



FACULTÉ DES SCIENCES
DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

MEMOIRE DE MASTER
EN MATHÉMATIQUES

Option : Perturbations, Moyennisation et Applications
aux Biomathématiques (PeMAB)

Sujet :

**Compétition dans un chemostat
sur deux substrats complémentaires**

Présenté par : MOULAI KHATIR Anes

Date : 18/06/2017

Membres du Jury :

Président :	BOUGUIMA Sidi Mo- hammed,	Professeur, Université de Tlemcen
Examineur :	BORSALI Fethi,	Maître de conférences B, Université de Tlemcen
Examineur :	MAHDJOUR Tewfik ,	Maître de conférences A, Université de Tlemcen
Encadrant :	YADI Karim,	Professeur, Université de Tlemcen

Année Universitaire 2016/2017

DÉDICACES

À mes chers parents ;

À Selma, Aissam et Moulai Ahmed.

REMERCIEMENTS

JE tiens à exprimer toute ma reconnaissance à mon directeur de mémoire le Professeur Karim YADI. Je le remercie de m'avoir encadré, orienté, aidé et conseillé.

J'adresse mes sincères remerciements à tous les membres du jury ayant daigné lire et évaluer ce travail.

Je remercie mes très chers parents et très chers frères qui ont toujours été présents et patients.

Enfin, je salue affectueusement tous mes ami(e)s pour leurs encouragements et leur amitié.

Tlemcen, le 9 juin 2017.

TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACES	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES FIGURES	iv
Liste des Tableaux	iv
CHAPITRE INTRODUCTIF	1
0.1 GAUSE ET LE PRINCIPE D'EXCLUSION COMPÉTITIVE	1
0.1.1 Origines	1
0.1.2 Une expérience révélatrice	2
0.2 CONTREDIRE LE PRINCIPE	3
0.3 TYPES DE SUBSTRAT	4
0.4 FORMULATION DU MODÈLE	6
0.4.1 Le chemostat	6
0.4.2 Compétition pour une seule ressource dans un chemostat	6
0.4.3 Les Modèles Multi-Substrats	7
0.4.4 La compétition pour deux ressources complémentaires	9
1 LE CAS D'UN SEUL TYPE DE MICRO-ORGANISME	11
1.1 LE MODÈLE	11
1.1.1 Invariance de l'orthant positif	11
1.1.2 Réduction du modèle	12
1.2 ÉTUDE DU MODÈLE	13
1.2.1 Équilibres et Stabilité	13
1.2.2 Stabilité globale pour le modèle (1.1)	14
1.2.3 Simulations	15
2 LE CAS DE DEUX TYPES DE MICRO-ORGANISMES	18
2.1 LE MODÈLE	18
2.2 ÉTUDE DU MODÈLE	19
2.2.1 Existence de solution	19
2.2.2 Invariance du cône positif	19
2.2.3 Réduction du modèle	19
2.2.4 Équilibres et stabilité asymptotique locale	20
2.3 STABILITÉ ASYMPTOTIQUE GLOBALE (MODÈLE DE BASE/LIMITE)	26
2.4 REPRÉSENTATION GRAPHIQUE	28

2.5	EXEMPLE BIOLOGIQUE	39
2.6	SIMULATION NUMÉRIQUE	43
CONCLUSION		45
APPENDICES		46
A GLOSSAIRE BIOLOGIQUE		47
B OUTILS MATHÉMATIQUES		48
B.1	DÉFINITION	48
B.2	THÉORÈMES ET LEMMES	48
BIBLIOGRAPHIE		50

TABLE DES FIGURES

0.1.1	Croissance des paramécies [20]	2
0.1.3	P.Caudatum/P.Bursaria [20]	3
0.4.5	Chemostat	6
0.4.6	Courbe de transition	9
1.2.1	Modèle "Deux substrats/Un micro-organisme". Cas (a)	16
1.2.2	Modèle "Deux substrats/Un micro-organisme". Cas (b)	17
2.4.3	Isoclines du modèle (2.4)	31
2.5.4	Asterionella et Cyclotella limitées en phosphate et silicate. [18]	41
2.5.5	Résultat de l'expérience. [18]	42
2.6.6	Coexistence des deux espèces de diatomées (Asterionella/Cyclotella)	44

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Critère de stabilité du modèle (1.4).	14
1.2	Critère de stabilité du modèle (1.1).	15
2.1	Les constantes physiologiques apparaissant dans le modèle (d'après Tilman et Kilham 1976). (r) le taux de croissance maximal de l' <i>Asterionella</i> et de la <i>Cyclotella</i> et (K) la constante de demi saturation. [18]	40
2.2	Constantes de rendement.	42
2.3	Ratios de rendement.	42

CHAPITRE INTRODUCTIF

"How strange it is that a bird, under the form of a woodpecker, should have been created to prey on insects on the ground ; that upland geese, which never or rarely swim, should have been created with webbed feet ; that a thrush should have been created to dive and feed on sub-aquatic insects ; and that a petrel should have been created with habits and structure fitting it for the life of an auk or grebe ! and so on in endless other cases. But on the view of each species constantly trying to increase in number, with natural selection always ready to adapt the slowly varying descendants of each to any unoccupied or ill-occupied place in nature, these facts cease to be strange, or perhaps might even have been anticipated".

Charles Darwin (1859), *On the Origin of Species*

Chaque organisme a un endroit pour vivre dans la nature, un rôle fonctionnel dans ce lieu, et un ensemble complexe d'adaptations pour reproduire son genre. En surface, cette observation peut sembler évidente, voire banale. Cependant, afin de comprendre notre monde biologique - la biosphère, comment il fonctionne et, finalement, comment le protéger - nous devons comprendre à un niveau profond comment les organismes interagissent entre eux et avec leur environnement physique. [www.marinebio.org]

0.1 Gause et le principe d'exclusion compétitive

0.1.1 Origines

Dans une expérience réalisée entre 1934 et 1935, l'écologiste russe G. F. Gause [20] a étudié la compétition entre trois espèces de paramécies* ¹. La première étape était de laisser les trois espèces grandir seules dans des tubes de culture, se nourrissant de bactéries et de levures nourries avec de la farine d'avoine en suspension dans le liquide de culture (figure 0.1.1). Cependant, quand Gause a développé les deux paramécies *P. Aurelia* et *P. Caudatum* dans le même tube de culture, le nombre de *P. Caudatum* a toujours diminué jusqu'à l'extinction, laissant *P. Aurelia* comme seul survivant. Pourquoi ? Gause a constaté que *P. Aurelia* était capable de croître six fois plus vite que son concurrent *P. Caudatum* parce qu'elle était capable de mieux

1. Les termes suivis d'un astérisque (*) sont définis dans le glossaire à la fin du document.

utiliser les *ressources limitantes* disponibles. A partir d'expériences comme celle-ci, Gause a formulé ce qu'on appelle maintenant le principe de *l'exclusion compétitive*. Ce principe stipule que si **deux espèces sont en compétition pour une ressource limitante, l'espèce qui utilise la ressource plus efficacement finira par éliminer l'autre localement**.

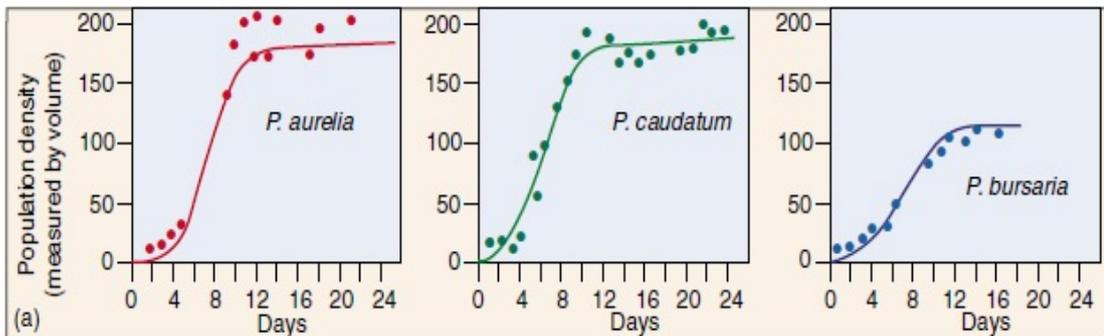


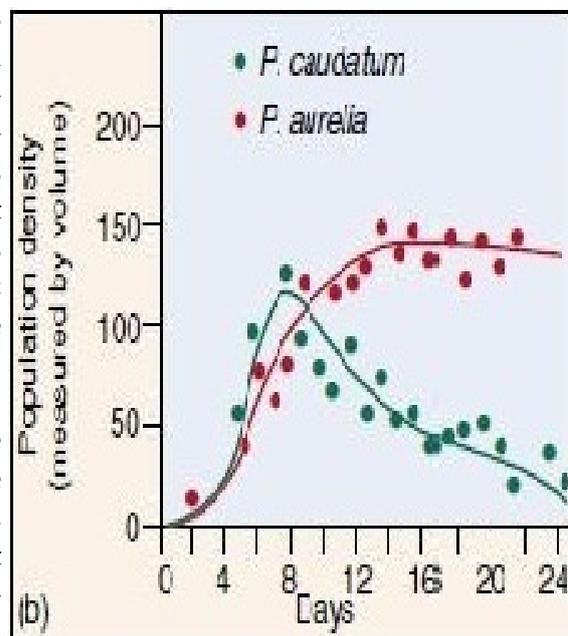
FIGURE 0.1.1 – Croissance des paramécies [20]

0.1.2 Une expérience révélatrice

Un temps après sa première expérience, Gause a mis en compétition la Paramécie Caudatum - l'espèce vaincue dans ses expériences antérieures - avec une troisième espèce, *P. Bursaria*.

S'attendant à ce que ces deux espèces soient également en compétition pour la nourriture bactérienne limitant l'approvisionnement, Gause pensait que l'une gagnerait, comme cela avait été le cas dans ses expériences précédentes. Mais ce n'est pas ce qui s'est passé. Les deux espèces ont survécu dans les tubes de culture; les paramécies ont trouvé un moyen de se partager les ressources alimentaires. Comment l'ont-elles fait?

Dans la partie supérieure des tubes de culture, où la concentration en oxygène et la densité bactérienne étaient élevées, *P. Caudatum* a dominé parce qu'elle était plus apte à se nourrir de bactéries. Cependant, dans la partie inférieure des tubes, la concentration en oxygène



0.1.2 - *P.Caudatum/P.Aurelia* [20]

plus faible favorise la croissance d'un aliment potentiel différent, la levure, et *P. Bursaria* a été plus apte à consommer cette nourriture.

La niche* fondamentale de chaque espèce était le tube de culture entier, mais la niche réalisée de chaque espèce n'était qu'une partie du tube. Parce que les niches des deux espèces ne se chevauchaient pas trop, les deux espèces ont pu survivre.

Les figures (0.1.2 et 0.1.3) représentent l'issue de l'exclusion compétitive entre les trois espèces de paramécies énoncée précédemment. Les trois espèces de paramécies se développaient appréciablement seules dans des tubes de culture (figure 0.1.1). La paramécie *Caudatum* décline à l'extinction lorsqu'elle est cultivée avec *P. Aurelia* parce qu'elles partagent la même niche réalisée, et *P. Aurelia* a dépassé *P. Caudatum* pour les ressources alimentaires, ici, les bactéries (figure 0.1.2). Cependant, *P. Caudatum* et *P. Bursaria* ont pu coexister parce que les deux ont des niches réalisées différentes et ainsi éviter la compétition (figure 0.1.3).

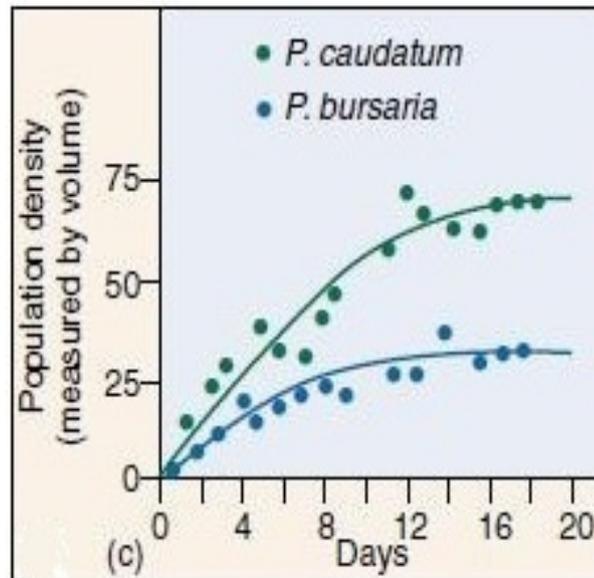


FIGURE 0.1.3 – *P.Caudatum/P.Bursaria* [20]

0.2 Contredire le Principe

En 1961, Hutchinson [11] pose sa question classique : «Comment est-il possible qu'un certain nombre d'espèces coexistent dans un environnement, tous concurrençant les mêmes types de matériaux?». En effet, l'existence presque omniprésente des communautés multi-espèces est l'un des rares faits solides en écologie. Comment la diversité alpha* des espèces peut-elle être aussi élevée qu'elle l'est dans la plupart des communautés actuelles, face au Principe de Gause qu'aucune espèce ne peut occuper en permanence la même niche? Pourquoi l'exclusion compétitive ne se produit-elle pas, ne laissant qu'une seule espèce - la plus compétitive?

Dans plusieurs écosystèmes, la coexistence à long terme d'un nombre considérable de micro-organismes a pu être observée par les écologistes. Plusieurs travaux de recherche ont été alors menés pour expliquer ce phénomène de coexistence. Par exemple, dans le cadre de la culture microbienne dans un dispositif de laboratoire (voir paragraphe [Chemostat](#)) nous distinguons plusieurs approches :

- Modèle avec taux de rendement γ , concentration d'entrée $S^{(0)}$ ou taux de dilution D dépendant du temps.
- Hétérogénéité du liquide dans le chemostat : cette hypothèse est parfois vérifiée dans l'environnement naturel.
- Modèle avec ajout de micro-organismes à l'entrée du chemostat.
- Modèle avec floculation*.
- Multi-substrats [1, 12]. Dans ce mémoire on s'intéresse justement à ce type d'explication du phénomène de coexistence.
- etc ..

Il est fréquent de remarquer que les micro-organismes occupant la même niche écologique se nourrissent de plusieurs ressources limitantes. Un *substrat** (ressource) limitant est un substrat qui n'est pas en abondance et qui limite de ce fait la croissance du micro organisme. Le concept de substrats limitants est basé sur la loi de Liebig sur le minimum [10].

Remarque : Ce travail est en partie une synthèse d'un article de Hsu, Cheng, Hubbell apparu en 1981 dans SIAM Journal on Applied Mathematics sous le titre *Exploitative Competition of Microorganisms for Two Complementary Nutrients in Continuous Cultures* [1]. Bien que nous reprenons largement la présentation de l'auteur, principalement dans cette introduction, l'étude faite dans ce mémoire est un peu différente de celle utilisée dans l'article original mais la finalité reste la même. Nous renvoyons tout lecteur intéressé aux références.

Lorsqu'on considère la compétition par exploitation de la ressource, les modèles mathématique naturels de représentation tiennent compte justement des substrats. Nous faisons ici certaines distinctions évidentes dans la catégorie «substrat». Selon ces distinctions nous allons déterminer le type de modèle approprié pour représenter la compétition dans des cas différents. C'est ce que nous faisons dans le paragraphe suivant où nous discutons des concepts de *substrats complémentaires* et *substituables* et de la forme correspondante à donner aux modèles de population à substrats limitants. Ensuite, nous allons voir les conditions sous lesquelles deux types de micro-organismes se nourrissant de deux substrats complémentaires peuvent être limités par l'un des substrats ou l'autre, ou les deux en même temps.

0.3 Types de substrat

La classification des substrats se fait selon le besoin des consommateurs. Parmi les différentes classifications de substrats limitants introduites dans l'écologie, nous en citerons trois : les *substrats substituables*, les *substrats complémentaires* (ou *essentiels*) et les *substrats partiels* (partiellement substituables ou partiellement complémentaires). Deux substrats sont dits substituables par Leon et Tumpson [2] et Tilman [9] si l'on peut remplacer l'un par l'autre. Ils sont dits complémentaires par

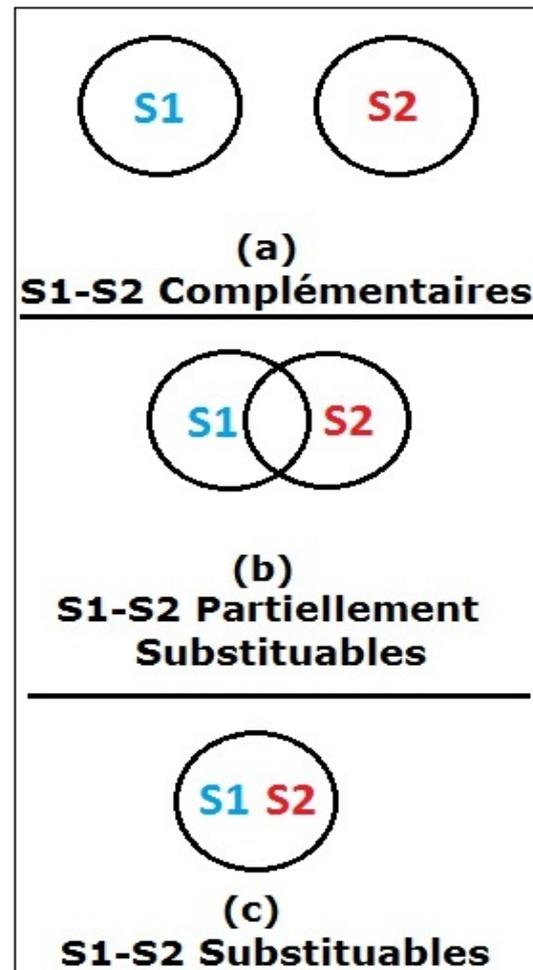
Leon et Tumpson [2], et Baltzis et Fredrickson [4], et essentiels par Tilman [9] s'ils sont tous deux indispensables pour la croissance. Le troisième cas est présent si on a des substrats regroupant les deux cas précédents en même temps.

La dynamique de croissance d'une population soumise à une double limitation des nutriments dépend des types de substrats. En général, lorsque l'on utilise des paires de substrats limitants, il est utile d'avoir un schéma de classification des substrats qui reflète ces différences. La figure ("**Types de substrat**") montre un tel schéma. Trois cas de double limitation des substrats peuvent être reconnus, en fonction du degré de chevauchement des ensembles S_1 et S_2 (où S_i représente le i^{eme} substrat). Si les ensembles S_1 et S_2 sont disjoints, comme dans la figure (cas a), nous dirons que les substrats sont entièrement complémentaires, ou complémentaires, s'il n'y a pas de possibilité de confusion avec le cas suivant à considérer.

L'ion ammonium et le glucose dans des milieux synthétiques* pour des organismes comme *Escherichia coli* sont des exemples d'éléments nutritifs complémentaires; l'un fournit des fractions élémentaires d'azote et de NH_2 , alors que le glucose fournit du carbone élémentaire, de l'énergie disponible, etc.

