


Modèles Mathématiques de la Prédation et de la Compétition

EPI MERE (*Inria Inra*)

Chef (mathématicien) = Alain Rapaport →



EPI MERE (*Inria Inra*)

Chef (mathématicien) = Alain Rapaport 

Probabiliste = Fabien Campillo 

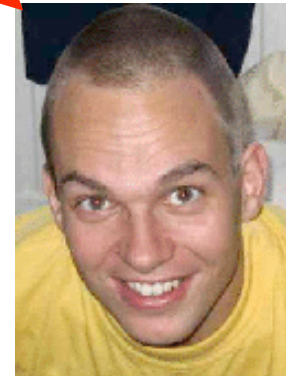


EPI MERE (*Inria Inra*)

Chef (mathématicien) = Alain Rapaport →

Probabiliste = Fabien Campillo →

Physicien = Bart Haegeman →



EPI MERE (*Inria Inra*)

Chef (mathématicien) = Alain Rapaport →



Probabiliste = Fabien Campillo

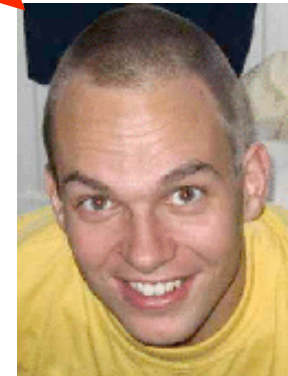
Physicien = Bart Haegeman



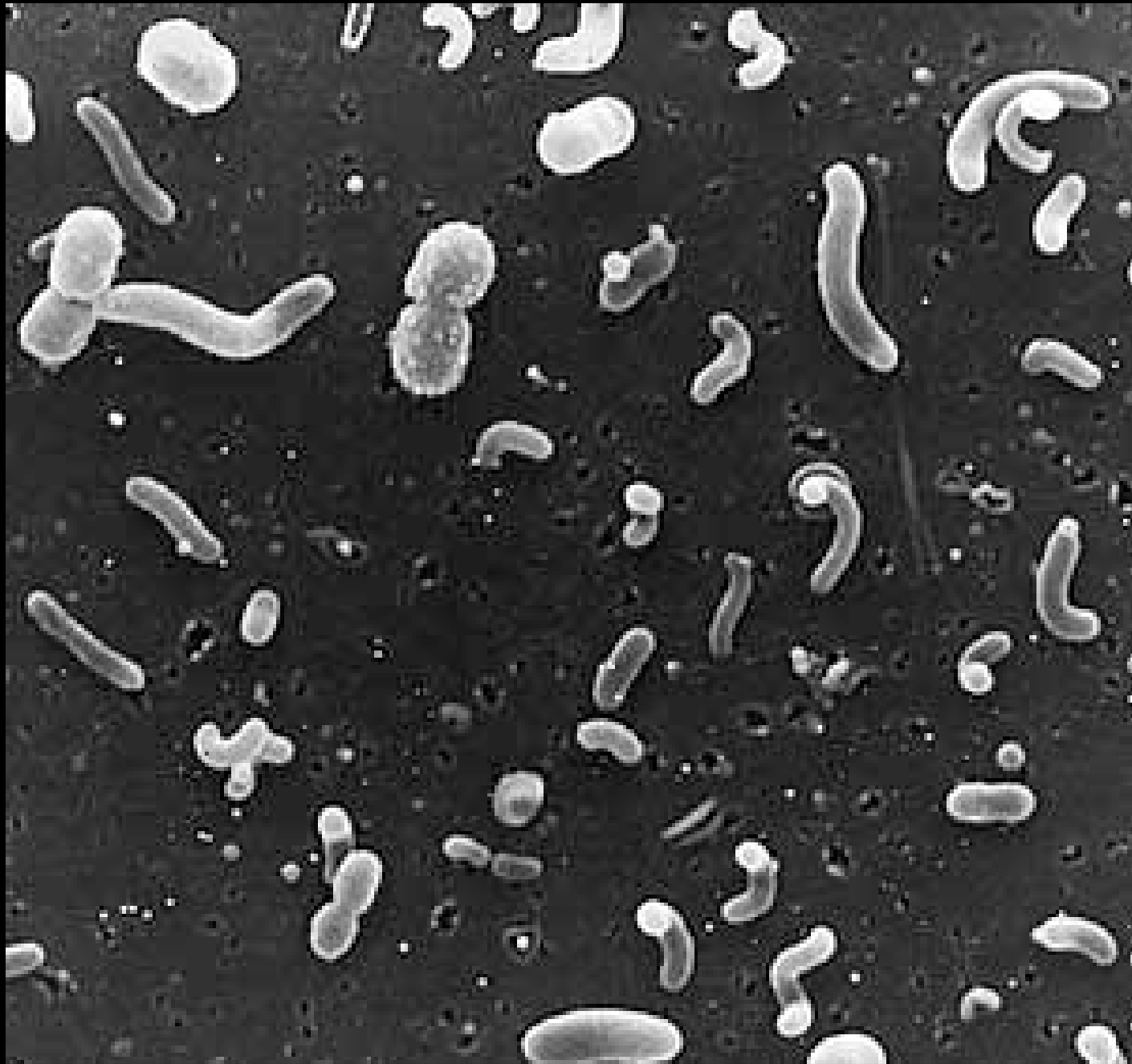
Automaticien = Jérôme Harmand

Mathématicien = Tewfik Sari

Retraité = Claude Lobry



introduction



Substrate alone (chemicals)

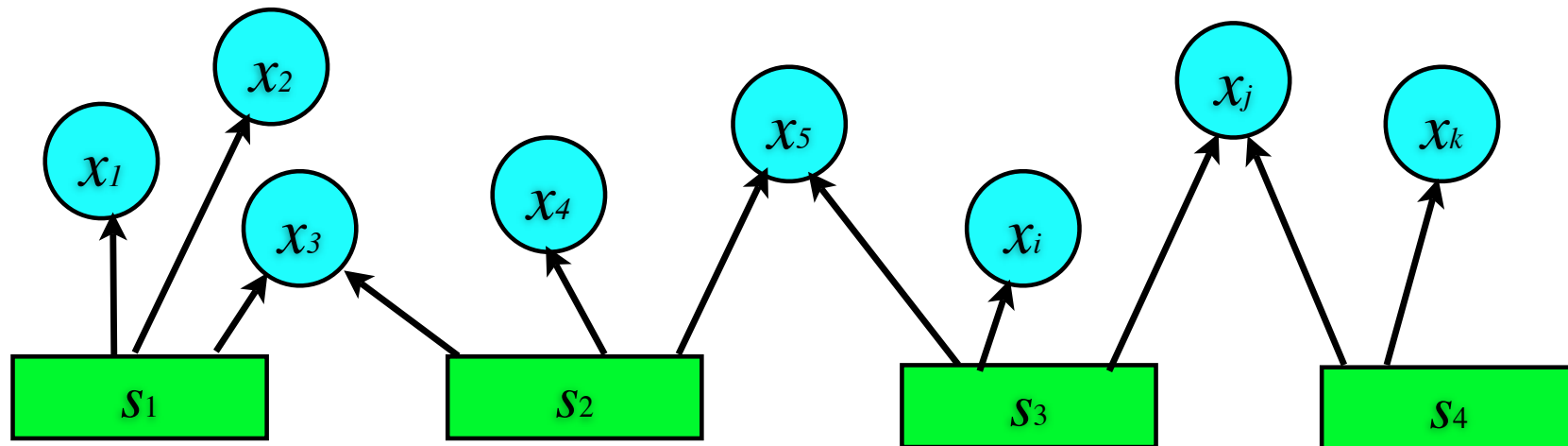
S_1

S_2

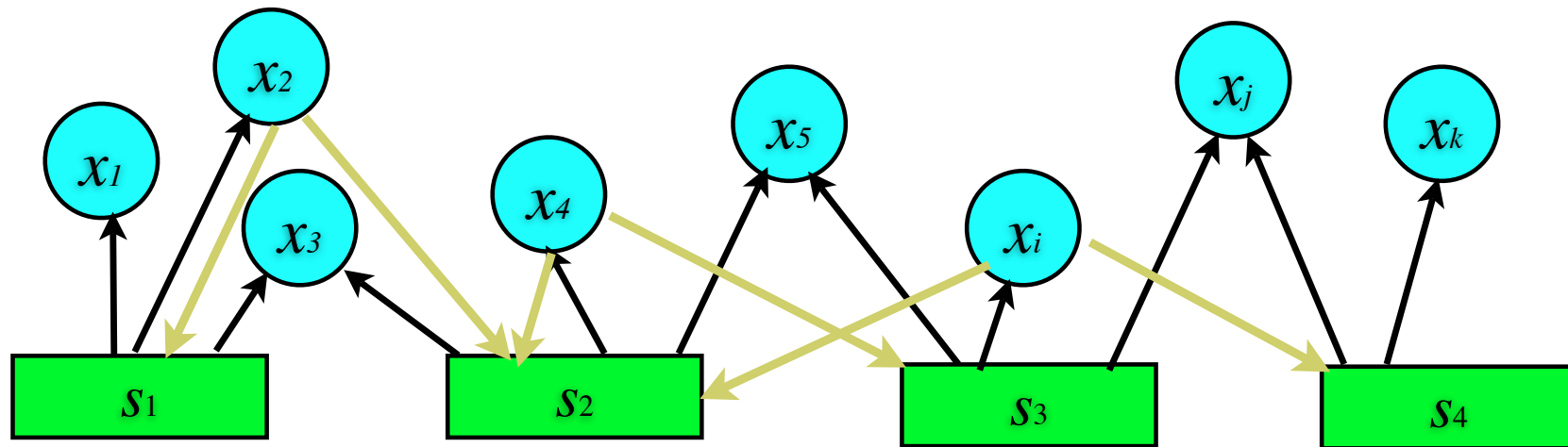
S_3

S_4

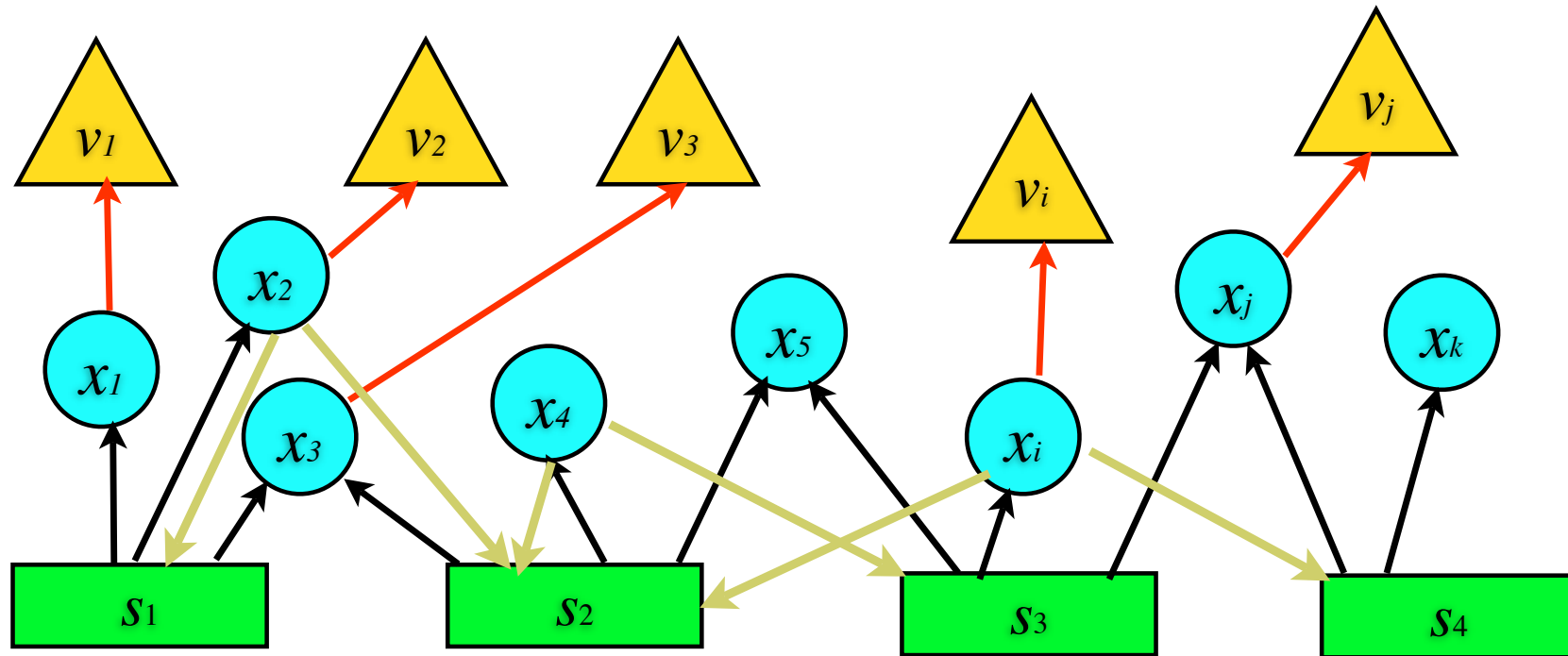
Substrate alone (chemicals)
Species of bacteria consumes chemicals



Substrate alone (chemicals)
Species of bacteria consumes chemicals
...produce chemicals.



Substrate alone (chemicals)
Species of bacteria consumes chemicals
...produce chemicals.
Viruses consume bacteria



Substrate alone (chemicals)

Species of bacteria consumes chemicals

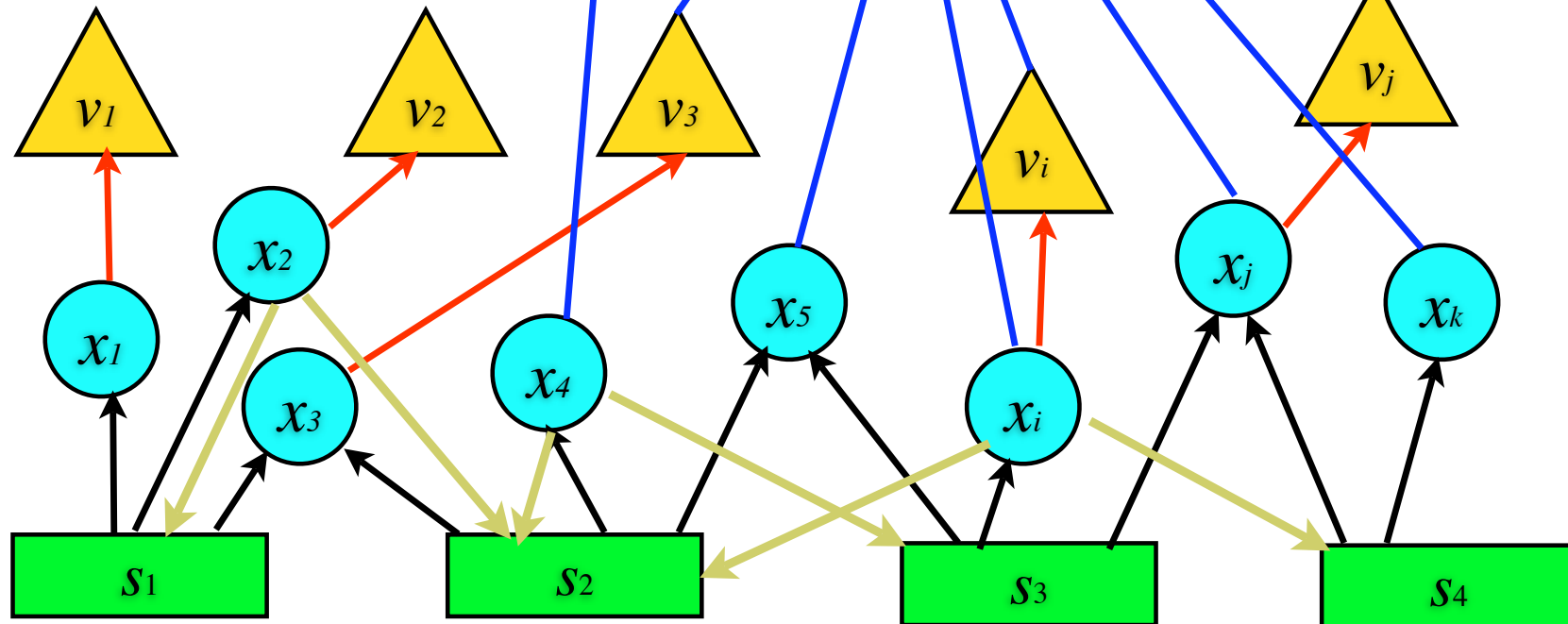
...produce chemicals.

