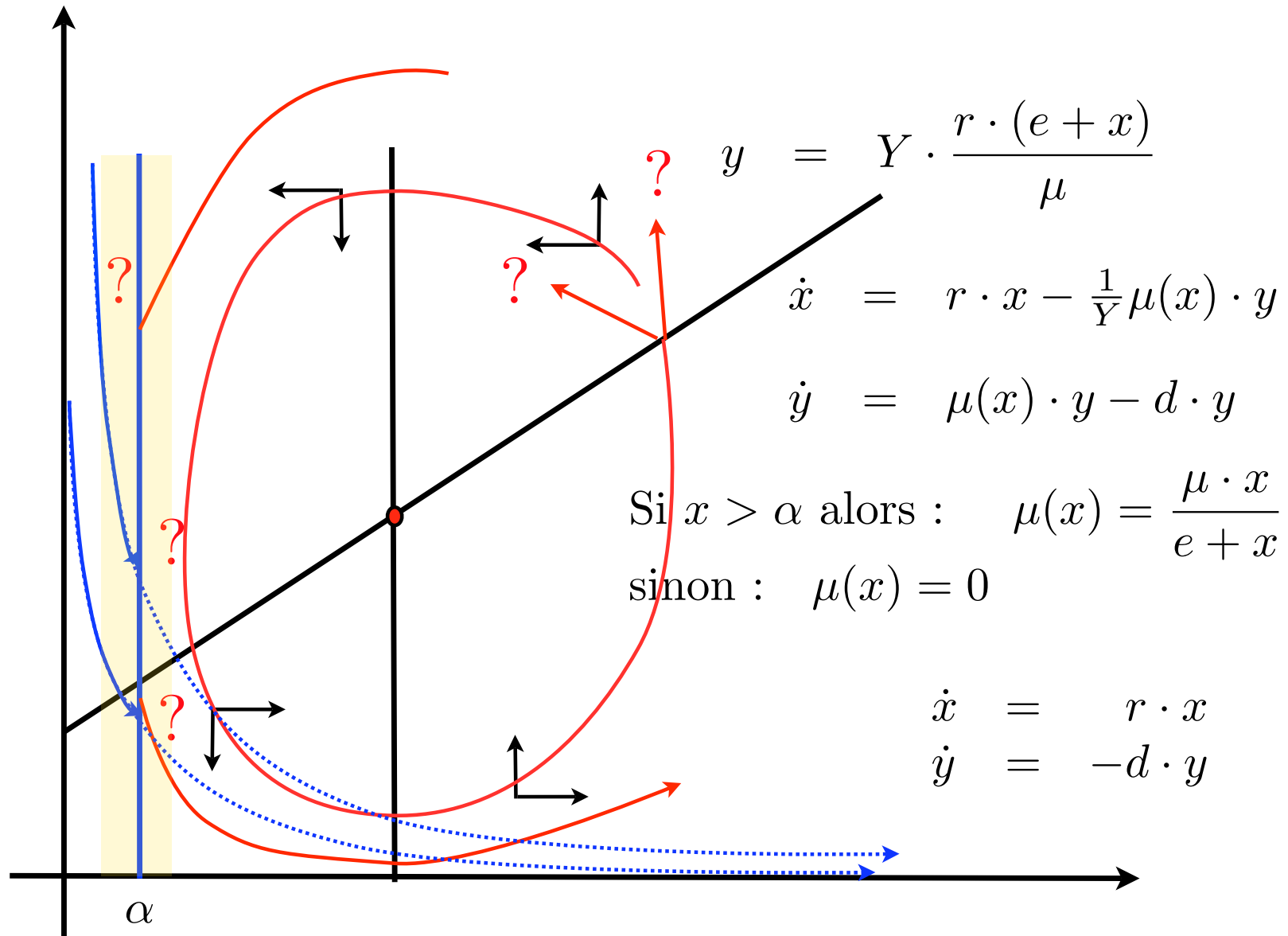
Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$
sinon : $\mu(x) = 0$

$$\dot{x} = r \cdot x$$
$$\dot{y} = -d \cdot y$$

Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause



$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

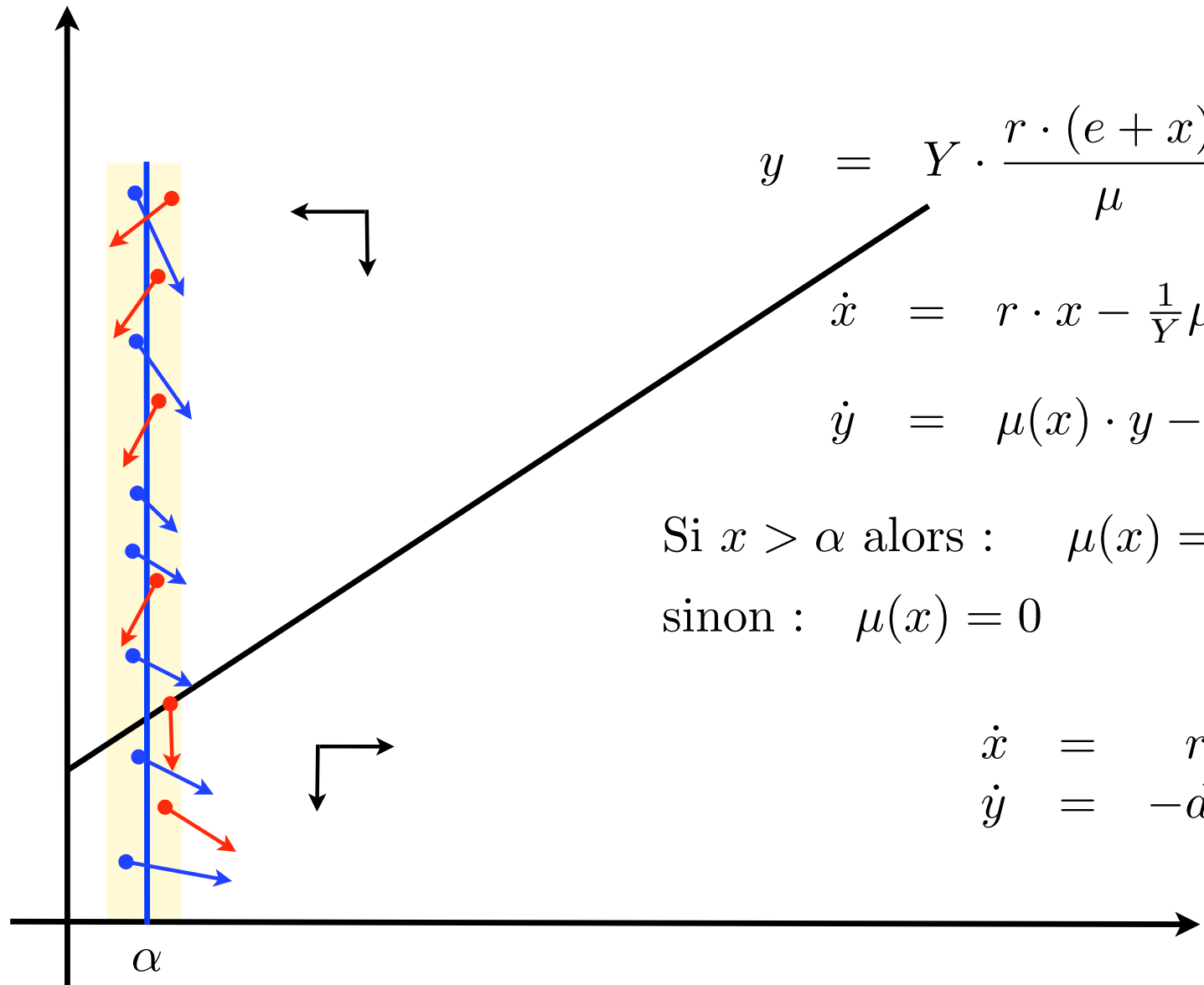
Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$