Si les ensembles S_1 et S_2 se chevauchent partiellement, comme dans la figure (cas b), on dit que les substrats sont partiellement complémentaires ou partiellement substituables. L'un ou l'autre terme sera utilisé, comme il semble approprié. La glutamine et le glucose dans les milieux utilisés pour les cultures cellulaires animales semblent être une paire de substrats de cette classe. Ils sont substituables en ce sens que les deux sont utilisés pour fournir l'énergie disponible, et ils sont complémentaires dans la mesure où la glutamine fournit le besoin de ces cellules pour cet acide aminé essentiel, tandis que le glucose fournit leur besoins de fractions ribose.

Si les ensembles S_1 et S_2 sont identiques, comme dans la figure (cas c), on dit que les substrats sont entièrement substituables ou substituables s'il n'y a pas de possibilité de confusion avec le cas précédent. Différentes paires de sucres sont des exemples de nutriments qui sont substituables en ce qui concerne de nombreux micro-organismes.



"Types de substrat"

0.4 Formulation du modèle

0.4.1 Le chemostat

Le chemostat a été initialement introduit dans les années 50 comme un dispositif pour cultiver une population bactérienne à un taux de croissance réduit pour une durée indéterminée (J. Monod [14]; A. Nowick et L. Szilard [13]). Les études initiales ont servi de base à la mise au point d'une description théorique des systèmes de culture continue, ce qui a permis de prédire les concentrations de biomasse et la concentration résiduelle du substrat limitant. Le chemostat est l'approche la plus utilisée pour établir une culture stable dans diverses applications. A cet effet trois modes de fonctionnement sont possibles dans un bioréacteur (Voir figure 0.4.5) :

1. En discontinu (mode "batch") : L'entrée et la sortie sont nulles.
2. En semi-continu (mode "fed batch") : Seule la sortie est nulle.
3. En continu : Le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée. Le volume est donc constant dans le réservoir.

Il est possible de schématiser un chemostat de la façon qui suit :

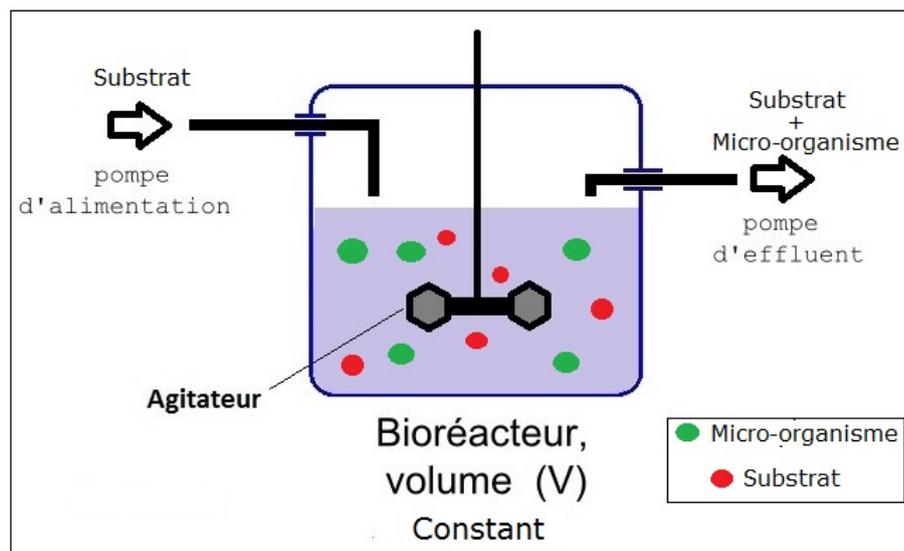


FIGURE 0.4.5 – Chemostat

0.4.2 Compétition pour une seule ressource dans un chemostat

Le modèle mathématique de compétition de n espèces pour un seul substrat dans un chemostat, s'écrit de la façon suivante :

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^{(0)} - S) - \sum_{i=1}^n \frac{1}{y_i} f_i(S) X_i, \\ \dot{X}_i = (f_i(S) - D) X_i, \quad i = 1 \dots n \end{cases}$$

où $X_i(t)$ désigne la concentration de l'espèce i à l'instant t et n est le nombre d'espèces. $S(t)$ est la concentration du substrat à l'instant t et $S^{(0)}$ est sa concentration à

l'entrée. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce i qu'on suppose strictement croissante. La constante $y_i > 0$ est un coefficient de rendement. D est le taux de dilution, rapport du débit par le volume.

Avant d'examiner le cas avec deux substrats, il est utile de passer brièvement en revue ce qui se passe dans le cas d'un seul substrat. Nous supposons que la consommation d'un seul substrat limitant suit la réponse fonctionnelle de Monod ou, de façon équivalente, la cinétique de Michaelis-Menten, qui décrit l'interaction chimique entre l'enzyme et le substrat.

Lorsqu'une espèce utilise un seul substrat limitant, il y a une certaine concentration du substrat à laquelle le taux de natalité et le taux de mortalité sont à l'équilibre. Nous appellerons cette valeur la *concentration de subsistance* (ou de manière équivalente, *seuil de rentabilité* : *break-even concentration* en anglais). Supposons maintenant que ce substrat limitant soit fourni à un taux constant, correspondant à l'environnement de capacité de charge constante de la théorie de la compétition classique, et que deux espèces (ou plus) rivalisent par exploitation de ce substrat. Alors, à condition que le substrat ne soit pas fourni à un taux inférieur à la concentration de subsistance de toutes les espèces, seule une seule espèce est prédite pour survivre : l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité de la ressource c'est-à-dire celle dont la subsistance dépend de la plus petite concentration du substrat. Ce résultat bien intuitif se révèle toutefois dépendre d'une entrée de substrats constante. Si le substrat est une espèce de proie apte à l'auto-reproduction, il existe des conditions dans lesquelles les espèces peuvent coexister de façon dynamique (Hsu et al. [16]) et périodique (Armstrong et McGehee [6]). La concentration de subsistance est un critère de compétition important, non seulement dans les situations d'un seul substrat, mais dans la théorie de deux substrats discutée dans ce mémoire. Pour chaque espèce et substrat limitant, il existe une telle concentration, potentiellement différente dans chaque cas. Cette concentration de subsistance sera symbolisé par J , suivant Rosenzweig [15].

0.4.3 Les Modèles Multi-Substrats

Dans ce paragraphe nous nous sommes surtout inspirés des articles de Leon et Tumpson [2], Baltiz et Fredrickson [4].

Les modèles de croissance de la population réglementée par la disponibilité des ressources doivent intégrer les distinctions analysées ci-dessus. C'est donc la somme des substrats obtenus par unité de temps qui limite une population si les substrats sont substituables. En revanche, seul le substrat pour lequel l'assimilation est la plus lente, i.e dont le rapport de taux d'élimination aux besoins est minimal, limite la population à un moment particulier, lorsque tous les substrats sont nécessaires pour vivre et se reproduire, c'est-à-dire quand ils sont des compléments parfaits. La dynamique d'exploitation est susceptible de différer comme suit : les substituts parfaits ou imparfaits seront forgés indépendamment l'un de l'autre, tandis que le taux d'exploitation par un consommateur de chaque substrat parfaitement complémentaire est déterminé, au temps t , par le taux du substrat qui est limitant à ce moment. Nous présentons maintenant des modèles qui incarnent ces caractéristiques, en considérant " n " consommateurs en compétition pour " n " substrats.

$$\begin{aligned}
 \text{(I) Substrats Substituables : } & \begin{cases} \dot{X}_i = X_i \left[\sum_j \frac{g_{ij}(R_j)}{q_{ij}} - D_i \right], \\ \dot{R}_j = f_j(R_j) - \sum_i g_{ij}(R_j) X_i, \\ i = 1, \dots, n; j = 1, \dots, n. \end{cases} \\
 \text{(II) Substrats Partiellement Substituables : } & \begin{cases} \dot{X}_i = X_i [F_i(z_i) - D_i], \\ \dot{R}_j = f_j(R_j) - \sum_j g_{ij}(R_j) X_i, \\ i = 1, \dots, n; j = 1, \dots, n. \end{cases} \\
 \text{(III) Substrats Complémentaires : } & \begin{cases} \dot{X}_i = X_i \left[\min_j \left\{ \frac{g_{ij}(R_j)}{q_{ij}} \right\} - D_i \right], \\ \dot{R}_j = f_j(R_j) - \sum_i q_{ij} \left[\min_j \left\{ \frac{g_{ij}(R_j)}{q_{ij}} \right\} \right] X_i, \\ i = 1, \dots, n; j = 1, \dots, n, \end{cases}
 \end{aligned}$$

où

- X_i : Densité de l'espèce i .
- R_j : Concentration du j^{ieme} substrat.
- $f_j(R_j)$: Taux net fourni par le j^{ieme} substrat, i.e. le taux brut d'approvisionnement moins le taux de perte non attribuable à la consommation.
- $g_{ij}(R_j)$: Taux de consommation du j^{ieme} substrat par chaque individu de la i^{ieme} population consommatrice.
- q_{ij} : Facteur de conversion des unités de j en unités de i , c'est-à-dire un individu de l'espèce i doit consommer une quantité q_{ij} du substrat j pour produire (par croissance et / ou reproduction individuelle) une nouvelle unité de sa propre biomasse.
- F_i : La conversion effectuée par les constantes q_{ij} dans les modèles (I) et (III) est effectuée par la fonction F_i dans le modèle (II).
- D_i : Taux de mortalité indépendant de la densité des espèces consommatrices.
- z_i : Un vecteur (g_{i1}, \dots, g_{in}) .

!! Le modèle (III) incorpore des fonctions réponses associées aux substrats complémentaires dont le substrat le moins présent affecte la croissance que nous pouvons voir sous forme de minimum des réponses fonctionnelles. Cela s'explique par le fait que la croissance d'une espèce de micro-organismes est limitée par le substrat dont la concentration est la plus faible : c'est une loi fondamentale de l'écologie, *loi de Liebig sur le minimum* [10].

Dans tout ce qui va suivre, nous allons nous intéresser au cas des substrats complémentaires. Nous allons adapter le modèle (III) au cas du chemostat, et nous allons formaliser le modèle de deux compétiteurs sur deux substrats, en considérant des fonctions réponses adaptées.

0.4.4 La compétition pour deux ressources complémentaires

Maintenant, considérons le cas de deux substrats complémentaires, R et S . Pour chaque espèce consommatrice il y a deux concentrations de subsistance J , une pour chaque substrat. Ces J sont donc le seuil de rentabilité de chaque substrat lorsque l'espèce est limitée par ce seul substrat. Pour les espèces i , notons ces concentrations J_{ri} et J_{si} pour les substrats R et S , respectivement. Ces valeurs déterminent la position de l'isocline à croissance zéro pour l'espèce i sur le plan de ressource S-R. L'isocline zéro pour les substrats complémentaires est une paire de demi-droites se rencontrant à un angle droit au point (J_{si}, J_{ri}) dans le plan S-R (Voir figure 0.4.6, cas de fonction réponse de type Monod).

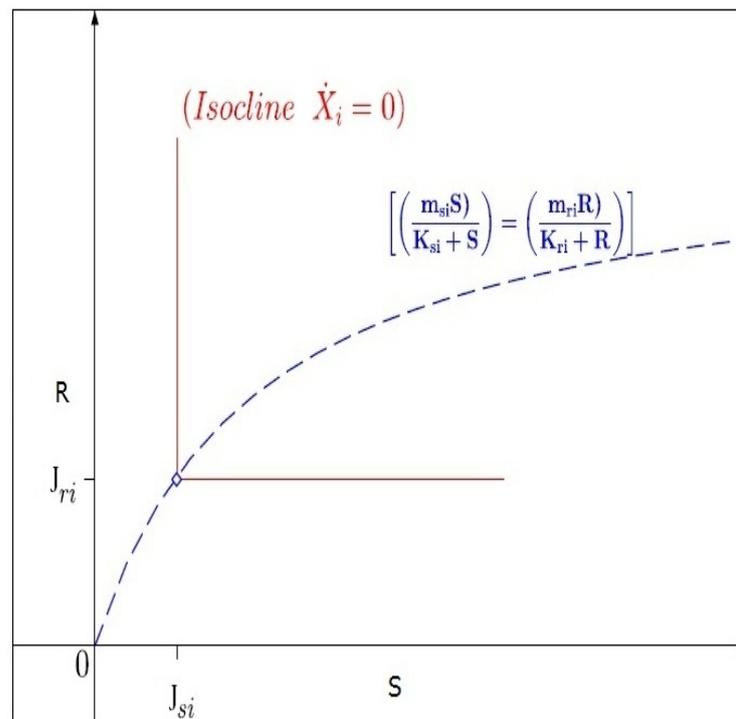


FIGURE 0.4.6 – Courbe de transition

Les lignes sont perpendiculaires en raison de l'indépendance des exigences pour R et S . Dans ce cas, la croissance est limitée à un instant donné soit par R soit par S , mais pas simultanément par R et S (sauf au point dégénéré (J_{si}, J_{ri})). La courbe en tirets passant par le coin représente l'équation $m_{si}S/(K_{si} + S) = m_{ri}R/(K_{ri} + R)$, où les paramètres m_{si} (m_{ri}) et K_{si} (K_{ri}) sont le taux maximal de croissance et la constante de demi saturation (respectivement).

Au-dessus de la courbe dans le plan S-R, l'espèce i est limitée en S ("S-limitée"), alors qu'en dessous, elle est limitée en R ("R-limitée"). Ainsi, par exemple, lorsque l'espèce i est limitée par S , aucune augmentation du substrat R dans la région au-dessus de la courbe n'aura d'effet sur l'augmentation du taux de croissance de l'espèces i ; seule une augmentation du substrat S aura cet effet. L'inverse est vrai dans la région au-dessous de la courbe de transition.

Avant de présenter le modèle de compétition pour deux espèces sur deux sub-

strats complémentaires, nous expliquons comment les réponses fonctionnelles des espèces consommatrices ont été généralisées d'un à deux substrats. Dans le cas d'un seul substrat, le taux de consommation per capita, selon la réponse fonctionnelle de type Monod, est donné par $(1/y_{ri})(m_{ri}R/(K_{ri} + R))$ si le substrat est R ou par $(1/y_{si})(m_{si}S/(K_{si} + S))$ si le substrat est S . La généralisation de la réponse fonctionnelle à deux substrats complémentaires se fait dans ce cas de la manière suivante : le taux de consommation per capita du substrat qui limite effectivement la croissance est identique au taux de consommation à un seul substrat, comme indiqué ci-dessus pour le substrat approprié.

Notons que pour les substrats complémentaires R et S , lorsqu'une espèce est limitée en S , son taux de consommation de R est indépendant de la concentration de R , alors que lorsque l'espèce est R -limitée, son taux de consommation de S est indépendant de la concentration de S .

LE CAS D'UN SEUL TYPE DE MICRO-ORGANISME

1

Nous nous intéressons dans ce chapitre à l'étude du modèle du chemostat pour un seul type de micro-organisme se développant sur deux substrats complémentaires.

1.1 Le modèle

Considérons le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} = (S_{in} - S)D - \frac{1}{y_s}g(S, R)X, \\ \dot{R} = (R_{in} - R)D - \frac{1}{y_r}g(S, R)X, \\ \dot{X} = [g(S, R) - D]X, \end{cases} \quad (1.1)$$

où

$$g(S, R) := \min(A(S), B(R)).$$

Les quantités $S(t)$, $R(t)$ et $X(t)$ désignent respectivement les concentrations des deux nutriments essentiels et la densité du micro-organisme à l'instant t . Les quantités y_s et y_r sont des constantes de rendement, tandis que S^0 et R^0 désignent respectivement les concentrations à l'entrée des ressources S, R . La constante D désigne le taux de dilution du chemostat. La fonction $g(S, R)$ désigne la fonction de croissance du micro-organisme. De plus nous faisons les hypothèses suivantes :

$A, B : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$, sont des fonctions supposées continûment différentiables telles que $A(0) = B(0) = 0$, $A'(S) > 0$ pour tout $S > 0$ et $B'(R) > 0$ pour tout $R > 0$.

De plus nous supposons qu'il existe des réels positifs J_s, J_r tels que

$$A(J_s) = B(J_r) = D.$$

Ainsi J_s, J_r sont les seuils de rentabilité correspondant aux substrats "S" et "R" respectivement.

1.1.1 Invariance de l'orthant positif

Proposition 1 *L'orthant positif \mathbb{R}^{3+} est positivement invariant.*

Preuve .

- Si $X = 0$, $\dot{X} = 0$, c-à-d le plan (S,R) est invariant.
- Si $S = 0$, $\dot{S} = DS_{in} > 0$, et le champ est entrant sur le plan (X,R) .
- Si $R = 0$, $\dot{R} = DR_{in} > 0$, et le champ est entrant sur le plan (X,S) .

De ces trois points nous déduisons l'invariance positive de l'orthant positif. \square

1.1.2 Réduction du modèle

Procédons à la réduction du modèle par le principe suivant :

Principe de conservation des masses : un cas spécial que nous rencontrerons à deux reprises dans ce mémoire, est vérifié quand les taux de mortalité sont négligeables ($= 0$) pour tout organisme présent dans le chemostat. Ce cas spécial connu sous le nom "principe de conservation de la matière" (ou de la masse) stipule que durant toute réaction dans le réservoir de culture la quantité des substances présentes n'est pas affectée (*Principe de Lavoisier*).

Soit le changement de variables

$$\Sigma_1 = S_{in} - S - \frac{X}{y_s}, \quad \Sigma_2 = R_{in} - R - \frac{X}{y_r}.$$

Par dérivation :

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma}_1 &= -\dot{S} - \frac{\dot{X}}{y_s}, & \dot{\Sigma}_2 &= -\dot{R} - \frac{\dot{X}}{y_r}, \\ &= -(S_{in} - S)D + \frac{1}{y_s}g(S, R)X & &= -(R_{in} - R)D + \frac{1}{y_r}g(S, R)X \\ &\quad - [g(S, R) - D]\frac{X}{y_s}, & &\quad - [g(S, R) - D]\frac{X}{y_r}, \\ &= -D(S_{in} - S - \frac{X}{y_s}), & &= -D(R_{in} - R - \frac{X}{y_r}), \\ &= -D\Sigma_1, & &= -D\Sigma_2. \end{aligned}$$

Le système (1.1) devient alors :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma}_1 = -D\Sigma_1, \\ \dot{\Sigma}_2 = -D\Sigma_2, \\ \dot{X} = [g(S_{in} - \Sigma_1 - \frac{X}{y_s}, R_{in} - \Sigma_2 - \frac{X}{y_r}) - D]X, \end{cases} \quad (1.2)$$

défini sur $V = \{(\Sigma_1, \Sigma_2, X) \in \mathbb{R}_+^3, \Sigma_1 + \frac{X}{y_s} \leq S_{in}, \Sigma_2 + \frac{X}{y_r} \leq R_{in}\}$. Notons le système (1.2) de la manière suivante :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = Z(\Sigma), \\ \dot{X} = G(\Sigma, X), \end{cases} \quad (1.3)$$

avec $\Sigma = (\Sigma_1, \Sigma_2)$. La solution de la première équation du système (1.3) est :

$$\Sigma(t) = \Sigma(0)e^{-Dt} = (\Sigma_1(0)e^{-Dt}, \Sigma_2(0)e^{-Dt})$$

On remarque que : $\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = (0,0)$. On conclut que le point $\Sigma_0 = (0,0)$ est un équilibre globalement asymptotiquement stable (G.A.S) du système $\dot{\Sigma} = Z(\Sigma)$. Ainsi, quand t tend vers l'infini, le système (1.3) est réduit au *problème limite* suivant :

$$\dot{X} = \left[g \left(S_{in} - \frac{X}{y_s}, R_{in} - \frac{X}{y_r} \right) - D \right] X =: F(X) \quad (1.4)$$

défini dans $\omega = \{X \in \mathbb{R}^+, \frac{X}{y_s} \leq S_{in}, \frac{X}{y_r} \leq R_{in}\}$.