Viruses consume bacteria

Super predators (or out

flow)

Big
Predator

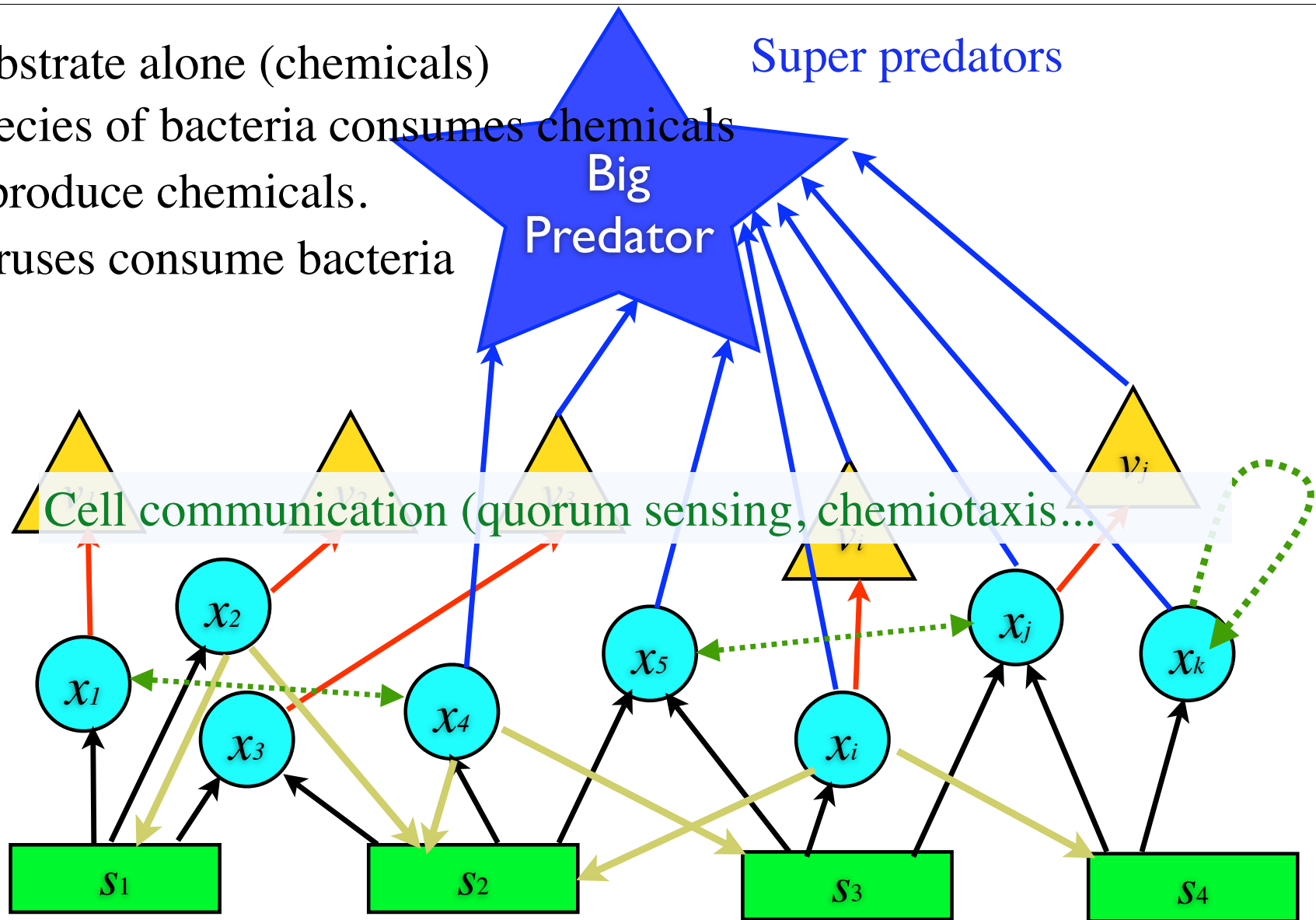


Substrate alone (chemicals)

Species of bacteria consumes chemicals

...produce chemicals.

Viruses consume bacteria



Substrate alone (chemicals)

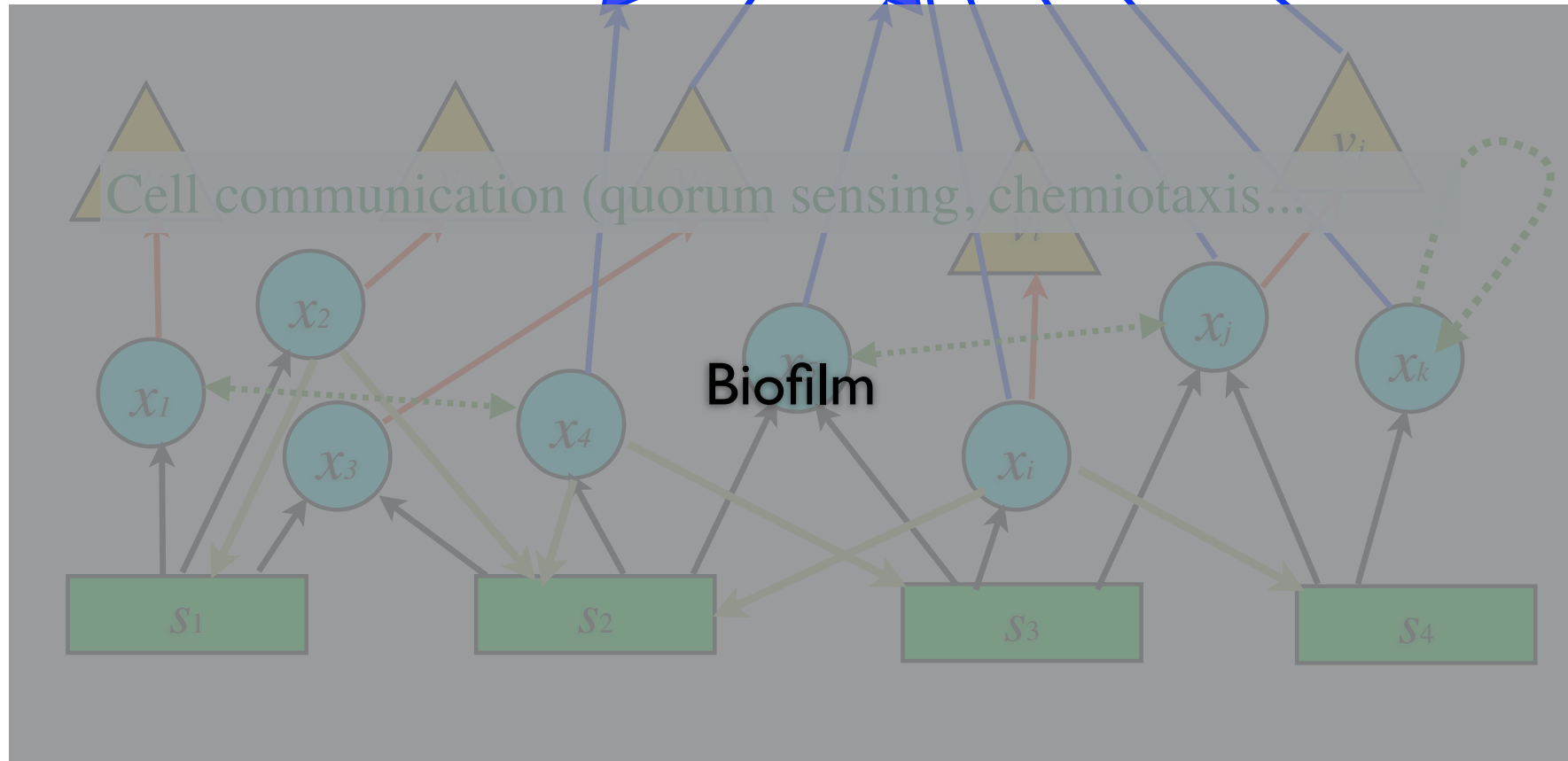
Species of bacteria consumes chemicals

...produce chemicals.

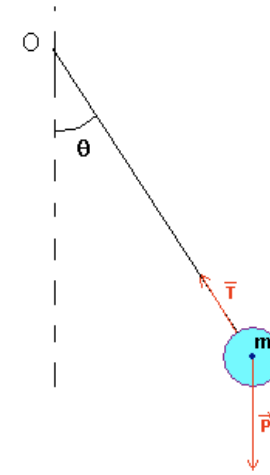
Viruses consume bacteria

Super predators

Big
Predator



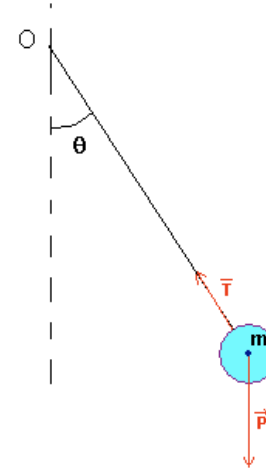
$$\begin{cases} \frac{d\theta}{dt} = \omega \\ \frac{d\omega}{dt} = -\frac{g}{l} \sin \theta \end{cases}$$



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



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



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

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

Les solutions mathématiques exactes sont considérées comme plus proches de la réalité que les approximations numériques

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 Croissance Illimitée

On suppose que la quantité de substrat est constante et largement supérieure aux capacités d'absorption d'une bactérie

Dans ces conditions constantes de croissance chaque bactérie se divise toutes les T unités de temps

On suppose que la population de départ n'est pas synchronisée

$$x(t + dt) = x(t) + \frac{dt}{T} \cdot x(t)$$

Calcul Direct

```
 $x_a := x_o ;$   
 $i := 0 ;$   
repeat  
 $i := i + 1 ;$   
 $x_n := x_a + \frac{dt}{T} * x_a ;$   
 $x_a := x_n ;$   
until  $i := N ;$   
write(  $x_n$  ) ;  
end.
```

$T =$ journée

$dt =$ heure

Au bout d'un mois ?

$$\frac{dt}{T} = \frac{1}{24}$$

$$N = 24 \cdot 30 = 720$$

Résultat $5.81 \cdot 10^{12}$

Calcul Direct

Problème : dépend du choix de dt

$x_a := x_o ;$

$i := 0 ;$

repeat

$i := i + 1 ;$

$x_n := x_a + \frac{dt}{T} * x_a ;$

$x_a := x_n ;$

until $i := N ;$

write(x_n) ;

end.

$T =$ journée

$dt =$ minute

Au bout d'un mois ?

$$\frac{dt}{T} = \frac{1}{60 \cdot 24}$$

$$N = 60 \cdot 24 \cdot 30 = 43\ 199$$

Résultat $1.05 \cdot 10^{13}$

Idéalisation mathématique

$$x(t + dt) = x(t) + \frac{dt}{T} \cdot x(t) \quad T = \text{journée}$$

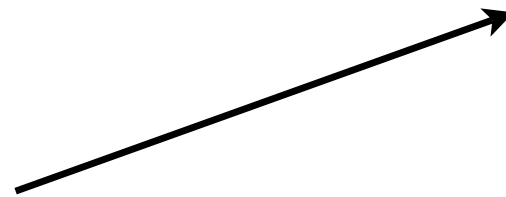
$$x(t + dt) - x(t) = \frac{dt}{T} \cdot x(t) \quad \text{Au bout d'un mois ?}$$

$$\frac{x(t+dt) - x(t)}{dt} = \frac{1}{T} \cdot x(t)$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{T} \cdot x(t)$$

$$x(t) = x(0)e^{\frac{1}{T}t}$$

Résultat $1.06 \cdot 10^{13}$



Historiquement

Calcul Direct

```
 $x_1 := x_0;$   
 $i := 0;$   
repeat  
 $i := i + 1;$   
 $x_n := x_a + \frac{dt}{T} * x_a;$   
 $x_a := x_n;$   
until  $i := N;$   
Write(  $x_n$  );  
end.
```


43 000
Multiplications

Idéalisation
mathématique

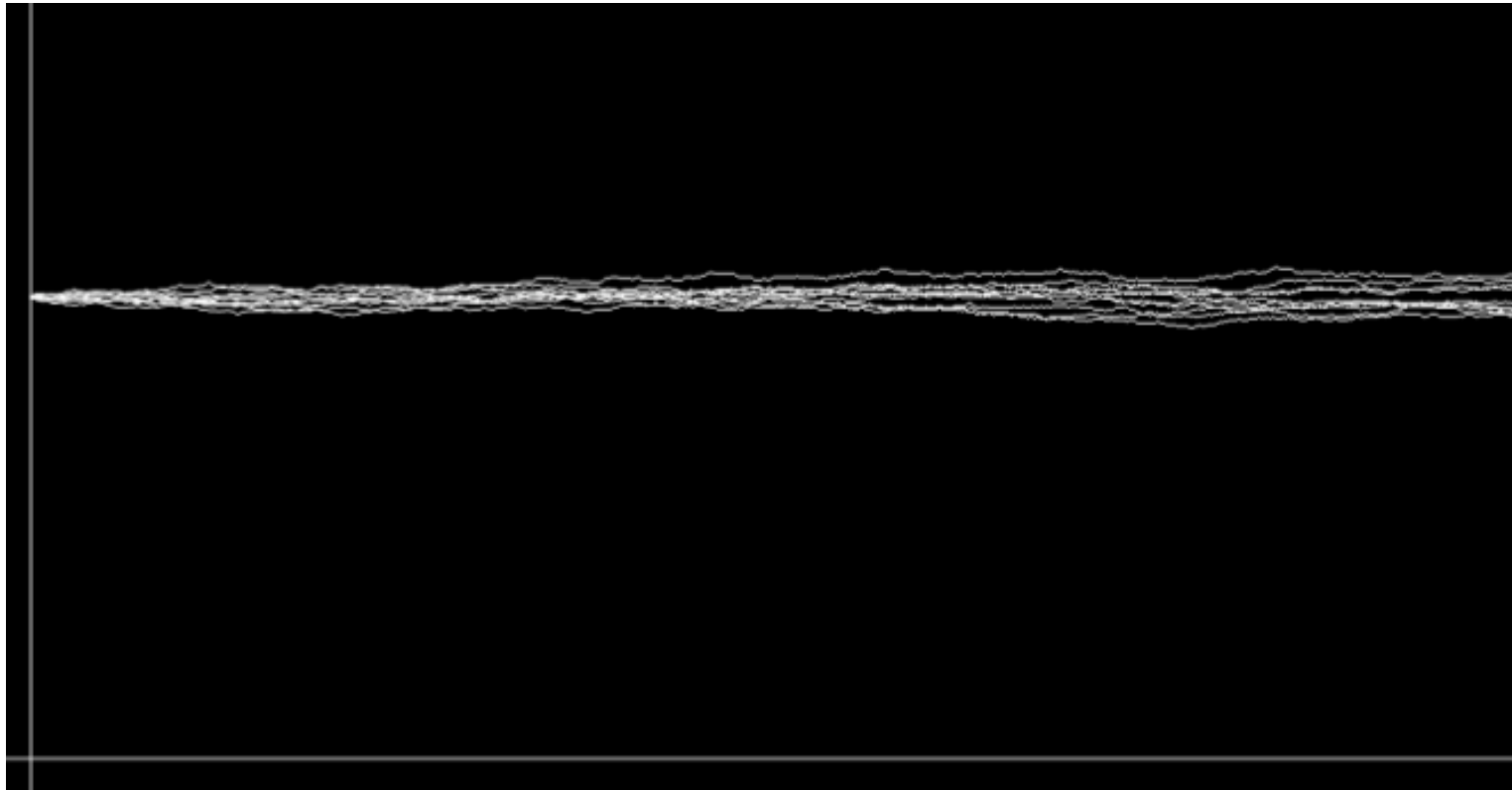
$$x(0)e^{\frac{1}{T}t} = x(0)\left[1 + \frac{1}{T}t + \frac{(\frac{1}{T}t)^2}{2} + \frac{(\frac{1}{T}t)^3}{2 \cdot 3} + \dots + \frac{(\frac{1}{T}t)^n}{2 \cdot 3 \dots n} + \dots\right]$$

$$n = 10$$


Modèle aléatoire

$$\begin{aligned} \frac{dt}{N(t+dt)} &= \frac{T}{N} \\ &= N(t) \pm 1 \end{aligned}$$


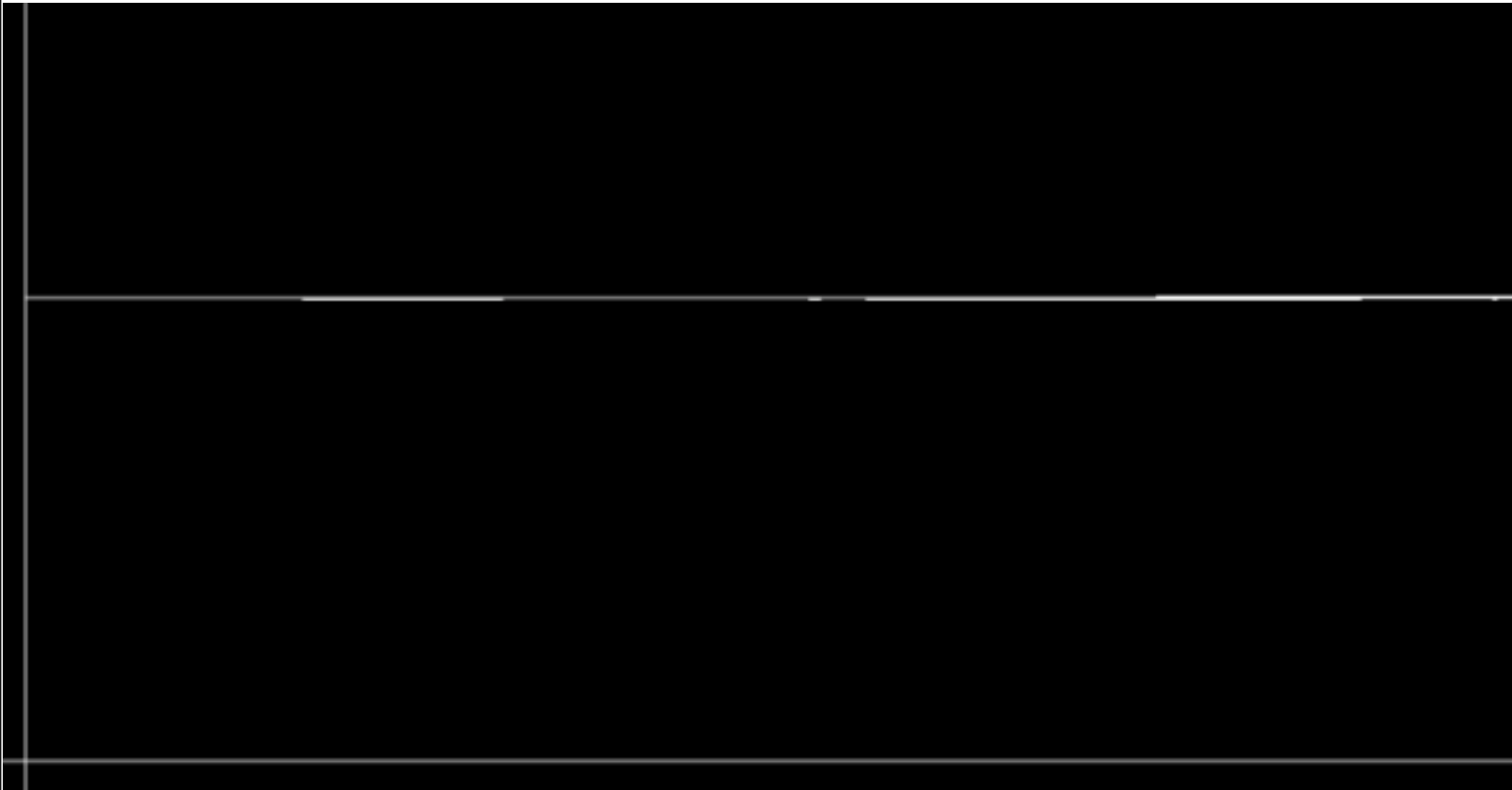
$N = 1000$



Modèle aléatoire

$$\begin{aligned} dt &= \frac{T}{N} \\ N(t + dt) &= N(t) \pm 1 \end{aligned}$$


$$N = 1000\ 000$$



1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

4.3 "Killing the Winner" et "Atto-Fox-problem".

