

4.2 Introduction

Un chemostat est un type particulier de bioréacteur qui permet la culture continue de micro-organismes dans un milieu contrôlé, c'est-à-dire qui permet de faire croître une population de micro-organismes (algues unicellulaires, bactéries, levures, phytoplancton, zooplancton, moisissures...) sur certains substrats, tout en conservant des conditions environnantes (température, luminosité, pH, aération). Il est utilisé pour la production de la masse cellulaire elle-même, pour l'extraction et la dégradation de certains polluants dans un milieu liquide, pour la production de substances organiques résultantes de l'activité métabolique, ou pour l'étude de procédés physiologiques et métaboliques de micro-organismes dans un milieu spécifique. On peut alors d'après les variations de l'élément limitant, quantifier l'influence de ce dernier sur la population cultivée. Ainsi le chémostat est un modèle d'écosystème contrôlé dans lequel on peut quantifier précisément les relations entre un élément et un organisme. L'appareil est constitué de trois réservoirs reliés entre eux.

Le premier contient des nutriments supposés être en abondance excepté un parmi eux, nommé substrat limitant à densité s . Un débit Q (provenant du premier réservoir) alimente le chemostat (deuxième réservoir) où inter-agissent et se mélangent la (ou les) biomasse(s) (une ou différentes espèces de micro-organismes à densité x_i) avec des nutriments. De plus, il est supposé que le substrat limitant a une concentration d'alimentation constante $s_{in} > 0$.

Le deuxième réservoir (chemostat) est supposé être parfaitement mélangé, afin que l'on puisse assurer que le milieu liquide est homogène et par conséquent qu'il n'y a pas de variation spatiale dans la concentration du substrat limitant et des espèces. Par ailleurs, l'hypothèse d'homogénéité assure que les organismes et le substrat sont évacués du chemostat par action du flot au même taux D .

Le troisième réservoir (optionnel) réceptionne les échantillons prélevés dans le chemostat avec un débit Q . C'est dans le deuxième réservoir qu'a lieu l'interaction entre le substrat limitant et les micro-organismes ; parmi l'ensemble des procédés biologiques et chimiques susceptibles d'avoir lieu, on ne considérera que les suivants :

- La consommation du nutriment par les espèces de micro-organismes.
- La croissance microbienne.

4.3 Compétition dans le chemostat

4.3.1 Modélisation mathématique

Les nutriments pénètrent dans le chemostat, à une concentration s_{in} , avec un débit volumique Q , soit un taux de dilution $D = \frac{Q}{V}$. A l'intérieur du chemostat, les organismes consomment le substrat pour leur croissance. On le voit, la modélisation doit prendre en compte deux choses : la partie physique, qui décrit les flux de matière dus à la circulation de liquide ; et la partie biologique, qui décrit les processus biologiques ayant lieu à l'intérieur du chemostat. Dans la suite, nous noterons x_i la concentration de la i -ème biomasse cellulaire totale, et s la concentration en substrat.

En alimentation, il ne rentre pas d'organismes. La seule variation de la biomasse des organismes est donc le fait de la sortie, qui se fait au même taux D que l'entrée. Pour le substrat, il faut tenir compte du substrat entrant dans le chemostat, au taux D et à la concentration s_{in} , et de la quantité de substrat présente dans le chemostat, qui est vidée par dilution.

Les organismes consomment le substrat pour leur croissance. Notons $\mu_i(s)$ le taux de croissance spécifique des organismes et m_i le taux de mortalité, correspondant à l'absorption d'une quantité s de nutriment. La consommation induit une diminution de la quantité de substrat à un taux $\sigma_i(s)$, que l'on appelle taux d'absorption.

La variation de la masse du substrat limitant dans le deuxième réservoir est donnée par le bilan du substrat entrant, celui du substrat prélevé et celui du substrat consommé par les espèces de micro-organismes :

$$\dot{s} = \begin{array}{r} D s_{in} \\ \text{Entrant} \end{array} - \begin{array}{r} D s \\ \text{Sortant} \end{array} - \sum_{i=1}^n \begin{array}{r} \sigma_i(s) x_i \\ \text{Consommation} \end{array}$$

La variation de la masse de la i -ème espèce de micro-organisme est donnée par le bilan de la masse prélevé, celle de la biomasse morte et celle de la masse issue de la croissance microbienne :

$$\dot{x}_i = \begin{array}{r} \mu_i(s) x_i \\ \text{Croissance} \end{array} - \begin{array}{r} D x_i \\ \text{Prélevement} \end{array} - \begin{array}{r} m_i x_i \\ \text{Mortalité} \end{array}$$

Il existe une vaste littérature consacrée à la modélisation des fonctions de croissance et de consommation. Nous ferons quelques hypothèses concernant la croissance des espèces et la consommation du substrat dans le chemostat :

Pour le moment, nous ne ferons que deux hypothèses concernant les fonctions μ_i et σ_i : La vitesse de

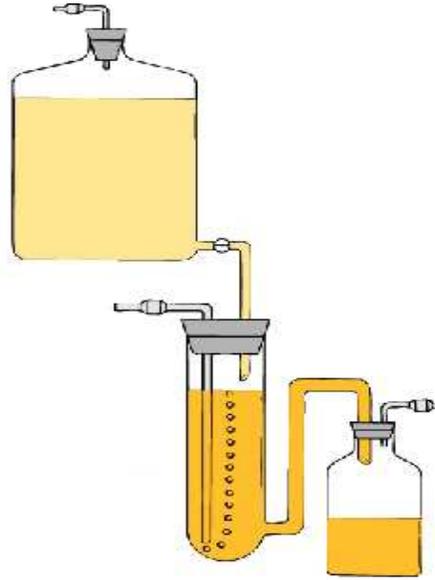


FIG. 4.1 – Un chemostat

croissance est positive et nulle dans l'absence de substrat, La relation entre la consommation et la croissance est linéaire, La fonction de croissance dépend continument et uniquement de la concentration du substrat et μ_i et σ_i sont localement lipschitziennes.

Nous supposons que le taux de recyclage de biomasse morte en nouveau substrat limitant est négligeable. Il découle des hypothèses que les fonctions μ_i sont continues, nulles en 0 et prennent des valeurs positives. De plus $\sigma_i(s) = \frac{\mu_i(s)}{y_i}$ où $y_i > 0$ sont les coefficients de rendement. Alors on déduit les équations du chemostat :

$$\begin{cases} \dot{s} = D(s_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s) \frac{x_i}{y_i}, \\ \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D - m_i) x_i, \quad i = 1 \dots n. \end{cases} \quad (4.1)$$

4.3.2 Le taux de croissance

En étudiant les aspects quantitatifs de la croissance des cultures bactériennes en fonction de la concentration du substrat limitant, J. Monod présente (1941) des résultats expérimentaux relatifs à la croissance de *E. coli* pour trois types différents de substrat limitant : glucose, mannite et lactose. Pour ces résultats, Monod propose une relation entre la vitesse spécifique de croissance d'un micro-

organisme, μ_i , et la concentration en substrat limitant, s .

$$\mu_i(s) = \mu_{max}^i \frac{s}{k_s^i + s}.$$

Cette équation dépend de deux paramètres :

1. la vitesse spécifique de croissance maximale μ_{max}^i .
2. k_s^i , définie comme l'affinité que le micro-organisme a pour le substrat limitant. Sa valeur numérique correspond à la concentration en substrat nécessaire pour obtenir $\frac{1}{2} \mu_{max}^i$. Le modèle de Monod représente la base en matière de modélisation de la croissance microbienne.

En étudiant les données expérimentales sur la croissance de *Nitrobacter winogradski* avec du nitrate comme substrat limitant, B. Boon et H. Laudelot (1962) suggèrent que la fonction proposée par Monod ne pourrait pas être valable pour certains substrats qui sont limitant à concentrations modérées mais qui à forte concentration s'avèrent inhibiteurs pour la croissance des espèces. L'utilisation des fonctions monotones devrait être en conséquence un cas spécial d'une relation fonctionnelle entre le substrat limitant et la fonction de croissance. Pour le cas avec inhibition, ils proposent une courbe d'interpolation définie par la fonction suivante, plus connue sous le nom "modèle de Haldane" :

$$\mu(s) = \mu_{max}^i \frac{s}{k_s^i + s + \frac{s^2}{k_i}}.$$

La constante k_i est la constante d'inhibition. Il faut noter que si k_i est assez grand, le modèle est équivalente à celui de Monod.

4 Remarque Dans toute la suite, nous supposons en fait que le taux de dilution D est strictement positif, puisque le cas $D = 0$ caractérise un chemostat en batch, qui n'est pas représentatif de la culture en continu.