Remarque : La bornitude des solutions est immédiate d'après cette procédure.

Le système (1.1) est dans ce cas **dissipatif** car les solutions sont positivement bornées.

Adoptons les notations suivantes

$$T := \frac{R_{in} - J_r}{S_{in} - J_s}, \quad C := \frac{y_s}{y_r},$$

où on rappelle que $J_s = A^{-1}(D)$, $J_r = B^{-1}(D)$.

La signification des termes T, C sera donnée dans le prochain chapitre pour un résultat plus général.

1.2 Étude du modèle

1.2.1 Équilibres et Stabilité

Le théorème suivant regroupe les points d'équilibre du modèle en question et les conditions nécessaires à leur stabilité.

Théorème 1 *L'équation (1.4) admet au plus deux équilibres :*

- $X^0 = 0$ existe toujours et est G.A.S si $S_{in} < J_s$ ou $R_{in} < J_r$.
- $X^s = y_s(S_{in} - J_s)$, si $g(S, R)$ se réalise par $A(S)$. Cet équilibre existe si $S_{in} > J_s$ et $T > C$ et il est G.A.S .
- $X^r = y_r(R_{in} - J_r)$, si $g(S, R)$ se réalise par $B(R)$. Cet équilibre existe si $R_{in} > J_r$ et $T < C$ et il est G.A.S .

Preuve *Les équilibres de l'équation (1.4) sont donnés par les isoclines suivantes :*

$$X = 0 \quad \text{et} \quad g \left(S_{in} - \frac{X}{y_s}, R_{in} - \frac{X}{y_r} \right) = D$$

- L'équilibre $X^0 = 0$ est trivial pour l'équation (1.4). De l'équation (1.4) on a

$$F'(X) = \begin{cases} A \left(S_{in} - \frac{X}{y_s} \right) - D - X \cdot \frac{1}{y_s} \cdot A' \left(S_{in} - \frac{X}{y_s} \right) & \text{si } g \text{ se réalise par } A, \\ B \left(R_{in} - \frac{X}{y_r} \right) - D - X \cdot \frac{1}{y_r} \cdot B' \left(R_{in} - \frac{X}{y_r} \right) & \text{si } g \text{ se réalise par } B. \end{cases}$$

La dérivée en $X^0 = 0$ est égale à :

$$F'(X^0) = g(S_{in}, R_{in}) - D$$

Le point d'équilibre $X^0 = 0$ est donc G.A.S si et seulement si $F'(X^0) < 0$ i.e $S_{in} < J_s$ ou $R_{in} < J_r$.

- Si g se réalise par A alors : $S_{in} - \frac{X}{y_s} = J_s$, $R_{in} - \frac{X}{y_r} > J_r$, et l'équation (1.4) admet le point d'équilibre $X^s = y_s(S_{in} - J_s)$. Ce point d'équilibre existe si $S_{in} > J_s$ et $T > C$. La dérivée en X^s est égale à :

$$F'(X^s) = -(S_{in} - J_s)A'(J_s) < 0$$

Le point d'équilibre X^s est donc G.A.S dès qu'il existe.

- Si g se réalise par B alors : $S_{in} - \frac{X}{y_s} > J_s$, $R_{in} - \frac{X}{y_r} = J_r$, et l'équation (1.4) admet le point d'équilibre $X^r = y_r(R_{in} - J_r)$. Ce point d'équilibre existe si $R_{in} > J_r$ et $T < C$. La dérivée en X^r est égale à :

$$F'(X^r) = -(R_{in} - J_r)B'(J_r) < 0$$

Le point d'équilibre X^r est donc G.A.S dès qu'il existe.

□

Le tableau suivant regroupe ces résultats.

Équilibre	Condition d'existence	Condition de stabilité
$X^0 = 0$	existe toujours	G.A.S si $S_{in} < J_s$ ou $R_{in} < J_r$
$X^s = y_s(S_{in} - J_s)$	$S_{in} > J_s$ et $C < T$	G.A.S
$X^r = y_r(R_{in} - J_r)$	$R_{in} > J_r$ et $T < C$	G.A.S

TABLE 1.1 – Critère de stabilité du modèle (1.4).

1.2.2 Stabilité globale pour le modèle (1.1)

Nous avons procédé à la réduction du modèle et nous l'avons étudié. Ce paragraphe contient le résultat de la stabilité pour le modèle de départ (1.1). Commençons par déterminer les équilibres du modèle (1.1) moyennant les équilibres du modèle limite (1.4).

- Pour $X = X^0 = 0$, le modèle (1.1) admet le point $E_0 = (S_{in}, R_{in}, 0)$ comme équilibre.

- Pour $X = X^s = y_s(S_{in} - J_s)$, nous avons $S = J_s$. Il reste à déterminer R . L'obtention du R se fait via la considération de l'équation $\dot{R} = 0$ pour le modèle (1.1) en remplaçant X et S par les valeurs mentionnées ci-avant. Dans ce cas le point $E_s = (J_s, R_{in} - C(S_{in} - J_s), y_s(S_{in} - J_s))$ est un équilibre pour le modèle (1.1).
- Pour $X = X^r = y_r(R_{in} - J_r)$, nous avons $R = J_r$. Il reste à déterminer S . L'obtention du S se fait comme pour le cas précédent. Dans ce cas le point $E_r = (S_{in} - \frac{1}{C}(R_{in} - J_r), J_r, y_r(R_{in} - J_r))$ ($C \neq 0$) est un équilibre pour le modèle (1.1).

Utilisons le lemme de séparation (voir Appendices) pour démontrer la stabilité globale des équilibres du modèle (1.1).

Rappelons que le système (1.1) est équivalent au système (1.3).

- Le point d'équilibre $(0,0)$ de la première équation de (1.3) est G.A.S .
- Dans le cas où le point d'équilibre intérieur de l'équation $\dot{X} = G((0,0), X)$ n'existe pas, le point d'équilibre X^0 de cette équation est G.A.S . Dans le cas contraire, le point d'équilibre X^s (ou X^r) est G.A.S .

Par dissipativité du système (1.1) les solutions sont bornées.

Conformément au lemme de séparation, pour le système (1.1) le point d'équilibre $E_0 = (S_{in}, R_{in}, 0)$ est globalement asymptotiquement stable si $S_{in} < J_s$ ou $R_{in} < J_r$. Le point d'équilibre intérieur $E_s = (J_s, R_{in} - C(S_{in} - J_s), y_s(S_{in} - J_s))$ (ou $E_r = (S_{in} - \frac{1}{C}(R_{in} - J_r), J_r, y_r(R_{in} - J_r))$) est globalement asymptotiquement stable si $S_{in} > J_s$ et $C < T$ (ou $R_{in} > J_r$ et $C > T$).

Tableau Récapitulatif	
Équilibre	Condition de stabilité globale
$E_0 = (S_{in}, R_{in}, 0)$	$S_{in} < J_s$ ou $R_{in} < J_r$
$E_s = (J_s, R_{in} - C(S_{in} - J_s), y_s(S_{in} - J_s))$	$S_{in} > J_s$ et $C < T$
$E_r = (S_{in} - \frac{1}{C}(R_{in} - J_r), J_r, y_r(R_{in} - J_r))$	$R_{in} > J_r$ et $C > T$

TABLE 1.2 – Critère de stabilité du modèle (1.1).

1.2.3 Simulations

Dans cette partie, on vérifie à l'aide du logiciel "Scilab" sur un exemple les différentes issues possibles pour le modèle (1.1).

On considère les paramètres suivants :

$$\begin{aligned}
 S_{in} = 9 & \quad , \quad D = 1 \\
 A(S) = \frac{20S}{20 + S} & \quad , \quad B(R) = \frac{30R}{80 + R} \\
 y_s = 1 & \quad , \quad y_r = 1
 \end{aligned}$$

On en déduit que :

$$X_s = 7.95 \quad , \quad X_r = 7.24$$

$$T = \frac{7.24}{7.95} \quad , \quad C = 1$$

Les seuils de rentabilité correspondants sont les suivants :

$$J_s = 1.052634 \quad , \quad J_r = 2.758617$$

Dans les résultats des simulations qui vont suivre les paramètres sont comme suit :

- Cas(a) : $R_{in} = 10$,
- Cas(b) : $R_{in} = 2$.

Conditions Initiales :

$$(S(0), R(0), X(0)) = (2.5, 3.5, 0.5) \quad \text{(Vert)}$$

$$(S(0), R(0), X(0)) = (2.5, 3.5, 7) \quad \text{(Bleu Ciel)}$$

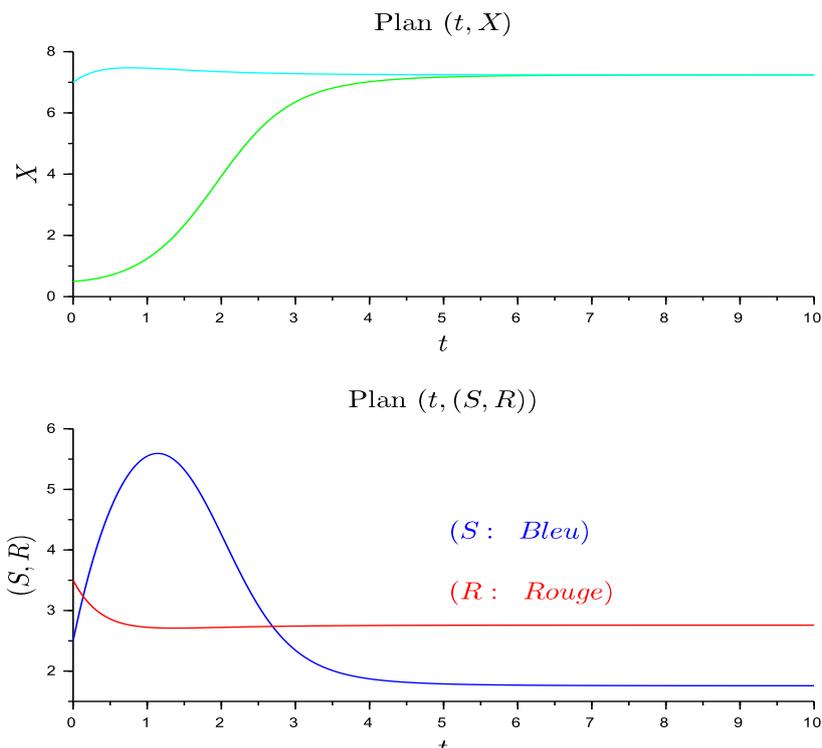


FIGURE 1.2.1 – Modèle "Deux substrats/Un micro-organisme". Cas (a)

Nous pouvons constater sur la figure (1.2.1) que le micro-organisme va survivre. Les conditions de survie sont vérifiées ($R_{in} > J_r$ et $T < C$).

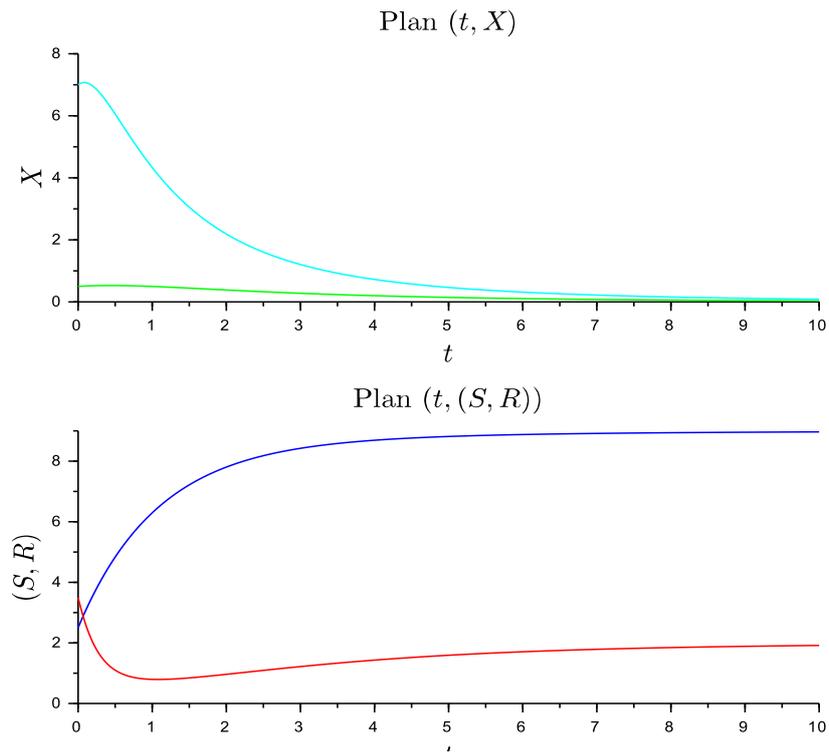


FIGURE 1.2.2 – Modèle "Deux substrats/Un micro-organisme". Cas (b)

La figure (1.2.2) montre le lessivage du micro-organisme. Cela revient au fait que la concentration à l'entrée pour la ressource R est inférieure au seuil de rentabilité du micro-organisme.

LE CAS DE DEUX TYPES DE MICRO-ORGANISMES

2

Ce chapitre est consacré à l'étude du modèle de compétition de deux types de micro-organismes sur deux *substrats complémentaires* dans le chemostat. Dans le premier paragraphe, une étude classique du modèle est développée. L'analyse de la stabilité globale se fait dans le deuxième paragraphe. Le troisième paragraphe est une étude graphique (paramétrique) des résultats obtenus. Les quatrième et cinquième paragraphes sont consacrés à l'analyse sur une expérience réalisée par Tilman [18] avec des simulations numériques.

2.1 Le Modèle

Considérons le modèle de compétition de deux types de micro-organismes dans le chemostat sur deux substrats complémentaires suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} = (S_{in} - S)D - \frac{1}{y_{s1}}g_1(S, R)X_1 - \frac{1}{y_{s2}}g_2(S, R)X_2, \\ \dot{R} = (R_{in} - R)D - \frac{1}{y_{r1}}g_1(S, R)X_1 - \frac{1}{y_{r2}}g_2(S, R)X_2, \\ \dot{X}_1 = [g_1(S, R) - D]X_1, \\ \dot{X}_2 = [g_2(S, R) - D]X_2, \\ S(0) > 0, R(0) > 0, X_1(0) > 0, X_2(0) > 0, \end{cases} \quad (2.1)$$

avec

$$\begin{aligned} g_1(S, R) &:= \min(A_1(S), B_1(R)), \\ g_2(S, R) &:= \min(A_2(S), B_2(R)). \end{aligned}$$

Comme pour le modèle précédent les quantités $S(t)$ et $R(t)$ désignent les concentrations à l'instant t , des deux nutriments essentiels et $X_i(t)$ désigne la densité de la i -ème population de micro-organismes à l'instant t . La fonction $A_i(S)$ (respectivement $B_i(R)$) représente le taux de croissance *per capita* de la i -ème population lorsque le substrat "S" est limitant (respectivement le substrat "R" est limitant). La fonction $g_i(S, R)/y_{si}$ ($g_i(S, R)/y_{ri}$) représente le taux d'absorption du nutriment "S" (respectivement nutriment "R") par la i -ème population, y_{si} et y_{ri} étant des constantes de rendement de croissance. Les quantités S_{in} et R_{in} désignent respectivement les concentrations à l'entrée des ressources "S", "R" tandis que D désigne

le taux de dilution du chemostat. Nous supposons que le fermenteur (réservoir du chemostat) est bien agité, de sorte que les nutriments et les micro-organismes sont éliminés en proportion de leurs concentrations. Nous supposons également que les taux de mortalité individuelle des populations sont négligeables par rapport au taux D .

2.2 Étude du modèle

2.2.1 Existence de solution

Dans tout ce qui va suivre, les fonctions $A_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, B_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+; (i = 1, 2)$ sont supposées continûment différentiables avec les propriétés suivantes : $A_i(0) = B_i(0) = 0, (i = 1, 2)$ et satisfont les inégalités suivantes :

$$A'_i(S) > 0, S > 0; \quad B'_i(R) > 0, R > 0, \quad (i = 1, 2).$$

De plus nous supposons qu'il existe des réels positifs $J_{si}, J_{ri}, (i = 1, 2)$ tels que

$$A_i(J_{si}) = B_i(J_{ri}) = D (i = 1, 2).$$

Ainsi J_{si}, J_{ri} sont les seuils de rentabilité correspondant aux substrats "S" et "R" respectivement.

A l'égard de ces hypothèses, les fonctions $g_i(S, R)$ satisfont la condition de Lipschitz en "S" et "R" dans tout sous ensemble compact de $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$. De ce fait découle l'existence et l'unicité des solutions.

2.2.2 Invariance du cône positif

Proposition 2 *Le cône positif \mathbb{R}_+^4 est positivement invariant.*

Preuve *Les espaces $\{X_1 = 0\}, \{X_2 = 0\}$ sont clairement invariants. Lorsque $S = 0, \dot{S} = DS_{in} > 0$ et le champ est entrant dans l'espace (R, X_1, X_2) . Lorsque $R = 0, \dot{R} = DR_{in} > 0$ et le champ est entrant dans l'espace (S, X_1, X_2) . De ces observations nous déduisons que le cône \mathbb{R}_+^4 est positivement invariant. \square*

2.2.3 Réduction du modèle

Procédons à la réduction du modèle par le principe de conservation des masses. Soit le changement de variables :

$$\begin{aligned} \Sigma_1 &= S_{in} - S - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, \\ \Sigma_2 &= R_{in} - R - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}}. \end{aligned}$$

Par dérivation :

$$\begin{aligned}\dot{\Sigma}_1 &= -\dot{S} - \frac{\dot{X}_1}{y_{s1}} - \frac{\dot{X}_2}{y_{s2}}, & \dot{\Sigma}_2 &= -\dot{R} - \frac{\dot{X}_1}{y_{r1}} - \frac{\dot{X}_2}{y_{r2}}, \\ &= -D\Sigma_1, & &= -D\Sigma_2.\end{aligned}$$

Le système (2.1) devient :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma}_1 = -D\Sigma_1, \\ \dot{\Sigma}_2 = -D\Sigma_2, \\ \dot{X}_1 = \left[g_1 \left(S_{in} - \Sigma_1 - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \Sigma_2 - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_1, \\ \dot{X}_2 = \left[g_2 \left(S_{in} - \Sigma_1 - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \Sigma_2 - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_2, \end{cases} \quad (2.2)$$

défini sur $V = \{(\Sigma_1, \Sigma_2, X_1, X_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \Sigma_1 + \frac{X_1}{y_{s1}} + \frac{X_2}{y_{s2}} \leq S_{in}, \Sigma_2 + \frac{X_1}{y_{r1}} + \frac{X_2}{y_{r2}} \leq R_{in}\}$.
Notons le système (2.2) sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = Z(\Sigma), \\ \dot{X}_1 = G_1(\Sigma, X_1, X_2), \\ \dot{X}_2 = G_2(\Sigma, X_1, X_2), \end{cases} \quad (2.3)$$

avec $\Sigma = (\Sigma_1, \Sigma_2)$.