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

Que veut dire grand ?

$$10^6 \longrightarrow 10^{23}$$

$$x(t + dt) = x(t) + p * x(t) * dt - q * x(t) * dt$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

Que veut dire grand ?

$$10^6 \longrightarrow 10^{23}$$

$$x(t + dt) = x(t) + p * x(t) * dt - q * x(t) * dt$$

Que veut dire dt petit ?

Temps de doublement = 3 heures $\approx 10^4$ secondes.

$$dt = \text{sec} ; x(t) = 10^6 \longrightarrow x(t + dt) = x(t) + 100$$

$$\text{Unité de temps} = \text{heure} \longrightarrow 1 \text{ sec} = 1/3600 = \frac{1}{3600}$$

$$\text{Unité de taille de population} = 10^6$$

$$10^{-4} = p * x(t) * dt = p * 1 * \frac{1}{3600} \longrightarrow p = 0.36$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

$$x(t + dt) = x(t) + (p - q) * x(t) * dt$$

$$\frac{x(t + dt) - x(t)}{dt} \approx x'(t) = (p - q) * x(t)$$

$$x'(t) = f(x(t)) * x(t)$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

dt “très très petit”

$$dt = 10^{-3} \text{ seconde}$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

dt “très très petit”

$$dt = 10^{-3} \text{ seconde}$$

$$dt = \text{sec} ; x(t) = 10^6 \longrightarrow x(t + dt) = x(t) + 100$$

Chaque centième de seconde on a 1 naissance “en moyenne”

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

dt “très très petit”

$$dt = 10^{-3} \text{ seconde}$$

$$dt = \text{sec}; x(t) = 10^6 \longrightarrow x(t + dt) = x(t) + 100$$

Chaque centième de seconde on a 1 naissance “en moyenne”

$$N(t + dt) = N(t) + Z_{p*N(t)*dt} - Z_{q*N(t)*dt}$$

$Z_{p*N(t)*dt}$ est une variable aléatoire qui prend les valeurs 0 ou 1

$$P(Z_{p*N(t)*dt} = 1) = p * N(t) * dt + o(dt)$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

Soit l'évènement : $E(\tau) =$ “pas de nouvelle naissance avant l'instant $t + \tau$ ”

$$P_0(\tau) = P(E(\tau))$$

$$E(\tau + d\tau) = E(\tau) \cup (Z_{p*N(t)*dt} = 0)$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

Soit l'évènement : $E(\tau) =$ “pas de nouvelle naissance avant l'instant $t + \tau$ ”

$$P_0(\tau) = P(E(\tau))$$

$$E(\tau + d\tau) = E(\tau) \cup (Z_{p*N(t)*d\tau} = 0)$$

Hypothèse : Markov = “le futur est indépendant du présent”

$$P_0(\tau + d\tau) = P_0(\tau)(1 - p * N(t)d\tau - o(d\tau))$$

$$P_0'(\tau) = -p * N(t)P_0(\tau)$$

$$P_0(\tau) = e^{-p*N(t)*\tau}$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

ξ = Variable aléatoire “époque de la prochaine naissance à partir de l'instant t ”

η = Variable aléatoire “époque de la prochaine disparition à partir de l'instant t ”

$$\xi \in]\tau, \tau + d\tau] = \text{“pas de naissance avant } \tau\text{”} \cup (Z_{p*N(t)*d\tau} = 1)$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

ξ = Variable aléatoire “époque de la prochaine naissance à partir de l'instant t ”

η = Variable aléatoire “époque de la prochaine disparition à partir de l'instant t ”

$$\xi \in]\tau, \tau + d\tau] = \text{“pas de naissance avant } \tau\text{”} \cup (Z_{p*N(t)*d\tau} = 1)$$

Hypothèse : Markov = “le futur est indépendant du présent”

$$P(\xi \in]\tau, \tau + d\tau]) = P_0(\tau) * P(Z_{p*N(t)*d\tau} = 1)$$

la loi de ξ est définie par la densité de probabilité :

$$\xi \approx e^{-p*N(t)*\tau} p * N(t) * d\tau$$

ξ suit une loi exponentielle de paramètre $\lambda = p * N(t)$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

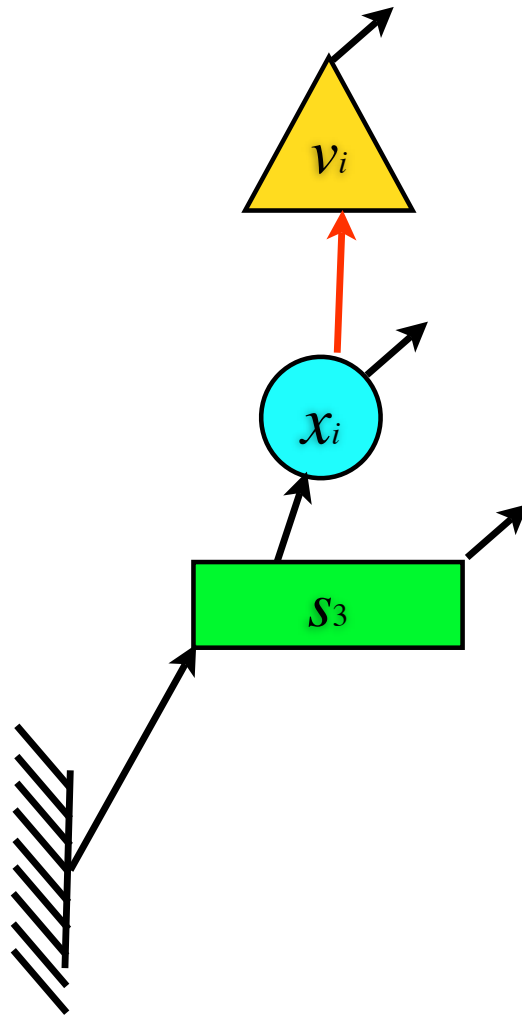
1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

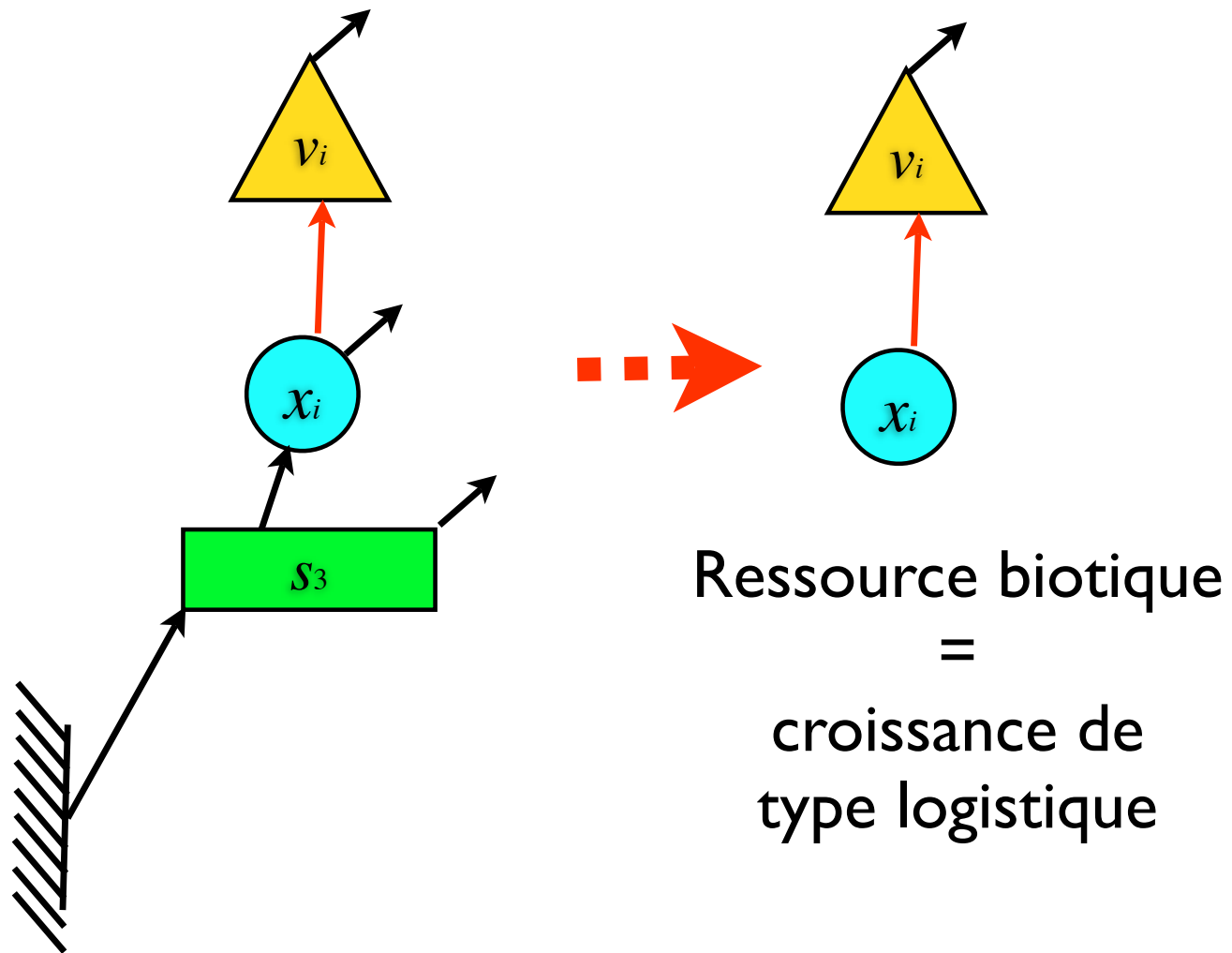
2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus



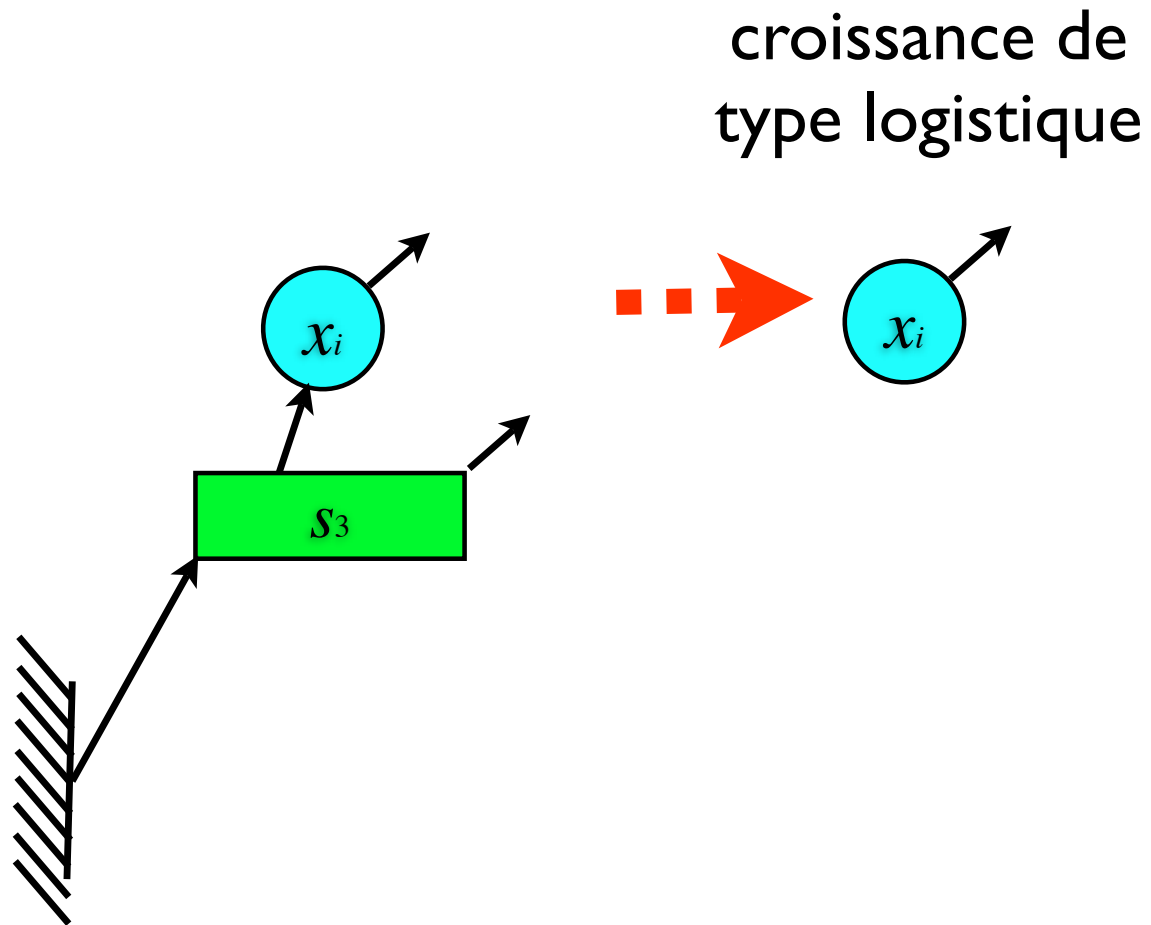
2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus



2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus



2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = d(S_{in} - S) - \mu(S)X \\ \frac{dX}{dt} = [\mu(S) - d]X \end{cases}$$



$$\frac{d(S + X)}{dt} = d(S_{in} - (S + X))$$

$$S(t) \approx S_{in} - X(t)$$

si $\mu(S) = \mu * S$ on a :

$$\frac{dX}{dt} = [(\mu * (S_{in} - X)) - d]X$$

$$\frac{dX}{dt} = \mu * \left[\left(S_{in} - \frac{d}{\mu} \right) - X \right] X$$

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

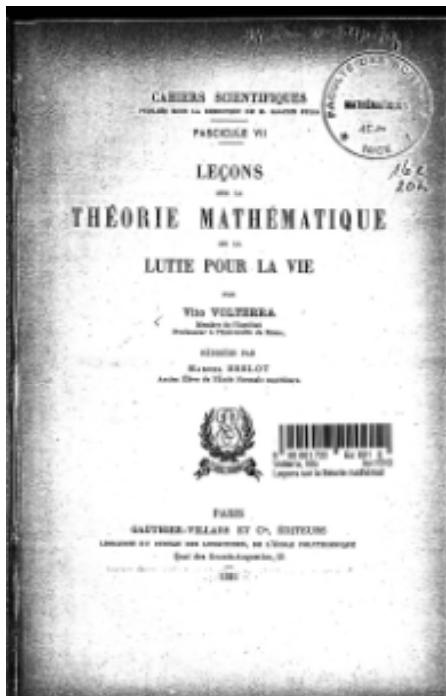
2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)
2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

