La relation
Ressource - Consommateur

V - La compétition

Claude Lobry,
Universitéde Nice et INRIA Modemic
Septembre 2015

Modèle de compétition de Volterra

$$\begin{cases} \dot{x_1} &= r_1 x_1 - \alpha_{11} x_1^2 - \alpha_{12} x_1 x_2 \\ \dot{x_2} &= r_2 x_2 - \alpha_{22} x_2^2 - \alpha_{21} x_1 x_2 \end{cases}$$

Pression de 1 sur 1 diminue la croissance de 1

Pression de 2 sur 1 diminue la croissance de 1

Pression de 1 sur 2 diminue la croissance de 2

Pression de 2 sur 2 diminue la croissance de 2

(seconde interprétation de la logistique)

Modèle de compétition de Volterra

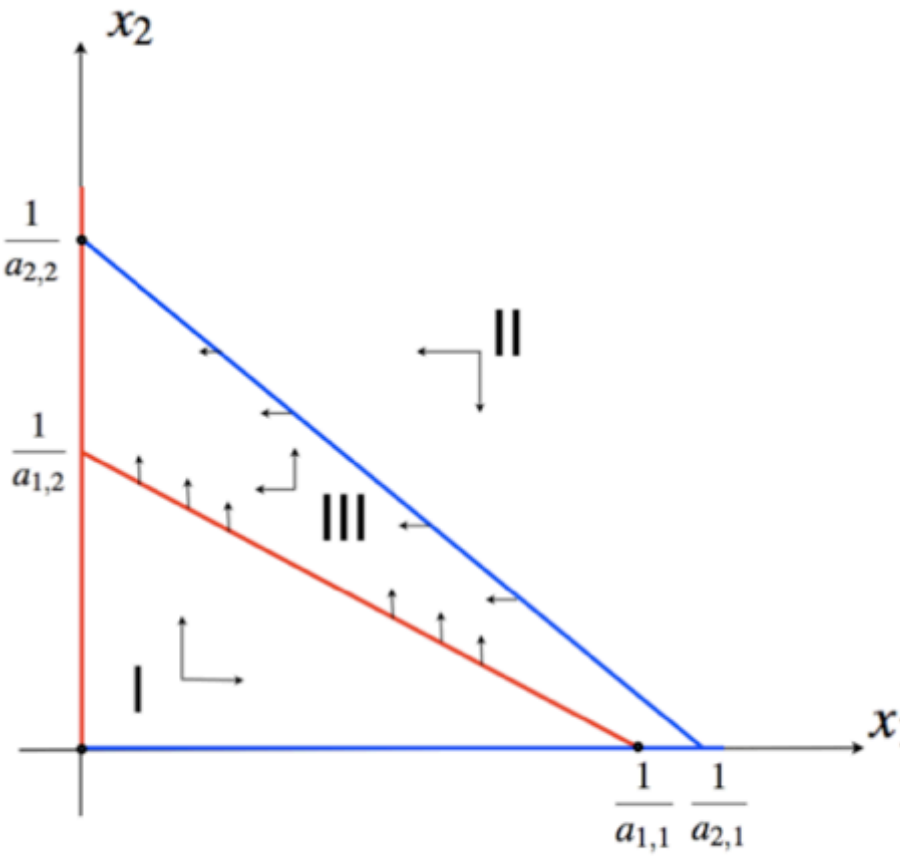
$$\begin{cases} \dot{x_1} &= r_1 x_1 - \alpha_{11} x_1^2 - \alpha_{12} x_1 x_2 \\ \dot{x_2} &= r_2 x_2 - \alpha_{22} x_2^2 - \alpha_{21} x_1 x_2 \end{cases}$$