La solution de la première équation de (2.3) est :

$$\Sigma(t) = \Sigma(0)e^{-Dt} = (\Sigma_1(0)e^{-Dt}, \Sigma_2(0)e^{-Dt})$$

Nous remarquons que : $\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = (0, 0)$. On conclut que le point $\Sigma_0 = (0, 0)$ est un équilibre globalement asymptotiquement stable de l'équation $\dot{\Sigma} = Z(\Sigma)$.

Quand t tend vers l'infini, le modèle (2.2) se réduit au problème limite suivant :

$$\begin{cases} \dot{X}_1 = \left[g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_1, \\ \dot{X}_2 = \left[g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_2, \end{cases} \quad (2.4)$$

défini sur $\omega = \{(X_1, X_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \frac{X_1}{y_{s1}} + \frac{X_2}{y_{s2}} \leq S_{in}, \frac{X_1}{y_{r1}} + \frac{X_2}{y_{r2}} \leq R_{in}\}$.

2.2.4 Équilibres et stabilité asymptotique locale

En premier lieu, nous allons étudier la stabilité asymptotique locale des équilibres de (2.4) par la linéarisation.

Adoptons la notation suivante ($i=1,2$) :

$$C_i := \frac{y_{si}}{y_{ri}}, \quad T_i := \frac{R_{in} - J_{ri}}{S_{in} - J_{si}}$$

$$T^* := \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}}, \quad T_* := \frac{R_{in} - J_{r2}}{S_{in} - J_{s1}}$$

Définitions :

- T_i est le ratio de l'approvisionnement en substrats "S" et "R" à l'équilibre de l'espèce i en l'absence de l'autre espèce.
- C_i est le ratio de la constante de rendement de la croissance de l'espèce i par "S" et "R".
- Nous dirons que l'espèce i est "S-limitée" si $T_i > C_i$, et qu'elle est "R-limitée" si $T_i < C_i$.
- T^* représente le rapport du taux de régénération en régime permanent de "R" lorsque " X_1 " est seul et celui de "S" lorsque " X_2 " est seul.
- T_* représente le rapport du taux de régénération en régime permanent de "R" lorsque " X_2 " est seul et celui de "S" lorsque " X_1 " est seul.

Remarque :

Justifier le fait qu'une espèce est S ou R limitée n'est pas difficile. Considérons le système (2.1) avec $X_2 = 0$. Supposons, par exemple que l'espèce 1 est S-limitée. Alors à l'état d'équilibre ($J_{s1}, R_{s1}^*, X_{s1}^*$) on a :

$$X_{s1}^* = y_{s1}(S_{in} - J_{s1}), \quad R_{in} - \frac{X_{s1}^*}{y_{r1}} > J_{r1}.$$

et donc $T_1 > C_1$.

Théorème 2 *Le modèle (2.4) admet les équilibres suivants :*

- (A) $E_0 = (0, 0)$ qui existe toujours et qui est localement asymptotiquement stable (L.A.S) si $g_i(S_{in}, R_{in}) - D < 0$ ($i=1,2$).
- (B) $E_{s1} = (y_{s1}(S_{in} - J_{s1}), 0)$ qui existe si $J_{s1} < S_{in}$, $T_1 > C_1$; il est localement asymptotiquement stable si $g_2[J_{s1}, R_{in} - C_1(S_{in} - J_{s1})] - D < 0$.
- (C) $E_{r1} = (y_{r1}(R_{in} - J_{r1}), 0)$ qui existe si $J_{r1} < R_{in}$, $T_1 < C_1$; il est localement asymptotiquement stable si $g_2[S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}), J_{r1}] - D < 0$.
- (D) $E_{s2} = (0, y_{s2}(S_{in} - J_{s2}))$ qui existe si $J_{s2} < S_{in}$, $T_2 > C_2$; il est localement asymptotiquement stable si $g_1[J_{s2}, R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2})] - D < 0$.
- (E) $E_{r2} = (0, y_{r2}(R_{in} - J_{r2}))$ qui existe si $J_{r2} < R_{in}$, $T_2 < C_2$; il est localement asymptotiquement stable si $g_1[S_{in} - \frac{1}{C_2}(R_{in} - J_{r2}), J_{r2}] - D < 0$.
- (F) $E_* = \left(y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in}-J_{s1})-y_{r2}(R_{in}-J_{r2})}{y_{s2}y_{r1}-y_{s1}y_{r2}}, y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in}-J_{r2})-y_{s1}(S_{in}-J_{s1})}{y_{s2}y_{r1}-y_{s1}y_{r2}} \right)$ qui existe si $J_{s2} < J_{s1} < S_{in}$, $J_{r1} < J_{r2} < R_{in}$, $\min(C_1, C_2) < T_* < \max(C_1, C_2)$ et est localement asymptotiquement stable si $C_1 < C_2$ ($C_1 < T_* < C_2$).

(G) $E^* = \left(y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in}-J_{s2})-y_{r2}(R_{in}-J_{r1})}{y_{s2}y_{r1}-y_{s1}y_{r2}}, y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in}-J_{r1})-y_{s1}(S_{in}-J_{s2})}{y_{s2}y_{r1}-y_{s1}y_{r2}} \right)$ qui existe si $J_{s1} < J_{s2} < S_{in}$, $J_{r2} < J_{r1} < R_{in}$, $\min(C_1, C_2) < T^* < \max(C_1, C_2)$ et est localement asymptotiquement stable si $C_1 > C_2$ ($C_2 < T^* < C_1$).

Preuve Les équilibres du modèle sont donnés par les égalités suivantes :

$$\left[g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_1 = 0$$

$$\left[g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_2 = 0$$

i.e :

$$X_1 = 0 \quad \text{ou} \quad g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) = D$$

$$X_2 = 0 \quad \text{ou} \quad g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) = D$$

Posons :

$$\eta = S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, \quad \zeta = R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}}.$$

La jacobienne est de la forme suivante :

$$J(X_1, X_2) =$$

$$\begin{bmatrix} g_1(\eta, \zeta) - D - \left(\frac{1}{y_{s1}}, \frac{1}{y_{r1}} \right) \cdot X_1 \cdot \frac{\partial g_1}{\partial X_1}(\eta, \zeta) & - \left(\frac{1}{y_{s2}}, \frac{1}{y_{r2}} \right) \cdot X_1 \cdot \frac{\partial g_1}{\partial X_2}(\eta, \zeta) \\ - \left(\frac{1}{y_{s1}}, \frac{1}{y_{r1}} \right) \cdot X_2 \cdot \frac{\partial g_2}{\partial X_1}(\eta, \zeta) & g_2(\eta, \zeta) - D - \left(\frac{1}{y_{s2}}, \frac{1}{y_{r2}} \right) \cdot X_2 \cdot \frac{\partial g_2}{\partial X_2}(\eta, \zeta) \end{bmatrix}$$

Cas (a) : $X_1 = X_2 = 0$

Dans ce cas le modèle admet l'équilibre trivial $E_0 = (0, 0)$ qui existe toujours. La jacobienne en E_0 est la suivante :

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} g_1(S_{in}, R_{in}) - D & 0 \\ 0 & g_2(S_{in}, R_{in}) - D \end{bmatrix}$$

○ Il est clair que les valeurs propres de la matrice jacobienne en E_0 sont représentées par les éléments de la diagonale et donc E_0 est L.A.S si $g_i(S_{in}, R_{in}) - D < 0$ ($i=1,2$).

Cas (b) : $X_2 = 0, g_1(\eta, \zeta) = D$

Nous avons les deux sous cas suivants :

- $X_2 = 0$, et g_1 se réalise par A_1 ,
- $X_2 = 0$, et g_1 se réalise par B_1 .

Cas (b-1) : g_1 se réalise par A_1

Sous l'hypothèse $g_1(\eta, \zeta) = A_1(\eta) = D$, ie $S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} = J_{s1}$; $R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} > J_{r1}$, on a $X_1 = y_{s1}(S_{in} - J_{s1})$ et $X_1 < y_{r1}(R_{in} - J_{r1})$, ce qui donne la condition : $T_1 > C_1$.
Le modèle admet donc dans ce cas l'équilibre $E_{s1} = (y_{s1}(S_{in} - J_{s1}), 0)$ qui existe si $S_{in} > J_{s1}$ et $T_1 > C_1$.

La jacobienne en E_{s1} est la suivante :

$$J(E_{s1}) = \begin{bmatrix} -(S_{in} - J_{s1}) \cdot A'_1(y_{s1}(S_{in} - J_{s1})) & * \\ 0 & g_2(J_{s1}, R_{in} - C_1(S_{in} - J_{s1})) - D \end{bmatrix}$$

- Les valeurs propres de la matrice jacobienne en E_{s1} sont représenté par les éléments de la diagonale et donc E_{s1} est L.A.S si $g_2(J_{s1}, R_{in} - C_1(S_{in} - J_{s1})) - D < 0$.

Cas (b-2) : g_1 se réalise par B_1

Sous l'hypothèse $g_1(\eta, \zeta) = B_1(\zeta) = D$, ie $S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} > J_{s1}$; $R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} = J_{r1}$ on a $X_1 = y_{r1}(R_{in} - J_{r1})$ et $X_1 < y_{s1}(S_{in} - J_{s1})$, ce qui donne la condition : $T_1 < C_1$.
Le modèle admet donc dans ce cas l'équilibre $E_{r1} = (y_{r1}(R_{in} - J_{r1}), 0)$ qui existe si $R_{in} > J_{r1}$ et $T_1 < C_1$.

La jacobienne en E_{r1} est la suivante :

$$J(E_{r1}) = \begin{bmatrix} -(R_{in} - J_{r1}) \cdot B'_1(y_{r1}(R_{in} - J_{r1})) & * \\ 0 & g_2\left(S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}), J_{r1}\right) - D \end{bmatrix}$$

- E_{r1} est L.A.S si $g_2\left(S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}), J_{r1}\right) - D < 0$ (avec $C_1 \neq 0$).

Cas (c) : $X_1 = 0$, $g_2(\eta, \zeta) = D$

Comme pour le cas précédent, nous avons les deux sous cas suivants :

- $X_1 = 0$, et g_2 se réalise par A_2 ,
- $X_1 = 0$, et g_2 se réalise par B_2 .

Cas (c-1) : g_2 se réalise par A_2

Sous l'hypothèse $g_2(\eta, \zeta) = A_2(\eta) = D$, ie $S_{in} - \frac{X_2}{y_{s2}} = J_{s2}$; $R_{in} - \frac{X_2}{y_{r2}} > J_{r2}$ on a $X_2 = y_{s2}(S_{in} - J_{s2})$ et $X_2 < y_{r2}(R_{in} - J_{r2})$, ce qui donne la condition : $T_2 > C_2$.

Le modèle admet donc dans ce cas l'équilibre $E_{s2} = (0, y_{s2}(S_{in} - J_{s2}))$ qui existe si $S_{in} > J_{s2}$ et $T_2 > C_2$.

La jacobienne en E_{s2} est la suivante :

$$J(E_{s2}) = \begin{bmatrix} g_1(J_{s2}, R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2})) - D & 0 \\ * & -(S_{in} - J_{s2}) \cdot A'_2(y_{s2}(S_{in} - J_{s2})) \end{bmatrix}$$

- E_{s2} est L.A.S si $g_1(J_{s2}, R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2})) - D < 0$.

Cas (c-2) : g_2 se réalise par B_2

Sous l'hypothèse $g_2(\eta, \zeta) = B_2(\zeta) = D$, ie $S_{in} - \frac{X_2}{y_{s2}} > J_{s2}$; $R_{in} - \frac{X_2}{y_{r2}} = J_{r2}$ on a $X_2 = y_{r2}(R_{in} - J_{r2})$ et $X_2 < y_{s2}(S_{in} - J_{s2})$, ce qui donne la condition : $T_2 < C_2$.

Le modèle admet donc dans ce cas l'équilibre $E_{r2} = (0, y_{r2}(R_{in} - J_{r2}))$ qui existe si $R_{in} > J_{r2}$ et $T_2 < C_2$.

La jacobienne en E_{r2} est la suivante :

$$J(E_{r2}) = \begin{bmatrix} g_1(S_{in} - \frac{1}{C_2}(R_{in} - J_{r2}), J_{r2}) - D & 0 \\ * & -(R_{in} - J_{r2}) \cdot B'_2(y_{r2}(R_{in} - J_{r2})) \end{bmatrix}$$

- E_{r2} est L.A.S si $g_1(S_{in} - \frac{1}{C_2}(R_{in} - J_{r2}), J_{r2}) - D < 0$ (avec $C_2 \neq 0$).

**Cas (d) : $X_1 \neq 0, X_2 \neq 0$,
 $g_1(\eta, \zeta) = D$,
 $g_2(\eta, \zeta) = D$**

Dans ce cas on a soit $g_1(\eta, \zeta) = A_1(\eta)$ et $g_2(\eta, \zeta) = B_2(\zeta)$, soit $g_1(\eta, \zeta) = B_1(\zeta)$ et $g_2(\eta, \zeta) = A_2(\eta)$.

Notons que les deux cas où les deux espèces sont limitées par le même substrat ($g_1(\eta, \zeta) = A_1(\eta)$ et $g_2(\eta, \zeta) = A_2(\eta)$ ou $g_1(\eta, \zeta) = B_1(\zeta)$ et $g_2(\eta, \zeta) = B_2(\zeta)$) peuvent avoir lieu. Ce sont des cas d'exclusion compétitive.

On étudie chacun des deux cas pour extraire le point d'équilibre intérieur associé et en chercher la stabilité locale.

Cas (d-1) : g_1 se réalise par A_1 , g_2 se réalise par B_2

<p>Sous l'hypothèse $g_1(\eta, \zeta) = A_1(\eta) = D$, on a</p> <p>(1) $\dots S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}} = J_{s1}$</p> <p>($\alpha$) $\dots R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} > J_{r1}$</p> <p>(1) donne $X_2 = y_{s2} \left[S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{s1} \right]$</p>	<p>Sous l'hypothèse $g_2(\eta, \zeta) = B_2(\zeta) = D$, on a</p> <p>$R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} = J_{r2} \dots$ (2)</p> <p>$S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}} > J_{s2} \dots$ (β)</p> <p>(2) donne $X_2 = y_{r2} \left[R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{r2} \right]$</p>
---	---

De (α) avec (2) et (β) avec (1) on tire la condition : $J_{s1} > J_{s2}, J_{r1} < J_{r2}$.
De (1) et (2) on tire :

$$X_{1*} = y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in} - J_{s1}) - y_{r2}(R_{in} - J_{r2})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}},$$

$$X_{2*} = y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) - y_{s1}(S_{in} - J_{s1})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}}.$$

Le modèle admet dans ce cas l'équilibre :

$$E_* = \left(y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in} - J_{s1}) - y_{r2}(R_{in} - J_{r2})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}}, y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) - y_{s1}(S_{in} - J_{s1})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}} \right) \text{ qui existe si } J_{s2} <$$

$J_{s1} < S_{in}$, $J_{r1} < J_{r2} < R_{in}$, $\min(C_1, C_2) < T_* < \max(C_1, C_2)$ ($C_1 \neq C_2$).

La jacobienne en E_* est la suivante :

$$J(E_*) = \begin{bmatrix} -\frac{X_{1*}}{y_{s1}} A'_1(J_{s1}) & -\frac{X_{1*}}{y_{s2}} A'_1(J_{s1}) \\ -\frac{X_{2*}}{y_{r1}} B'_2(J_{r2}) & -\frac{X_{2*}}{y_{r2}} B'_2(J_{r2}) \end{bmatrix}$$

- $Det(J(E_*)) = \frac{(y_{r1}y_{s2} - y_{s1}y_{r2}) \cdot (X_{1*}A'_1(J_{s1})X_{2*}B'_2(J_{r2}))}{y_{r1}y_{s2}y_{s1}y_{r2}} > 0$ si $y_{r1}y_{s2} - y_{s1}y_{r2} > 0$ i.e. $C_1 < C_2$,
- $Tr(J(E_*)) < 0$.

E_* est L.A.S si $C_1 < C_2$.

Cas (d-2) : g_1 se réalise par B_1, g_2 se réalise par A_2

<p>Sous l'hypothèse $g_1(\eta, \zeta) = B_1(\zeta) = D$, on a :</p> <p>(1) $\dots R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} = J_{r1}$</p> <p>($\alpha$) $\dots S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}} > J_{s1}$</p> <p>(1) donne $X_2 = y_{s2} \left[S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{r1} \right]$</p>	<p>Sous l'hypothèse $g_2(\eta, \zeta) = A_2(\eta) = D$, on a :</p> <p>$S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}} = J_{s2} \dots$ (2)</p> <p>$R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} > J_{r2} \dots$ (β)</p> <p>(2) donne $X_2 = y_{r2} \left[R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{s2} \right]$</p>
--	--

De (α) avec (2) et (β) avec (1) on tire la condition : $J_{s2} > J_{s1}, J_{r2} < J_{r1}$.

De (1) et (2) on tire :

$$X_1^* = y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in} - J_{s2}) - y_{r2}(R_{in} - J_{r1})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}},$$

$$X_2^* = y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) - y_{s1}(S_{in} - J_{s2})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}}.$$

Le modèle admet dans ce cas l'équilibre :

$$E^* = \left(y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in} - J_{s2}) - y_{r2}(R_{in} - J_{r1})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}}, y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) - y_{s1}(S_{in} - J_{s2})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}} \right) \text{ qui existe si } J_{s1} <$$

$J_{s2} < S_{in}$, $J_{r2} < J_{r1} < R_{in}$, $\min(C_1, C_2) < T^* < \max(C_1, C_2)$ ($C_1 \neq C_2$).

La jacobienne en E^* est la suivante :

$$J(E^*) = \begin{bmatrix} -\frac{X_1^*}{y_{r1}} B'_1(J_{r1}) & -\frac{X_1^*}{y_{r2}} B'_1(J_{r1}) \\ -\frac{X_2^*}{y_{s1}} A'_2(J_{s2}) & -\frac{X_2^*}{y_{s2}} A'_2(J_{s2}) \end{bmatrix}$$

$$\circ \text{Det}(J(E^*)) = \frac{(y_{s1}y_{r2} - y_{r1}y_{s2}) \cdot (X_1^* B'_1(J_{r1}) X_2^* A'_2(J_{s2}))}{y_{s1}y_{r2}y_{r1}y_{s2}} > 0 \text{ si } y_{s1}y_{r2} - y_{r1}y_{s2} > 0 \text{ i.e.}$$

$$C_2 < C_1,$$

$$\circ \text{Tr}(J(E^*)) < 0.$$

E^* est L.A.S si $C_1 > C_2$. □

2.3 Stabilité asymptotique globale (modèle de base/limite)

Dans cette partie nous allons démontrer en premier la stabilité asymptotique globale de l'équilibre E^* de (2.4) (quand il existe i.e : si $J_{s1} < J_{s2} < S_{in}$, $J_{r2} < J_{r1} < R_{in}$, $\min(C_1, C_2) < T^* < \max(C_1, C_2)$ avec $C_1 \neq C_2$).