LE MODÈLE HISTORIQUE **Lotka-Volterra** (1926)



$$\dot{x} = px - xy$$

$$\dot{y} = xy - my$$

Equilibre :

$$x_e = m, \quad y_e = p$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

Existence d'une intégrale première :

$$\dot{x} = px - xy$$

$$\dot{y} = xy - my$$

$$\frac{d}{dt}(x + y - m \ln(x) - p \ln(y)) = 0$$



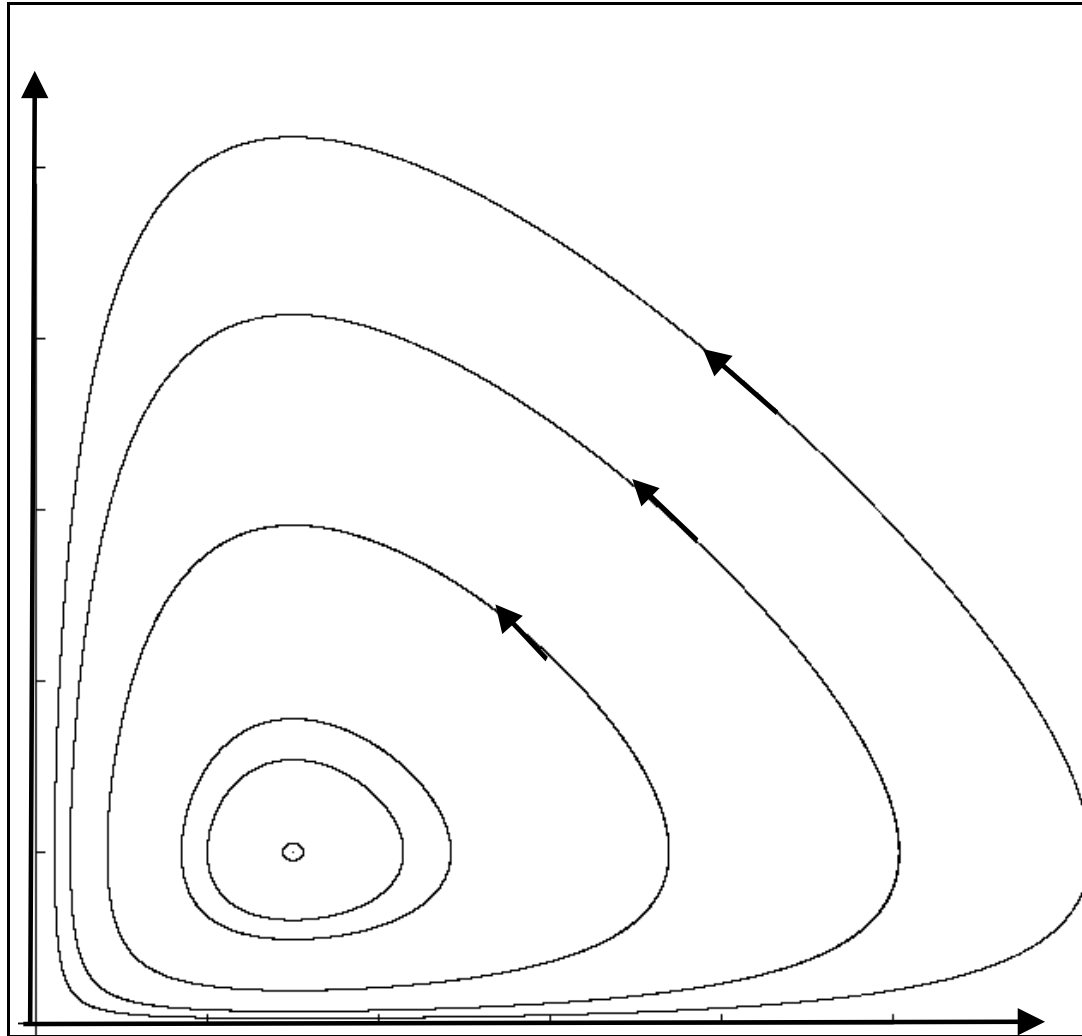
Les trajectoires sont des cycles



Persistance

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.



$$\dot{x} = x - xy$$

$$\dot{y} = xy - 1.5y$$

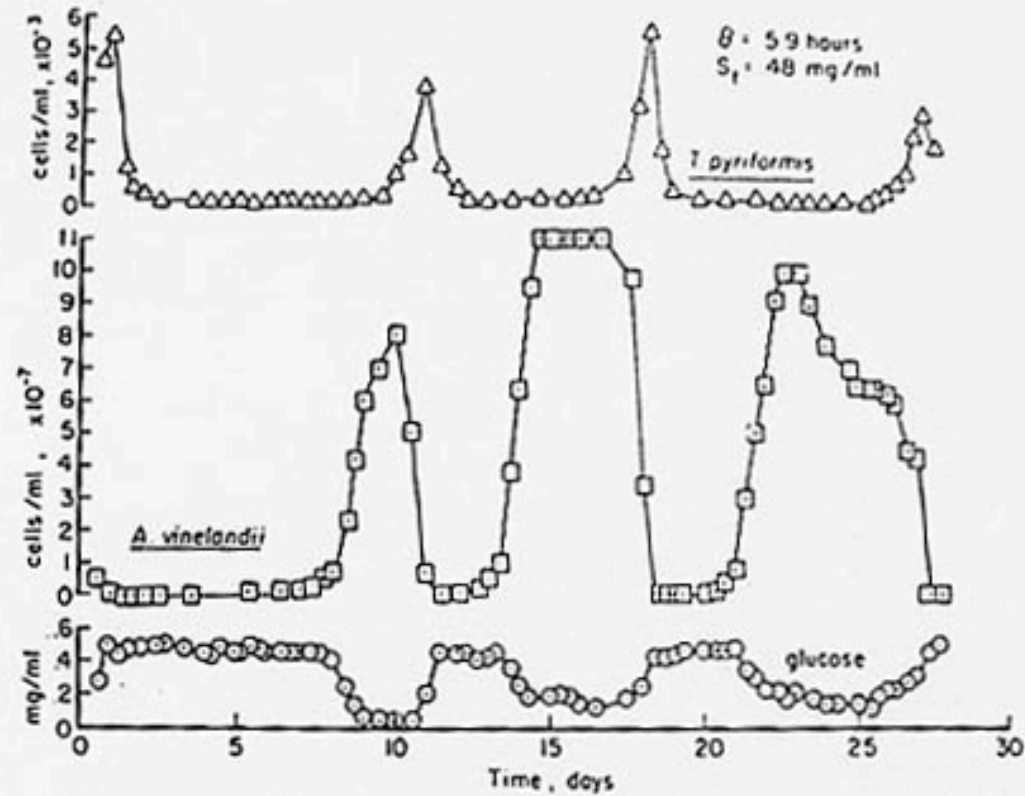


FIG. 4. Sustained oscillations in the glucose-Azotobacter-Tetrahymena food chain; holding time 5.9 hr

(1973) Jost, Drake, Frederikson, Tsuchia.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

Un modèle plus réaliste

$$\dot{x} = x - xy$$

$$\dot{y} = xy - my$$

La croissance de la proie x n'est plus linéaire

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

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

Le taux de prédation (la quantité prélevée par prédateur) n'est plus linéaire en x

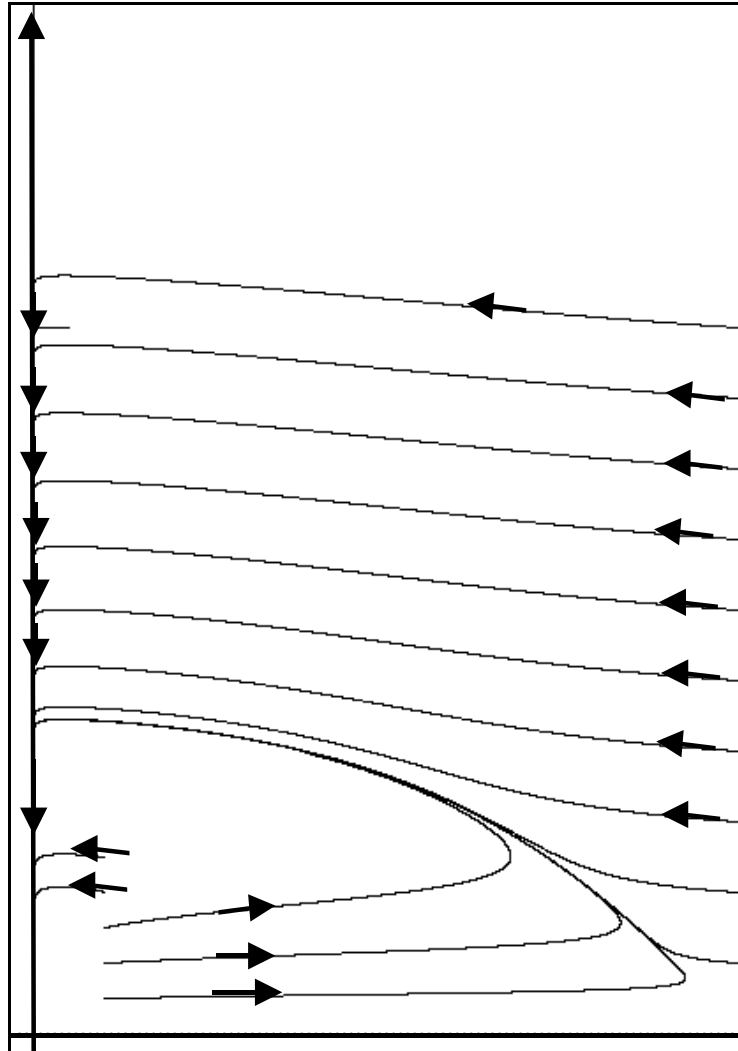
xy

est remplacé par

$$\mu(x)y = \frac{\mu_{\max} x}{e + x} y$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.



$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{0.1 + x}y$$

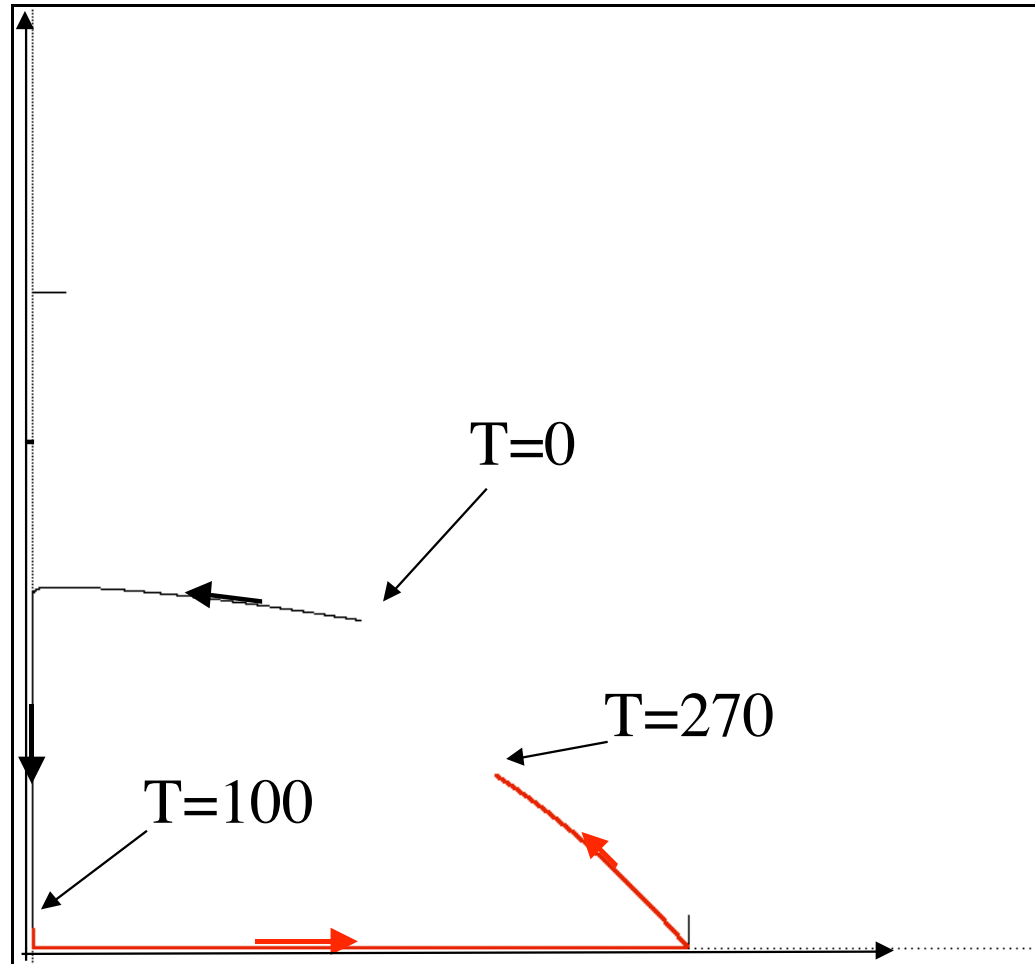
$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1 + x} - 0.3\right)y$$

Intégration pendant une
durée:

$$T = 100$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.



$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{0.1 + x}y$$

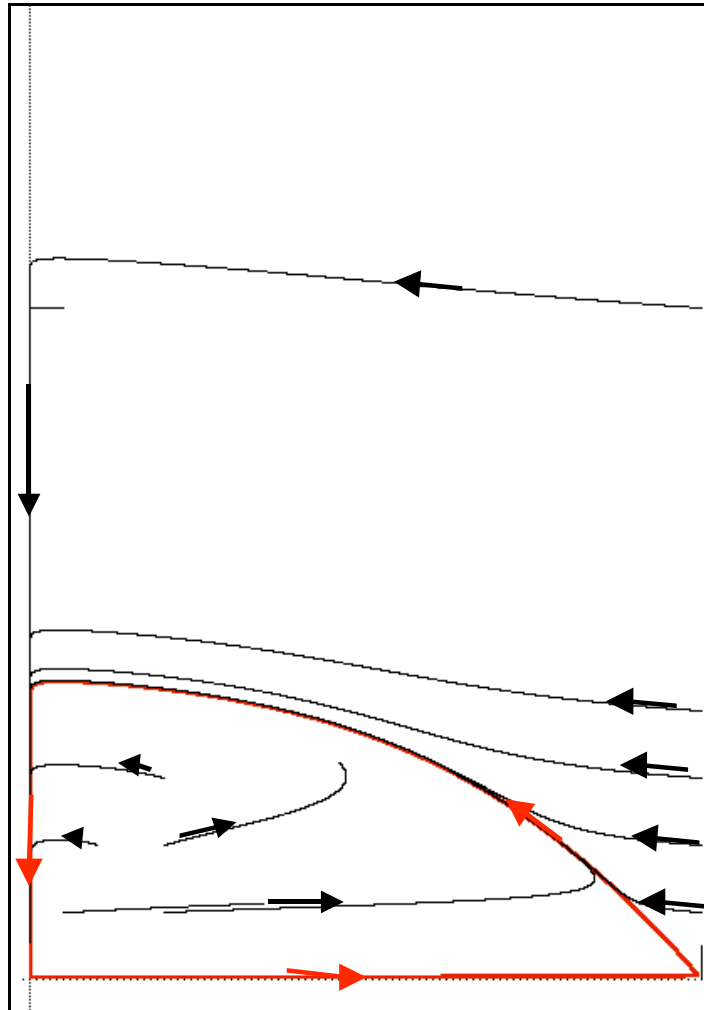
$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1 + x} - 0.3\right)y$$

Intégration pendant une durée:

$$T = 270$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.



$$\dot{x} = x(1-x) - \frac{x}{0.1+x}y$$

$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1+x} - 0.3\right)y$$

Existence d'un cycle limite

$$T = 500$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

CONCLUSION

Pour le modèle

$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{0.1 + x}y$$

$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1 + x} - 0.3\right)y$$

Il y a un cycle limite

donc

Il y a persistance

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

Est-ce bien certain ?

Y a-t-il vraiment un cycle limite ?

**Peut-on démontrer mathématiquement
l'existence d'un cycle limite ?**

Pour le système

$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{0.1 + x}y$$

$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1 + x} - 0.3\right)y$$

Y a-t-il persistance ?

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

Le modèle

$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{0.1 + x}y$$

$$\dot{y} = 0.1\left(\frac{x}{0.1 + x} - 0.3\right)y$$

possède une certaine "raideur" on le remplace par :

$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{\alpha + x}y$$

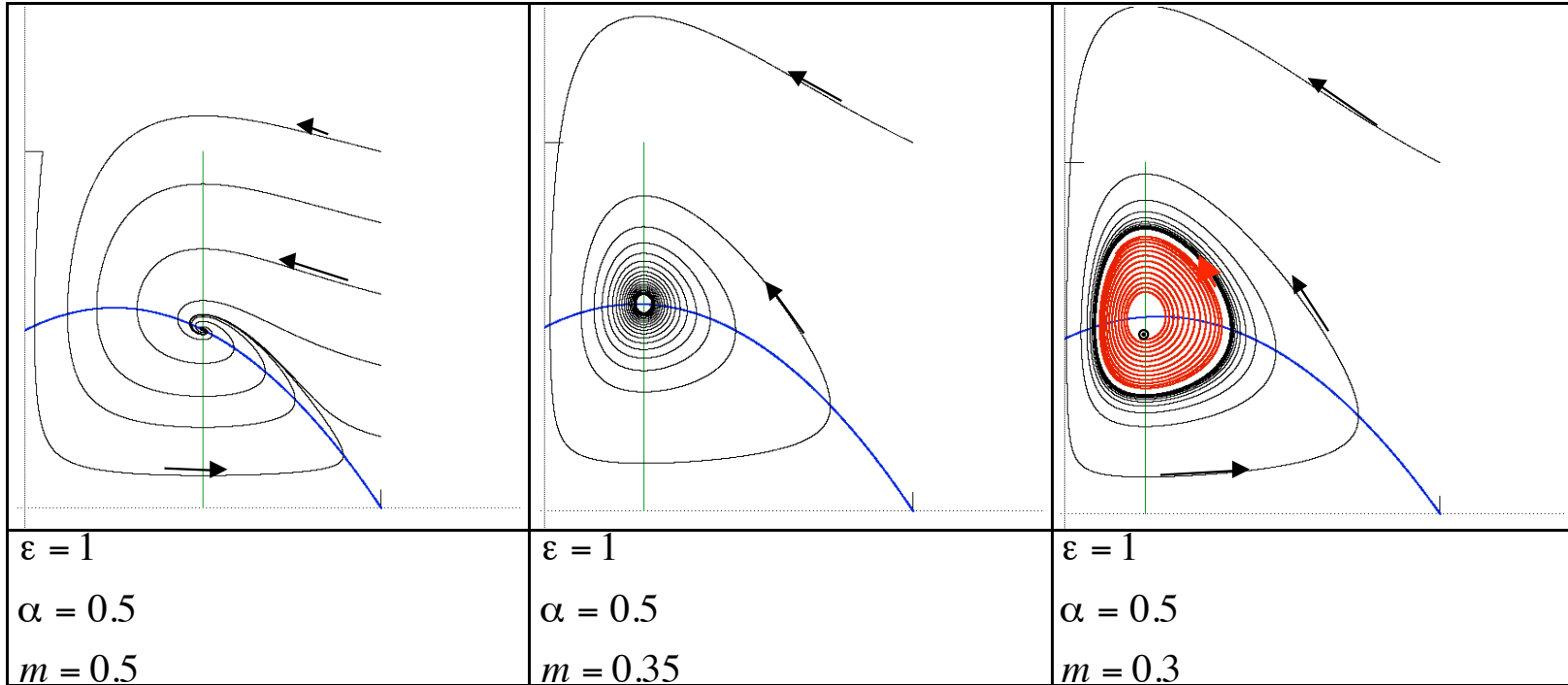
$$\dot{y} = \varepsilon\left(\frac{x}{\alpha + x} - m\right)y$$

et on fait varier les paramètres



2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox" associé aux bactéries.