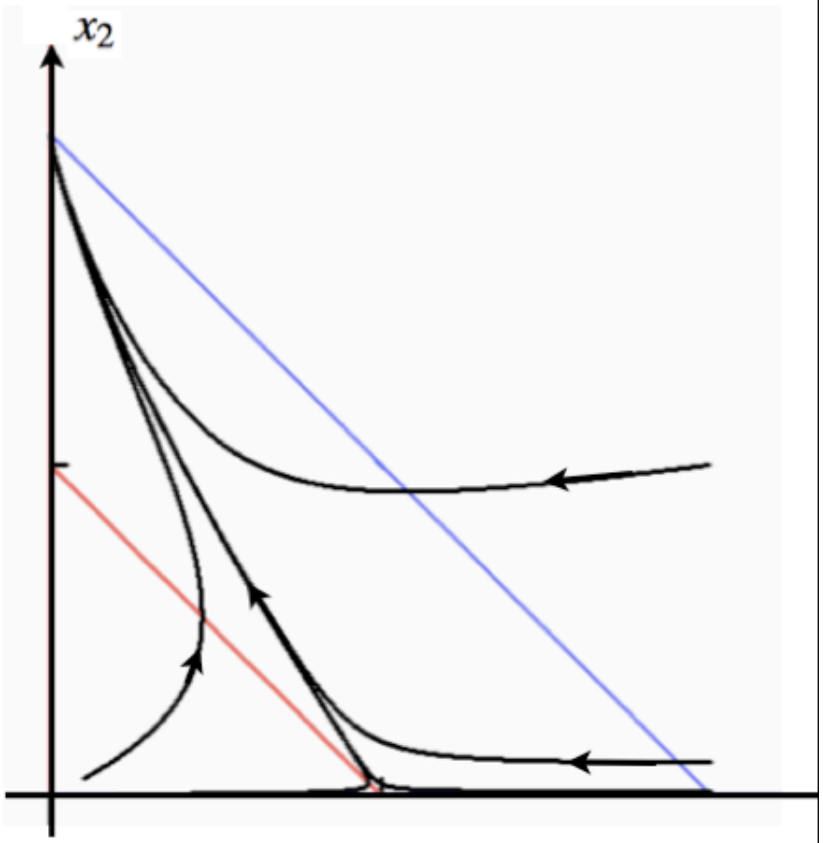
$$\Updownarrow$$

$$a_{ij} = \frac{\alpha_{ij}}{r_i}$$

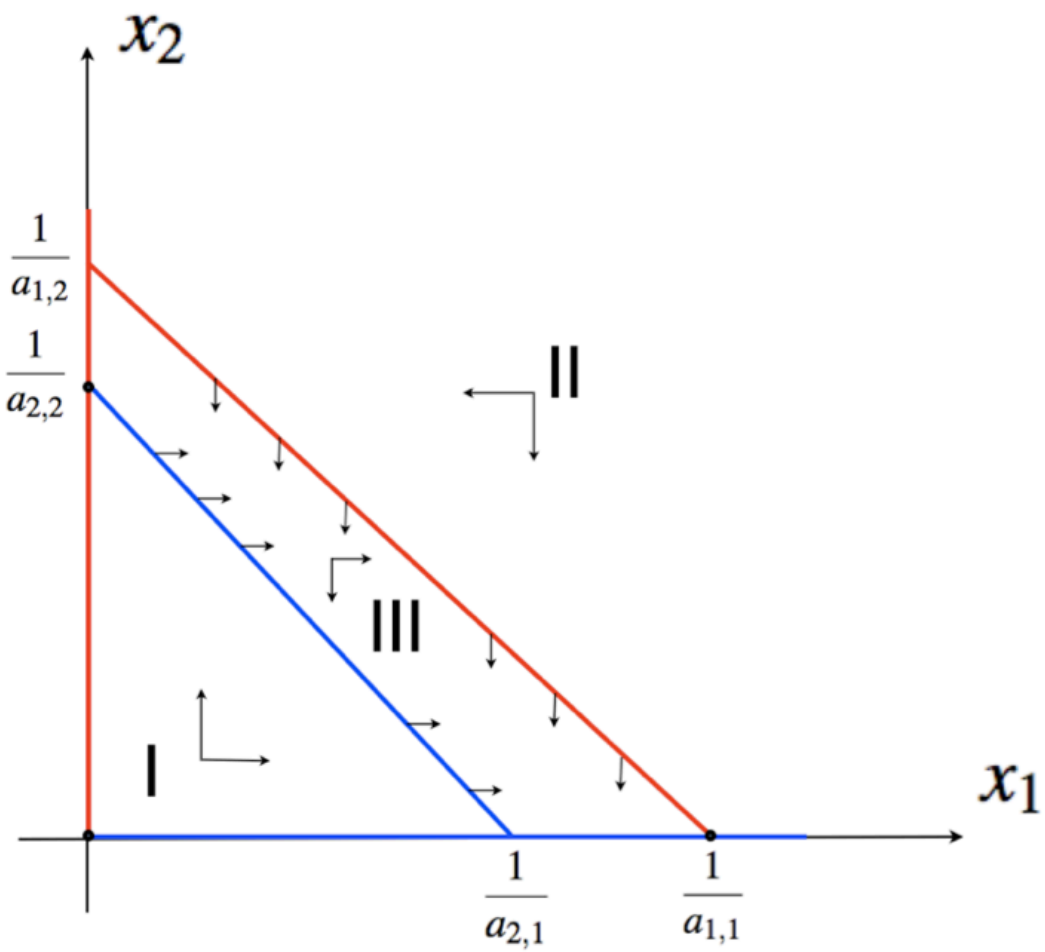
$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} &= r_1 \left(1 - a_{1,1} x_1 - a_{1,2} x_2\right) x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} &= r_2 \left(1 - a_{2,1} x_1 - a_{2,2} x_2\right) x_2 \end{cases}$$