Nous voulons souligner la différence qualitative entre deux classes de paramètres du système : Les paramètres y_i et m_i sont déterminés exclusivement par les propriétés biologiques du système. D'un autre côté, les paramètres s_{in} et D peuvent être modifiés par l'utilisateur du chemostat.

Lorsque les espèces interagissent et que cette interaction entraîne la décroissance du taux de reproduction ou du taux de croissance de chaque espèce (par exemple, lorsqu'il y a une concurrence sur la nourriture, l'espace, etc), on dit qu'on est en présence de compétition.

La question qui se pose est la suivante : deux (ou plusieurs) espèces dépendant d'une même ressource,

peuvent elles cohabiter ? Si c'est le cas, on parle de coexistence (compétitive), et sinon, si une seule des espèces se maintient tandis que les autres s'éteignent, on parle d'exclusion. Dans le cadre du chemostat, la ressource est bien entendu le substrat. La notion de coexistence peut se définir en termes de permanence.

Dans la suite, nous allons rappeler quelques propriétés qualitatives et asymptotiques du système (4.1) quand les taux de mortalité sont négligeables ; c'est-à-dire $m_i = 0$ pour chaque $i = 1 \dots n$.

4.3.3 Positivité et conservation de masse

Les systèmes biologiques du type du chemostat sont des systèmes dont les variables d'état sont positives. Il est important de vérifier que pour des conditions initiales positives ou nulles, le système (4.1) reste positif ou nul.

7 Proposition :

1. Pour toute condition initiale dans $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^n$, la solution correspondante a des composantes positives, bornées et donc définie pour tout $t \geq 0$.
2. L'ensemble $\Omega = \left\{ (s, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^{n+1} / s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{y_i} = s_{in} \right\}$ est invariant et est un attracteur de toute solution de (4.1).

Preuve :

L'invariance de $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+^n$ est garantie par le fait que $s = 0$ entraîne $\dot{s} = Ds_{in} > 0$ et que $x_i = 0$ entraîne $\dot{x}_i = 0$. Il reste à montrer que la solution est bornée.

Pour toute solution de (4.1), soit $z = s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{y_i}$. La dérivée de z par rapport au temps le long des solutions du système (4.1) est donnée par :

$$\dot{z} = -D \left(s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{y_i} - s_{in} \right) = D (s_{in} - z)$$

donc $s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{y_i} = s_{in} + Ke^{-Dt}$ avec $K = s(0) + \sum_{i=1}^n \frac{x_i(0)}{y_i} - s_{in}$.

Il est donc clair que s, x_1, \dots, x_n sont bornés car ils sont tous positifs.

on vérifie aisément que le système (4.1) est équivalent au système :

$$\begin{cases} \dot{z} = -Dz, \\ \dot{x}_i = x_i \left(\mu_i \left(z - \sum_{j=1}^n \frac{x_j}{y_j} \right) - D \right), \quad i = 1 \dots n. \end{cases}$$

Alors, quelques propriétés asymptotiques du système (4.2) peuvent être déduites en étudiant le système suivant :

$$\dot{x}_i = x_i \left(\mu_i \left(s_{in} - \sum_{j=1}^n \frac{x_j}{y_j} \right) - D \right), \quad i = 1 \dots n.$$

En effet, si les solutions de ce système sont convergentes vers un point d'équilibre on peut utiliser quelques résultats de réduction d'ordre pour en déduire la convergence des solutions de ce système vers un point critique. En plus, étant donné que les solutions du système (4.1) sont bornées, celui-ci est asymptotiquement autonome et a une limite définie par ce système. Tandis que la méthode précédente permet d'obtenir des résultats de stabilité globale des points critiques, l'utilisation de la théorie des systèmes dynamiques asymptotiquement autonomes permet une étude plus approfondie des propriétés asymptotiques des solutions du système (4.1). Par exemple, si $n = 2$, il existe une généralisation du théorème de Poincaré-Bendixson. Nous utiliserons à plusieurs reprises ces deux techniques dans notre étude des équations du chemostat.

4.3.4 L'exclusion compétitive

La compétition entre n espèces sur k ressources est un sujet très étudié en écologie théorique. Un postulat classique propose que si $n > k$, alors au moins $(n - k)$ espèces ne peuvent pas coexister à long terme : ce postulat est connu comme le Principe d'Exclusion Compétitive. Dans le cas du système (4.1), le principe d'exclusion compétitive signifie que, au plus, une espèce x_j de micro-organismes est capable de survivre à long terme, tandis que les autres $(n - 1)$ doivent disparaître. Ce principe a été démontré mathématiquement et validé dans plusieurs expériences. Nous ferons une hypothèse complémentaire pour les fonctions de croissance μ_i : pour chaque $i = 1 \dots n$, il existe au plus deux nombres réels étendus λ_i et β_i tels que $\lambda_i \leq \beta_i$,

$$\mu_i(\lambda_i) = \mu_i(\beta_i) = D + m_i \quad \text{et} \quad \begin{cases} \mu_i(s) > D + m_i, s \in [\lambda_i, \beta_i], \\ \mu_i(s) < D + m_i, s \notin (\lambda_i, \beta_i). \end{cases}$$

Le comportement asymptotique du système (4.1) est décrit dans le résultat suivant

8 Proposition (Wolkowicz et Lu, 1992 [100])

On suppose que l'ensemble $(\lambda_i)_1^n$ vérifie les inégalités suivantes :

$$\lambda_1 < \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_n \quad \text{et} \quad \lambda_1 < s_{in} < \beta_1$$

S'il est possible de trouver des constantes $\gamma_i > 0$ pour chaque $i \geq 2$ satisfaisant $\lambda_i < s_{in}$ telles que :

$$\max_{0 < s < \lambda_i} g_i(s) \leq \gamma_i \leq \min_{\lambda_i < s < \rho_i} g_i(s)$$

où $\rho_i = \min(s_{in}, \beta_i)$ et g_i est définie par :

$$g_i = \frac{\mu_i(s) \left(-(D + m_1) + \mu_1(s) \right) (s_{in} - \lambda_1)}{(D + m_1) \left(-(D + m_i) + \mu_i(s) \right) (s_{in} - s)}$$

alors toutes les solutions du système (4.1) vérifient la propriété suivante :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (s(t), x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)) = \left(\lambda_1, \frac{y_1 D}{D + m_1} (s_{in} - \lambda_1), 0, \dots, 0 \right)$$

ainsi, le point critique $\left(\lambda_1, \frac{y_1 D}{D + m_1} (s_{in} - \lambda_1), 0, \dots, 0 \right)$ est globalement asymptotiquement stable.

Le principe d'exclusion compétitive étant en général vérifié. Hsu et al. [54] sont parmi les premiers, en 1977, à étudier le problème de la compétition dans le chemostat. Ils considèrent n populations en compétition pour un même nutriment, et montrent que l'exclusion compétitive est vérifiée : celui des compétiteurs qui utilise le mieux le substrat en faible quantité survit, les autres s'éteignent. Dans le cas de fonctions de croissance non monotones, Butler et Wolkowicz [18] montrent en 1985 que le principe d'exclusion compétitive est également vérifié. En 1992, Wolkowicz et Lu [100] utilisent des fonctions de Lyapounov pour montrer que, toujours dans le cas de fonctions de croissance de forme générales, mais avec des taux de mortalité différents pour chaque espèce, le principe d'exclusion compétitive est encore vérifié (l'équilibre résultant étant globalement stable). Li [61] a récemment étendu ce résultat à une classe encore plus large de fonctions de croissance. Enfin, Smith et Waltman [88] vérifient en 1994 ce principe pour le modèle de Droop. El-Owaidy et El-Leithy [30] établissent des conditions suffisantes pour qu'un système de deux populations se nourrissant d'un substrat, ou d'une population se nourrissant de deux substrats, soit persistant.