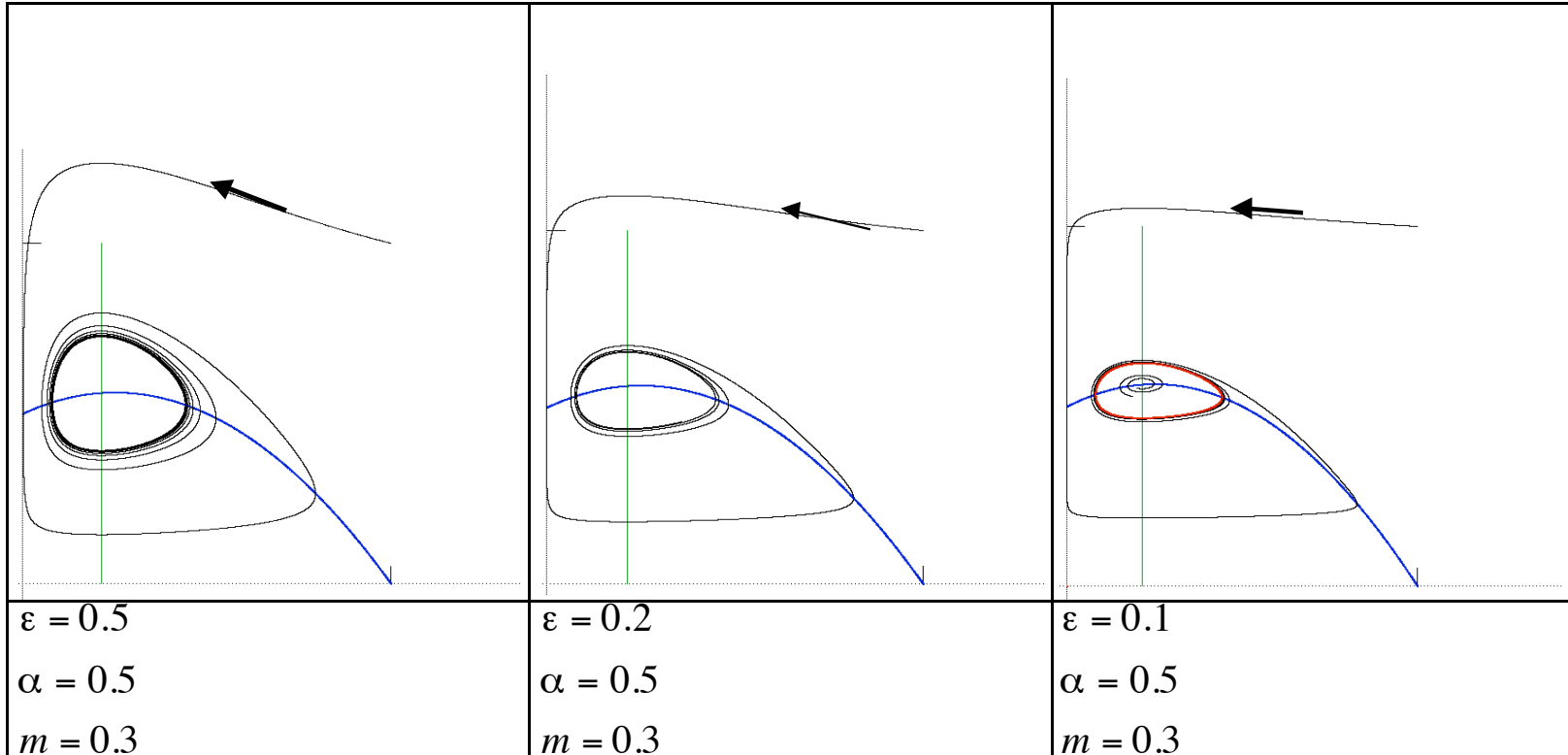


$$\dot{x} = x(1 - x) - \frac{x}{\alpha + x} y$$

$$\dot{y} = \varepsilon \left(\frac{x}{\alpha + x} - m \right) y$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox" associé aux bactéries.

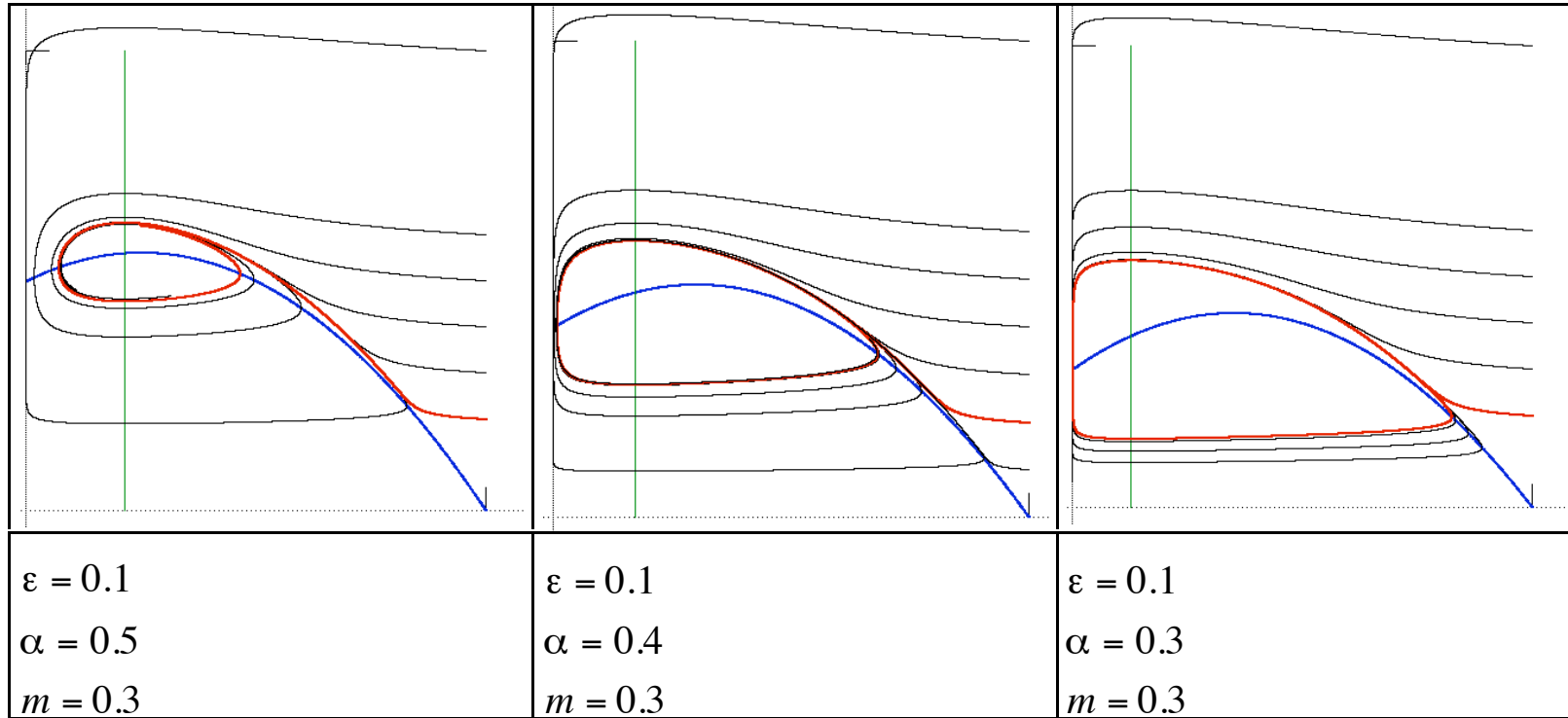


$$\dot{x} = x(1-x) - \frac{x}{\alpha+x}y$$

$$\dot{y} = \varepsilon\left(\frac{x}{\alpha+x} - m\right)y$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox" associé aux bactéries.



$$\dot{x} = x(1-x) - \frac{x}{\alpha+x}y$$

$$\dot{y} = \varepsilon \left(\frac{x}{\alpha+x} - m \right) y$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

Lorsque nous longeons l'axe vertical la variable $s(t)$ est pratiquement constante, sa dérivée est presque nulle, soit :

$$\frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{s}{K} - \frac{x}{e+s} \right) \approx 0$$

ce qui n'est possible que si $s(t)$ est de l'ordre de ε de manière à contrer le terme en $\frac{1}{\varepsilon}$. Donc, le long de l'axe vertical, nous négligeons s devant l'unité ce qui donne :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{x}{e} + O(\varepsilon) \right) \\ \frac{dx}{dt} = -mx + O(\varepsilon) \end{cases}$$

(Par $O(\varepsilon)$ nous entendons un terme qui est de l'ordre de grandeur de ε). Nous avons :

$$x(t) = x_0 \exp(-mt) + O(\varepsilon)$$


2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

Comme $s(t)$ décroît tant que $x(t)$ est au dessus de "l'isocline de la ressource" le minimum de s est atteint au moment T où $x(t)$ croise cette isocline, donc T est approximativement le moment où $x(T) = e + O(\varepsilon)$. Ainsi

Minimum de x pour $T = -\frac{1}{m} \ln \left(\frac{e}{x_0} \right) + O(\varepsilon)$.

Donc, tant que t est plus petit que T , nous avons :

$$\frac{ds}{dt} = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{s}{K} - \frac{x}{e+s} \right) = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{x_0 \exp(-mt)}{e} + O(\varepsilon) \right)$$

ce qui donne, après intégration :

$$s(T) = s_0 \exp \left[\frac{1}{\varepsilon m} \left(1 - \frac{x_0}{e} + \ln \left(\frac{x_0}{e} \right) \right) + O(1) \right]$$

soit encore :

$$s(T) = O(1) s_0 \exp \left[\frac{1}{\varepsilon m} \left(1 - \frac{x_0}{e} + \ln \left(\frac{x_0}{e} \right) \right) \right]. \quad (6)$$

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

$$\varepsilon = 0.1$$

m	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>	e	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>
0.8	$7.38 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$	0.6	$4.73 \cdot 10^{-3}$	$O(1) \cdot 10^{-3}$
0.7	$2.47 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$	0.5	$2.08 \cdot 10^{-4}$	$O(1) \cdot 10^{-4}$
0.6	$5.76 \cdot 10^{-6}$	$O(1) \cdot 10^{-6}$	0.4	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$
0.5	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$	0.35	$8.14 \cdot 10^{-9}$	$O(1) \cdot 10^{-9}$
0.4	$3.53 \cdot 10^{-8}$	$O(1) \cdot 10^{-8}$	0.3	$1.22 \cdot 10^{-11}$	$O(1) \cdot 10^{-11}$
0.3	$2.21 \cdot 10^{-10}$	$O(1) \cdot 10^{-10}$	0.25	$6.91 \cdot 10^{-16}$	$O(1) \cdot 10^{-16}$
0.2	$1.89 \cdot 10^{-13}$	$O(1) \cdot 10^{-14}$	0.2	$1.26 \cdot 10^{-22}$	$O(1) \cdot 10^{-22}$

Tableau 1 : $e = 0.4$, $x_0 = 1$

Tableau 2 : $m = 0.5$, $x_0 = 1$

x_0	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>
2	$1.52 \cdot 10^{-22}$	$O(1) \cdot 10^{-22}$
1	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$
0.9	$1.40 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$
0.8	$2.09 \cdot 10^{-4}$	$O(1) \cdot 10^{-4}$
0.7	$2.43 \cdot 10^{-3}$	$O(1) \cdot 10^{-3}$
0.6	$2.25 \cdot 10^{-2}$	$O(1) \cdot 10^{-2}$
0.5	$5.84 \cdot 10^{-2}$	$O(1) \cdot 10^{-2}$

Tableau 3 : $e = 0.4$, $m = 0.5$

**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.

SI prefixes

1000^m	10^n	Prefix	Symbol	Since ^[1]	Short scale	Long scale	Decimal
1000^8	10^{24}	yotta	Y	1991	Septillion	Quadrillion	1 000 000 000 000 000 000 000 000
1000^7	10^{21}	zetta	Z	1991	Sextillion	Trilliard	1 000 000 000 000 000 000 000
1000^6	10^{18}	exa	E	1975	Quintillion	Trillion	1 000 000 000 000 000 000
1000^5	10^{15}	peta	P	1975	Quadrillion	Billiard	1 000 000 000 000 000
1000^4	10^{12}	tera	T	1960	Trillion	Billion	1 000 000 000 000
1000^3	10^9	giga	G	1960	Billion	Milliard	1 000 000 000
1000^2	10^6	mega	M	1960	Million		1 000 000
1000^1	10^3	kilo	k	1795	Thousand		1 000
$1000^{2/3}$	10^2	hecto	h	1795	Hundred		100
$1000^{1/3}$	10^1	deca	da	1795	Ten		10
1000^0	10^0	(none)	(none)	NA	One		1
$1000^{-1/3}$	10^{-1}	deci	d	1795	Tenth		0.1
$1000^{-2/3}$	10^{-2}	centi	c	1795	Hundredth		0.01
1000^{-1}	10^{-3}	milli	m	1795	Thousandth		0.001
1000^{-2}	10^{-6}	micro	μ	1960 ^[2]	Millionth		0.000 001
1000^{-3}	10^{-9}	nano	n	1960	Billionth	Milliardth	0.000 000 001
1000^{-4}	10^{-12}	pico	p	1960	Trillionth	Billionth	0.000 000 000 001
1000^{-5}	10^{-15}	femto	f	1964	Quadrillionth	Billiardth	0.000 000 000 000 001
1000^{-6}	10^{-18}	atto	a	1964	Quintillionth	Trillionth	0.000 000 000 000 000 001
1000^{-7}	10^{-21}	zepto	z	1991	Sextillionth	Trilliardth	0.000 000 000 000 000 000 001
1000^{-8}	10^{-24}	yocto	y	1991	Septillionth	Quadrillionth	0.000 000 000 000 000 000 000 001

1. The metric system was introduced in 1795 with six prefixes. The other dates relate to recognition by a resolution of the CGPM.
 2. The 1948 recognition of the micron by the CGPM was abrogated in 1967.

atto = 10^{-18}

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

$$\begin{aligned} s' &= d(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^N \mu_i(s) x_i \\ x_i' &= (\mu_i(s) - d) x_i \end{aligned}$$

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

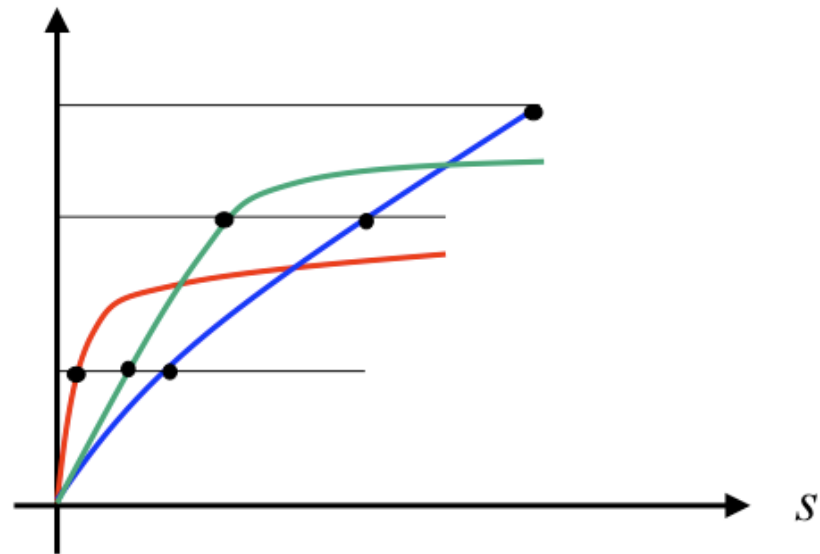
3.1 L'exclusion compétitive.

$$\begin{aligned}0 &= d(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^N \mu_i(s) x_i \\0' &= (\mu_i(s) - d) x_i\end{aligned}$$

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

$$\begin{aligned} 0 &= d(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^N \mu_i(s) x_i \\ 0' &= (\mu_i(s) - d) x_i \end{aligned}$$



3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

Competitive exclusion principle

Harding Science 1960

The competitive exclusion principle, sometimes referred to as Gause's Law of competitive exclusion or just Gause's Law, states that two species that compete for the exact same resources cannot stably coexist.