Comme deuxième étape nous allons utiliser le théorème de Thieme pour prouver que l'équivalent du point E^* pour le système (2.1) que nous notons E^+ est G.A.S. La stabilité globale de l'équilibre E_* et de son équivalent se fait de manière analogue.

Lemme Le système (2.4) n'admet pas d'orbite périodique.

Preuve L'exclusion de l'hypothèse d'existence d'orbite périodique se fait via le *Critère négatif de Bendixson*. La dissipativité du modèle implique la bornitude des solutions. Sachant que $X_i(t) > 0$ si $X_i(0) > 0$, alors il existe une fonction réelle $\delta_i(\cdot)$ telle que $X_i(t) = e^{\delta_i(t)}$, ($i = 1, 2$). En appliquant ce changement de variable, le système (2.4) devient :

$$\begin{cases} \dot{\delta}_1 = \left[g_1 \left(S_{in} - \frac{e^{\delta_1}}{y_{s1}} - \frac{e^{\delta_2}}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{e^{\delta_1}}{y_{r1}} - \frac{e^{\delta_2}}{y_{r2}} \right) - D \right] = \phi_1(\delta_1, \delta_2), \\ \dot{\delta}_2 = \left[g_2 \left(S_{in} - \frac{e^{\delta_1}}{y_{s1}} - \frac{e^{\delta_2}}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{e^{\delta_1}}{y_{r1}} - \frac{e^{\delta_2}}{y_{r2}} \right) - D \right] = \phi_2(\delta_1, \delta_2). \end{cases} \quad (2.5)$$

On a :

$$\frac{\partial \phi_1}{\partial \delta_1} + \frac{\partial \phi_2}{\partial \delta_2} = -\alpha \cdot e^{\delta_1} \cdot \frac{\partial g_1}{\partial \delta_1} - \beta \cdot e^{\delta_2} \cdot \frac{\partial g_2}{\partial \delta_2} < 0;$$

avec :

$$\alpha = \begin{cases} \frac{1}{y_{s1}}, & \text{si } g_1 \text{ se réalise par } A_1; \\ \frac{1}{y_{r1}}, & \text{si } g_1 \text{ se réalise par } B_1. \end{cases}$$

$$\beta = \begin{cases} \frac{1}{y_{s2}}, & \text{si } g_2 \text{ se réalise par } A_2; \\ \frac{1}{y_{r2}}, & \text{si } g_2 \text{ se réalise par } B_2. \end{cases}$$

De ce fait, l'hypothèse d'existence d'orbite périodique est écartée par application du critère négatif de Bendixson dans ω (domaine de définition du modèle 2.4). \square

Théorème 3 L'équilibre E^* du modèle (2.4) est G.A.S si $C_2 < T^* < C_1$.

Preuve On a démontré par linéarisation que E^* est L.A.S si $C_2 < T^* < C_1$. Cette dernière condition implique que $C_1 > T_1$ et que $C_2 < T_2$.

La condition $C_1 > T_1$ implique que E_{r1} existe et $C_2 < T_2$ implique que E_{s2} existe.

-Instabilité de E_{r1} .

La condition de stabilité de E_{r1} est $g_2 \left(S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}), J_{r1} \right) - D < 0$ (voir Théorème 2), ce qui est équivalent à dire que $\left[S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}) < J_{s2} \right]$ et $[J_{r1} < J_{r2}]$.

Dire que $S_{in} - \frac{1}{C_1}(R_{in} - J_{r1}) < J_{s2}$ est équivalent à dire que $C_1 < T^*$. Ce qui contredit l'hypothèse.

Nous venons de prouver que E_{r1} est instable.

-Instabilité de E_{s2} .

La condition de stabilité de E_{s2} est $g_1(J_{s2}, R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2})) - D < 0$ (voir Théorème 2), ce qui est équivalent à dire que $[J_{s2} < J_{s1}]$ et $[R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2}) < J_{r1}]$.

Dire que $R_{in} - C_2(S_{in} - J_{s2}) < J_{r1}$ est équivalent à dire que $C_2 > T^*$. Ce qui contredit l'hypothèse.

Nous venons de prouver que E_{s2} est instable.

L'existence d'orbite périodique pour le système (2.4) est impossible par le lemme précédent.

Le théorème de Poincaré-Bendixson (voir Appendices Poincaré-Bendixson [19]) achève la preuve. \square

Retour au modèle de base.

A l'équilibre E^* du modèle (2.4) correspond :

$$E^+ = \left(J_{s2}, J_{r1}, y_{s1}y_{r1} \frac{y_{s2}(S_{in} - J_{s2}) - y_{r2}(R_{in} - J_{r1})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}}, y_{s2}y_{r2} \frac{y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) - y_{s1}(S_{in} - J_{s2})}{y_{s2}y_{r1} - y_{s1}y_{r2}} \right)$$

Nous sommes en mesure de démontrer le principal résultat.

Théorème 4 L'équilibre E^+ du modèle (2.1) est G.A.S si $C_2 < T^* < C_1$.

Preuve Utilisons le théorème de Thieme (Voir Appendices Une version du théorème de Thieme [19]).

Par conservation des masses le système (2.1) devient :

$$\begin{cases} \dot{\Sigma}_1 = -D\Sigma_1, \\ \dot{\Sigma}_2 = -D\Sigma_2, \\ \dot{X}_1 = \left[g_1 \left(S_{in} - \Sigma_1 - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \Sigma_2 - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_1, \\ \dot{X}_2 = \left[g_2 \left(S_{in} - \Sigma_1 - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \Sigma_2 - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_2, \end{cases}$$

défini sur $V = \{(\Sigma_1, \Sigma_2, X_1, X_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \Sigma_1 + \frac{X_1}{y_{s1}} + \frac{X_2}{y_{s2}} \leq S_{in}, \Sigma_2 + \frac{X_1}{y_{r1}} + \frac{X_2}{y_{r2}} \leq R_{in}\}$.
Asymptotiquement, le modèle précédent devient (2.4) :

$$\begin{cases} \dot{X}_1 = \left[g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_1, \\ \dot{X}_2 = \left[g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) - D \right] X_2, \end{cases}$$

défini sur $\Omega = \{(X_1, X_2) : X_i > 0, (i = 1, 2), \frac{X_1}{y_{s1}} + \frac{X_2}{y_{s2}} \leq S_{in}, \frac{X_1}{y_{r1}} + \frac{X_2}{y_{r2}} \leq R_{in}\}$.

Vérifions les hypothèses du théorème de Thieme.

H_f - Les g_i sont différentiables dans le sens où le minimum est atteint à un état où l'espèce est limitée par l'un des substrats mais pas par les deux en même temps.

H_o - Le cône positif est positivement invariant.

H_{oo} - Le système est dissipatif par utilisation du principe de conservation des masses.

H_1 - Toutes les valeurs propres de A sont strictement négatives ($A = [-D, 0; 0, -D]$).

H_2 - Les points d'équilibre $\{E^*, E_{r1}, E_{s2}, E_0\}$ de (2.4) sont en nombre fini et sont tous hyperboliques.

H_3 - Nous avons $\dim(M^s(E^*)) = 2$, $\dim(M^s(E_{r1})) = 1 < 2$ (E_{r1} point selle), $\dim(M^s(E_{s2})) = 1 < 2$ (E_{s2} point selle).

H_4 - Des théorèmes 2 et 3 précédents, on a $\Omega = \bigcup M^s(x_i)$ pour $x_i \in \{E^*, E_{r1}, E_{s2}, E_0\}$.

H_5 - D'une part, E_{r1}, E_{s2} sont des points selles dont les séparatrices instables convergent vers E^* . D'autre part, E_0 est répulsif et ne peut être un point ω -limite. E^* est L.A.S, pour ces raisons, il n'existe pas d'orbite homocline en tous ces points.

Les orbites hétéroclines (chaines) sont : $E_0 \rightarrow E_{r1}$, $E_0 \rightarrow E_{s2}$, $E_0 \rightarrow E^*$, $E_{r1} \rightarrow E^*$, $E_{s2} \rightarrow E^*$. Cette configuration empêche l'existence d'une chaîne fermée. E^* du modèle (2.4) est G.A.S si $C_2 < T^* < C_1$.

Conformément au théorème de Thieme toute solution de (2.1) converge vers un des équilibres correspondant aux équilibres de (2.4). En particulier, sachant que l'équilibre E^* du modèle (2.4) est G.A.S pour toute condition initiale strictement positive, si $C_2 < T^* < C_1$, alors E^+ le sera pour (2.1). \square

2.4 Représentation graphique

Dans cette partie, nous allons représenter et détailler une étude graphique due à Hsu [1] (principalement) pour illustrer et analyser les résultats vus précédemment. Grâce à l'étude du champ nous déterminons la stabilité des équilibres présents.

On commence par formuler le théorème suivant :

Théorème 5 Faisons les hypothèses suivantes :

$$(H1) \quad J_{s1} < S_{in}, J_{r1} < R_{in}, J_{s2} > 0, J_{r2} > 0$$

$$(H2) \quad J_{s1} < J_{s2}, J_{r1} < J_{r2}$$

$$(H3) \quad J_{s1} < J_{s2}, J_{r2} < J_{r1}$$

1. Si $(H1, H2)$ sont satisfaites, alors :

(a) Si $T_1 < C_1$ alors E_{r1} existe et est asymptotiquement stable (A.S).

(b) Si $C_1 < T_1$ alors E_{s1} existe et est A.S.

2. Si $(H1, H3)$ sont satisfaites, alors :

(a) Si $T^* > C_1, C_2$, E_{s2} existe et est instable et on a :

i. Si $T_1 < C_1$ (ou $C_2 < T_1 < C_1$) alors E_{r1} existe et est A.S.

ii. Si $C_1 < T_1$ (ou $C_1 < T_1 < C_2$) alors E_{s1} existe et est A.S.

(b) Si $T^* < C_1, C_2$ alors E_{r1} existe et est instable et on a :

i. Si $T_2 < C_1, C_2$ (ou $C_1 < T_2 < C_2$) alors E_{r2} existe et est A.S.

ii. Si $C_1, C_2 < T_1$ (ou $C_2 < T_2 < C_1$) alors E_{s2} existe et est A.S.

(c) Si $C_1 < T^* < C_2$ alors E^* existe et est instable et on a 4-cas possibles :

i. Si $T_1 < C_1 < C_2 < T_2$ alors E_{r1}, E_{s2} existent et sont A.S.

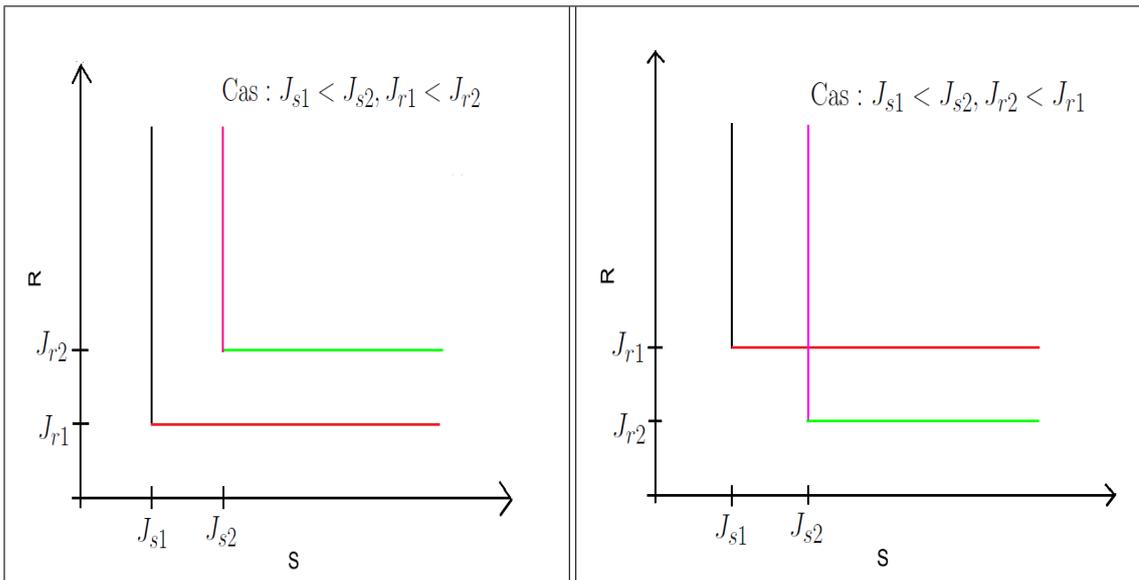
ii. Si $C_1 < T_1 < C_2 < T_2$ alors E_{s1}, E_{s2} existent et sont A.S.

iii. Si $T_1 < C_1 < T_2 < C_2$ alors E_{r1}, E_{r2} existent et sont A.S.

iv. Si $C_1 < T_1 < T_2 < C_2$ alors E_{s1}, E_{r2} existent et sont A.S.

(d) Si $C_2 < T^* < C_1$ alors E^* existe et est stable et E_{r1}, E_{s2} existent et sont instables.

Preuve Sous les hypothèses $(H1, H2, H3)$, on a les deux configurations suivantes dans le plan S-R :



Plan S,R

Sous les hypothèses (H_1, H_2) , l'espèce "X₁" a le plus petit seuil de rentabilité pour les deux substrats "S" et "R". De suite, l'espèce "X₁" remporte toujours la compétition.

Selon que $T_1 < C_1$ ou que $T_1 > C_1$, la trajectoire $(X_1(t), X_2(t))$ va tendre vers E_{r1} ou E_{s1} .

Les isoclines du modèle (2.4) sont les suivantes :

-Isoclines Verticales :

$$X_1 = 0 \quad \text{ou} \quad g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) = D$$

-Isoclines Horizontales :

$$X_2 = 0 \quad \text{ou} \quad g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) = D$$

i.e.

$$\begin{aligned} g_1 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) &= D \\ \iff \\ \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) &= (J_{s1}, J_{r1}) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} g_2 \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) &= D \\ \iff \\ \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - \frac{X_2}{y_{s2}}, R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - \frac{X_2}{y_{r2}} \right) &= (J_{s2}, J_{r2}) \end{aligned}$$

-Les isoclines Verticales sont donc :

$$\begin{aligned} X_1 &= 0, \\ X_2 &= y_{s2} \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{s1} \right), \\ X_2 &= y_{r2} \left(R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{r1} \right). \end{aligned}$$

-Les isoclines Horizontales sont donc :

$$\begin{aligned} X_2 &= 0, \\ X_2 &= y_{s2} \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{s2} \right), \\ X_2 &= y_{r2} \left(R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{r2} \right). \end{aligned}$$

Pour simplifier, donnons à chaque isocline une couleur :

$$X_2 = y_{s2} \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{s1} \right) \quad \text{en} \quad \text{Noir}$$

$$\begin{array}{lll}
 X_2 = y_{r2} \left(R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{r1} \right) & \text{en} & \text{Rouge} \\
 X_2 = y_{s2} \left(S_{in} - \frac{X_1}{y_{s1}} - J_{s2} \right) & \text{en} & \text{Rose} \\
 X_2 = y_{r2} \left(R_{in} - \frac{X_1}{y_{r1}} - J_{r2} \right) & \text{en} & \text{Vert.}
 \end{array}$$

Remarque 1 : Toute intersection entre une isocline verticale et une isocline horizontale est un point d'équilibre. L'équilibre trivial se situe à l'intersection des axes. Toute intersection entre l'axe des "abscisses" avec une droite de couleur rouge ou noire est un point d'équilibre "E_{s1}" ou "E_{r1}". Toute intersection entre l'axe des "ordonnées" avec une droite de couleur rose ou verte est un point d'équilibre "E_{s2}" ou "E_{r2}". Toute intersection entre une droite de couleur rose (verte respectivement) avec une droite de couleur noire ou rouge est un point d'équilibre (E*). Voir figure (2.4.3).

Remarque 2 : Les inégalités qui vont suivre ont pour but le positionnement des droites représentatives des isoclines. Chaque inégalité permet aussi de connaître la nature de la limitation de l'espèce à considérer.

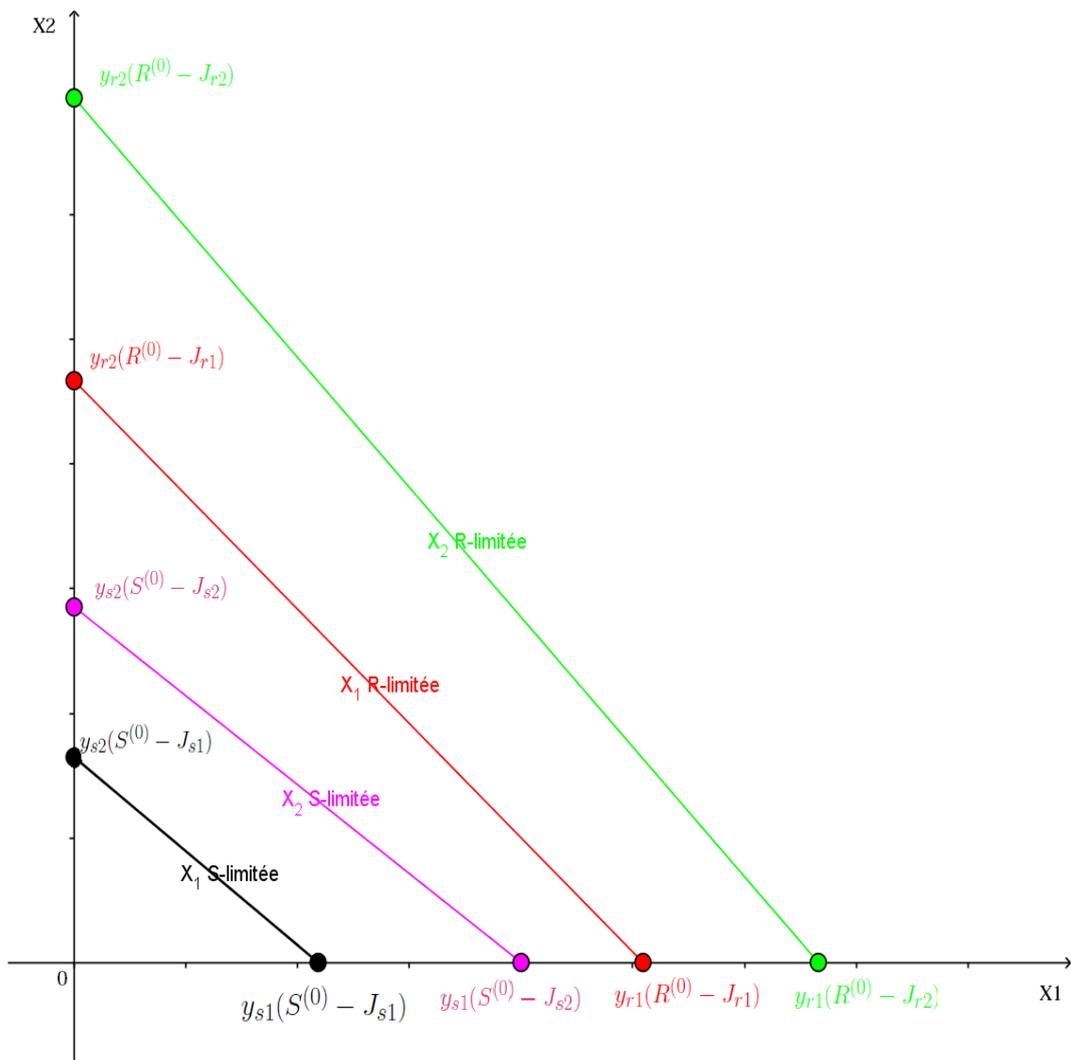


FIGURE 2.4.3 – Isoclines du modèle (2.4)

Cas 2.(a)

Sachant que :

$$T^* > C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}} > C_i, (i = 1, 2),$$

et que :

$$T_2 > T^* \implies T_2 > C_2,$$

alors E_{s2} existe et nous avons les deux combinaisons suivantes :

- $T_1 > C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s1}} > C_i, (i = 1, 2).$

La condition $T_1 > C_1$ implique que E_{s1} existe et que $y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s1})$ (voir figure (2.4.3), axe des X_1).