Hsu et al. établissent également dans [54] que la seule condition qui peut conduire à la coexistence de plusieurs populations est que les λ_i soient égaux. Ceci est confirmé par Keener [59], qui montre que dans le cas de deux populations, il peut y avoir des bifurcations conduisant à des oscillations. La

situation où les λ_i sont égaux étant non générique dans la réalité (c.à.d., pouvant être détruite par de petites perturbations), quelques travaux sur la compétition en chemostat se consacrent à la recherche de situations pouvant permettre cette coexistence. L'une des pistes envisagées est l'action sur l'une des variables de contrôle du chemostat, c.à.d., la concentration de substrat en entrée s_{in} ou le taux de dilution D . De cette façon, on se place dans le cas de systèmes en compétition en environnement variable, dont on sait qu'ils sont à même de générer un comportement de coexistence. Hsu [52] considère en 1980 le cas de la compétition dans un chemostat forcé périodiquement par la concentration de substrat s_{in} . L'étude numérique à laquelle il se livre montre la possibilité de coexistence des compétiteurs. Smith [86] reprend ce modèle en 1981, et montre que la coexistence est en effet possible, dans le cas de deux populations. Hale et Somolinos [41] étendent en 1983 le travail de Smith au cas de n espèces en compétition dans un chemostat périodique, en utilisant la dissipativité du système. Ils montrent en outre que malgré le forçage périodique, il existe des plages de paramètres pour lesquelles l'exclusion compétitive a lieu. Parallèlement, Stephanopoulos, Fredrickson et Aris [93] étudient en 1979 le cas de compétition de deux espèces. Ils montrent que trois situations peuvent conduire à la coexistence : taux de dilution périodique, prélèvements périodiques de matière (organique et inorganique) dans le chemostat, et enfin taux de dilution et concentration d'alimentation en substrat périodiques. Dans une optique différente Butler, Hsu et Waltman [17] reprennent en 1985 le cas d'une dilution D périodique avec n compétiteurs, établissent des conditions d'exclusion compétitive et montrent par des techniques de bifurcation, que la coexistence peut également avoir lieu. En 1998, Wolkowicz et Zhao [105] montrent que dans un modèle très général de compétition en dimension n , où D et s_{in} sont périodiques, et où chaque espèce a un taux de mortalité spécifique, il peut y avoir persistance. Un article intéressant de Rao et Roxin [75] considère la coexistence de plusieurs espèces dans le chemostat comme un problème de contrôle : quel type d'entrée (de dilution) faut-il appliquer pour que la coexistence des compétiteurs soit possible ? Hsu et Waltman [55] se sont penchés sur le cas de la compétition de deux espèces, lorsque l'une des espèces est potentiellement soumise à une inhibition extérieure (par exemple deux espèces de bactéries dont l'une est sensible à un antibiotique). En utilisant des propriétés des systèmes monotones, ils montrent qu'outre les comportements classiques, il peut exister une coexistence oscillante entre les deux espèces. Des articles, enfin, étudient le devenir de la compétition lorsque plusieurs espèces se nourrissent de plusieurs substrats différents. Ainsi Hsu et al. [53] considèrent le cas de compétition, lorsque les organismes dépendent de deux nutriments complémentaires. Ballyk et Wolkowicz [3] étudient le cas de la compétition entre deux espèces utilisant indifféremment l'un ou l'autre de deux nutriments. Elles

montrent que pour certaines valeurs des paramètres, il est possible d'avoir extinction d'une population vivant seule sans compétiteur, alors que dans le cas de la compétition, cette population survivrait. Toujours, dans le but d'expliquer le phénomène de coexistence clairement visible dans la nature, les membres du projet INRA-INRIA-MERE [38, 62–64, 69], ont considérés le cas d'un taux de croissance ratio-dépendant au sens de Arditi [1] et ont prouvés que la coexistence est possible dans ce cas.

Une autre piste suivie pour obtenir la coexistence est celle du gradostat [89]. Un gradostat est une batterie de chemostats montés en chaîne, générant par là un gradient de nutriment. Ce type de modèles pourrait être classé dans les modèles structurés. Toutefois, il s'agit là plutôt de systèmes d'équations différentielles ordinaires couplées, décrivant des populations vivant dans des conditions différentes. De plus, le nombre d'articles consacrés à ce sujet [31, 87] étant faible, nous avons préféré les mentionner ici.

4.3.5 Recyclage dans le chemostat

Si l'on suppose que le taux de dilution D est très faible, alors le temps de résidence des cellules dans le chemostat est grand, et il y a mortalité cellulaire. Certains auteurs justifient par exemple l'utilisation d'une valeur très faible de D par la modélisation des lacs. Dans le cas où il y a mortalité, on peut soit ignorer le devenir des cellules mortes, soit essayer de les suivre. Sur le plan expérimental, malgré l'extrême rigueur apportée à la filtration du milieu d'alimentation, il subsiste toujours dans ce dernier des bactéries. Puisque le temps de résidence des cellules est grand, cela est vrai aussi des cellules mortes. Par conséquent, les bactéries sont à même de dégrader ces dernières. Cette dégradation fournit des matières organiques, qui viennent s'ajouter au substrat disponible pour la croissance des cellules. La quasi totalité des auteurs ayant considéré ce problème l'ont utilisé pour justifier l'introduction de retard dans les modèles de chemostat : la dégradation n'est pas un processus instantané, il y a donc un retard entre la mort d'une cellule et sa recirculation sous forme de substrat. Les articles de Beretta et Takeuchi [9, 10] établissent la stabilité de l'équilibre non trivial d'un modèle de Monod avec recyclage retardé des organismes morts. Dans le cas où le recyclage est instantané, l'équilibre est globalement stable. Bien que n'étant pas les premiers articles sur le sujet, ils sont à l'origine de bien des développements ultérieurs, du fait de leur rigueur et de la grande généralité des résultats qu'ils établissent. Ainsi, ils sont à l'origine des travaux de [45–47, 101], qui traitent chacun d'extensions et de généralisations de [9, 10], dans le cas de noyaux de retard plus généraux, de fonctions de croissance plus générales, etc.

Plusieurs études mathématiques ont adressé les modèles pour les cultures en continu (chemostat) avec la réutilisation de substrat [7, 8, 35, 56, 57, 66, 80, 81, 95, 103, 104].

Quelques auteurs ont fait le lien entre les modèles avec recyclage et les problèmes de compétition. Freedman, So et Waltman [36] sont les premiers qui ont étudié ce problème, dans un article qui est également le premier (à notre connaissance) des articles consacrés au retard dans le chemostat. Ils introduisent un retard dans l'absorption des nutriments, ce qui est assez différent, dans le principe, des retards dus au recyclage. Ruan et He [82] (repris dans [83]), puis Wolkowicz et Xia [101], et enfin Wolkowicz et al. [102], ont étudié le cas de la compétition dans un chemostat avec recyclage des organismes morts, pour différents types de retards (discrets, distribués). Lu et Haderler [39] se sont intéressés quant à eux au problème du recyclage dans le cas de la compétition entre organismes porteurs de plasmides et organismes dépourvus de plasmides, lorsqu'il y a recyclage des nutriments et présence d'un inhibiteur. Ceci est un problème qui est assez spécifique de la microbiologie. Enfin, Kandil [58] a étudié en 2000 le cas de compétition de trois espèces, si le recyclage est instantané.

4.4 Conclusion

Nous avons introduit le modèle du chemostat le plus usité. Nous avons donné quelques propriétés du modèle du chemostat, qui est le plus utilisé pour décrire la dynamique d'une population dans un chemostat et ont servi de base à nos travaux dans cette première partie. Ce modèle, bien que peu détaillé, est la base de la construction de la quasi totalité des modèles de chemostat existants.

Chapitre 5

Coexistence pratique en culture continue

5.1 Résumé

We show that the chemostat model with two species having different but close break-even concentrations exhibits a slow-fast dynamics. Considering small perturbations about the dilution rate for which break-even concentrations are identical, the Fenichel theory allows us to show the coexistence of species for large times. Then we determine the reduced dynamics, which is non trivial and characterized by the slopes of the growth functions about their break-even concentrations.

5.2 Introduction

Considérons le modèle mathématique de la dynamique de deux espèces en compétition dans un chemostat pour un substrat essentiel non reproduisant :

$$\begin{cases} \dot{s} &= -\mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 + D(s^{in} - s), \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s) - D)x_1, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s) - D)x_2. \end{cases} \quad (5.1)$$

s est la concentration en substrat telle que $s(0) \geq 0$. x_1 et x_2 représentent les concentrations des deux espèces telles que $x_1(0) > 0$ et $x_2(0) > 0$. D est le taux de dilution et s^{in} est la concentration d'alimentation en substrat, supposés constants et positifs. On suppose que les taux de croissance μ_1 et μ_2 sont deux fonctions positives, de classe C^1 telles que $\mu_1(0) = \mu_2(0) = 0$.

On a vu au chapitre 4 que, généralement, ce modèle prévoit, sous l'apport d'un taux de dilution D constant et une concentration d'alimentation s^{in} constante, l'exclusion compétitive, c'est-à-dire qu'au plus une des deux espèces peut survivre (voir, par exemple, le monographe de Smith et Waltman [89]). Le principe qui a été bien connu par Hardin [43] et qui a été largement, mathématiquement, étudié dans la littérature (voir, par exemple, [2, 18, 92]).