EXPERIENCES DE LABORATOIRE.....

HANSEN et HUBBEL , *Single nutrient microbial competition : qualitative agreement between experimental and theoretically-forecast outcomes*, **Science (1980)**

Single-nutrient microbial competition: qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes.

Hansen SR, Hubbell SP. Science 1980

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

Laboratory experiments of...

HANSEN et HUBBEL, *Single nutrient microbial competition : qualitative agreement between experimental and theoretically-forecast outcomes*, **Science (1980)**

.....are different from real life

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

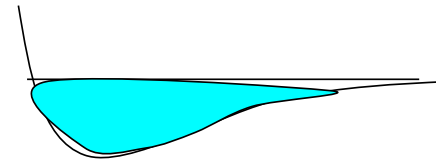
3.1 L'exclusion compétitive.

Laboratory experiments of...

HANSEN et HUBBEL, *Single nutrient microbial competition : qualitative agreement between experimental and theoretically-forecast outcomes*, **Science (1980)**

.....are different from real life

HUTCHINSON G. E. *The paradox of the plankton*,
American Naturalist. (1961)



In an oligotrophic mountain lake there are less than ten essential resources and much more plankton species

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

Successful Invasion of a Food Web In a Chemostat*

GAIL S. K. WOLKOWICZ

*Department of Mathematics and Statistics, McMaster University,
Hamilton, Ontario, Canada L8S 4K1*

Received 10 March 1988; revised 12 August 1988

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

L'équilibre du système

$$\frac{ds}{dt} = d(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i,$$

$$\frac{dx_i}{dt} = (\mu_i(s) - d)x_i - b_i x_i y_i$$

$$\frac{dy_i}{dt} = [b_i x_i - d]y_i,$$

est stable.

Lineaire

Mais.....

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

A l'équilibre, tous les x_i sauf 1 sont nuls

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad 0 = \frac{ds}{dt} = d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i \\ (2) \quad 0 = \frac{dx_i}{dt} = [\mu_i(s) - d]x_i \end{array} \right.$$

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

Il y a un équilibre avec tous les $x_i \neq 0$ (évident)

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad 0 = \frac{ds}{dt} = d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i \\ (2) \quad 0 = \frac{dx_i}{dt} = [\mu_i(s) - d]x_i - b_i x_i y_i \\ (3) \quad 0 = \frac{dy_i}{dt} = (b_i x_i - d)y_i \end{array} \right.$$

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

Il y a un équilibre avec tous les $x_i \neq 0$ (évident)

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad 0 = \frac{ds}{dt} = d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i \\ (2) \quad 0 = \frac{dx_i}{dt} = [\mu_i(s) - d]x_i - b_i x_i y_i \\ (3) \quad 0 = \frac{dy_i}{dt} = (b_i x_i - d)y_i \end{array} \right.$$

$$(3) \implies x_i = \frac{d}{b_i}$$

$$(1) \implies 0 = (S_{in} - s^*) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s^*)}{b_i}$$

$$(2) \implies 0 = [\mu_i(s^*) - d - b_i y_i]x_i$$

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

Il y a un équilibre avec tous les $x_i \neq 0$ (évident)

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad 0 = \frac{ds}{dt} = d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i \\ (2) \quad 0 = \frac{dx_i}{dt} = [\mu_i(s) - d]x_i - b_i x_i y_i \\ (3) \quad 0 = \frac{dy_i}{dt} = (b_i x_i - d)y_i \end{array} \right.$$

$$(3) \implies x_i = \frac{d}{b_i}$$

$$(1) \implies 0 = (S_{in} - s^*) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s^*)}{b_i}$$

$$(2) \implies 0 = [\mu_i(s^*) - d - b_i y_i]x_i$$

Th. Wolkowicz : L'équilibre est stable !

1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

L'équilibre du système

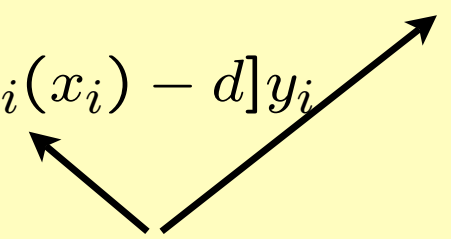
$$\frac{ds}{dt} = d(S_{\text{in}} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s)x_i,$$

$$\frac{dx_i}{dt} = (\mu_i(s) - d)x_i - h_i(x_i)y_i$$

$$\frac{dy_i}{dt} = [h_i(x_i) - d]y_i$$

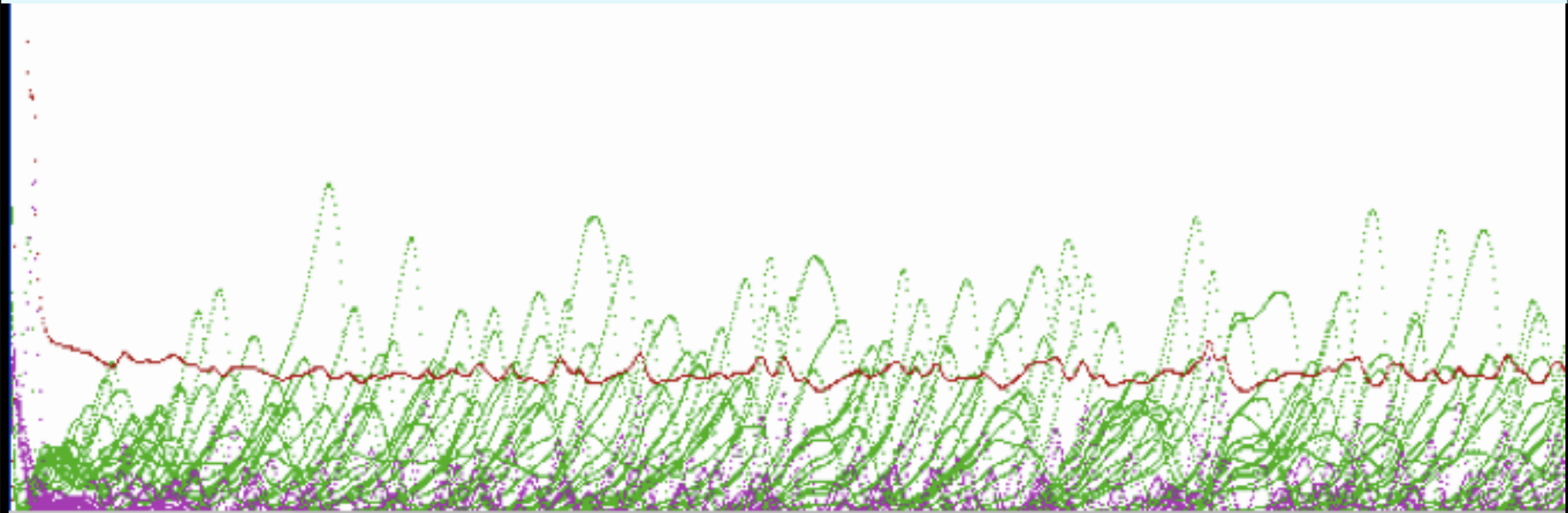
peut être instable.

Non linéaire



4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

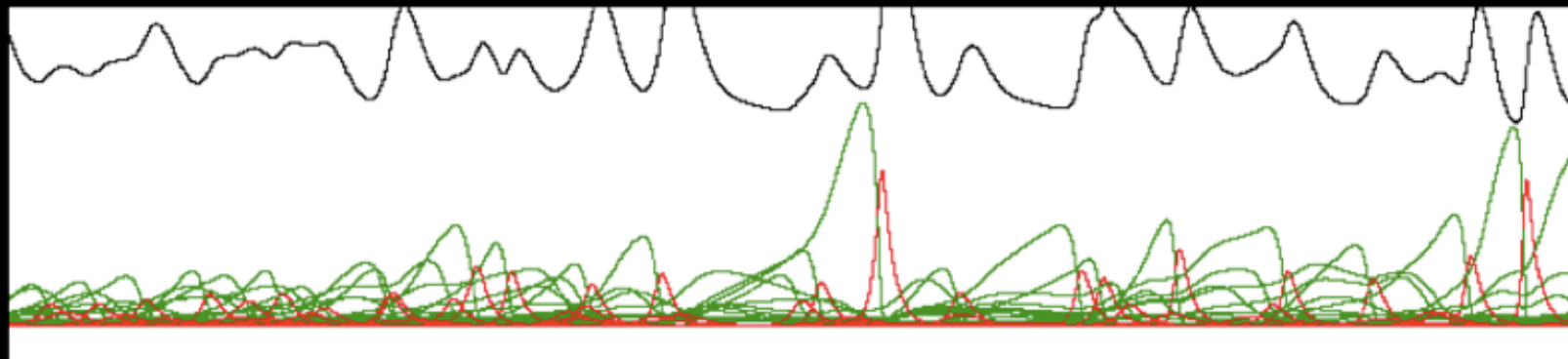
4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

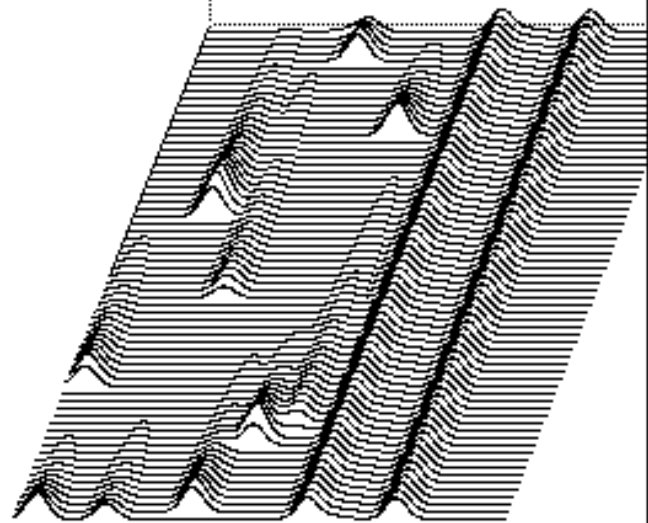
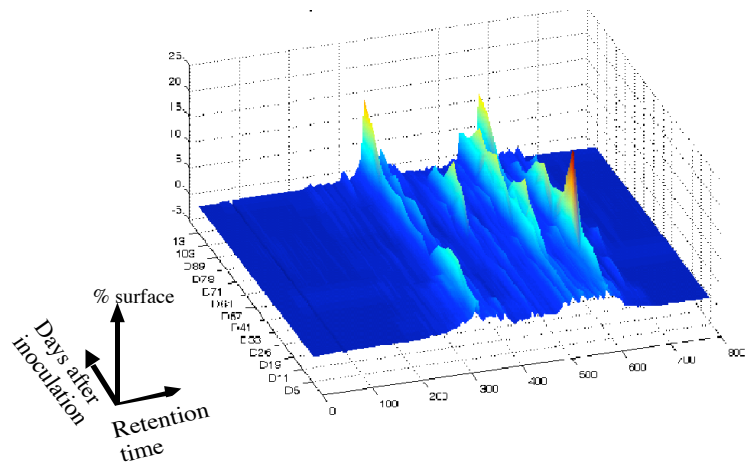


4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

for viruses lost due to infection. Any bacterial winner increasing in abundance beyond this level will trigger a positive net production of its viruses and will produce a 'killing the winner' mechanism based on viral host-specificity. In such a model the viruses will pre-





1 La modélisation de la dynamique des populations

1.1 Cas d'un grand nombre d'individus : Équations différentielles.

1.2 Cas d'un petit nombre d'individus : Processus de naissance et de mort.

2 Le modèle 1-substrat 1-espèce (de bactéries) - 1 espèce (de virus)

2.1 Réduction à un modèle Bactérie-virus

2.2 Oscillations du modèle bactéries-virus de type Lotka-Volterra.

2.3 Le problème "Atto-fox " associé aux bactéries.

3 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries).

3.1 L'exclusion compétitive.

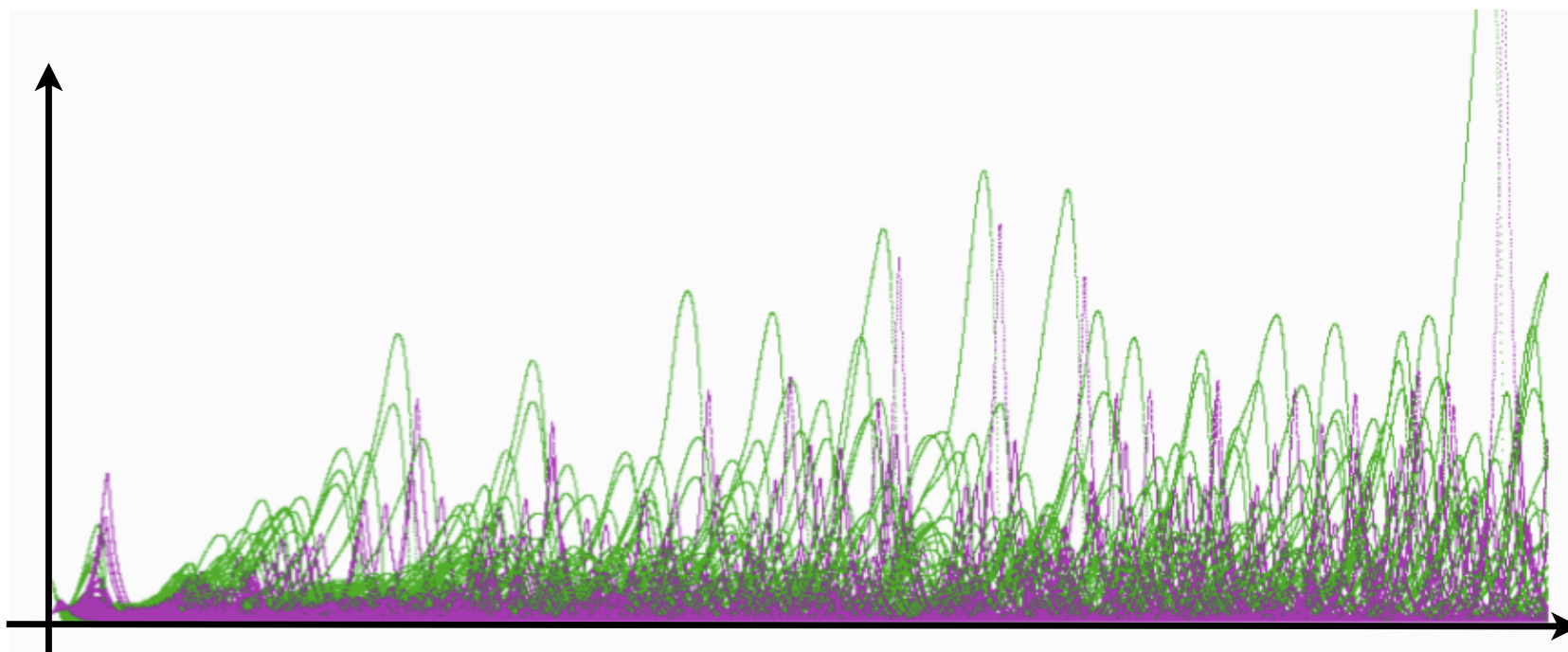
4 Le modèle 1-substrat N-espèces (de bactéries) - N espèces (de virus).

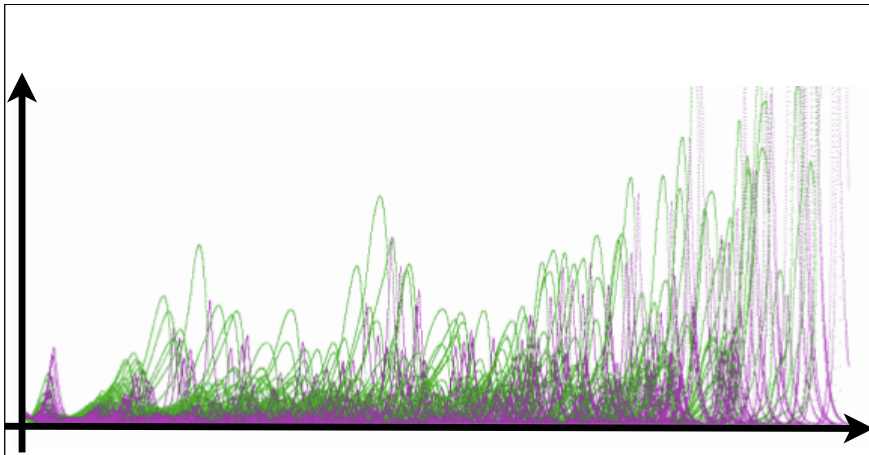
4.1 Le modèle de coexistence de Wolkowicz.