sinon : $\mu(x) = 0$

$$\dot{x} = r \cdot x$$

$$\dot{y} = -d \cdot y$$

Mathématiques du modèle de Gause



$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

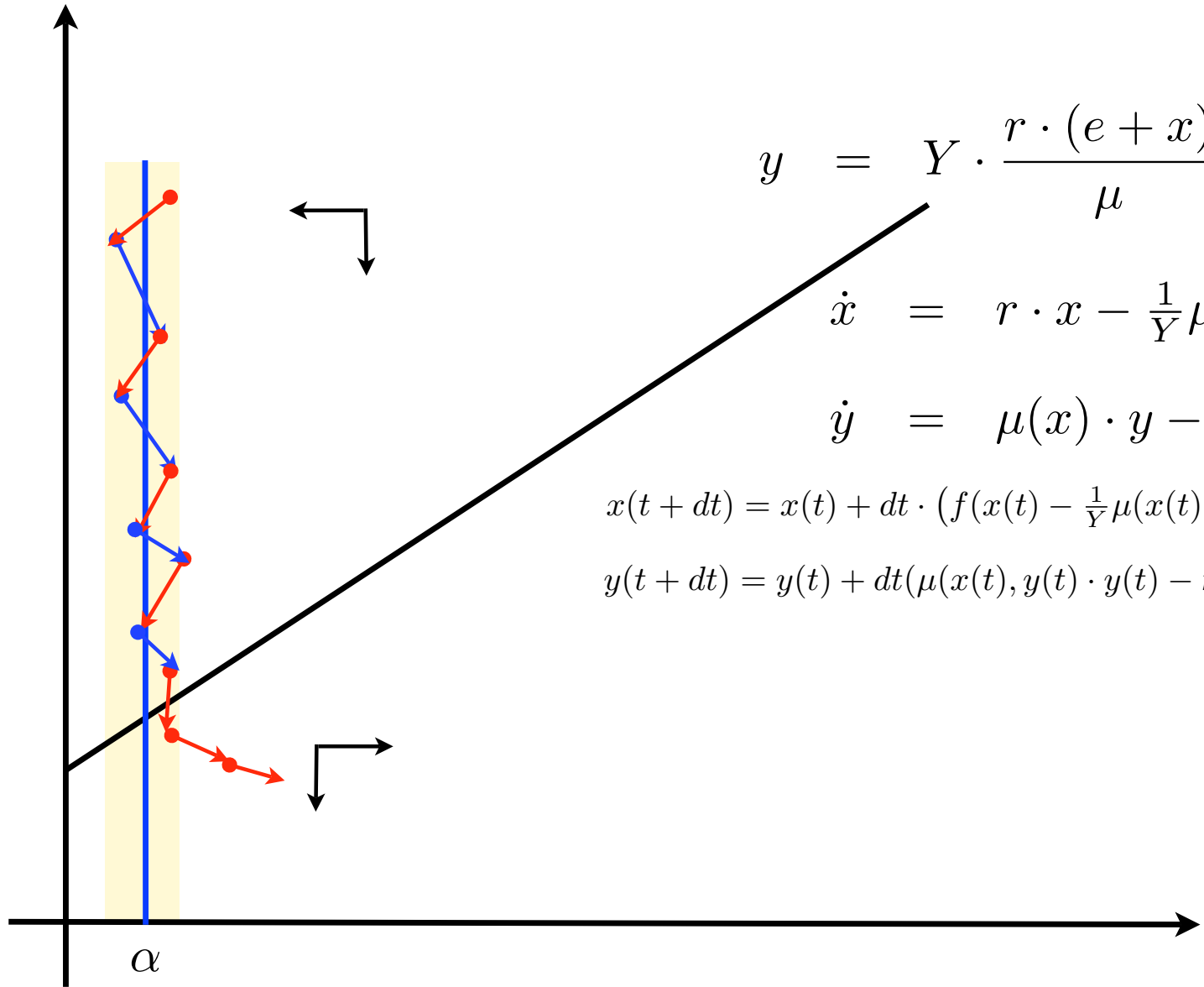
Si $x > \alpha$ alors : $\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$

sinon : $\mu(x) = 0$

$$\dot{x} = r \cdot x$$

$$\dot{y} = -d \cdot y$$

Mathématiques du modèle de Gause



$$y = Y \cdot \frac{r \cdot (e + x)}{\mu}$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

$$x(t + dt) = x(t) + dt \cdot (f(x(t)) - \frac{1}{Y} \mu(x(t), y(t)) \cdot y(t))$$