Modèle de compétition de Volterra

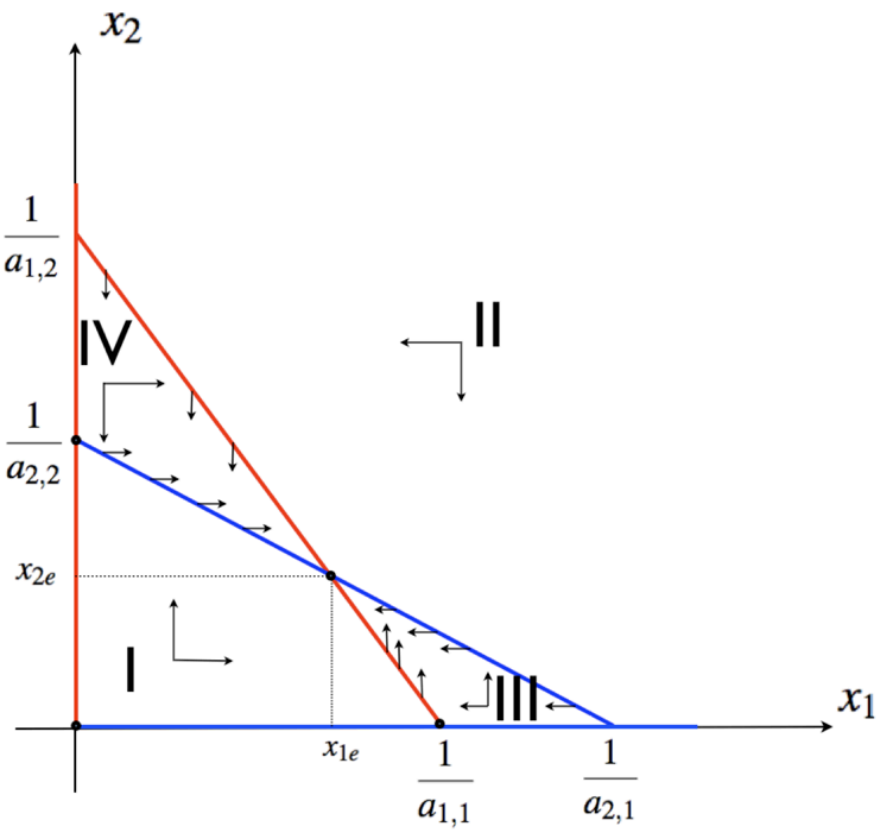


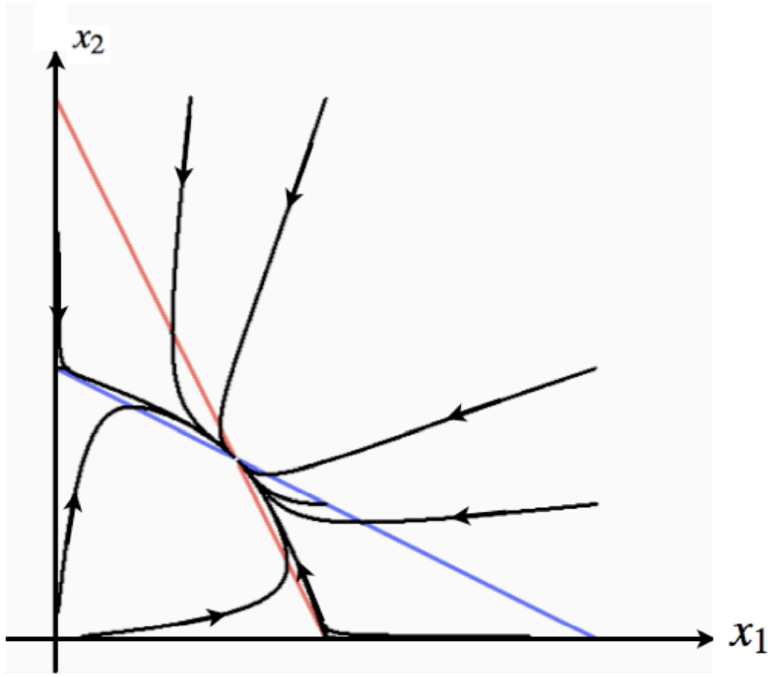


Modèle de compétition de Volterra