4.2 Le modèle avec oscillations : "Killing the Winner".

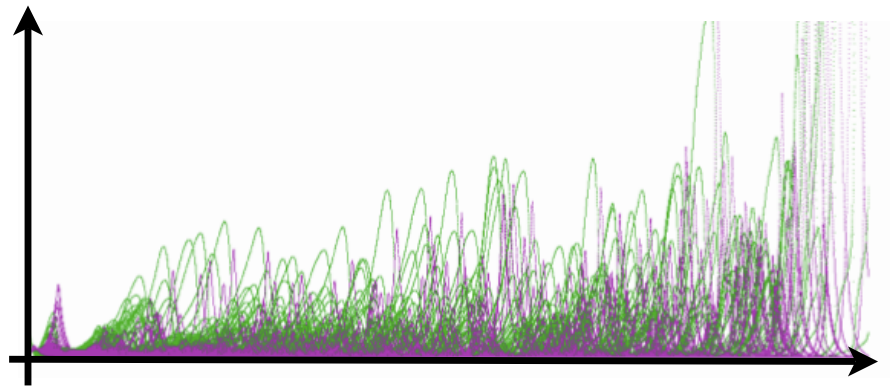
4.3 "Killing the Winner" et "Atto-Fox-problem".

200 espèces semblent
persistantes

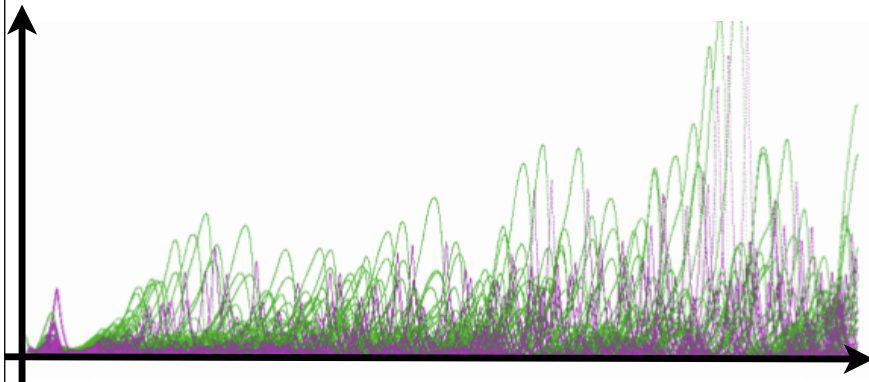




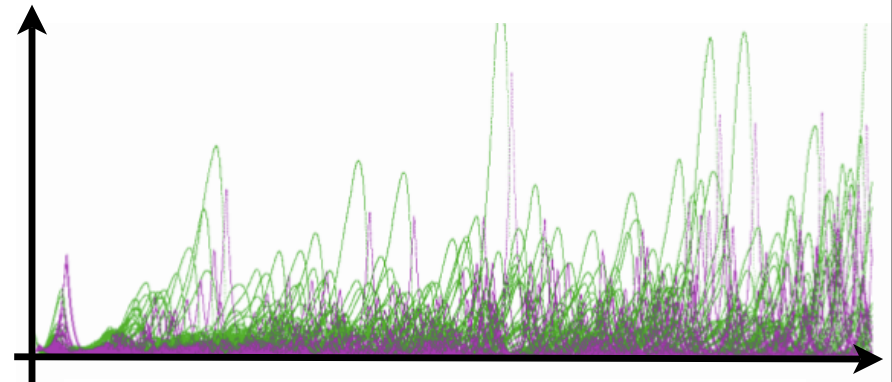
if $x_i \leq 10^{-7}$ then $x_i := 0$ Présents 0



if $x_i \leq 10^{-8}$ then $x_i := 0$ Présents 3



if $x_i \leq 10^{-9}$ then $x_i := 0$ Présents 56



if $x_i \leq 10^{-12}$ then $x_i := 0$ Présents 124

Birth and Death process

$$s(t) = \frac{1}{\omega} \text{ number of individual} \quad (\omega = 10^6)$$

Birth

next birth after t occurs at time $t + \delta_b$ and δ_b is a random variable

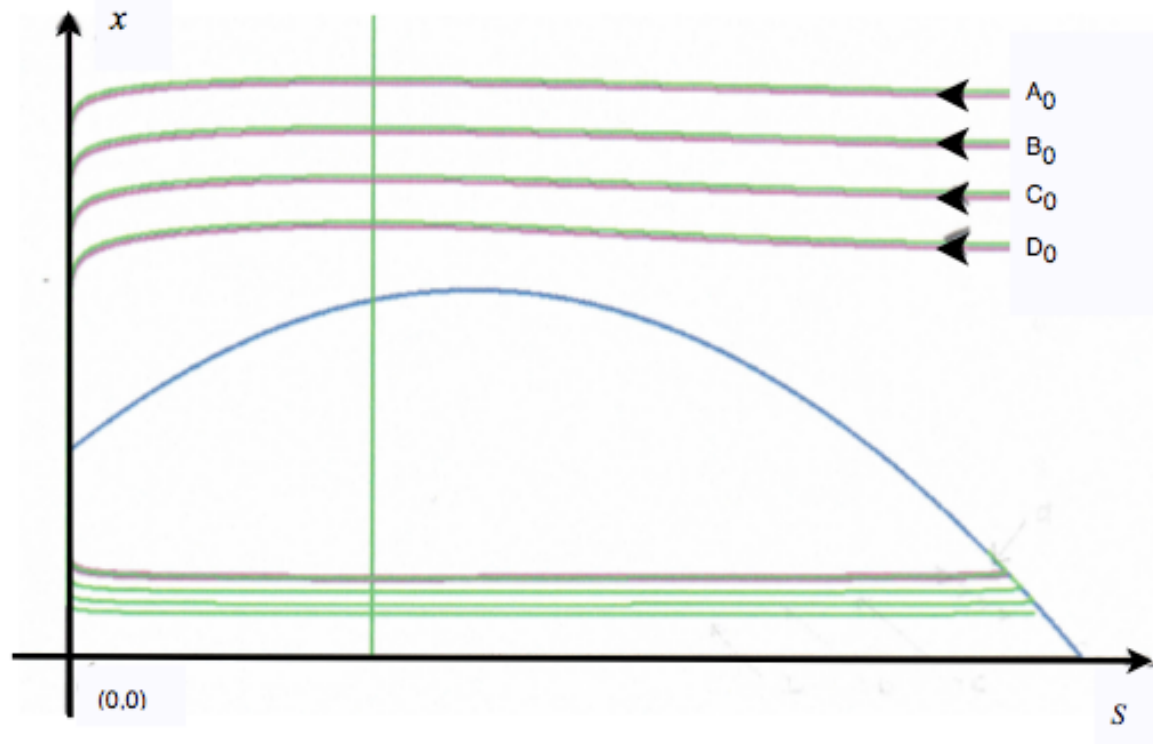
Death

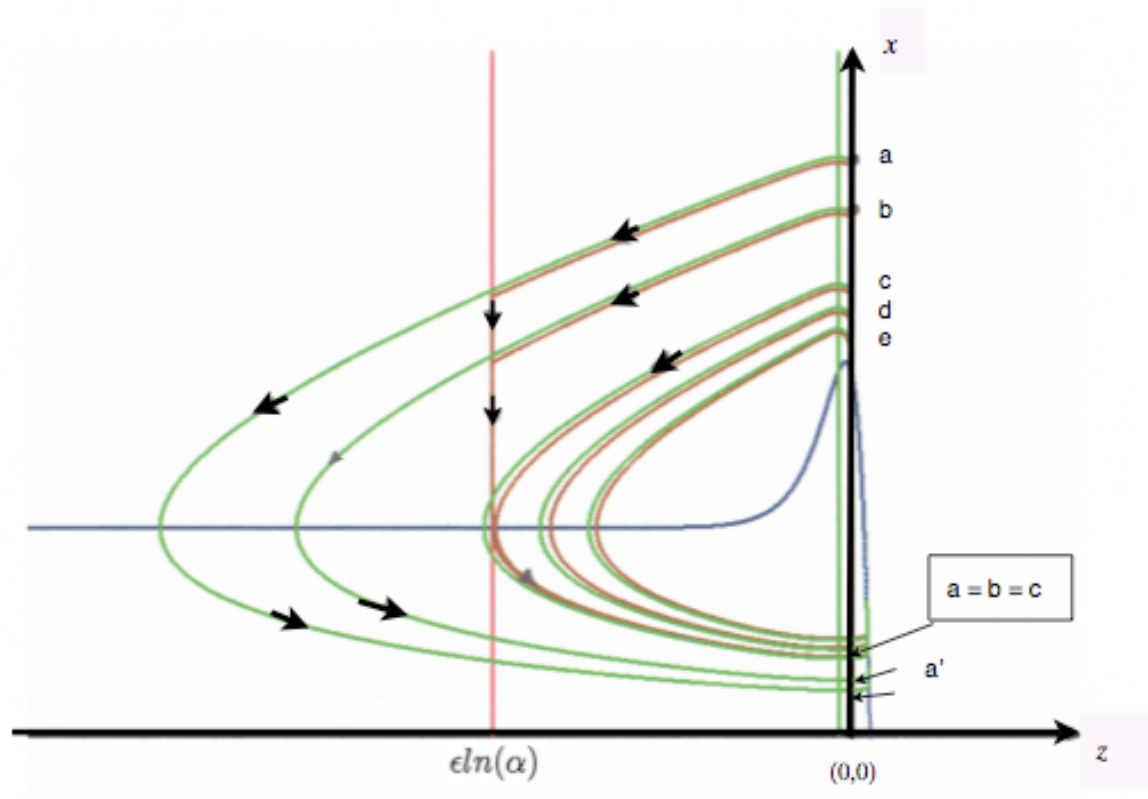
next death after t occurs at time $t + \delta_d$ and δ_d is a random variable

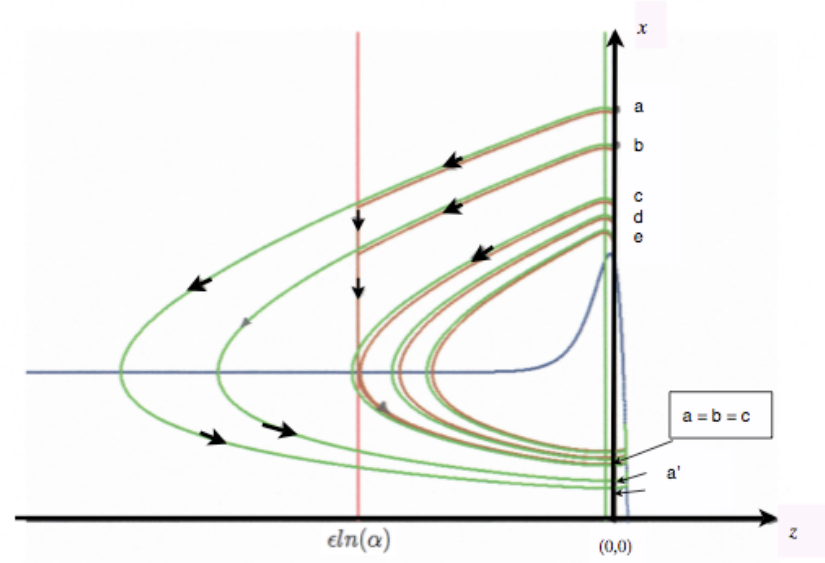
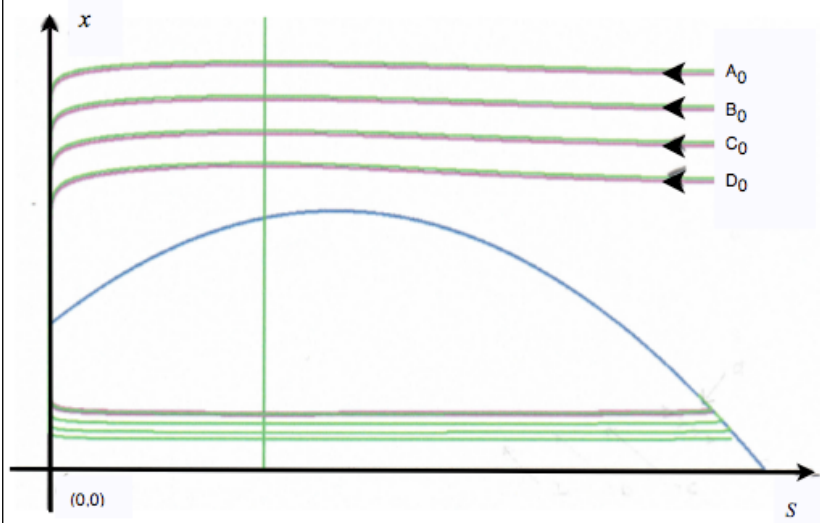
Growth rate

$$s(t + dt) = s(t) + \frac{1}{\omega} [\text{number of birth} - \text{number of death}]$$

$$E\left[\frac{1}{\omega} [\text{number of birth} - \text{number of death}]\right] = dt(f(s(t)) - \mu(st)x(t))$$







$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} [s(1 - 0.5 s) - \frac{s}{0.4+s} x] \\ \frac{dx}{dt} = [\frac{s}{0.4+s} - 0.5] x \end{cases}$$

```
t := 0;  
repeat  
  sn := sa + dt * f(sa, xa);  
  xn := xa + dt * g(sa, xa);  
  t := t + dt;  
  sa := sn;  
  xa := xn;  
until t > T
```

Proc
es-
us
de
vie
et
de
mor
t

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} [s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x] \\ \frac{dx}{dt} = [\frac{s}{0.4+s} - 0.5]x \end{cases}$$

```
t := 0;
repeat
  sn := sa + dt * f(sa, xa);
  xn := xa + dt * g(sa, xa);
  t := t + dt;
  sa := sn;
  xa := xn;
until t > T
```

```
t := 0;
repeat
  λ := ω  $\frac{1}{\varepsilon}$  [f(sa) + μ(sa)xa];
  τ := random(λe- $\frac{t}{\lambda}$ ) E[τ]
  t := t + τ;
  sn := sa ±  $\frac{1}{\omega}$ ; {P(+1) =  $\frac{f}{\omega}$ }
  xn := xa + dt [ $\frac{s}{0.4+s_a}$  - 0.5]x
  sa := sn;
  xa := xn;
until t > T;
```

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} [s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x] \\ \frac{dx}{dt} &= [\frac{s}{0.4+s} - 0.5]x \end{cases}$$

$t := 0;$

repeat

· $\lambda := \omega \frac{1}{\varepsilon} [f(s_a) + \mu(s_a)x_a];$

· $\tau := \text{random}(\lambda e^{-\frac{t}{\lambda}}) \quad E[\tau] = 1/\lambda;$

· $t := t + \tau;$

· $s_n := s_a \pm \frac{1}{\omega}; \left\{ P(+1) = \frac{f(s_a)}{f(s_a) + \mu(s_a)x_a} \right\}$

· $x_n := x_a + \tau \left[\frac{s}{0.4+s_a} - 0.5 \right] x_a;$

· $s_a := s_n;$

· $x_a := x_n;$

until $t > T;$

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} [s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x] \\ \frac{dx}{dt} = [\frac{s}{0.4+s} - 0.5]x \end{cases}$$

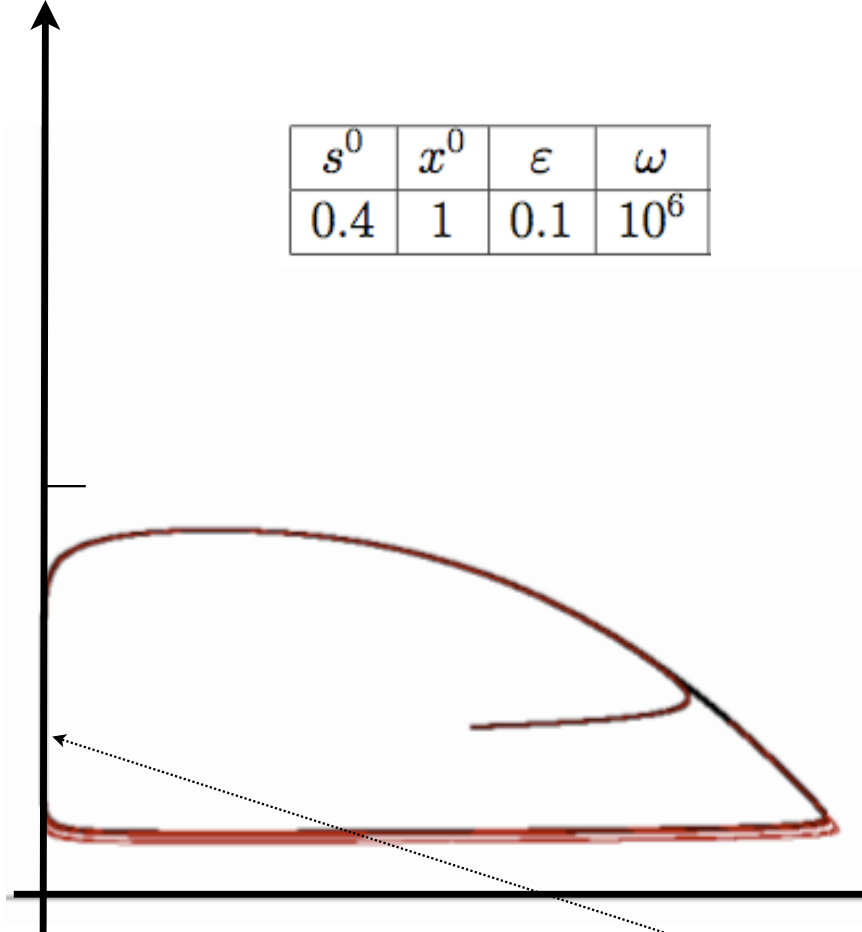
```

    t := 0;
repeat
.   λ := ω  $\frac{1}{\varepsilon}$  [f(sa) + μ(sa)xa];
.   τ := random(λe- $\frac{t}{\lambda}$ )   E[τ] = 1/λ;
.   t := t + τ;
.   sn := sa ±  $\frac{1}{\omega}$  ; {P(+1) =  $\frac{f(s_a)}{f(s_a) + \mu(s_a)x_a}$ }
.   xn := xa + dt [ $\frac{s}{0.4+s_a} - 0.5$ ]xa;
.   sa := sn;
.   xa := xn;
until t > T;