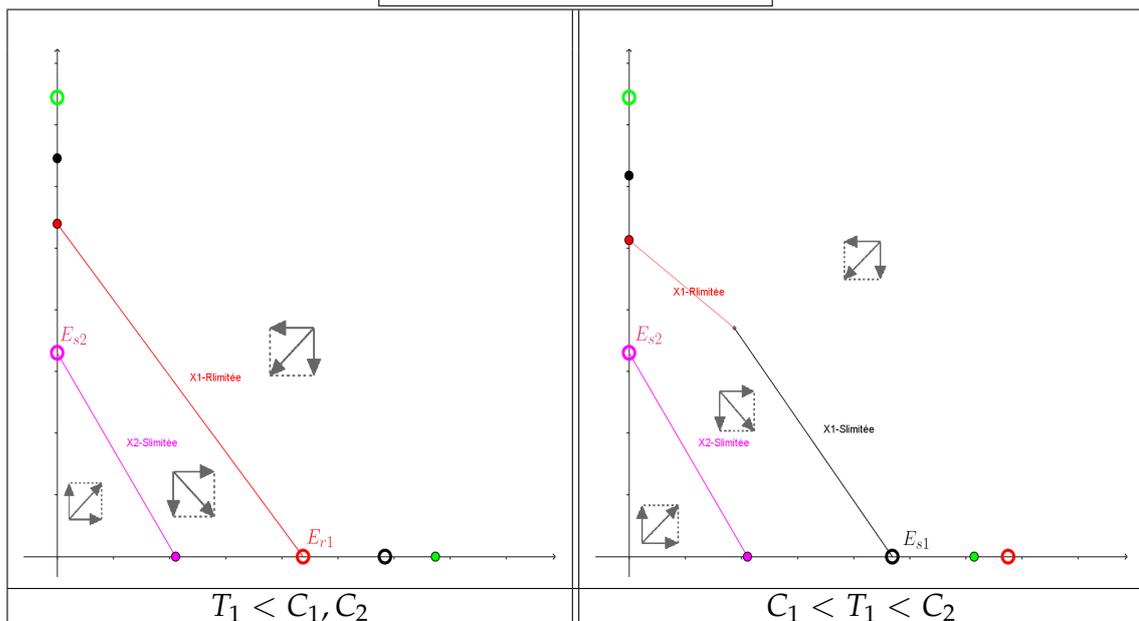
La condition $T_1 > C_2$ implique que $y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s1})$ (voir figure (2.4.3), axe des X_2).

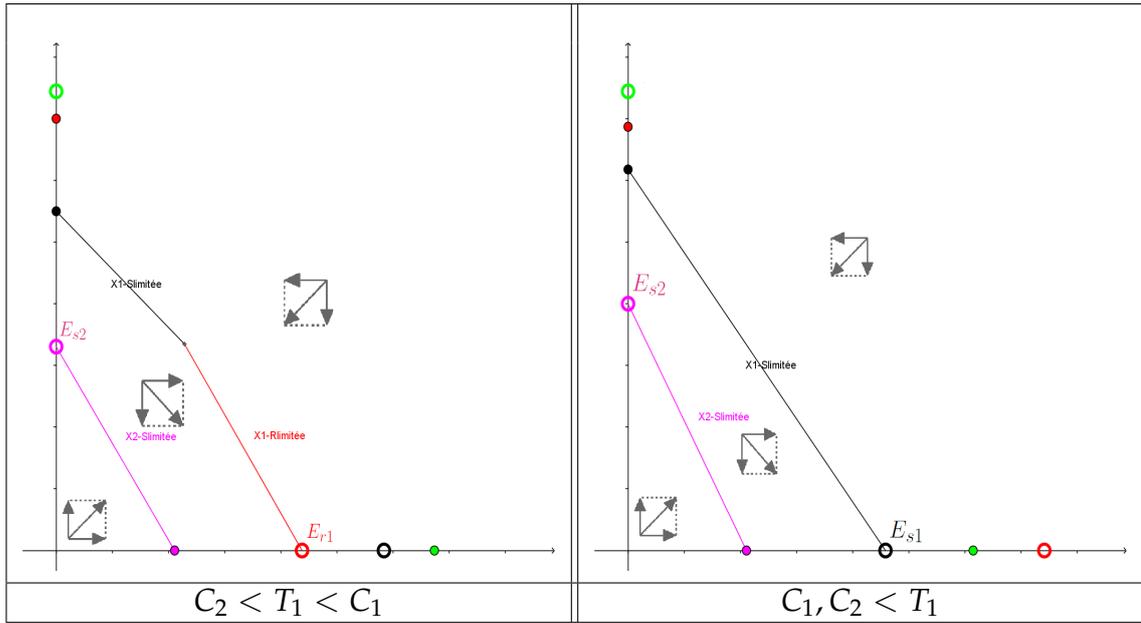
- $T_1 < C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s1}} < C_i, (i = 1, 2).$

La condition $T_1 < C_1$ implique que E_{r1} existe et que $y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s1})$ (voir figure (2.4.3), axe des X_1).

La condition $T_1 < C_2$ implique que $y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s1})$ (voir figure (2.4.3), axe des X_2).

Plan X_1, X_2 correspondant





Explication : La direction du champ indique que les trajectoires vont tendre vers E_{r1} (E_{s1} respectivement), i.e "X₁" remporte toujours la compétition. Notez que c'est une configuration de type modèle de compétition de Lotka-Volterra. Le fait que "X₁" remporte la compétition est dû à la nature de la limitation pour l'espèce "X₂". En effet, l'espèce "X₂" est toujours "S-limitée". "S" est la ressource pour laquelle l'espèce "X₂" a un seuil de rentabilité plus grand que celui de "X₁" et donc "X₁" va remporter la compétition.

Cas 2.(b)

Sachant que :

$$T^* < C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}} < C_i, (i = 1, 2),$$

et que :

$$T_1 < T^* \implies T_1 < C_1,$$

alors E_{r1} existe et nous avons les deux combinaisons suivantes :

- $T_2 > C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r2}}{S_{in} - J_{s2}} > C_i, (i = 1, 2).$

La condition $T_2 > C_2$ implique que E_{s2} existe et que $y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s2})$.

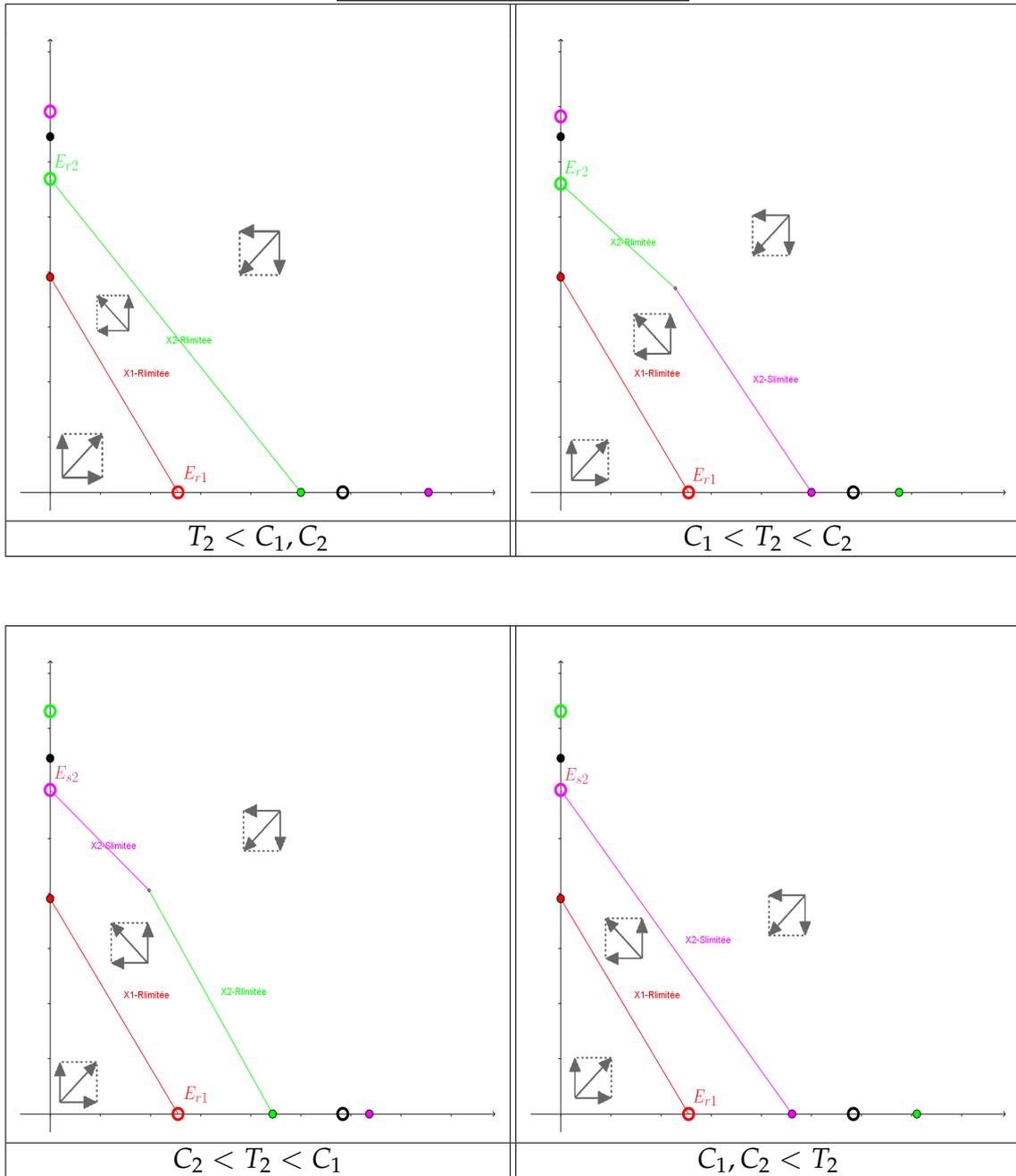
La condition $T_2 > C_1$ implique que $y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s2})$.

- $T_2 < C_i \iff \frac{R_{in} - J_{r2}}{S_{in} - J_{s2}} < C_i, (i = 1, 2).$

La condition $T_2 < C_2$ implique que E_{r2} existe et que $y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s2})$.

La condition $T_2 < C_1$ implique que $y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s2})$.

Plan X_1, X_2 correspondant



Explication : La direction du champ indique que les trajectoires vont tendre vers E_{r2} (E_{s2} respectivement) i.e " X_2 " remporte toujours la compétition. Le fait que " X_2 " remporte toujours la compétition est dû à la nature de la limitation pour l'espèce " X_1 ". En effet l'espèce " X_1 " est toujours "R-limitée". "R" est la ressource pour laquelle l'espèce " X_1 " a un seuil de rentabilité plus grand que celui de " X_2 " et donc " X_2 " va remporter la compétition.

Cas 2.(c)

Sachant que :

$$C_1 < T^* < C_2 \iff C_1 < \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}} < C_2,$$

et que :

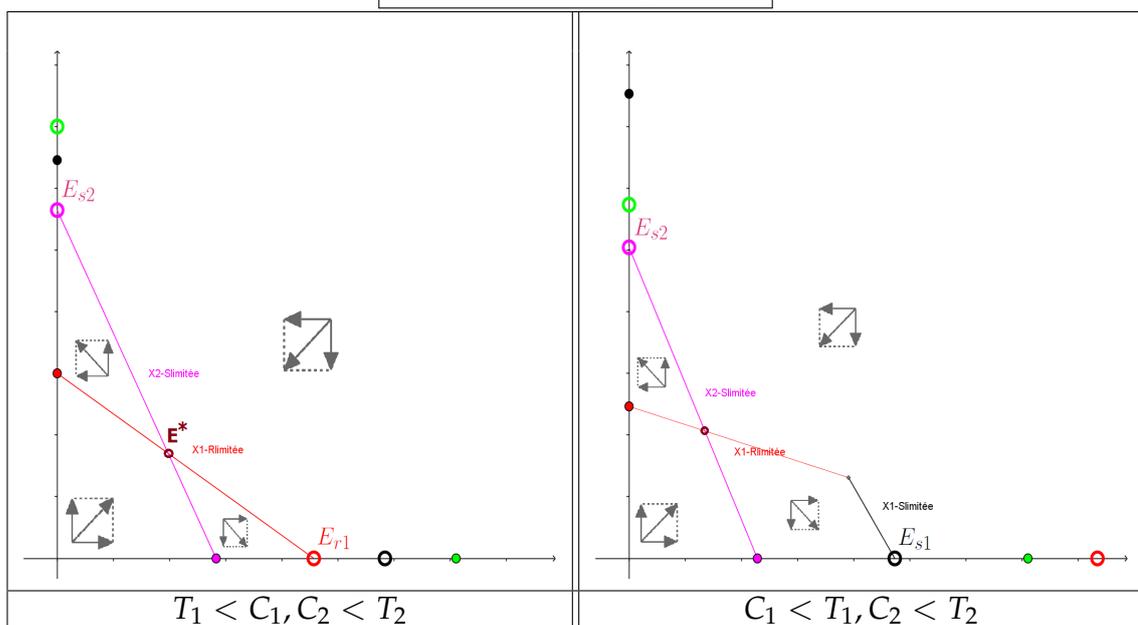
$$T_1 < T^* \implies T_1 < C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s1}),$$

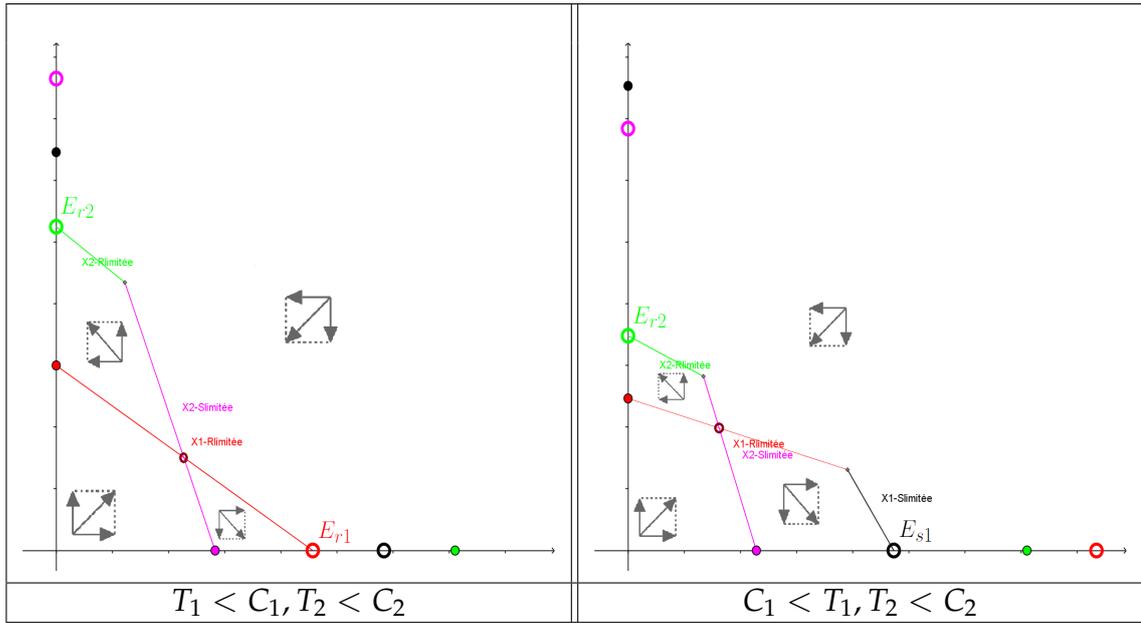
$$T^* < T_2 \implies C_1 < T_2 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s2}),$$

alors E^* existe et la combinaison donne quatre cas possible :

- $T_1 < C_1, C_2 < T_2;$
 $T_1 < C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 > C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s2}),$
- $T_1 < C_1, T_2 < C_2;$
 $T_1 < C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 < C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s2}),$
- $C_1 < T_1, C_2 < T_2;$
 $T_1 > C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 > C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s2}),$
- $C_1 < T_1, T_2 < C_2,$
 $T_1 > C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 < C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s2}),$

Plan X_1, X_2 correspondant





Explication : La direction du champ indique une exclusion conditionnelle. Une des explications de l'instabilité de l'équilibre intérieur est la dépendance par rapport à la nature de la limitation d'une seule espèce en l'absence de l'autre.