Pourtant la coexistence de plusieurs espèces dans un chemostat est largement rencontré dans des situations particulières. Beaucoup d'efforts ont été faits pour confirmer, mathématiquement, un tel comportement de coexistence, soit en considérant le cas d'un chemostat alimenté périodiquement [17, 86], soit en tenant compte d'une considération spatiale [77, 94], soit en considérant la coexistence des masses ou des filaments [19, 40], ou en considérant des taux de croissance ratio-dépendant au sens de Arditi [62–64].

Dans le cas non générique, pour lequel les deux espèces ont exactement la même "break-even concentration", le principe d'exclusion n'est pas vérifié. Hsu et al. [54] ont montré, théoriquement, la coexistence pour deux taux de croissances μ_i de type Monod. Hansen et Hubbell ont montré, expérimentalement, que la coexistence peut être réellement observée si on s'arrange de telle sorte que les espèces auront le même seuil de rentabilité "break-even concentration" pour une valeur précise du taux de dilution D [42].

Cette situation particulière a l'effet d'une bifurcation, dans le sens que si le taux de dilution est légèrement perturbé, une espèce ou l'autre devient le gagnant de la compétition. Ce cas non générique est, bien sûr, très peu probablement rencontré dans la nature, mais on peut rencontrer des situations très proches (pour lesquelles le principe d'exclusion compétitive se tient), ce qui constitue le but de ce chapitre. Il devrait être souligné que le principe d'exclusion compétitive est un résultat asymptotique et n'est pas informatif sur le comportement des trajectoires. Typiquement on peut se demander combien de temps faut-il pour que la dynamique atteigne un voisinage de l'état stationnaire asymptotique.

Dans ce chapitre, on donne une extension du résultat de Hsu et al. [54] pour des fonctions μ_i croissantes ayant la même "break-even concentration", et on montre la coexistence des espèces. Dans une seconde étape, on considère une petite perturbation du taux de dilution D et on montre la coexistence pratique des espèces (dans le sens, un temps assez large de coexistence). Dans ces coordonnées originales, la dynamique n'est pas sous la forme connue des problèmes de perturbations singulières, mais en utilisant les résultats de Fenichel, on démontre l'existence d'une variété invariante, attractive sur laquelle, la dynamique est lente. Cette variété n'est pas donnée explicitement, mais elle peut être approchée au premier ordre de la perturbation, aussi bien que sa dynamique. Cette technique nous permet d'obtenir l'expression analytique de l'approximation de la dynamique réduite, et d'estimer la durée de la coexistence. Des tests numériques sont présentés pour illustrer la coexistence pratique, en comparant les simulations du système initial avec celles de la dynamique réduite.

5.3 Généralités

Le modèle du chemostat (5.1) est un système dynamique défini sur le quadrant positif, nous rappelons pour cela quelques propriétés fondamentales [89].

9 Proposition :

1. Les solutions du système (5.1) sont définies pour tout temps positif, et restent positives et bornées.
2. L'ensemble $\left\{ (s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 \mid s + x_1 + x_2 = s^{in} \right\}$ est positivement invariant et est un attracteur de toute solution de (5.1) sur l'orthant positif.

3 Corollaire *Pour toute condition initiale sur le quadrant positif,*

$$\exists T_0 \geq 0 / \left(s(t), x_1(t), x_2(t) \right) \in [0, s^{in}] \times [0, s^{in}]^2, \forall t \geq T_0 .$$

Soit l'hypothèse suivante : H0. Les fonctions μ_1 et μ_2 sont croissantes telles que $\lim_{s \rightarrow +\infty} \mu_i(s) > D$.

Sous l'hypothèse H0, on définit par les "break-even concentrations", s_1^* et s_2^* , les solutions respectives de

$$\mu_1(s_1^*) = D \quad \text{et} \quad \mu_2(s_2^*) = D.$$

Généralement, on a $s_1^* \neq s_2^*$. Un résultat classique, connu par le Principe d'Exclusion Compétitive [89], signifie que, au plus, une espèce de micro-organismes (celui qui a la plus petite break-even concentration) est capable de survivre à long terme, tandis que l'autre doit disparaître.

Soient E_0 , $E_1(D)$ et $E_2(D)$ les trois points d'équilibres de la dynamique du système (5.1) sur le quadrant positif défini par :

$$E_0 = (s^{in}, 0, 0), E_1(D) = (s_1^*, s^{in} - s_1^*, 0), E_2(D) = (s_2^*, 0, s^{in} - s_2^*).$$

On obtient, donc, le résultat suivant :

10 Proposition L'équilibre

1. E_0 si $s^{in} \leq \min(s_1^*, s_2^*)$,
2. $E_1(D)$ si $s_1^* < \min(s_2^*, s^{in})$,
3. $E_2(D)$ si $s_2^* < \min(s_1^*, s^{in})$,

est globalement asymptotiquement stable sur le quadrant positif.

Preuve. Voir [89]. ■

On note par $\mathcal{S}(D)$ le segment $co(\{E_1(D), E_2(D)\})$ dans \mathbb{R}_+^3 . Pour le cas 2. (similairement pour le cas 3.), on donne une preuve de la proposition 10, équivalente à celle dans [89], utilisant une fonction de Lyapunov explicite.

11 Proposition supposons que $s_1^* < \min(s_2^*, s^{in})$. Pour tout $\bar{s} \geq s^{in}$, l'ensemble $\mathcal{M} = \left\{ (s, x_1, x_2) \in [0, \bar{s}] \times \mathbb{R}_+ \setminus \{0\} \times \mathbb{R}_+ \right\}$ est positivement invariant, et la fonction

$$V(s, x_1, x_2) = \int_{s_1^*}^s (\mu_1(\sigma) - D) d\sigma + K\mu_2(s_1^*) |s + x_1 + x_2 - s^{in}| + (D - \mu_2(s_1^*)) \left\{ x_1 - (s^{in} - s_1^*) \left(1 + \log\left(\frac{x_1}{s^{in} - s_1^*}\right) \right) \right\}$$

est décroissante le long des trajectoires du système (5.1) sur \mathcal{M} . En outre, $E_1(D)$ est globalement asymptotiquement stable sur \mathcal{M} .

Preuve. Pour simplifier, on note par

$$K = \max \left(1, \frac{\mu_1(\bar{s}) - D}{D} \right). \quad (5.2)$$

Le fait que $\mathcal{S}(D) \subset \mathcal{M}$ implique que \mathcal{M} est positivement invariant.

La dérivée de $t \mapsto V(s(t), x_1(t), x_2(t))$ par rapport au temps le long des trajectoires du système (5.1) est donnée par :

$$\begin{aligned} \dot{V} &= (\mu_1(s) - D) \left(D(s^{in} - s) - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 \right) - KD\mu_2(s_1^*) |s + x_1 + x_2 - s^{in}| \\ &\quad + (D - \mu_2(s_1^*)) (\mu_1(s) - D) (x_1 - s^{in} + s_1^*), \\ &= -(\mu_1(s) - D)^2 x_1 - (\mu_1(s) - D) (\mu_2(s) - \mu_2(s_1^*)) x_2 - KD\mu_2(s_1^*) |s + x_1 + x_2 - s^{in}| \\ &\quad - (\mu_1(s) - D) \mu_2(s_1^*) (s + x_1 + x_2 - s^{in}) - D(\mu_1(s) - D) (s - s_1^*). \end{aligned}$$

En tenant compte de l'hypothèse H0, on obtient $(\mu_1(s) - D) (\mu_2(s) - \mu_2(s_1^*)) \geq 0$ et $(\mu_1(s) - D) (s - s_1^*) \geq 0$ pour tout $s \geq 0$. L'inégalité suivante en découle

$$\dot{V} \leq -\mu_2(s_1^*) D \left(K |s + x_1 + x_2 - s^{in}| - \frac{\mu_1(s) - D}{D} (s + x_1 + x_2 - s^{in}) \right).$$

Avec le choix (5.2) du paramètre K , on obtient

$$\dot{V} \leq 0.$$

Ainsi V est décroissante le long des trajectoires du système (5.1). L'ensemble de \mathbb{R}_+^3 où $\dot{V} = 0$ est exactement le segment $\mathcal{S}(D)$. En utilisant le principe d'invariance de Lasalle, on déduit que les solutions convergent vers le plus grand ensemble invariant inclus dans $\mathcal{S}(D)$, qui est constitué des deux équilibres $E_1(D)$ et $E_2(D)$. Or l'équilibre $E_2(D)$, qui n'appartient pas à \mathcal{M} mais à sa frontière, est répulsif. On déduit la convergence asymptotique vers $E_1(D)$ depuis toute condition initiale dans \mathcal{M} . ■

5 Remarque V n'est pas une fonction Lyapunov stricte, mais elle donne une estimation du taux de convergence vers $\mathcal{S}(D)$, pour toute condition initiale loin de $\mathcal{S}(D)$. Notons que les valeurs propres de la matrice Jacobienne du système en $E_1(D)$ sont $-D$, $-(s^{in} - s_1^*)\mu_1'(s_1^*)$ et $\mu_2(s_1^*) - D$. Lorsque s_1^* et

s_2^* sont assez proche, la dernière valeur propre est assez proche de 0. Pour mieux comprendre le comportement transitoire des trajectoires lorsque s_1^* et s_2^* sont assez proches l'un de l'autre, nous étudions, dans la section suivante, le cas non générique pour une valeur de D telle que s_1^* et s_2^* coïncident.