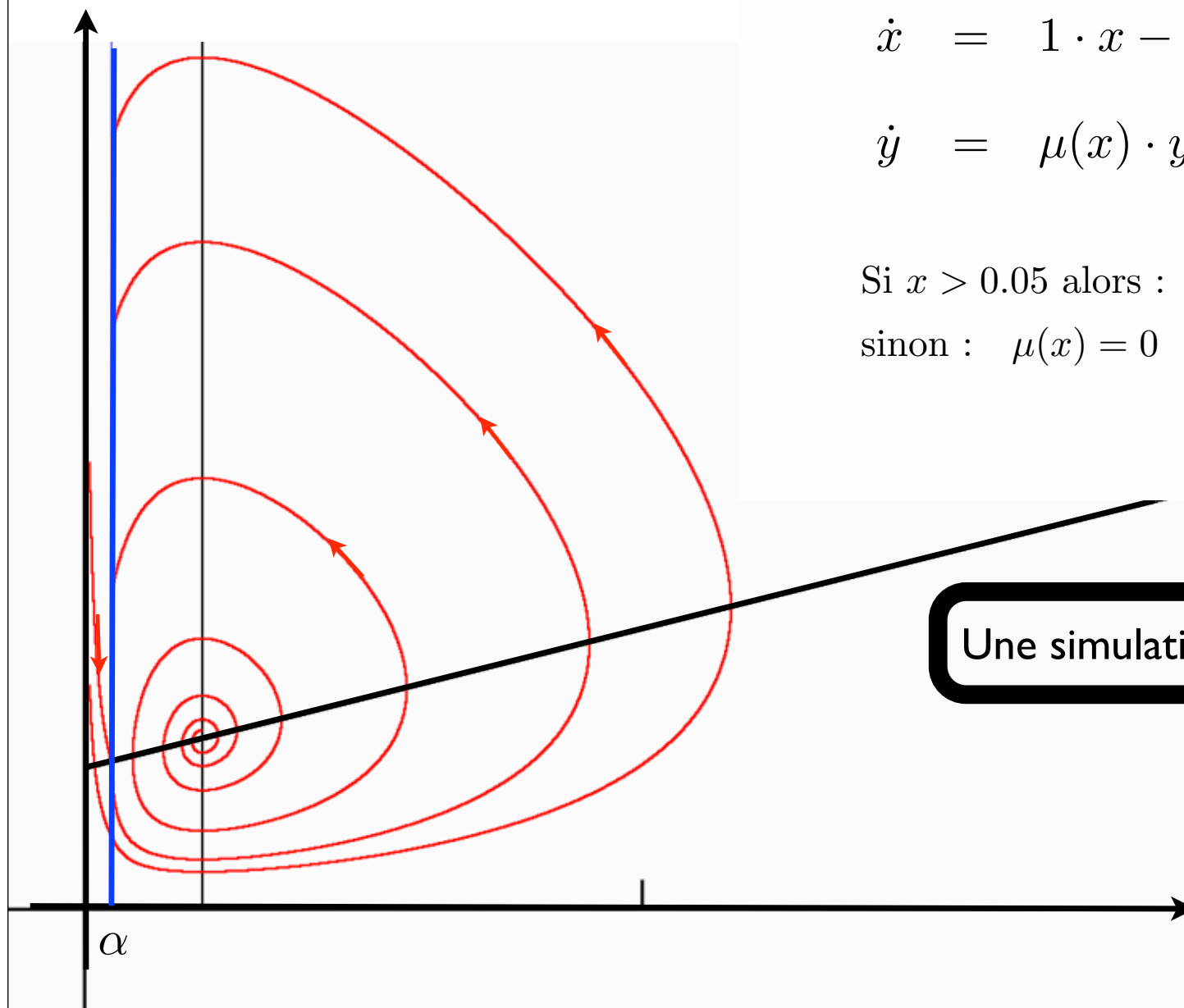
$$y(t + dt) = y(t) + dt(\mu(x(t), y(t)) \cdot y(t) - \nu(y(t)) \cdot y(t))$$