Cas 2.(d)

Sachant que :

$$C_2 < T^* < C_1 \iff C_2 < \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}} < C_1,$$

et que :

$$T_1 < T^* \implies T_1 < C_1$$

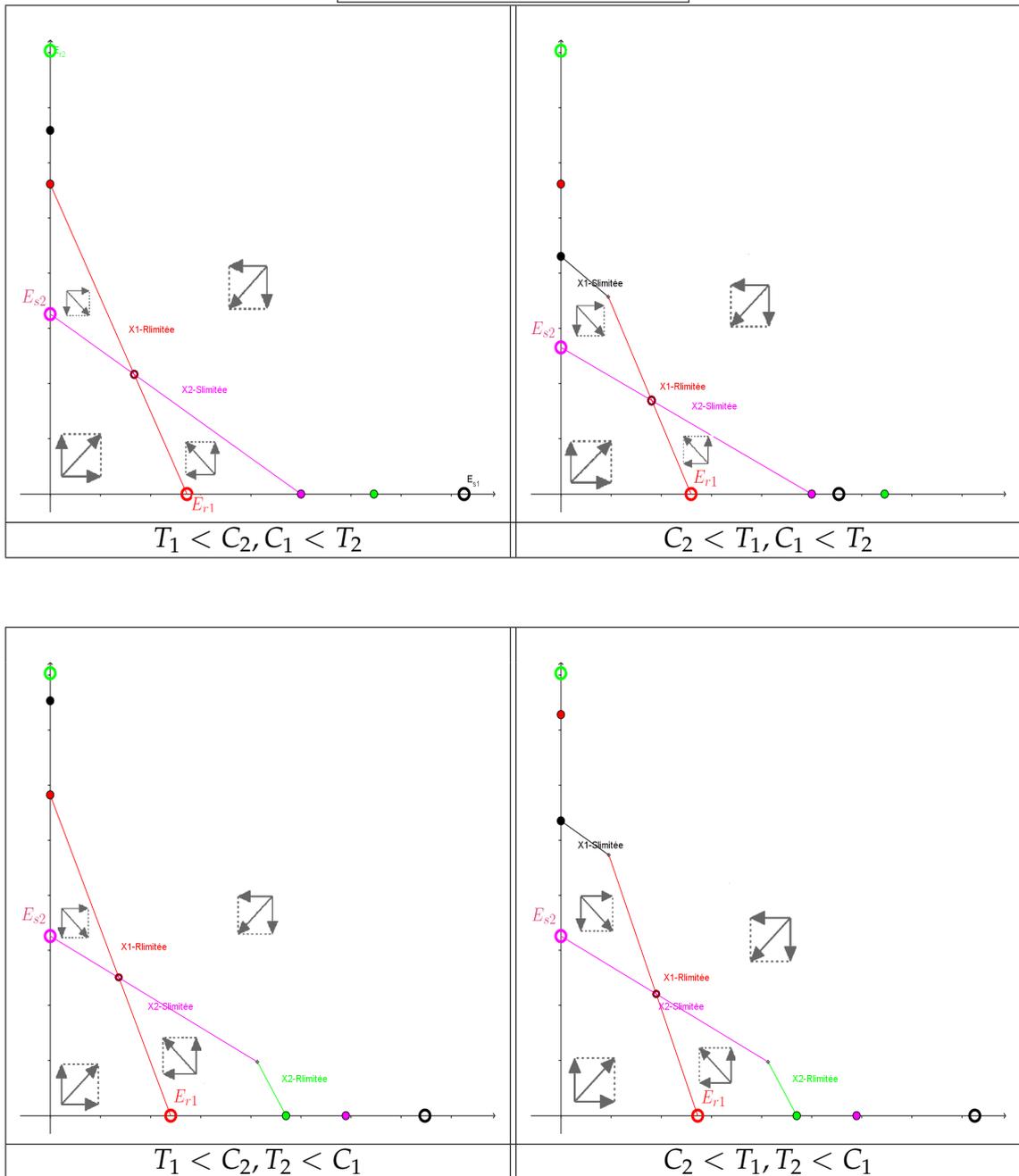
$$T^* < T_2 \implies C_2 < T_2$$

alors E_{r1} , E_{s2} et E^* existent et nous avons les quatre combinaisons suivantes :

- $T_1 < C_2, C_1 < T_2;$
 $T_1 < C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 > C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s2}),$
- $T_1 < C_2, T_2 < C_1;$
 $T_1 < C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) < y_{s2}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 < C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s2}),$

- $C_2 < T_1, C_1 < T_2$;
 $T_1 > C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 > C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) > y_{s1}(S_{in} - J_{s2}),$
- $C_2 < T_1, T_2 < C_1,$
 $T_1 > C_2 \iff y_{r2}(R_{in} - J_{r1}) > y_{s2}(S_{in} - J_{s1}),$
 $T_2 < C_1 \iff y_{r1}(R_{in} - J_{r2}) < y_{s1}(S_{in} - J_{s2}),$

Plan X_1, X_2 correspondant



Explication : La direction du champ indique que les deux espèces vont vers un état de coexistence. Cela est dû au fait qu'en l'absence de "X₂", l'espèce "X₁" est "R-limitée" ($T_1 < C_1$) et qu'en absence de "X₁", "X₂" est "S-limitée" ($T_2 > C_2$) i.e "X₁" est limitée par la ressource pour laquelle "X₂" a un seuil de rentabilité plus petit et que "X₂" est limitée par la ressource pour laquelle "X₁" a un seuil de rentabilité plus petit. □

Explication biologique d'un cas intéressant de bifurcation

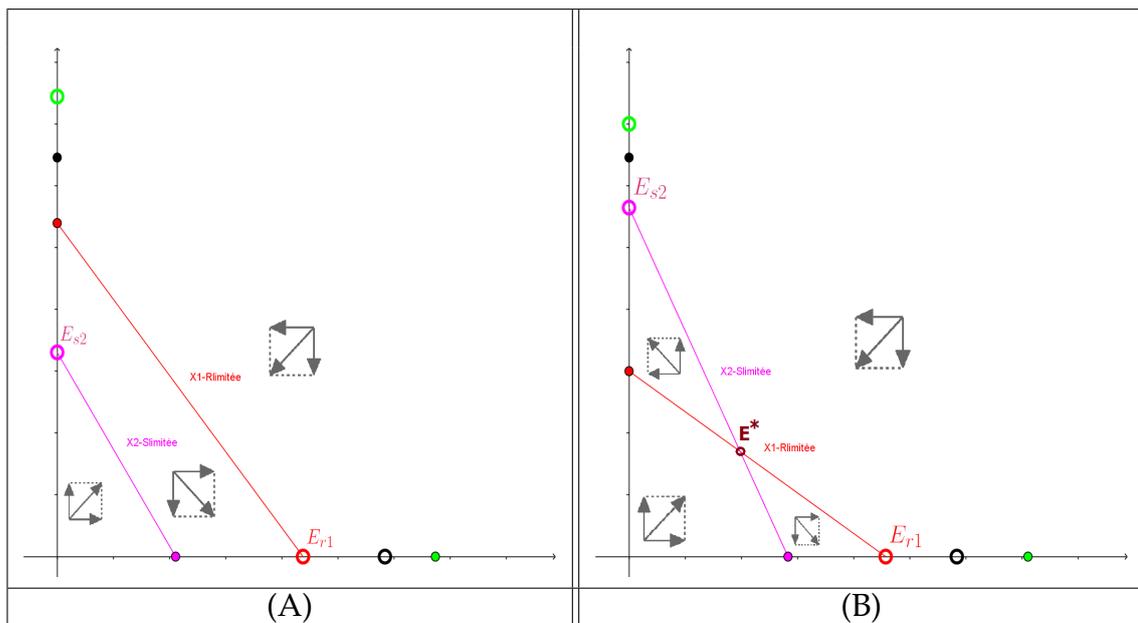
Nous rappelons que :

$$T^* = \frac{R_{in} - J_{r1}}{S_{in} - J_{s2}}$$

est le rapport du taux de régénération en régime permanent de "R" lorsque "X₁" est seule et celui de "S" lorsque "X₂" est seule.

La transition du rapport de taux de régénération d'une valeur supérieure au deux ratio de rendement ($T^* > C_1, C_2$) à une valeur comprise entre les deux rendements explique l'issue de la compétition.

-Naissance (où disparition) du point d'équilibre intérieur (instable). Les figures (A,B) montrent la transition.



Explication :

Passage du cas : (A) $T_1 < C_1; C_2 < T_2; C_1, C_2 < T^*$,

au cas : (B) $T_1 < C_1; C_2 < T_2; C_1 < T^* < C_2$.

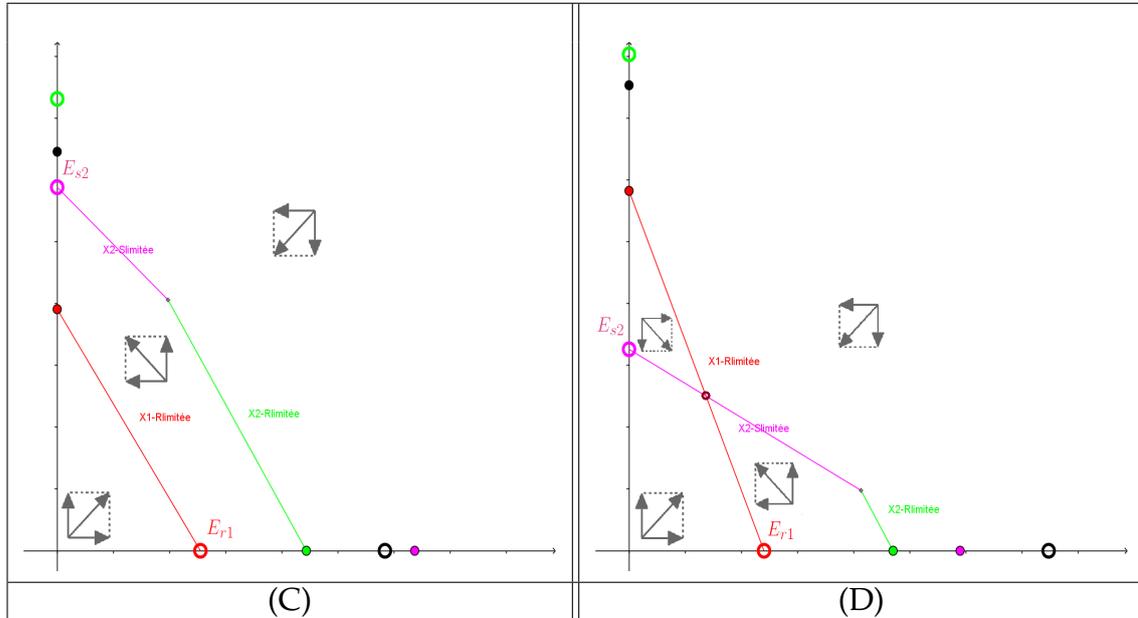
"X₁" est "R-limitée". "X₂" est "S-limitée".

$T^* > C_1, C_2$ signifie que le taux de régénération de la ressource "R" est plus grand que son taux de consommation par l'espèce "X₁" en l'absence de l'espèce "X₂", ce qui assure la survie de l'espèce "X₁" et que le taux de régénération de la ressource "S" est plus petit que son taux de consommation par l'espèce "X₂" en l'absence de l'espèce "X₁", ce qui mène l'espèce "X₂" à l'extinction.

$C_1 < T^* < C_2$ signifie que le taux de régénération de la ressource "R" est plus grand que son taux de consommation par l'espèce "X₁" en l'absence de l'espèce

"X₂", ce qui permet le maintien de l'espèce "X₁" et que le taux de régénération de la ressource "S" est plus grand que son taux de consommation par l'espèce "X₂" en l'absence de l'espèce "X₁", ce qui permet le maintien de l'espèce "X₂". Cela explique l'exclusion conditionnelle.

-Naissance (où disparition) du point d'équilibre intérieur (stable). Les figures (C,D) montrent la transition.



Explication :

Passage du cas : (C) $T_1 < C_1; C_2 < T_2; T^* < C_1, C_2,$

au cas : (D) $T_1 < C_1; C_2 < T_2; C_2 < T^* < C_1.$

"X₁" est "R-limitée". "X₂" est "S-limitée".

$T^* < C_1, C_2$ signifie que le taux de régénération de la ressource "R" est plus petit que son taux de consommation par l'espèce "X₁" en l'absence de l'espèce X₂, ce qui mène l'espèce "X₁" à l'extinction et que le taux de régénération de la ressource "S" est plus grand que son taux de consommation par l'espèce X₂ en l'absence de l'espèce "X₁", ce qui assure la survie de "X₂".

$C_2 < T^* < C_1$ signifie que le taux de régénération de la ressource "R" est plus petit que son taux de consommation par l'espèce "X₁" en l'absence de l'espèce "X₂", ce qui mène l'espèce "X₁" à l'extinction et que le taux de régénération de la ressource "S" est plus petit que son taux de consommation par l'espèce "X₂" en l'absence de l'espèce "X₁", ce qui mène l'espèce "X₂" à l'extinction. Cela explique la coexistence.

2.5 Exemple biologique

Cette partie est consacré a la confirmation des résultats obtenus précédemment via des données fournies par des expériences réalisées par Tilman [18].

Le travail présenté par Tilman est un test expérimental. Les résultats de 76 expériences de compétition à long terme, entre deux espèces de diatomées (algues

d'eau douce) cultivées dans des conditions de laboratoire de culture contrôlée le long d'un gradient, à deux ressources sont comparés aux prévisions de modèles d'utilisation de ressources de compétition interspécifique. Il s'agit d'un test de l'utilité des informations spécifiques d'acquisition et d'utilisation des ressources pour prédire l'état d'équilibre de la compétition entre deux espèces potentiellement limitées par deux ressources : *Asterionella** *formosa* Hass et *Cyclotella** *meneghiniana* Kutz. Ces diatomées* d'eau douce qui sont saisonnièrement abondantes dans les lacs mésotrophes* (Kopczynska 1973, Stoermer et Kopczynska 1967) étaient les deux espèces étudiées. Les deux ressources potentiellement limitantes pour cette étude étaient le phosphate et le silicate, les nutriments qui limitent le plus souvent la croissance des algues dans de tels lacs (Lund et al., 1963, Powers et al., 1972, Schelske et Stoermer, 1971, Kilham, 1971).

La cinétique nutritive des clones d'*Asterionella* et *Cyclotella* utilisés dans ces expériences de compétition est rapportée ailleurs (Tilman et Kilham, 1976). Avec cette information sur la capacité de chaque espèce à acquérir et à utiliser des ressources, le modèle de compétition sur deux ressources vu précédemment est utilisé pour prédire le résultat de la compétition interspécifique sur le stabilisation du silicate et du phosphate potentiellement limitants.

Espèce	Substrat	$K(\mu\text{M})$	$r(\times 2/\text{jour})$
<i>Asterionella formosa</i>	PO ₄	0.02	0.9
<i>Asterionella formosa</i>	SiO ₂	3.94	1.1
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	PO ₄	0.25	0.8
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	SiO ₂	1.44	1.3

TABLE 2.1 – Les constantes physiologiques apparaissant dans le modèle (d'après Tilman et Kilham 1976). (r) le taux de croissance maximal de l'*Asterionella* et de la *Cycotella* et (K) la constante de demi saturation. [18]

Les expériences ont été conçues pour tester la mesure dans laquelle les informations physiologiques d'une seule espèce peuvent prédire le résultat de la compétition. Les expériences ont duré assez longtemps (30 à 40 jours), afin de s'assurer que les résultats observés étaient le résultat d'équilibre de la compétition interspécifique. Deux contrôles de culture d'une seule espèce ont été effectués pour toutes les conditions auxquelles des expériences de compétition ont été effectuées, vérifiant ainsi que chaque espèce pourrait exister par elle-même dans toutes les conditions testées. Le traitement mathématique du modèle est une analyse à l'équilibre, limitée à ceux qui sont pertinents pour les résultats stables des expériences de compétition réalisées. Les expériences de compétition ont été conçues pour déterminer le résultat à long terme de la compétition interspécifique dans des conditions dans lesquelles chaque espèce, par elle-même, serait en mesure de maintenir une population stable. Ils n'ont pas été conçus pour une analyse dynamique à court terme des déplacements compétitifs. Ainsi, les aspects dynamiques du déplacement compétitif ne sont pas inclus dans l'analyse du modèle. Les résultats expérimentaux et les prédictions théoriques à l'équilibre sont comparés les uns avec les autres.

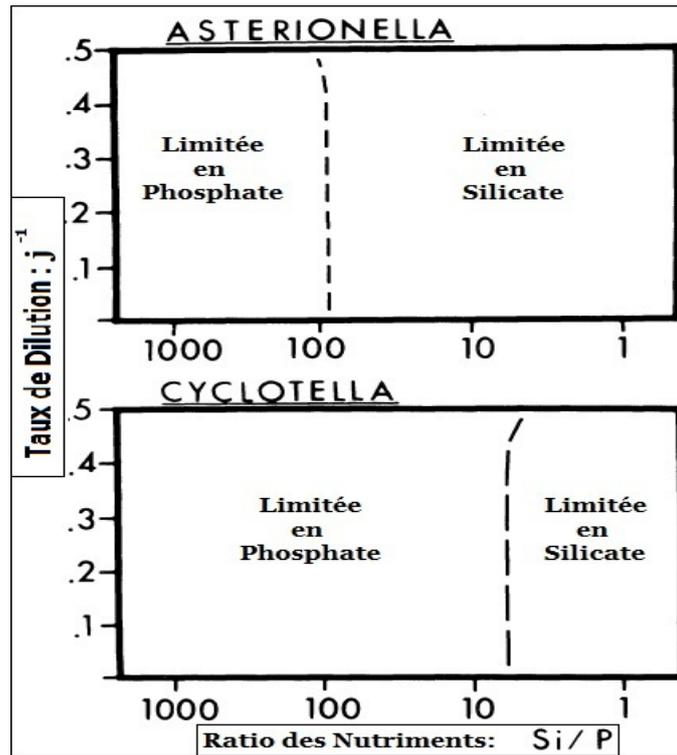


FIGURE 2.5.4 – *Asterionella* et *Cyclotella* limitées en phosphate et silicate. [18]

La figure (2.5.4) illustre la limitation des deux espèces de diatomées le long d'un gradient sur les deux substrats chacune à part. La ligne en tirets représente le point où chaque espèce est limitée par les deux substrats en même temps ($T = C$). À gauche de la ligne en tirets l'espèce est limitée en phosphate ($T > C$) et à droite de la ligne l'espèce est limitée en silicate ($T < C$).

Notons J_{pA} et J_{sA} les critères J pour *Asterionella* sur le phosphate et le silicate, respectivement, et notons J_{pC} et J_{sC} les critères J correspondants pour *Cyclotella*. Si l'on suppose que toute mort cellulaire était due au lessivage de la culture dans l'effluent, alors le taux de mortalité maximal étudié expérimentalement était de 0.5/jour, c'est-à-dire $D = 0.5/\text{jour}$. Ensuite, les valeurs des critères J sont $J_{pA}=0,025\mu M$ (micromole), $J_{sA}=3,28\mu M$, $J_{pC}=0,417\mu M$ et $J_{sC} = 0,90\mu M$. Ainsi, $J_{pA} < J_{pC}$, signifie qu'*Asterionella* a une concentration de substance plus faible sur le phosphate que *Cyclotella*, mais $J_{sC} < J_{sA}$, donc *Cyclotella* a une concentration de substance plus faible sur le silicate que l'*Asterionella*. Ensuite, il est nécessaire de calculer T^* , C_A et C_C , où C_A et C_C sont les critères C pour *Asterionella* et *Cyclotella*, respectivement, $T^* = (S_{in} - J_{sA}) / (P_{in} - J_{pC})$ où P_{in} et S_{in} sont les concentrations de phosphate et de silicate d'entrée, respectivement, et le point (J_{sA}, J_{pC}) est l'intersection des isoclines d'*Asterionella* et de *Cyclotella* sur le plan de ressources de silicate-phosphate.

La figure suivante (2.5.5) représente les différentes issues de la compétition entre les deux espèces de diatomées. Pour des valeurs du ratio des nutriments comprises entre 7 et 100, la coexistence a lieu. Pour des valeurs supérieures à 100 ou inférieures à 7, une des deux espèces va éliminer l'autre.