Pour le reste de ce chapitre, on considère deux fonctions μ_1 et μ_2 telles que leur graphes se croisent en un point loin de l'origine.

H1. Il existe $s^* \in (0, s^{in})$ tel que $\mu_1(s^*) = \mu_2(s^*)$ avec $\mu_1'(s^*) > \mu_2'(s^*)$.

Sous l'hypothèse H1, on note par $D^* = \mu_1(s^*) = \mu_2(s^*)$. Par la proposition 10, l'espèce 1 (resp. 2) est asymptotiquement gagnante si $D > D^*$ (resp. $D < D^*$). Ainsi, $D = D^*$ est le cas non générique, qui sépare deux comportements opposés.

5.4 Cas non générique

Lorsque le taux de dilution D est exactement D^* , alors $s_1^* = s_2^* = s^*$ et $\{E_0\} \cup \mathcal{S}(D^*)$ est exactement l'ensemble des points d'équilibre du système (5.1). Notons que, dans ce cas, les points d'équilibre dans $\mathcal{S}(D^*)$ ne sont pas hyperboliques (une valeur propre de la matrice Jacobienne est nulle). Nous montrons la coexistence asymptotique des deux espèces dans le cas non générique.

1 Lemme Pour toute condition initiale de (5.1) dans le quadrant positif telle que $(x_1(0), x_2(0)) \neq (0, 0)$, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^* ,$$

autrement dit, la solution de (5.1) converge asymptotiquement vers $\mathcal{S}(D^*)$.

Preuve. Considérons le vecteur

$$\begin{pmatrix} s \\ b \\ p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s \\ x_1 + x_2 \\ \frac{x_1}{b} \end{pmatrix}$$

et définissons la fonction suivante

$$\tilde{\mu}(s, p) = p \mu_1(s) + (1 - p) \mu_2(s) .$$

Ainsi (s, b) est la solution du système non autonome suivant

$$\begin{cases} \dot{s} = -\tilde{\mu}(s, p)b + D^*(s^{in} - s), \\ \dot{b} = \tilde{\mu}(s, p)b - D^*b. \end{cases}$$

Définissons aussi les deux fonctions "envelopes" suivantes :

$$\mu^-(s) = \min_{i=1,2} \mu_i(s) \quad \text{et} \quad \mu^+(s) = \max_{i=1,2} \mu_i(s),$$

et notons que $\tilde{\mu}$ vérifie la propriété suivante

$$\mu^-(s) \leq \tilde{\mu}(s, p) \leq \mu^+(s), \quad \forall p \in [0, 1], \quad \forall s \geq 0.$$

Alors, il est facile de montrer, par la comparaison standard des solutions d'équations différentielles ordinaires scalaires, que

$$s^-(t) \leq s(t) \leq s^+(t) \quad \text{et} \quad b^-(t) \leq b(t) \leq b^+(t), \quad \forall t \geq 0 \quad (5.3)$$

où (s^-, b^+) et (s^+, b^-) sont les solutions des systèmes suivants :

$$\begin{cases} \dot{s}^- = -\mu^+(s^-)b^+ + D^*(s^{in} - s^-), & s^-(0) = s(0), \\ \dot{b}^+ = \mu^+(s^-)b^+ - D^*b^+, & b^+(0) = b(0), \end{cases}$$

$$\begin{cases} \dot{s}^+ = -\mu^-(s^+)b^- + D^*(s^{in} - s^+), & s^+(0) = s(0), \\ \dot{b}^- = \mu^-(s^+)b^- - D^*b^-, & b^-(0) = b(0), \end{cases}$$

qui représentent le modèle simple d'un chemostat pour une seule espèce avec un taux de croissance μ^- ou μ^+ . En utilisant les résultats classiques du chemostat pour une espèce [89], on montre que les solutions (s^-, b^+) et (s^+, b^-) convergent asymptotiquement vers le même point d'équilibre $(s^*, s^{in} - s^*)$.

Finalement, en utilisant la propriété (5.3), on obtient

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^* \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} b(t) = s^{in} - s^* .$$

■

4 Corollaire Pour toute condition initiale de (5.1) sur le quadrant positif telle que $(x_1(0), x_2(0)) \neq (0, 0)$, il existe $T_1 \geq 0$ tel que

$$s(t) \leq s^*, \forall t \geq T_1 \text{ ou } s(t) \geq s^*, \forall t \geq T_1 .$$

Preuve. Rappelons que $z(t) = s(t) + x_1(t) + x_2(t) = s^{in} + ke^{-D^*t}$, par conséquent $z(t)$ reste inférieure ou supérieure à s^{in} . Ainsi, pour tout $t_1 \geq 0$ tel que $s(t_1) = s^*$, le signe de $\dot{s}(t_1) = -D^*(z(t_1) - s^{in})$ est constant. Comme s converge vers s^* , alors son trajectoire ne coupe pas l'axe $s = s^*$ plus qu'une seule fois. ■

À l'aide du lemme 1 et du corollaire 4, le résultat suivant généralise celui prouvé dans [52], pour des fonctions μ_i croissantes plus générales.

12 Proposition Pour toute condition initiale de (5.1) sur le quadrant positif telle que $x_1(0) > 0$ et $x_2(0) > 0$, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (x_1(t), x_2(t)) = (x_1^*, x_2^*) \quad \text{où } x_1^* > 0 \quad \text{et } x_2^* > 0.$$

Preuve. Du corollaire 4, il existe $T_1 \geq 0$ tel que $s(t) \leq s^*$ pour tout $t \geq T_1$, ou $s(t) \geq s^*$ pour tout $t \geq T_1$. Ce qui implique que les dérivées $\dot{x}_i(t) = (\mu_i(s(t)) - D^*)x_i(t)$ pour $i = 1, 2$ ont un signe constant pour $t \geq T_1$, (c.à.d. x_i est une fonction monotone tout le temps). Par la proposition 9, x_i est bornée, on en déduit que

$$x_i^* = \lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \quad \text{existe.}$$

Nous montrons maintenant que $x_1^* > 0$ et $x_2^* > 0$.

Les fonctions $\mu_1(\cdot)$ et $\mu_2(\cdot)$ sont deux fonctions de classe C^1 , on définit les deux réels, pour $i = 1, 2$

$$(m_i^+, m_i^-) = \begin{cases} \left(\min_{s \in [0, s^*]} \mu_i'(s), \max_{s \in [0, s^*]} \mu_i'(s) \right) & \text{si } \{s(t) \leq s^*, \forall t \geq T_1\}, \\ \left(\max_{s \in [0, s^*]} \mu_i'(s), \min_{s \in [0, s^*]} \mu_i'(s) \right) & \text{si } \{s(t) \geq s^*, \forall t \geq T_1\}. \end{cases}$$

Par la proposition 9, on sait que $s^* + x_1^* + x_2^* = s^{in}$, et de l'hypothèse H1, on sait que $s^* < s^{in}$. Par conséquent, il existe $j \in \{1, 2\}$ tel que $x_j^* > 0$. On montre maintenant que $x_k^* > 0$ pour $k \neq j$.