Mathématiques du modèle de Gause

$$\dot{x} = 1 \cdot x - \frac{1}{1} \mu(x) \cdot y$$

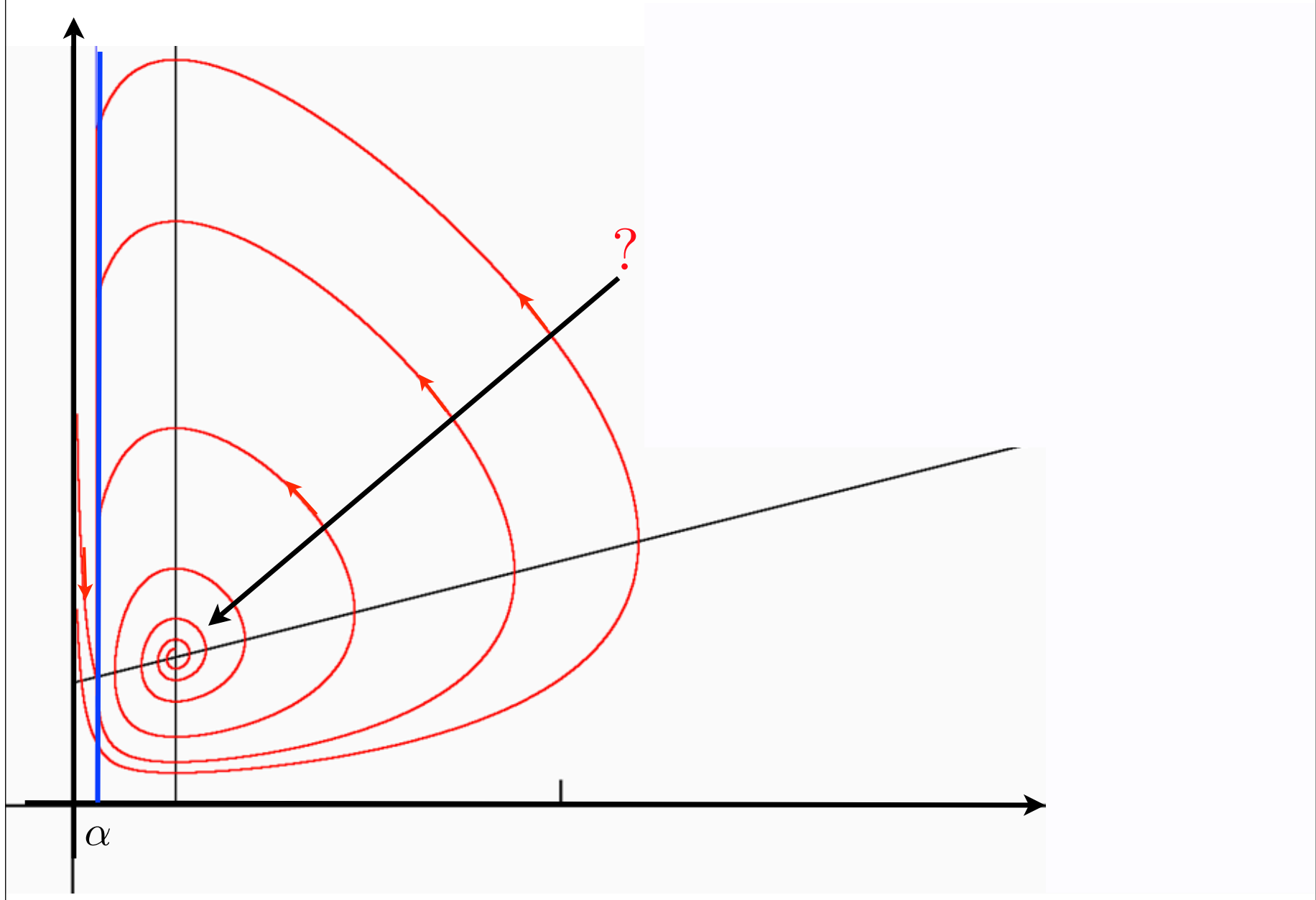
$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - 0.7 \cdot y$$

Si $x > 0.05$ alors : $\mu(x) = \frac{4 \cdot x}{1 + x}$
sinon : $\mu(x) = 0$



Une simulation

Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause

$$\dot{x} = r \cdot x - \frac{1}{Y} \mu(x) \cdot y \qquad \mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

On se débarrasse de Y

$$\tilde{y} = \frac{1}{Y} y$$

$$\dot{x} = r \cdot x - \mu(x) \cdot \tilde{y}$$

$$\dot{\tilde{y}} = \frac{1}{Y} [\mu(x) Y \cdot \tilde{y} - d \cdot Y \tilde{y}]$$

Mathématiques du modèle de Gause

$$\dot{x} = r \cdot x - \mu(x) \cdot y$$

$$\dot{y} = \mu(x) \cdot y - d \cdot y$$

$$\mu(x) = \frac{\mu \cdot x}{e + x}$$

$$\left(\begin{array}{c|c} f'_x & f'_y \\ \hline g'_x & g'_y \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c|c} r - \mu'(x_e) \cdot y_e & \mu(x_e) \\ \hline \mu'(x_e) \cdot y_e & \mu(x_e) - d \end{array} \right)$$

Mathématiques du modèle de Gause

- $\mu(x_e) = d$

- $y_e = (r/d) \cdot x_e$

- $\mu(x) = x \cdot \varphi(x)$; $\varphi(x) = \frac{\mu}{e+x}$

- $\mu'(x) = x \cdot \varphi'(x) + \varphi(x)$

- $y_e = \frac{r}{\varphi(x_e)}$

$$\left(\begin{array}{c|c} f'_x & f'_y \\ \hline g'_x & g'_y \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c|c} r - \mu'(x_e) \cdot y_e & -d \\ \hline \mu'(x_e) \cdot y_e & 0 \end{array} \right)$$

$$\lambda^2 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right) \lambda + \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1} \cdot \frac{\partial f_2}{\partial x_2} - \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \cdot \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right) = 0$$

$$\lambda^2 - (r - \mu'(x_e) \cdot y_e) \lambda + (d \cdot \mu'(x_e) \cdot y_e) = 0$$

Mathématiques du modèle de Gause

- $\mu(x_e) = d$
 - $y_e = (r/d) \cdot x_e$
 - $\mu(x) = x \cdot \varphi(x)$; $\varphi(x) = \frac{\mu}{e+x}$
 - $\mu'(x) = x \cdot \varphi'(x) + \varphi(x)$
 - $y_e = \frac{r}{\varphi(x_e)}$ $\lambda^2 - (r - \mu'(x_e) \cdot y_e) \lambda + (d \cdot \mu'(x_e) \cdot y_e) = 0$
- $$\mu'(x_e) \cdot y_e = x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e + \varphi(x_e) \cdot y_e$$

Mathématiques du modèle de Gause

- $\mu(x_e) = d$
- $y_e = (r/d) \cdot x_e$
- $\mu(x) = x \cdot \varphi(x)$; $\varphi(x) = \frac{\mu}{e+x}$
- $\mu'(x) = x \cdot \varphi'(x) + \varphi(x)$
- $y_e = \frac{r}{\varphi(x_e)} \quad \lambda^2 - (r - \mu'(x_e) \cdot y_e) \lambda + (d \cdot \mu'(x_e) \cdot y_e) = 0$

$$\mu'(x_e) \cdot y_e = x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e + \varphi(x_e) \cdot y_e$$

$$\mu'(x_e) \cdot y_e = x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e + r$$