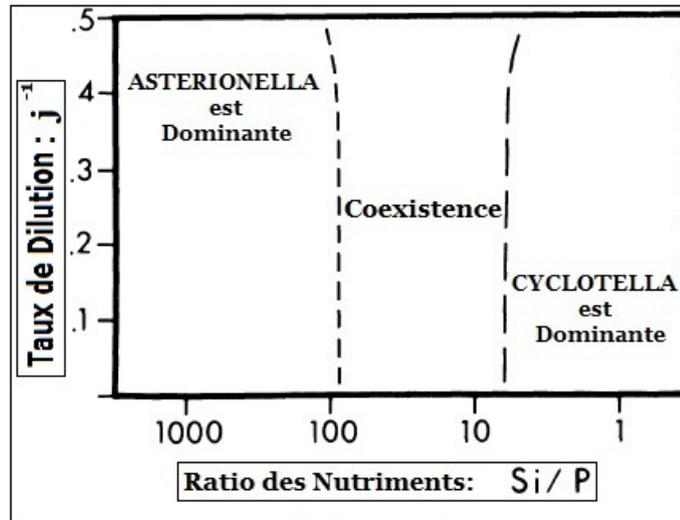


FIGURE 2.5.5 – Résultat de l'expérience. [18]

De la gamme des valeurs de P_{in} et S_{in} testées par Tilman, les valeurs choisies sont $P_{in} = 10\mu M$ et $S_{in} = 100\mu M$. Ceci donne une valeur pour $T^* = 10.09$. Enfin, il est nécessaire de calculer les critères C pour les deux diatomées. Les constantes de rendement pour *Asterionella* et *Cyclotella* sont rapportées par Tilman [18] :

Espèce	Substrat	Rendement <i>cellules</i> / μM
<i>Asterionella formosa</i>	PO ₄	$y_{pA} = 2,18 \times 10^8$
<i>Asterionella formosa</i>	SiO ₂	$y_{sA} = 2,51 \times 10^6$
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	PO ₄	$y_{pC} = 2,59 \times 10^7$
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	SiO ₂	$y_{sC} = 4,20 \times 10^6$

TABLE 2.2 – Constantes de rendement.

Et nous avons les ratios suivants :

Espèce	Ratio
<i>Asterionella formosa</i>	$C_A = (1/y_{sA}) / (1/y_{pA}) = 86.85$
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	$C_C = (1/y_{sC}) / (1/y_{pC}) = 6.17$

TABLE 2.3 – Ratios de rendement.

Avec ces informations, nous pouvons répondre à la question de savoir s'il existe un cas où les espèces de diatomées peuvent coexister. Nous notons que $J_{pA} < J_{pC}$ et $J_{sA} > J_{sC}$. Nous notons aussi que $C_C < T^* < C_A$. Cela correspond à un cas de coexistence, (Théorème 2), un fait que Tilman [18] a confirmé expérimentalement. De plus la simulation numérique qui va suivre donne le même résultat dans ce système pour ces J , il faudrait que les inégalités entre C_A , T^* et C_C soient totalement inversées : $C_A > T^* > C_C$. Ceci, à son tour, nécessiterait des changements substantiels dans les constantes de rendement pour le phosphate et le silicate dans ces deux espèces de diatomées. Étant donné que seule la variable de critère T^* implique des paramètres sous contrôle expérimental, il n'y a pas de cas

dans lequel les densités cellulaires initiales affectent le résultat de la compétition entre *Asterionella* et *Cyclotella*. Nous notons qu'il est possible que $C_A, C_C < T^*$, ou que $T^* < C_A, C_C$ de sorte que T^* soit un paramètre expérimental. Dans ces deux cas, une seule espèce survit.

2.6 Simulation numérique

Dans cette partie, les paramètres de l'expérience de Tilman [18] présentée précédemment sont utilisés. Grâce au logiciel Scilab une simulation du modèle (*Asterionella*("X₁")/*Cyclotella*("X₂") en compétition sur le Phosphate("S")/Silicate("R")) pour voir l'issue de la compétition est jointe.

On considère le modèle (2.1) avec les paramètres suivants :

$$A_1(S) = \frac{0.9S}{0.02 + S} \quad \text{et} \quad B_1(R) = \frac{1.1R}{3.94 + R}$$

$$A_2(S) = \frac{0.8S}{0.25 + S} \quad \text{et} \quad B_2(R) = \frac{1.3R}{1.44 + R}$$

$$y_{s1} = 2.10 \times 10^8 \quad , \quad y_{r1} = 2.51 \times 10^6$$

$$y_{s2} = 2.59 \times 10^7 \quad , \quad y_{r2} = 4.20 \times 10^6$$

$$S_{in} = 10 \quad , \quad R_{in} = 100 \quad , \quad D = 0.5$$

Les seuils de rentabilité correspondants sont :

$$J_{s1} = 0.025 \quad , \quad J_{s2} = 0.417$$

$$J_{r1} = 3.28 \quad , \quad J_{r2} = 0.9$$

Des paramètres cités précédemment nous avons les critères T, C suivants :

$$C_1 = 86.85 \quad , \quad C_2 = 6.17$$

$$T_1 = 9.70 \quad , \quad T_2 = 10.34 \quad , \quad T^* = 10.09$$

Le point d'équilibre intérieur est le suivant :

$$E^* = (J_{s2}, J_{r1}, X_1^*, X_2^*) = (0.417, 3.28, 1.017 \times 10^8, 2.361 \times 10^8).$$

Les conditions initiales sont les suivantes :

$$(S(0), R(0), X_1(0), X_2(0)) = (10, 10, 50, 50) \quad (\text{Vert})$$

$$(S(0), R(0), X_1(0), X_2(0)) = (10, 10, 7, 5) \quad \text{(Bleu)}$$

$$(S(0), R(0), X_1(0), X_2(0)) = (10, 10, 40, 5) \quad \text{(Rouge)}$$

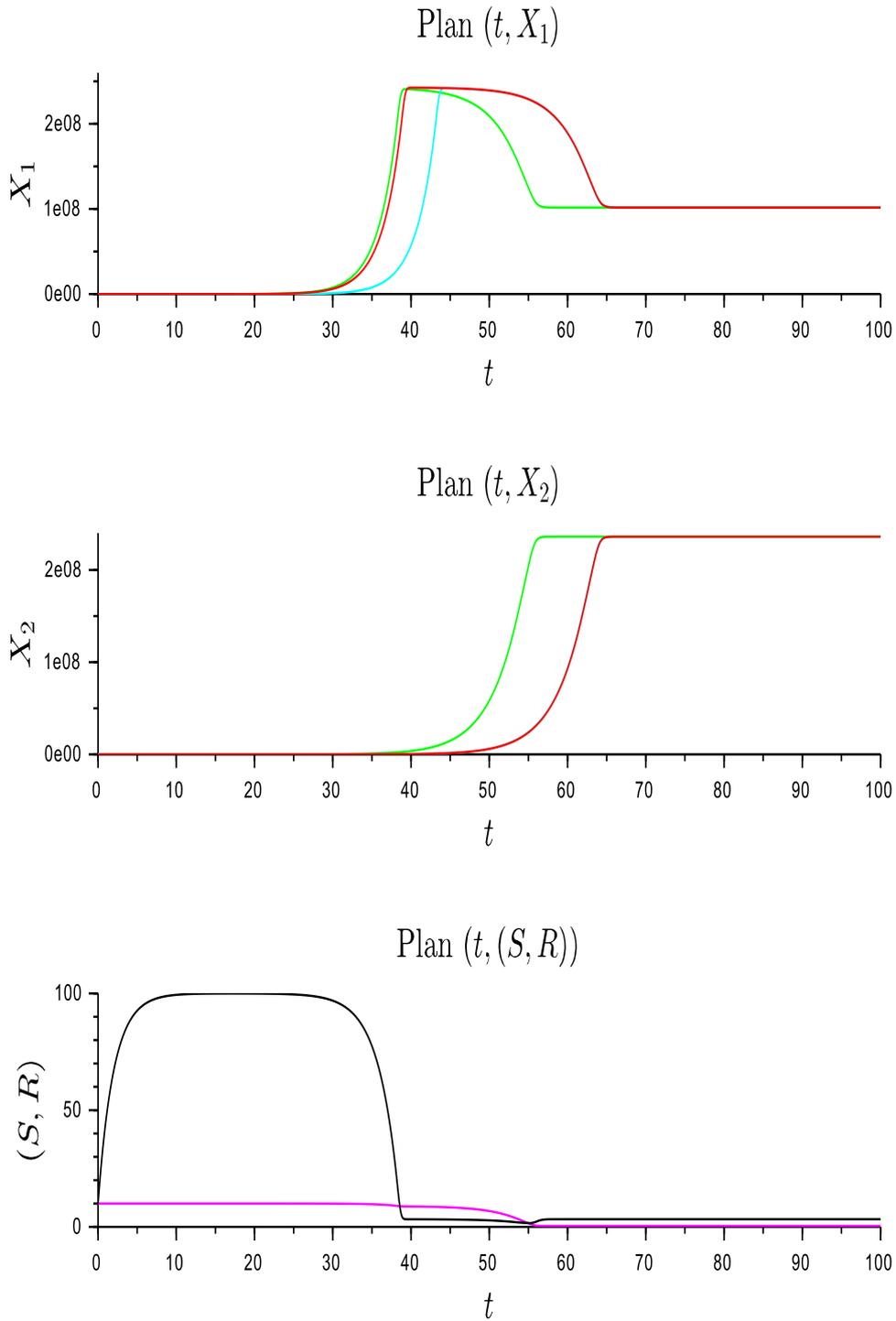


FIGURE 2.6.6 – Coexistence des deux espèces de diatomées (*Asterionella/Cyclotella*)

CONCLUSION

Dans le présent travail notre intérêt s'est porté à l'analyse d'un modèle de compétition de deux types de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans le chemostat. Les résultats obtenus sont, après "réduction", ceux déjà rencontrés dans les modèles de compétition de type Lotka-Volterra. La coexistence a lieu si les deux espèces à l'équilibre sont limitées par des substrats différents. Comme on s'y attendait, contrairement au modèle de compétition sur un seul substrat, l'exclusion compétitive n'est pas systématique. Pour la même raison, on s'attend à ce qu'en ajoutant d'autres espèces de micro organismes, certaines disparaissent.

C'est ce qui a été étudié par B. Li et H. Smith [5] qui ont considéré le modèle avec " n " types de micro-organismes se développant sur deux substrats complémentaires. De même, F. Borsali [3] a démontré la persistance de plusieurs micro-organismes en considérant un modèle densité-dépendant.

Appendices

GLOSSAIRE BIOLOGIQUE

A

- **Paramécies** : Les paramécies (*Paramecium*) sont un genre d'organismes unicellulaires dont certaines espèces (en particulier *P. Caudatum*) sont couramment utilisées comme organisme modèle dans les laboratoires de microbiologie. Dans le monde microscopique, les Paramécies sont un prédateur féroce. Les Paramécies mangent en ingérant leurs proies; leurs membranes cellulaires entourent des cellules bactériennes ou de levure, formant une vacuole alimentaire contenant la cellule proie.
- **Niche écologique** : la « position » occupée par un organisme ou une population + la somme des conditions nécessaires à une population viable de cet organisme.
- **Diversité Alpha** : elle désigne le nombre d'espèces coexistant dans un milieu donné.
- **Substrat** : un substrat peut être défini comme un socle, une base matérielle, un support sur lequel se développe un organisme.
- **Floculation** : processus au cours duquel des matières en suspension dans un liquide s'agglomèrent pour former des particules plus grosses, généralement très poreuses, nommées floes. Dans le chemostat la formation de floes a un impact direct sur la dynamique de croissance, puisque l'accès au substrat est limité pour les micro-organismes à l'intérieur de telles structures.
- **Milieu synthétique** : Ce sont des milieux dont on connaît exactement la composition chimique, tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif.
- **Diatomée** : Organisme unicellulaire et planctonique, souvent associé aux microalgues,
- **Asterionella** : genre de diatomées en eau douce. On les trouve fréquemment dans des colonies en forme d'étoile d'individus.
- **Cyclotella** : est un genre de diatomées d'eau douce (Bacillariophytes). Cette diatomée en forme de disque provoque souvent des odeurs aromatiques dans l'eau.
- **Mésotrophe** : Un milieu mésotrophe (du grec *μεσο* / meso « milieu » et *τροφικός* / trophikos « nourrir ») est un milieu moyennement riche en nutriments.

B.1 Définition

Définition (Chaine, Chaine fermée [19]) *Considérons le système suivant :*

$$x' = f(x) \tag{B.1}$$

Soit P et Q des points d'équilibre hyperboliques de (B.1). Nous dirons que P est enchainé à Q si $\exists x \notin \{P, Q\}, x \in M^u(P) \cap M^s(Q)$. On écrit $P \rightarrow Q$.

Une suite finie P_1, P_2, \dots, P_k de points d'équilibre hyperboliques est dite une chaine si $P_1 \rightarrow P_2 \rightarrow \dots \rightarrow P_k$.

Une chaine sera dite fermée ou cycle si $P_1 = P_k$.

B.2 Théorèmes et Lemmes

Lemme de séparation ([3]) *On considère le système triangulaire autonome suivant :*

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(y) \end{cases} \tag{B.2}$$

où : $(x, y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$. Supposons que :

1. y^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour $\dot{y} = g(y)$,
2. x^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour $\dot{x} = f(x, y^*)$,
3. toutes les solutions du système (B.2) sont bornées.

Alors (x^, y^*) est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (B.2).*

Théorème 1 (Critère négatif de Bendixson) *Soit le système dynamique*

$$\dot{X} = \Phi(X) \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(x, y). \end{cases}$$

Soit D un domaine simplement connexe de \mathbb{R}^2 . Si la quantité $\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$ est non nulle et de signe constant sur D , alors le système $\dot{X} = \Phi(X)$ n'admet pas de cycle limite entièrement contenu dans D .

Théorème 2 (Poincaré-Bendixson [19]) *Soit l'équation différentielle autonome $\dot{x} = F(x)$, $x \in \mathbb{R}^2$.*

Si $\gamma^+(x)$ reste dans un compact K inclus dans \mathbb{R}^2 qui ne contient aucun point d'équilibre, alors soit $\gamma^+(x)$ est une orbite périodique (et $\gamma^+(x) = \omega(x)$), soit $\omega(x)$ est une orbite périodique.

Théorème 3 (Une version du théorème de Thieme [19]) *Considérons les deux systèmes suivants :*

$$\begin{cases} Z' = AZ, \\ Y' = f(Y, Z). \end{cases} \quad (\text{B.3})$$

$$\begin{cases} X' = f(X, 0). \end{cases} \quad (\text{B.4})$$

Avec : $(Y, Z) \in D \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$, et $X \in \Omega = \{X \in \mathbb{R}^n : (X, 0) \in D\}$.

Ajoutons les hypothèses suivantes :

(H_f) f est continument différentiable par rapport à ses arguments dans D .

(H₀) D est positivement invariant par (B.3);

(H₀₀) Le système est dissipatif dans le sens ou il existe un compact inclus dans D et dans lequel toute trajectoire entre et y reste ;

(H₁) Toute les valeurs propres de A sont de parties réelles strictement négatives ;

(H₂) L'équation (B.4) a un nombre fini de points d'équilibre dans Ω . Chacun de ces points est hyperbolique pour (B.4). Notons ces points par x_1, \dots, x_p ;

(H₃) $\dim(M^s(x_i)) = n \forall i = 1, \dots, r$, et $0 < \dim(M^s(x_j)) < n \forall j = r + 1, \dots, p$, avec M^s, M^u les variétés stable et instable (respectivement) du point d'équilibre associé ;

(H₄) $\Omega = \bigcup_{i=1}^p M^s(x_i)$;

(H₅) L'équation (B.4) ne possède pas de chaine fermée (voir définition B.1).

Soit $(Y(t), Z(t))$ une solution du système (B.3). Supposons que les hypothèses (H_1, \dots, H_5) sont satisfaites. Alors pour un certain $i \in \{1, \dots, p\}$ on a :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (Y(t), Z(t)) = (x_i, 0).$$

BIBLIOGRAPHIE

- [1] S.-B. Hsu , K-S. Cheng , S.P. Hubbell. Exploitative Competition of Microorganisms for Two Complementary Nutrients in Continuous Cultures. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, Vol. 41, No. 3. (Dec, 1981), pp. 422-444.
- [2] J.A. Leon , D.B. Tumpson. Competition between Two Species for Two Complementary or Substitutable Resources. *School of Biological Sciences, University of Sussex, Falmer, Brighton, Sussex, England. J. theor. Biol.*, 50 (1975), pp. 185-201.
- [3] F. Borsali. Persistance uniforme des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat. *Thèse de doctorat*, Université de Tlemcen (2015).
- [4] B.C. Baltiz , A.G. Fredrickson. Limitation of Growth Rate by Two Complementary Nutrients : Some Elementary but Neglected Considerations. *Biotechnology and Bioengineering*, Vol. 31 (1988), pp. 75-86.
- [5] B. Li , H. Smith. How many species can two essential ressources support? *SIAM J. Appl.Math.* Vol. 62, No. 1 (2001), pp. 336-366.
- [6] R.A. Armstrong ; R. McGehee. Competitive exclusion. *Amer. Natur.*, 115 (1980), pp. 151-170.
- [7] G.J. Butler , G.S.K Wolkowicz. Exploitative competition in a chemostat for two complementary, and possible inhibitory, resources. *Math. Biosci.*, 83 (1987), pp. 1-48.
- [8] S.-B. Hsu. Limiting behavior for completing species. *SIAM J. Appl. Math.*, 34 (1978), pp. 760-763.
- [9] D. Tilman. Resource Competition and Community Structure. *Princeton University Press*, NJ, 1982.
- [10] Baar, Henricus. Von Liebig's Law of the Minimum and Plankton Ecology (1899-1991). *Progress in Oceanography*, 33(4) (1994), pp. 347-386.
- [11] G.E. Hutchinson. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, Vol. 95, No. 882. (May - Jun., 1961), pp. 137-145
- [12] B. Li ; H. L. Smith. Competition for essential resources : a brief review. *Dynamical Systems and its Applications in Biology*, vol. 36 (2003), pp. 213-227.
- [13] A. Novick , L. Szilard. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. *Proceedings of the National Academy of Science*, 36 (1950), pp. 708-19.

-
- [14] J. Monod . La technique de culture continue : théorie et applications. *Annales , Institut Pasteur*, 79, pp. 390-401.
- [15] M.L. Rosenzweig. Evolution of the predator isocline, *Evolution*, 27 (1973), pp. 84-94.
- [16] S.-B. Hsu, S.P. Hubbell , P. Waltman. A contribution to the theory of competing predators. *Ecological Monographs*, 48 (1978), pp. 337-349.
- [17] D. Tilman , S.S. Kilham. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms, *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana*. *J. Phycol.* 12 (1976), pp. 375-383.
- [18] D. Tilman. Ressource competition between planktonic algae : an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58 (1977), pp. 338-348.
- [19] H.L. Smith , P. Waltman. *the theory of the chemostat : dynamics of microbial competition*. Cambridge University Press (1995).
- [20] G.B. Johnson, P.H. Raven. Community Ecology. *Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, Boston, MA. Chapter 25 (2002), 6th Edition.

Résumé

Ce mémoire porte sur l'étude de la compétition dans un chemostat sur deux substrats complémentaires. Nous nous sommes intéressés à l'invalidité du principe de l'exclusion compétitive dans la nature et nous avons essayé d'expliquer le phénomène de coexistence par les multi-substrats. Une analyse d'un modèle de survie de deux types de micro-organismes en compétition sur deux substrats complémentaires est effectuée. Les résultats obtenus ont déjà figuré dans les modèles de compétition de type Lotka-Volterra.

Mots-Clés : Chemostat, Compétition, Exclusion compétitive, Multi-substrats.

Abstract

This thesis deals with the study of competition for two complementary resources in the chemostat. We were interested in the invalidity of the principle of competitive exclusion in nature and have tried to explain the phenomenon of coexistence by multi-substrates. An analysis of a survival model of two types of microorganisms competing on two complementary substrates is carried out. The results appears to be seen in the classical competition models of Lotka-Volterra

Keywords : Chemostat, Competition, Competitive exclusion, Multiple nutrients.