Rappelons que la solution de (5.1) peut être écrite comme suit.

$$x_j(t) = x_j(0) e^{\int_0^t [\mu_j(s(\tau)) - D^*] d\tau},$$

on en déduit l'inégalité suivante

$$\int_{T_1}^{+\infty} [\mu_j(s(\tau)) - D^*] d\tau > -\infty.$$

Par le théorème des valeurs intermédiaires, pour tout $\tau \geq T_1$ il existe un réel positif c entre s^* et $s(\tau)$ tel que

$$\mu_j(s(\tau)) = \mu_j(s^*) + (s(\tau) - s^*) \mu_j'(c) = D^* + (s(\tau) - s^*) \mu_j'(c).$$

ainsi on obtient

$$\mu_j(s(\tau)) - D^* \leq m_j^+ (s(\tau) - s^*),$$

on en déduit que

$$\int_{T_1}^{+\infty} (s(\tau) - s^*) d\tau > -\infty.$$

D'où

$$\int_{T_1}^{+\infty} [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau \geq m_k^- \int_{T_1}^{+\infty} (s(\tau) - s^*) d\tau > -\infty,$$

et par suite

$$\int_{T_1}^{+\infty} [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau > -\infty.$$

Finallement, il résulte que

$$\begin{aligned} x_k^* &= \lim_{t \rightarrow +\infty} x_k(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} x_k(0) e^{\int_0^t [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau} \\ &= x_k(0) e^{\int_0^{+\infty} [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau} \\ &= x_k(0) e^{\int_0^{T_1} [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau} e^{\int_{T_1}^{+\infty} [\mu_k(s(\tau)) - D^*] d\tau} > 0. \end{aligned}$$

■

6 Remarque Notons que le point d'équilibre (x_1^*, x_2^*) dépend de la condition initiale, contrairement au cas général.

5.5 Caractérisation en dynamique lent-rapide

Considérons des valeurs du taux de dilution D assez proche de D^* :

$$D = D^* + \varepsilon ,$$

où ε est un réel assez petit non nul. On montre la “coexistence pratique” des deux espèces dans le sens suivant ; bien qu’une espèce soit seulement la gagnante à la fin de la compétition, les concentrations des espèces peuvent rester loin de zéro pendant des intervalles de temps assez importants.

De la dépendance continue des solutions des équations ordinaires par rapport à un paramètre (voir, par exemple, section 2.3 dans [60]), on peut, immédiatement, déduire de la proposition 12, la propriété suivante :

5 Corollaire Fixons une condition initiale dans $\mathbb{R}_+ \times (\mathbb{R}_+^*)^2$. Soit (x_1^*, x_2^*) l’état stationnaire des trajectoires pour $\varepsilon = 0$. Ainsi, pour tout voisinage \mathcal{V} de (s^*, x_1^*, x_2^*) , il existe un réel positif T et $\bar{\varepsilon}$ tels que pour tout $\varepsilon \in [-\bar{\varepsilon}, \bar{\varepsilon}]$, la trajectoire correspondante atteint \mathcal{V} .

De la proposition 10 et du corollaire 5, on peut comprendre le comportement qualitatif des trajectoires du système (5.1) lorsque $\varepsilon \neq 0$ (Figure 5.2). Elles convergent vers un point de $\mathcal{S}(D^*)$ puis elles convergent asymptotiquement vers $E_1(D)$ ou $E_2(D)$.

Notre but est, donc, de décrire qualitativement la dernière partie des trajectoires.

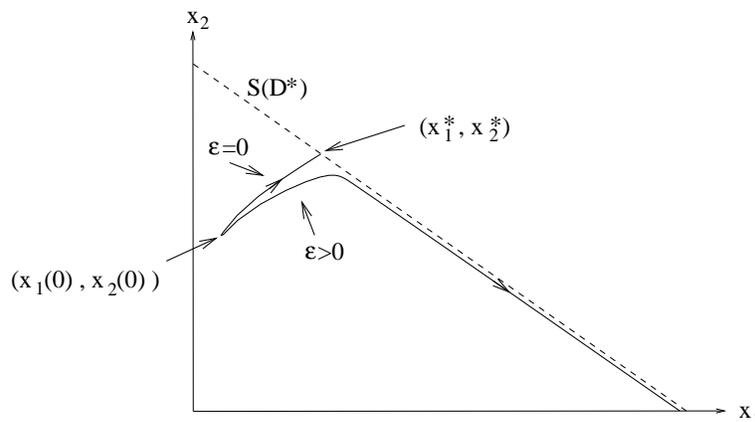


FIG. 5.1 – Trajectoires typique dans le plan (x_1, x_2) .

Pour $\varepsilon = 0$, notons que les valeurs propres de la linéarisation de la dynamique de (5.1) autour des points de $\mathcal{S}(D^*)$ sont 0 , $-D^*$ et $-\mu'_1(s^*)x_1^* - \mu'_2(s^*)x_2^*$.

Définissons le réel

$$k = \min \left(\frac{D^*}{s^{in} - s^*}, \mu'_1(s^*), \mu'_2(s^*) \right) (s^{in} - s^*) > 0.$$

Ces deux dernières valeurs propres sont minorées par $-k$, uniformément dans $\mathcal{S}(D^*)$.

Notons, aussi, qu'en remplaçant D par $D^* + \varepsilon$, la dynamique (5.1), en coordonnées originales, n'est pas sous la forme de Tikhonov des perturbations singulières [98]. C'est pour cela qu'on va utiliser un changement de coordonnées pour caractériser la dynamique lent-rapide en utilisant un résultat de Fenichel.

Ecrivons la dynamique (5.1), pour $D = D^* + \varepsilon$, comme suit :

$$\dot{\xi} = F(\xi, \varepsilon). \quad (5.4)$$

Notons par $\xi(\xi_0, \varepsilon, t)$ la solution de (5.4) à un instant t avec une condition initiale $\xi_0 \in \mathbb{R}_+^3$. On définit l'ensemble \mathcal{I} des conditions initiales telles que, dans les coordonnées (s, x_1, x_2) , on a $x_1 + x_2 > 0$.

13 Proposition Il existe $\varepsilon_0 > 0$ et un voisinage \mathcal{V}_0 de $\mathcal{S}(D^*)$ tels que pour tout $\varepsilon \in (-\varepsilon_0, \varepsilon_0)$, il existe une variété invariante unidimensionnelle $\Sigma_\varepsilon \subset \mathcal{V}_0$. Ainsi, pour toute condition initiale $\xi_0 \in \mathcal{I}$ et ε suffisamment petit, il existe $\bar{\sigma}_\varepsilon \in \Sigma_\varepsilon$ et $M_\varepsilon < +\infty$ vérifiant l'inégalité suivante :

$$\left\| \xi(\bar{\sigma}_\varepsilon, \varepsilon, t) - \xi(\xi_0, \varepsilon, t) \right\| \leq M_\varepsilon e^{-kt} \left\| \bar{\sigma}_\varepsilon - \xi_0 \right\|, \quad \forall t \geq 0.$$

Preuve. L'approche de Fenichel consiste à considérer la dynamique 'augmentée' dans \mathbb{R}^4 .

$$\begin{cases} \dot{\xi} &= F(\xi, \varepsilon), \\ \dot{\varepsilon} &= 0. \end{cases} \quad (5.5)$$

Pour $\varepsilon = 0$, en tout point d'équilibre de $F(\cdot, 0)$ appartenant à $\mathcal{S}(D^*)$, la dynamique linéarisée admet deux valeurs négatives et une valeur propre nulle. De plus l'ensemble monodimensionnel $\mathcal{S}(D^*)$ est compact. Ainsi, le théorème de Fenichel [32, Theorem 9.1] assure l'existence d'une variété invariante bi-dimensionnelle, attractive, \mathcal{C}^s de la dynamique augmentée (5.5), telle que $\mathcal{S}(D^*) \times \{0\} \subset \mathcal{C}^s$ (voir, par exemple, [22] pour une application similaire du théorème de Fenichel). De plus ils existent une constante C_s et un voisinage \mathcal{V} de $\mathcal{S}(D^*) \times \{0\}$ tels que pour tout $(\sigma, \varepsilon) \in \mathcal{V}$, il existe $\bar{\sigma}$ tel que

$(\bar{\sigma}, \varepsilon) \in \mathcal{C}^s$ et $\left\| \xi(\sigma, \varepsilon, t) - \xi(\bar{\sigma}, \varepsilon, t) \right\| \leq C_s e^{-kt} \left\| \sigma - \bar{\sigma} \right\|$ pour tout $t \geq 0$.

$\mathcal{S}(D^*)$ est un compact, il existent, donc, $\varepsilon_0 > 0$ et un voisinage \mathcal{V}_0 de $\mathcal{S}(D^*)$ tels que $\mathcal{V}_0 \times (-\varepsilon_0, \varepsilon_0) \subset \mathcal{V}$. Ainsi, pour tout ε dans $(-\varepsilon_0, \varepsilon_0)$, il existe une variété $\Sigma_\varepsilon \subset \mathcal{V}_0$ monodimensionnel, invariante pour la dynamique (5.4).