Mathématiques du modèle de Gause

- $\mu(x_e) = d$
- $y_e = (r/d) \cdot x_e$
- $\mu(x) = x \cdot \varphi(x)$; $\varphi(x) = \frac{\mu}{e+x}$
- $\mu'(x) = x \cdot \varphi'(x) + \varphi(x)$
- $y_e = \frac{r}{\varphi(x_e)}$

$$\mu'(x_e) \cdot y_e = x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e + r$$



$$\lambda^2 - (r - \mu'(x_e) \cdot y_e) \lambda + (d \cdot \mu'(x_e) \cdot y_e) = 0$$

$$\lambda^2 - (-x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e) \lambda + (d \cdot \mu'(x_e) \cdot y_e)$$

$$(-x_e \cdot \varphi'(x_e) \cdot y_e) > 0$$

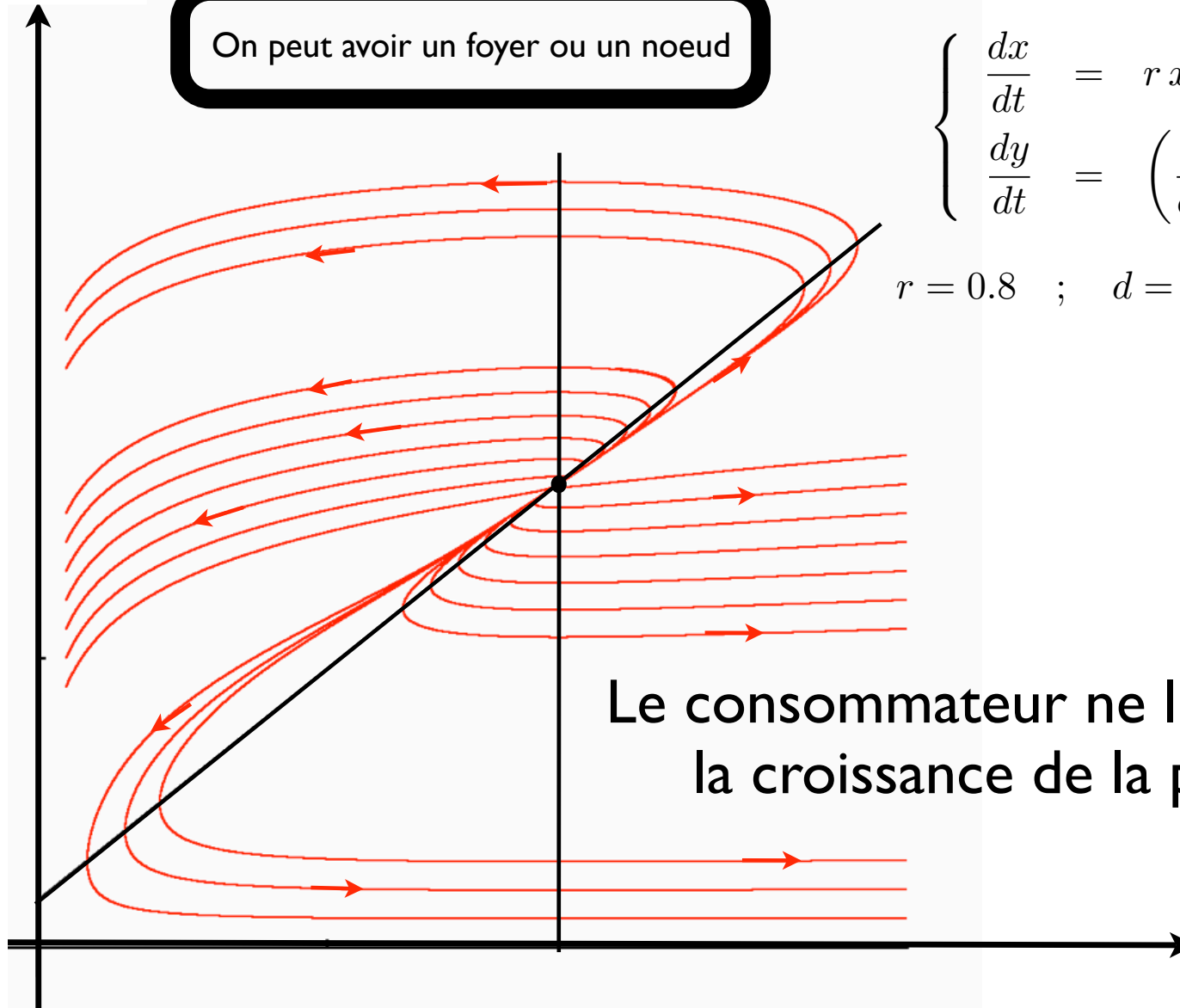
Toujours instable

Mathématiques du modèle de Gause

On peut avoir un foyer ou un noeud

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r x - \frac{x}{e+x} y \\ \frac{dy}{dt} = \left(\frac{x}{e+x} - d \right) y \end{cases}$$