```

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} \left[s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x \right] \\ \frac{dx}{dt} = \left[\frac{s}{0.4+s} - 0.5 \right] x \end{cases}$$

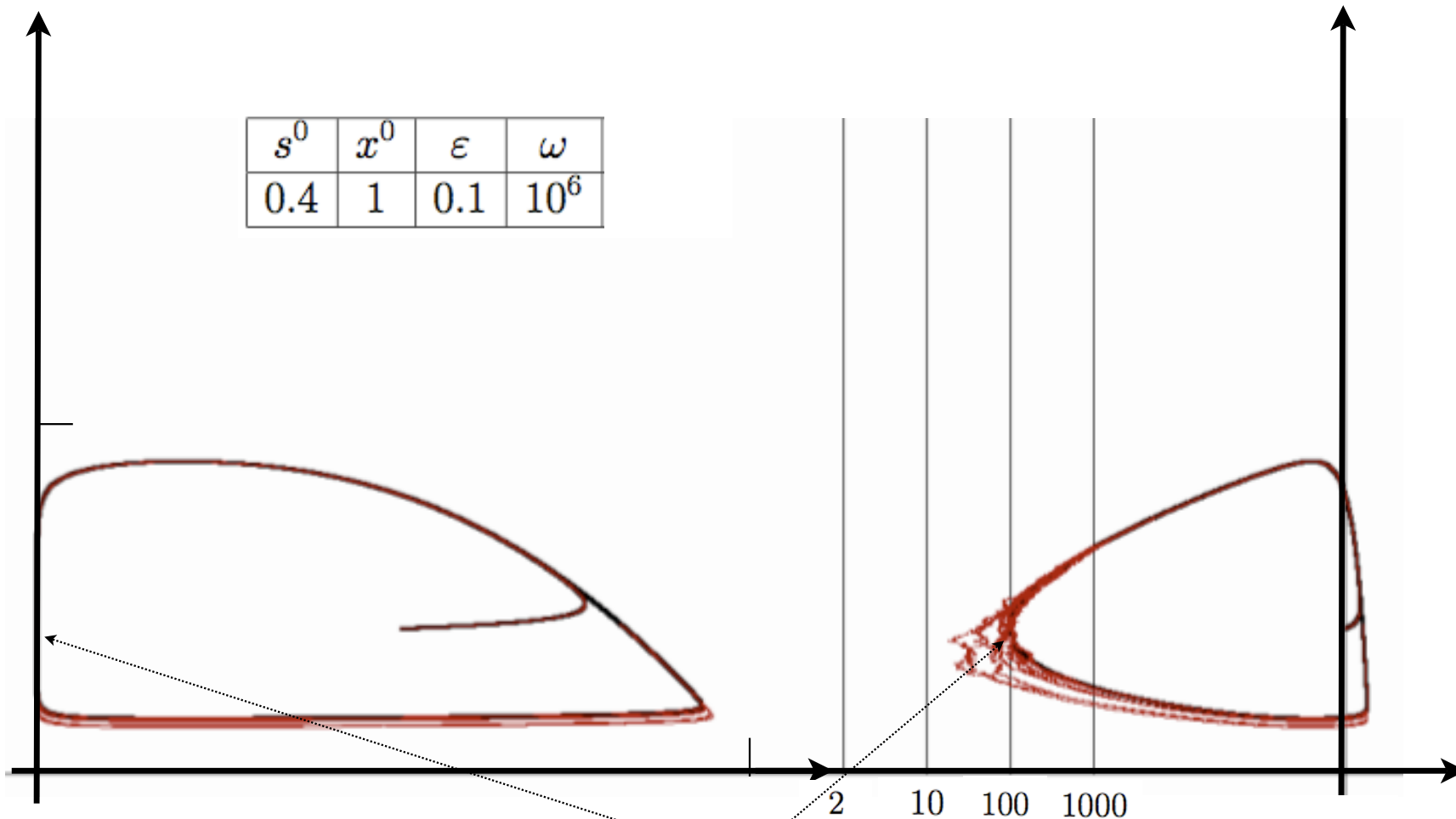
s^0	x^0	ε	ω
0.4	1	0.1	10^6



0.000101048

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} \left[s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s} x \right] \\ \frac{dx}{dt} = \left[\frac{s}{0.4+s} - 0.5 \right] x \end{cases}$$

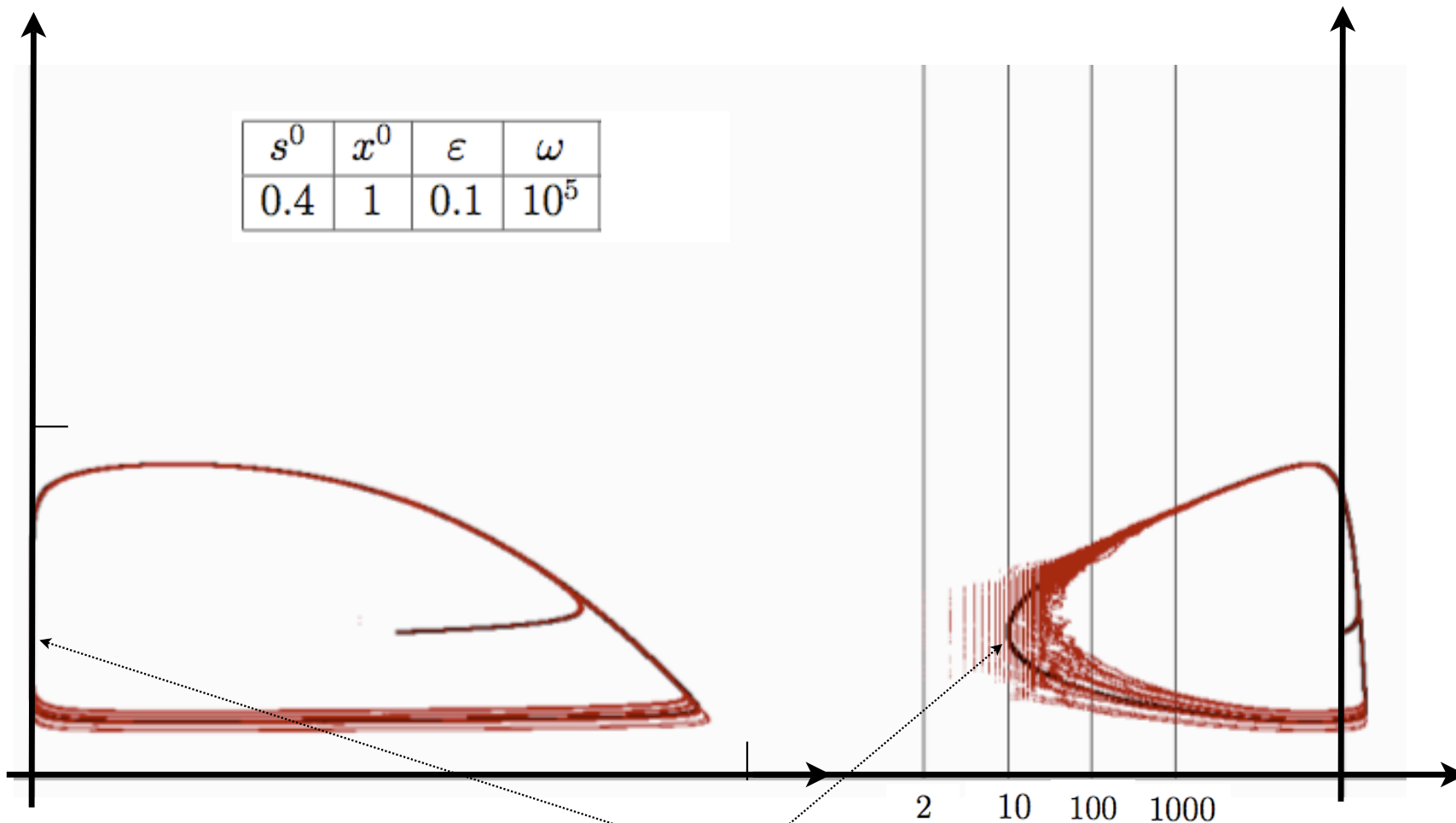
s^0	x^0	ε	ω
0.4	1	0.1	10^6



0.000101048

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} \left[s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x \right] \\ \frac{dx}{dt} = \left[\frac{s}{0.4+s} - 0.5 \right]x \end{cases}$$

s^0	x^0	ε	ω
0.4	1	0.1	10^5



0.000101048

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} [s(1 - 0.5s) - \frac{s}{0.4+s}x] \\ \frac{dx}{dt} = [\frac{s}{0.4+s} - 0.5]x \end{cases}$$

Number of events during time dt is about :

$$dt \times \omega \frac{1}{\varepsilon} [f(s) + \mu(s)x]$$

```

t := 0;
repeat
.  $\lambda := \omega \frac{1}{\varepsilon} [f(s_a) + \mu(s_a)x_a];$ 
.  $\tau := \text{random}(\lambda e^{-\frac{t}{\lambda}}) \quad E[\tau] = 1/\lambda;$ 
.  $t := t + \tau;$ 
.  $s_n := s_a \pm \frac{1}{\omega}; \{P(+1) = \frac{f(s_a)}{f(s_a) + \mu(s_a)x_a}\}$ 
.  $x_n := x_a + \tilde{\tau} [\frac{s}{0.4+s_a} - 0.5]x_a;$ 
.  $s_a := s_n;$ 
.  $x_a := x_n;$ 
until t > T;

```

Computation time multiplied by $dt \times \omega$

```

t := 0;
repeat
. λ := ω1/ε[f(sa) + μ(sa)xa];
. τ := random(λe-t/λ)  E[τ] = 1/λ;
. t := t + τ;
. sn := sa ± 1/ω ; {P(+1) = f(sa) / (f(sa) + μ(sa)xa)}
. xn := xa + dt[s/0.4+sa - 0.5]xa;
. sa := sn;
. xa := xn;
until t > T + dt

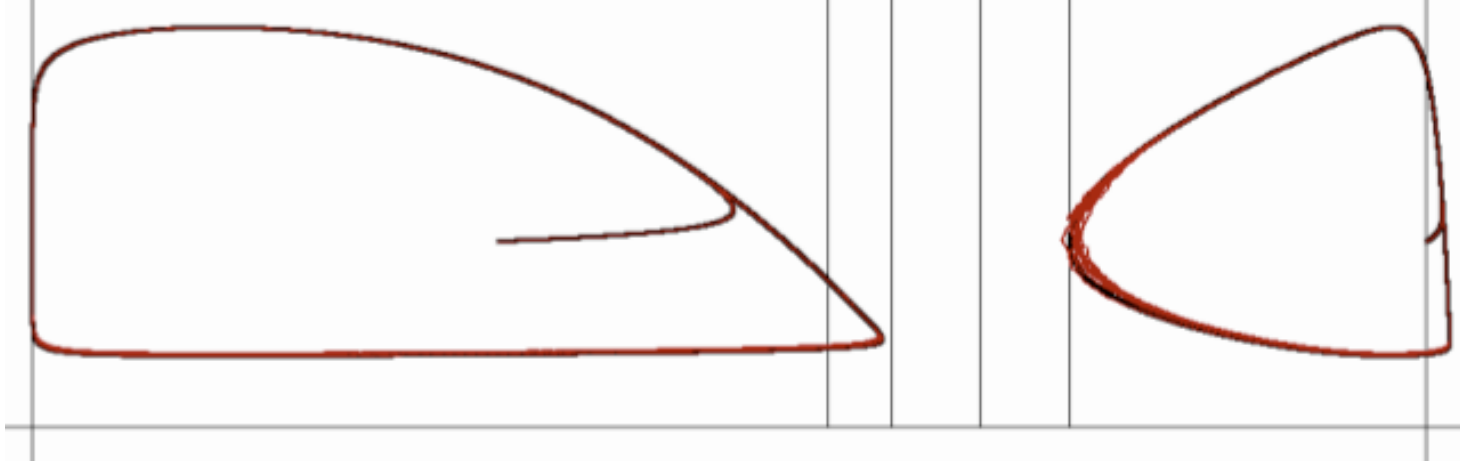
```

$$s_n := s_a + dt \frac{1}{\varepsilon} [f(s_a) - \mu(s_a)x_a] \pm W$$

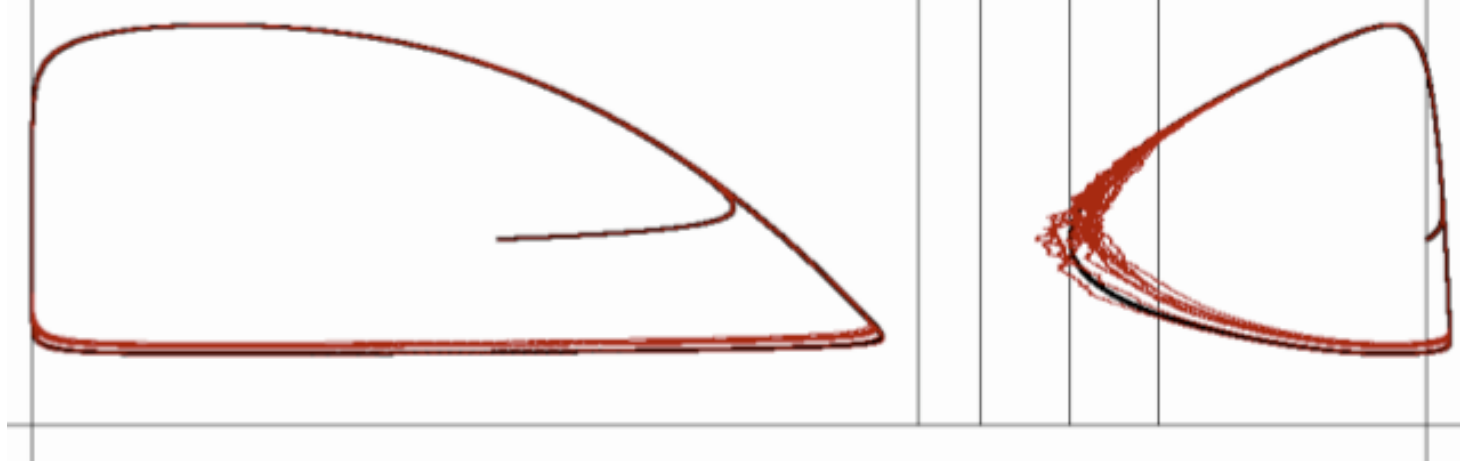
$$x_n := x_a + dt(\mu(s_a)x_a - d)$$

Diffusion process

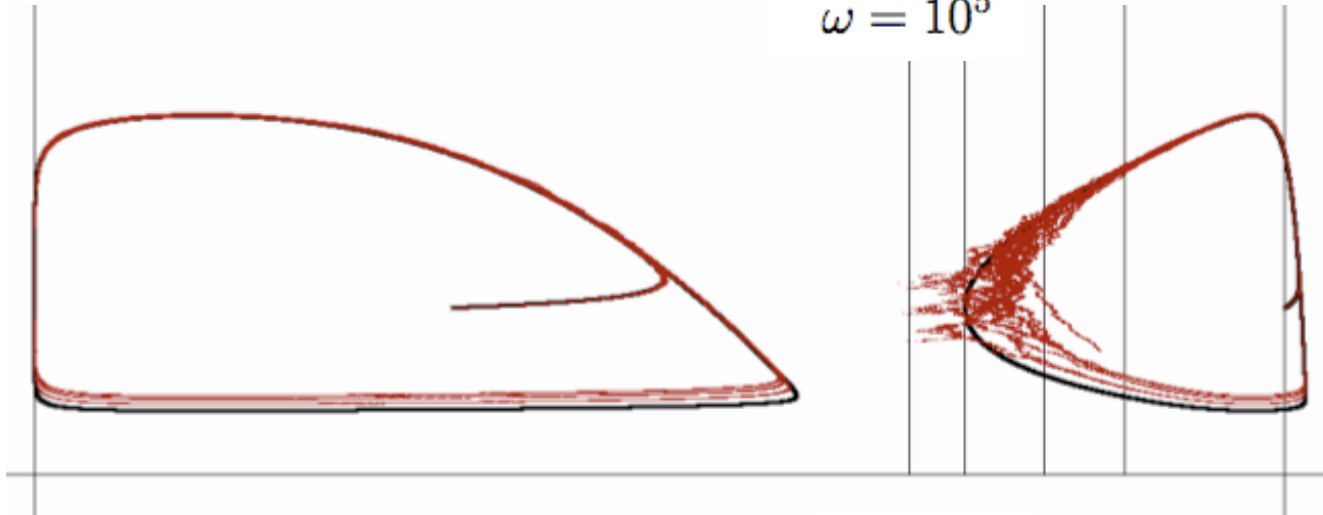
$$\omega = 10^7$$



$$\omega = 10^6$$



$$\omega = 10^5$$



$$\omega = 10^4$$