Fixons une condition initiale $\xi_0 \in \mathcal{I}$. Pour $\varepsilon = 0$, on sait que d'après le Lemme 1, la solution de (5.1) converge asymptotiquement vers l'ensemble $\mathcal{S}(D^*)$. Par conséquent, il existe un temps fini $T > 0$ tel que $\xi(\xi_0, 0, T)$ entre dans \mathcal{V}_0 . Par la continuité de la solution $\xi(\xi_0, \varepsilon, T)$ par rapport au paramètre ε , on a donc $\xi(\xi_0, \varepsilon, T) \in \mathcal{V}_0$ pour ε assez petit. Ainsi, il existe $\sigma_\varepsilon \in \Sigma_\varepsilon$ tel que

$$\left\| \xi(\sigma_\varepsilon, \varepsilon, t - T) - \xi(\xi_0, \varepsilon, t) \right\| \leq C_s e^{-k(t-T)} \left\| \sigma_\varepsilon - \xi(\xi_0, \varepsilon, T) \right\|, \quad \forall t > T.$$

Définissons $\bar{\sigma}_\varepsilon = \xi(\sigma_\varepsilon, \varepsilon, -T)$, qui appartient à la variété invariante Σ_ε . Soit L la constante de Lipschitz de $F(\cdot, \varepsilon)$ sur l'ensemble compact qui contient Σ_ε et l'orbite positive allant de ξ_0 . On obtient donc,

$$\left\| \xi(\sigma_\varepsilon, \varepsilon, T) - \xi(\xi_0, \varepsilon, T) \right\| \leq e^{LT} \left\| \bar{\sigma}_\varepsilon - \xi_0 \right\|$$

d'où finalement

$$\left\| \xi(\bar{\sigma}_\varepsilon, \varepsilon, t) - \xi(\xi_0, \varepsilon, t) \right\| \leq M_\varepsilon e^{-kt} \left\| \bar{\sigma}_\varepsilon - \xi_0 \right\|,$$

avec $M_\varepsilon = C_s e^{(L+k)T}$. ■

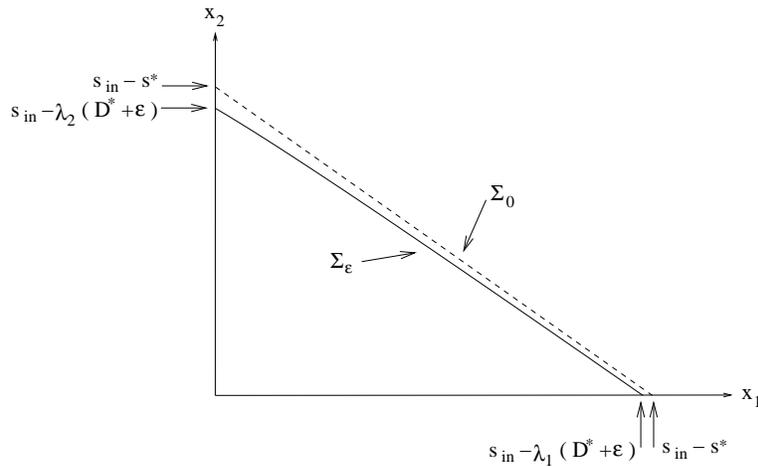


FIG. 5.2 – Exemple typique de la variété Σ_ε dans le plan (x_1, x_2) ($\varepsilon > 0$).

7 Remarque Les variétés Σ_ε sont des attracteurs “lents”, assez proches de l’ensemble $\mathcal{S}(D^*)$ où la dynamique est lente lorsque ε est assez proche de zéro.

On s’intéresse, maintenant, à donner une approximation de premier ordre en ε de la variété invariante Σ_ε et de la dynamique restreinte à Σ_ε . Il est convenable de considérer les coordonnées

$$\begin{pmatrix} s \\ b \\ p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s \\ x_1 + x_2 \\ x_1/b \end{pmatrix}$$

dans les quelles la dynamique (5.1) s’écrit comme suit

$$\begin{cases} \dot{s} &= -\left(p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s)\right)b + D(s^{in} - s), \\ \dot{b} &= \left(p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s)\right)b - Db, \\ \dot{p} &= p(1-p)\left(\mu_1(s) - \mu_2(s)\right). \end{cases} \quad (5.6)$$

8 Remarque Lorsque les fonctions μ_i sont, partout, assez proches (sans obligation d’intersection des graphes), le système (5.6) s’écrit sous la forme connue des perturbations singulières, en écrivant simplement $\mu_2(s) - \mu_1(s) = \varepsilon\eta(s)$ pour tout $s > 0$, où η est une fonction bornée sur tout compact. Une telle situation n’est pas de grand intérêt dans le cas de deux espèces, mais elle devient plus intéressante lorsqu’il s’agit d’une gamme complète d’espèces. Ce cas, différent du présent travail, a été étudié dans [76].

14 Proposition La variété mono-dimensionnelle

$$\tilde{\Sigma}_\varepsilon = \left\{ \left(\begin{array}{c} s^* + \frac{\varepsilon}{p\mu_1'(s^*) + (1-p)\mu_2'(s^*)} \\ s^{in} - s^* - \frac{\varepsilon}{p\mu_1'(s^*) + (1-p)\mu_2'(s^*)} \\ p \end{array} \right)_{p \in [0,1]} \right\}$$

est une approximation d’ordre ε de la variété Σ_ε .

La dynamique mono-dimensionnelle, donnée par

$$\dot{p} = \varepsilon p(1-p) \frac{\mu_1'(s^*) - \mu_2'(s^*)}{p\mu_1'(s^*) + (1-p)\mu_2'(s^*)} \quad (5.7)$$

est une approximation d’ordre ε de la dynamique restreinte à Σ_ε .

9 Remarque L'hypothèse H1 assure que les expressions données ci-dessus sont bien définies (c.à.d. $\mu'_1(s^*) \neq \mu'_2(s^*)$).

Preuve. Notons que la proposition 9 implique que la variété Σ_ε vérifie

$$\Sigma_\varepsilon \subset \left\{ (s, b, p)' \in \mathbb{R}_+^2 \times [0, 1] \mid s + b = s^{in} \right\}.$$

Pour $\varepsilon = 0$ on a

$$\Sigma_0 = \mathcal{S}(D^*) = \left\{ \left(\begin{array}{c} s^* \\ s^{in} - s^* \\ p \end{array} \right)_{p \in [0, 1]} \right\}.$$

On s'intéresse, ainsi, à la variété invariante mono-dimensionnelle Σ_ε de la forme

$$\Sigma_\varepsilon = \left\{ \left(\begin{array}{c} h(\varepsilon, p) \\ s^{in} - h(\varepsilon, p) \\ p \end{array} \right)_{p \in [0, 1]} \right\}$$

où h est une fonction régulière telle que $h(0, \cdot) = s^*$. Ceci permet d'écrire la condition suivante

$$\frac{d}{dt}(s - h(\varepsilon, p)) = 0, \quad \forall (s, b, h)' \in \Sigma_\varepsilon,$$

par équivalence, en utilisant les expressions (5.6), la condition

$$\begin{aligned} & -\left(p\mu_1(h(\varepsilon, p)) + (1-p)\mu_2(h(\varepsilon, p))\right)(s^{in} - h(\varepsilon, p)) + (D^* + \varepsilon)(s^{in} - h(\varepsilon, p)) \\ & - \frac{\partial h(\varepsilon, p)}{\partial p} p(1-p) \left(\mu_1(h(\varepsilon, p)) - \mu_2(h(\varepsilon, p))\right) = 0, \quad \forall p \in [0, 1]. \end{aligned} \quad (5.8)$$

Soit une approximation, de premier ordre, en ε de la fonction h de la forme suivante :

$$h(\varepsilon, p) = s^* + \varepsilon h_1(p).$$

Remplaçant $\mu_i(h(\varepsilon, p))$ par $D^* + \varepsilon h_1(p)\mu'_i(s^*)$ ($i = 1, 2$) dans (5.8) et en identifiant l'expression de premier ordre en ε , on obtient

$$h_1(p) = \frac{1}{p\mu'_1(s^*) + (1-p)\mu'_2(s^*)}.$$

de la même manière, en utilisant les équations (5.6), on obtient l'approximation au premier ordre de la dynamique de p

$$\dot{p} = \varepsilon p(1-p) \left(\mu'_1(s^*) - \mu'_2(s^*)\right) h_1(p) = \varepsilon p(1-p) \frac{\mu'_1(s^*) - \mu'_2(s^*)}{p\mu'_1(s^*) + (1-p)\mu'_2(s^*)}.$$

■

L'expression (5.7) donne une estimation simple de la durée nécessaire pour que l'espèce gagnante atteigne une proportion fixée, de la biomasse totale.