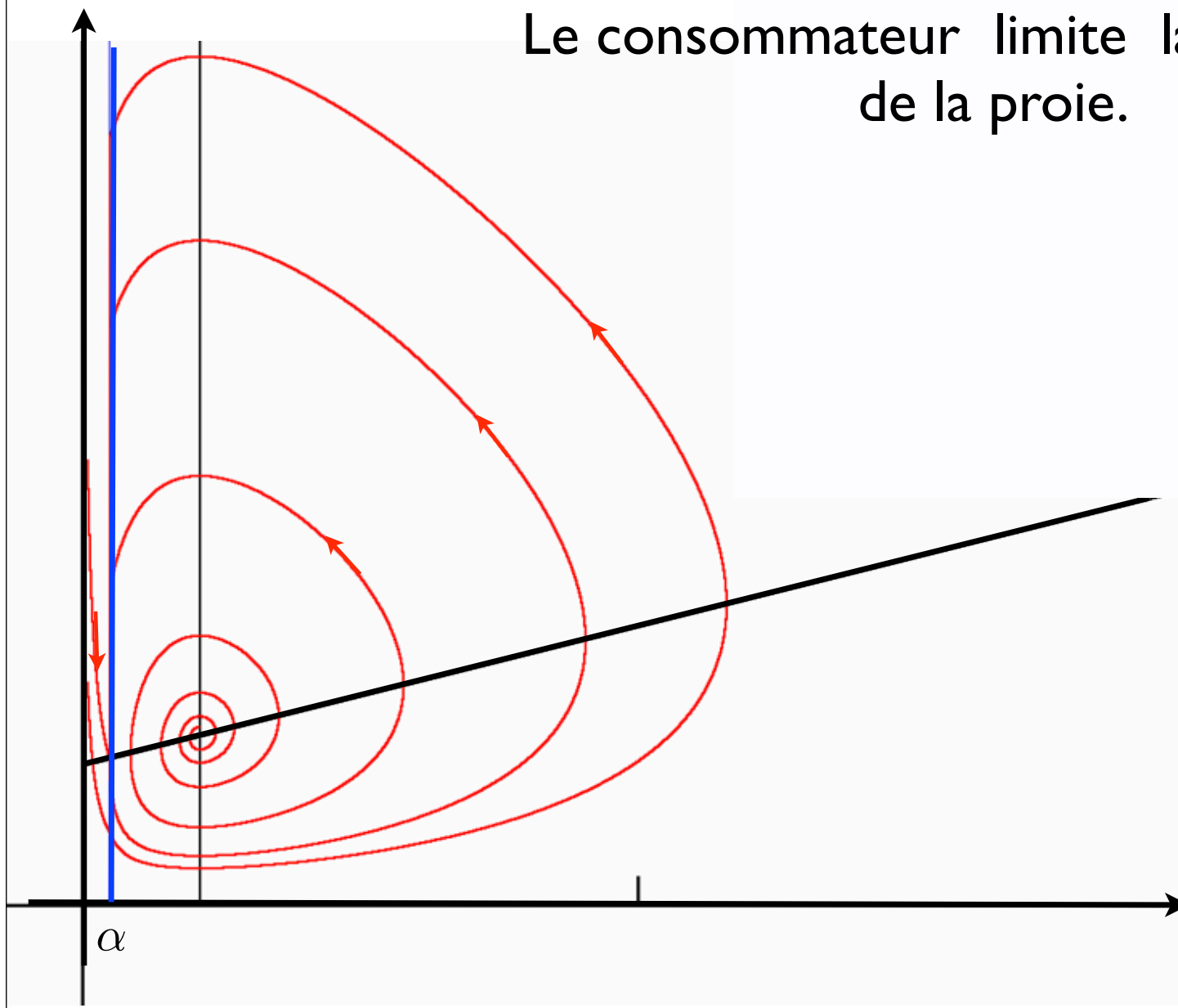
$$r = 0.8 \quad ; \quad d = 0.9 \quad ; \quad e = 0.2$$



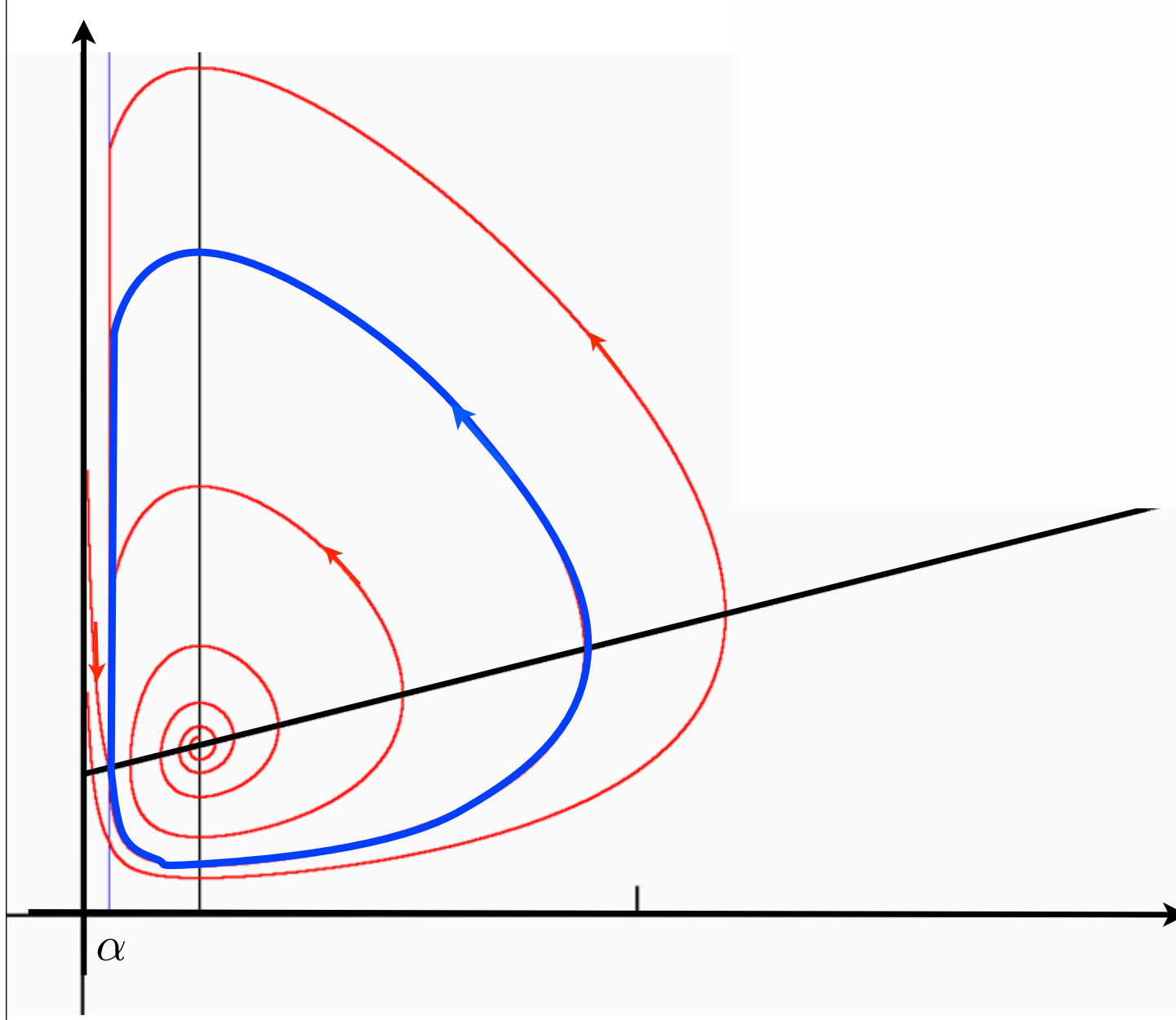
Le consommateur ne limite pas la croissance de la proie.

Mathématiques du modèle de Gause

Le consommateur limite la croissance de la proie.



Mathématiques du modèle de Gause



Mathématiques du modèle de Gause

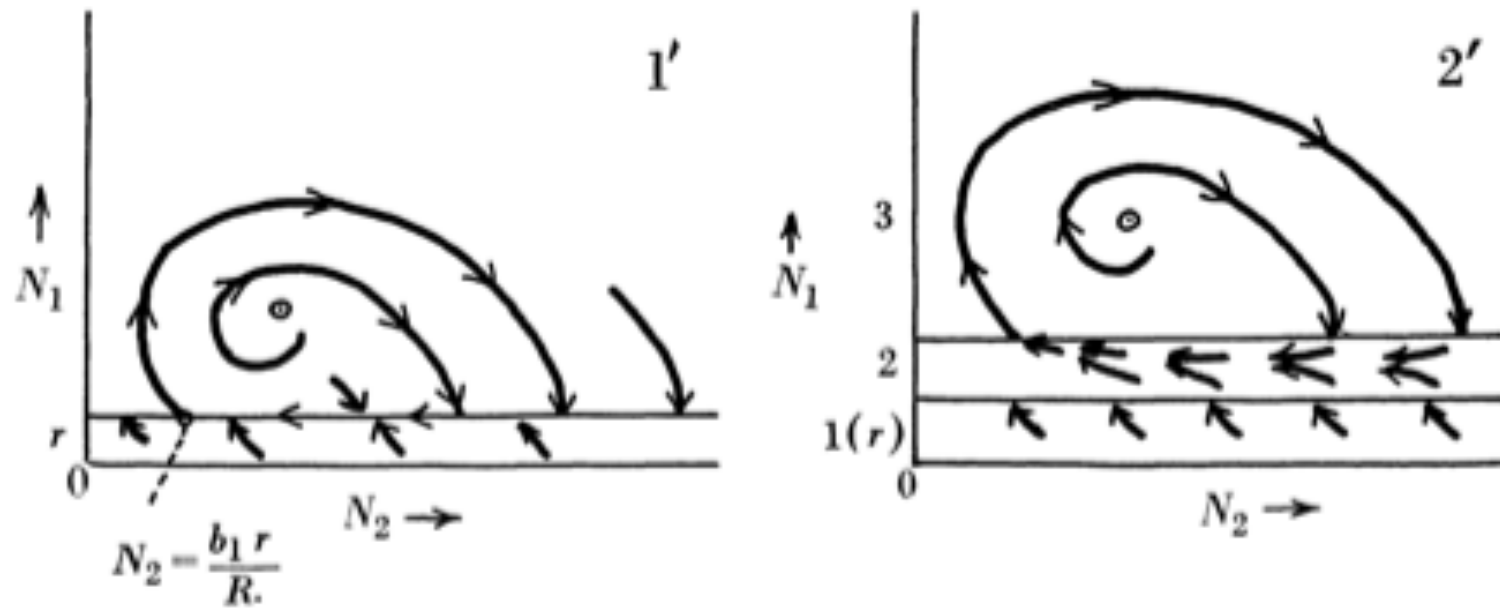
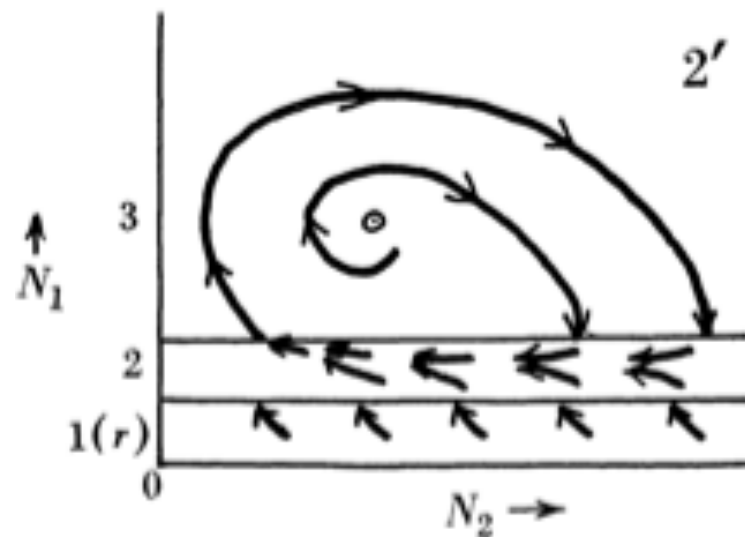
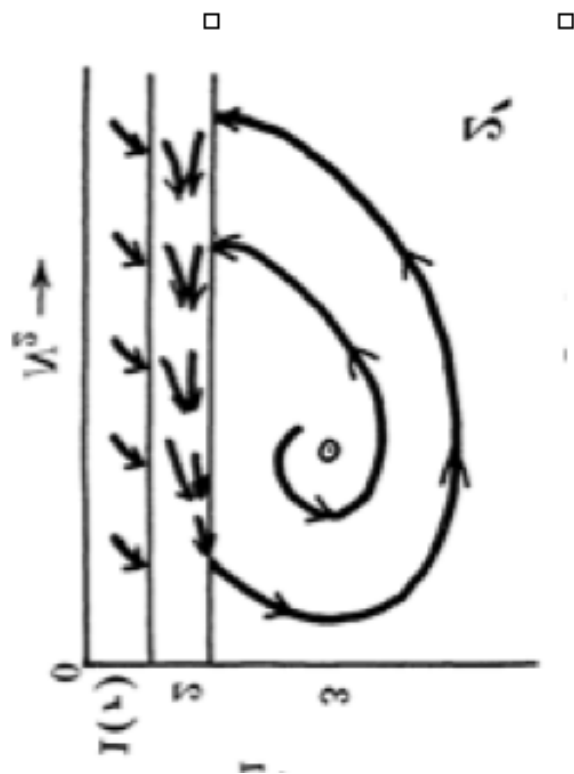


Fig. 5. Theoretical curves of interaction between *Paramecium bursaria* and *Saccharomyces exiguus*.

Mathématiques du modèle de Gause



Tramecium bursaria and *Saccharomyces exiguus*.