6 Corollaire Supposons que $\mu'_1(s^*) > \mu'_2(s^*) > 0$, $\varepsilon > 0$ et définissons le paramètre positif suivant

$$\alpha = \frac{\mu'_1(s^*)}{\mu'_2(s^*)} - 1 .$$

Une estimation du temps qui permet à la dynamique de conduire l'espèce 1 d'un état p_1 à un état $p_2 > p_1$ est donnée par l'expression suivante

$$T(p_1, p_2) = \frac{1}{\varepsilon \alpha} \left(\log \left(\frac{p_2}{p_1} \right) + (1 + \alpha) \log \left(\frac{1 - p_1}{1 - p_2} \right) \right) . \quad (5.9)$$

10 Remarque L'expression (5.9) est décroissante en fonction de α .

Preuve. La séparation des variables dans (5.7) nous donne

$$\frac{1 + \alpha p}{p(1 - p)} dp = \varepsilon \alpha dt$$

autrement

$$\frac{dp}{p} + (1 + \alpha) \frac{dp}{1 - p} = \varepsilon \alpha dt ,$$

ce qui entraîne

$$d \log(p) - (1 + \alpha) d \log(1 - p) = \varepsilon \alpha dt ,$$

En intégrant, on obtient

$$\frac{p}{(1 - p)^{1 + \alpha}} = \frac{p_1}{(1 - p_1)^{1 + \alpha}} e^{\varepsilon \alpha t} .$$

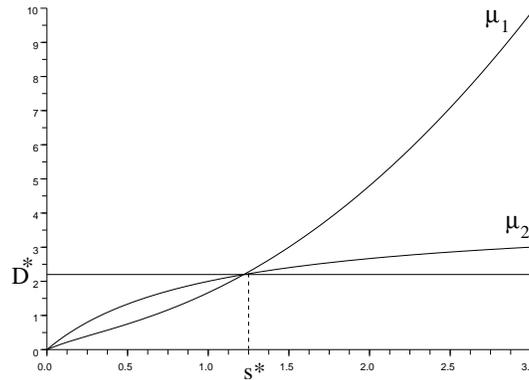
Le résultat en découle. ■

5.6 Simulation numérique

Afin de confirmer les résultats précédents, on considère, comme taux de croissances, les deux fonctions monotones suivantes :

$$\mu_1(s) = \frac{s(1 + s)}{\frac{1}{2} + s}, \quad \mu_2(s) = \frac{4s}{1 + s},$$

telles que leur graphes sont sur la figure 5.3.

FIG. 5.3 – Graphes des fonctions μ_1 et μ_2 .

Le deuxième point d'intersection, autre que 0, est déterminé numériquement et est donné par :

$$s^* \simeq 1.220, \quad D^* \simeq 2.198.$$

Les simulations sont faites pour une concentration d'alimentation $s^{in} = 3$ et une condition initiale $s(0) = 1$, $x_1(0) = 0.1$, $x_2(0) = 0.9$, pour différentes valeurs de ε .

Lorsque ε est positif, on sait d'après la proposition 10 que l'espèce 1 est la gagnante de la compétition. La question qui se pose maintenant est, peut-on estimer la durée pour que la concentration de cette espèce atteigne une proportion fixée de la biomasse totale.

Pour $\varepsilon = 10^{-2}$, la figure 5.4 montre l'évolution des concentrations du substrat et de biomasse totale. Comme on l'a montré théoriquement, ces concentrations convergent rapidement vers l'équilibre. Ceci peut être montré aussi par la fonction de Lyapunov donnée dans la proposition 11, où son évolution en fonction du temps est dessinée dans la figure 5.5 présentant un changement soudain de pente.

Nous décidons (arbitrairement) que le système devient proche de $\mathcal{S}(D)$ (qui est elle même proche de Σ_ε), lorsque $\frac{d}{dt}V > -2.5 \cdot 10^{-2}$. Ce critère donne numériquement les temps $t \geq t_1 \simeq 4$.

Sur la figure 5.6, on peut comparer l'évolution lente de la proportion p calculée dans la dynamique réduite (5.7) intégrée à partir du temps t_1 . Ainsi, la formule (5.9) donne une estimation du temps t_2 pour atteindre la proportion $\bar{p} = 0.4$:

$$t_2 = t_1 + T(p(t_1), \bar{p}) \simeq 50.2,$$

qui est tout à fait précis, comme on peut le vérifier sur la figure 5.6.

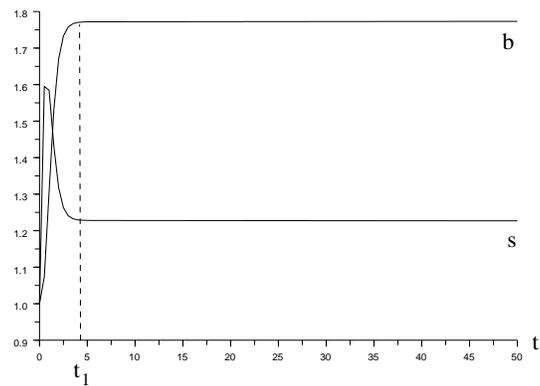


FIG. 5.4 – s et b en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-2}$.

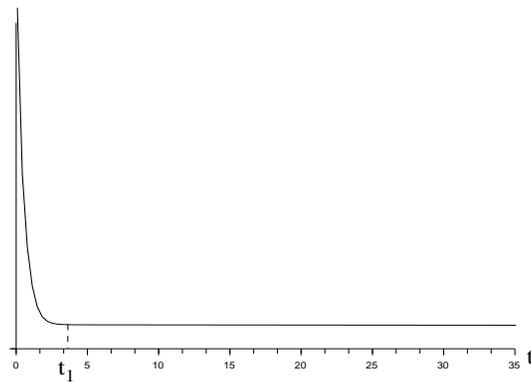


FIG. 5.5 – La fonction de Lyapunov V en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-2}$.

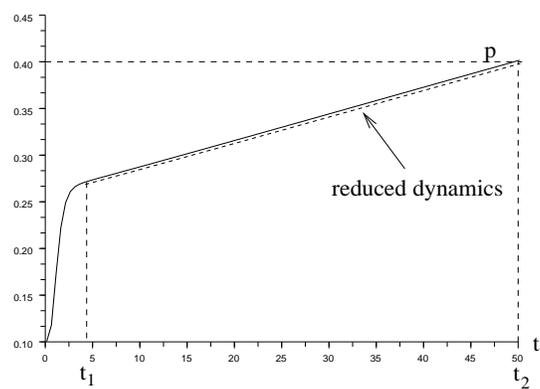


FIG. 5.6 – p en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-2}$.

Les simulations pour $\varepsilon = 10^{-1}$ donnent $t_1 \simeq 6$ et le calcul d'une estimation de t_2 pour $\bar{p} = 0.9$ par la formule (5.9) donne $t_2 \simeq 34.29$, qui très proche de la valeur réelle, $t_2 = 35$ (Figure 5.9).

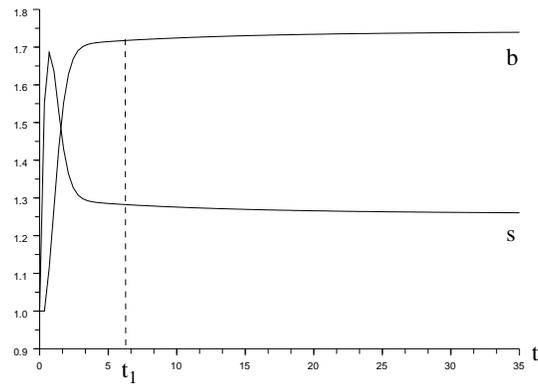


FIG. 5.7 – s et b en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-1}$.

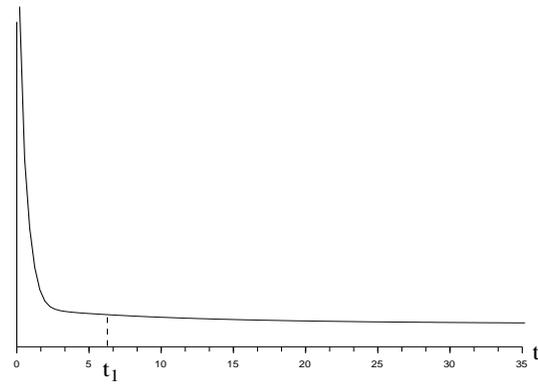


FIG. 5.8 – La fonction de Lyapunov V en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-1}$.

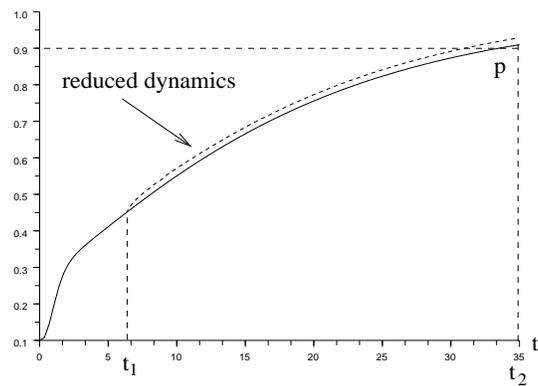


FIG. 5.9 – p en fonction du temps pour $\varepsilon = 10^{-1}$.