Bibliographie

Lecture Notes in Biomathematics

Managing Editor: S. Levin

22

Francesco M. Scudo
James R. Ziegler

The Golden Age
of Theoretical Ecology: 1923–1940

A Collection of Works by V. Volterra, V. A. Kostitzin,
A. J. Lotka and A. N. Kolmogoroff



Springer-Verlag
Berlin Heidelberg New York 1978

Bibliographie

HISTORICAL INTRODUCTION	1
PART I. LOGISTIC APPROACHES	7
Introduction	8
Calculus of variations and the logistic curve	
V. Volterra (1939)	11
Population growth, equilibria, and extinction under specified breeding conditions: a development and extension of the theory of the logistic curve'	
V. Volterra (1938)	18
The logistic law and its generalizations (Sur la loi logistique et ses généralisations)	
V. A. Kostitzin (1940)	28
The physiological segregation and the variation of species (Sur la ségrégation physiologique et la variation des espèces)	
V. A. Kostitzin (1940)	34
Comments on the note by Mr. Régnier and Miss Lambin: Study of a case of microbial competition (<u>Bacillus coli</u> - <u>Staphylococcus aureus</u>) (Remarques sur la note de M. Régnier et M ^{lle} Lambin (Étude d'un cas d'antagonisme microbien, <u>Bacillus coli</u> - <u>Staphylococcus aureus</u>))	
V. Volterra (1934)	47
The integro-differential equations for the toxic contamination of a medium (Sur les équations intégrodifférentielles de la théorie de l'action toxique du milieu)	
V. A. Kostitzin (1939)	50
Comments on the toxic action of the medium relative to the note by Mr. Régnier and Miss Lambin (Remarques sur l'action toxique du milieu à propos de la Note de M. Régnier et M ^{lle} Lambin (Étude sur le croit microbien en fonction de la quantité de substance nutritive des milieux de culture))	
V. Volterra and V. A. Kostitzin (1938)	54
PART II. COMPETITION AND PREDATION	57
Introduction	58
Variations and fluctuations in the numbers of coexisting animal species (Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi)	
V. Volterra (1927)	65
Principles of mathematical biology: Part II (Principes de biologie mathématique: Partie II)	
V. Volterra (1937)	237

Bibliography

	Page
The general equations of biological strife in the case of historical actions V. Volterra (1939)	264
The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply A. J. Lotka (1932)	274
On Volterra's theory of the struggle for existence (Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza) A. N. Kolmogoroff (1936)	287
On asymptotically stable periodic solutions in biological differential equations (Sur les solutions asymptotiques d'équations différentielles biologiques) V. A. Kostitzin (1936)	293
PART III. PARASITISM, EPIDEMICS AND SYMBIOSIS	297
Introduction	298
Contribution to the analysis of malaria epidemiology I. General Part A. J. Lotka (1923)	302
Contribution to the analysis of malaria epidemiology IV. Incubation lag F. R. Sharpe and A. J. Lotka (1923)	348
Symbiosis, parasitism and evolution (Symbiose, parasitisme et évolution (étude mathématique)) V. A. Kostitzin (1934)	369
PART IV. GENOTYPIC SELECTION AND EVOLUTION	409
Introduction	410
Mathematical biology. Chapter 15: Evolution (Biologie mathématique. Chapter 15: Évolution) V. A. Kostitzin (1937)	413
General differential equations for the problem of natural selection (Équations différentielles générales du problème de sélection naturelle) V. A. Kostitzin (1938)	424
On the Mendelian coefficients of heredity (Sur les coefficients mendéliens d'hérédité) V. A. Kostitzin (1938)	427

	Page
On the singular points of the differential equations in the problem of natural selection (Sur les points singuliers des équations différentielles du problème de la sélection naturelle) V. A. Kostitzin (1938)	433
Natural selection and transformation of the species from the mathematical, statistical and biological points of view (Sélection naturelle et transformation des espèces du point de vue analytique, statistique et biologique) V. A. Kostitzin (1938)	436
PART V. LIFE AND THE EARTH	439
Introduction	440
Evolution of the atmosphere: Organic circulation, glacial periods (Évolution de l'atmosphère: Circulation organique, époques glaciaires) V. A. Kostitzin (1935)	443
GENERAL BIBLIOGRAPHY	485

Bibliographie

GIORGIO ISRAEL

LA MATHÉMATISATION DU RÉEL

ESSAI SUR LA MODÉLISATION MATHÉMATIQUE

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DU LIVRE

ÉDITIONS DU SEUIL
27, rue Jacob, Paris VI^e

1996

TRAVAUX EN COURS

Tewfik Sari

*Contrôle non linéaire
et applications*

COURS DONNÉS À L'ÉCOLE D'ÉTÉ DU CIMPA,
DE L'UNIVERSITÉ DE TLEMCCEN

HERMANN  ÉDITEURS DES SCIENCES ET DES ARTS

Equations différentielles
à second membre discontinu

Claude Lobry Tewfik Sari

1 Introduction

Après une introduction justifiant l'intérêt de l'étude des équations différentielles à second membre discontinu nous proposons trois approches différentes de la question. La première, celle de Filippov est ancienne et bien connue. Les deux autres, on le verra, sont élémentaires, se retrouvent de façon plus ou moins classique dans la littérature, mais ne semblent pas avoir fait l'objet d'un exposé didactique. Nous éviterons que des difficultés techniques ne cachent des idées très simples nous limiterons à des fonctions *discontinues régulières* de \mathbb{R}^2 ou de \mathbb{R}^3 . Nous commencerons par la généralisation naturelle de fonctions continues par morceaux. On considère des fonctions définies par la donnée d'un nombre fini de sous-variétés régulières plongées se coupant transversalement telles que le complémentaire de leur union soit constitué localement d'un nombre fini d'ouverts ; sur chacun de ces ouverts la fonction est la restriction d'une fonction différentiable définie sur l'espace ambiant. Pour simplifier encore nous supposons que les fonctions sont globalement bornées. La généralisation des résultats exposés à des fonctions régulières définies sur des espaces de dimension supérieure et à des fonctions non bornées, voire des fonctions admettant des points d'accumulation de discontinuités, est immédiate. Enfin la généralisation à des fonctions mesurables quelconques nous semble posée.