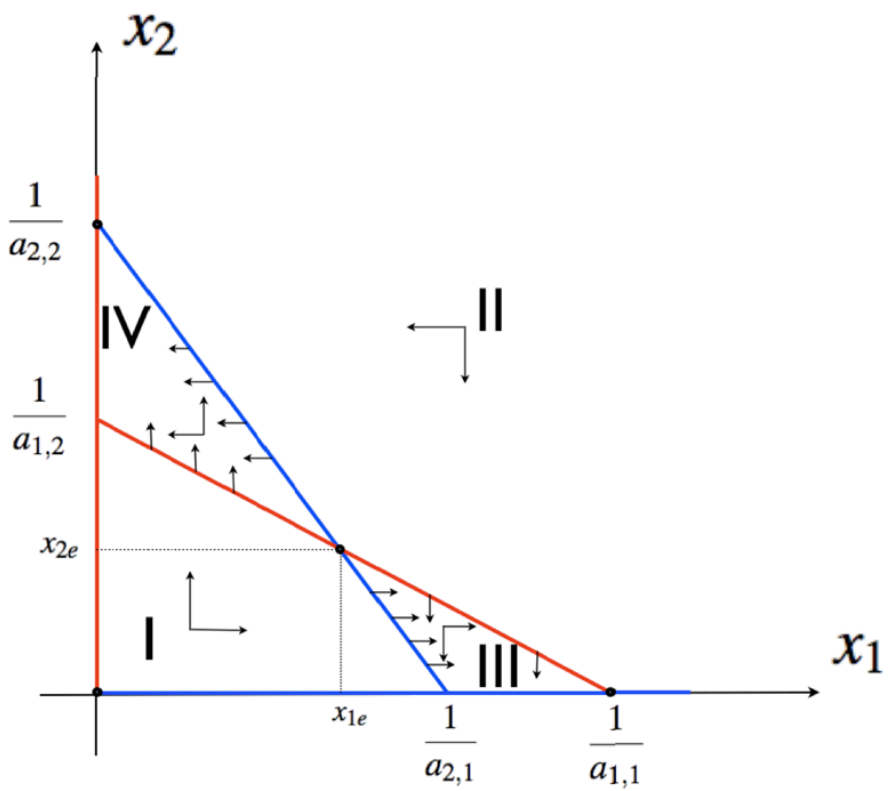


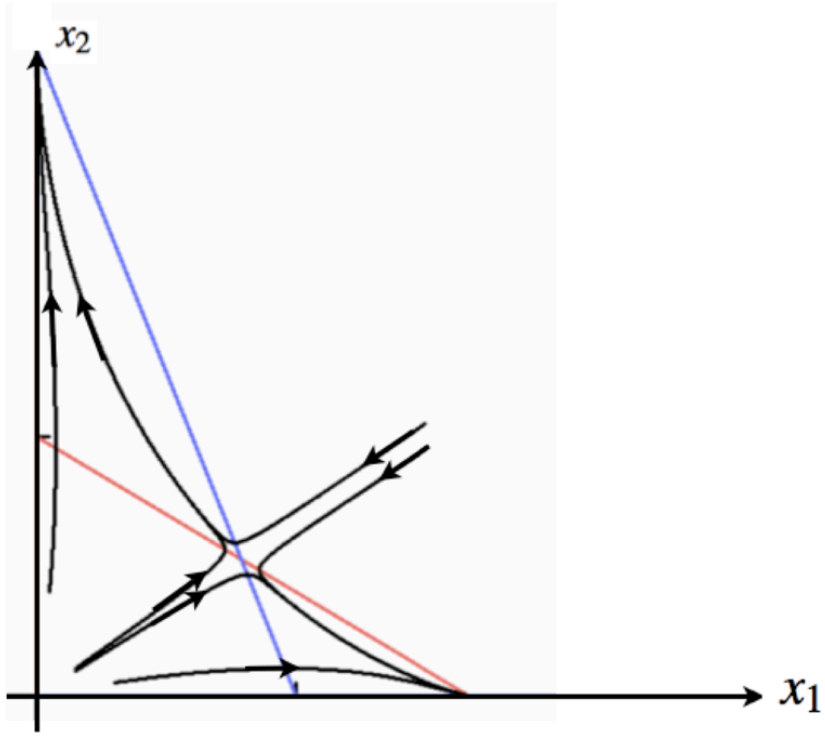
Modèle de compétition de Volterra





Modèle de compétition de Volterra

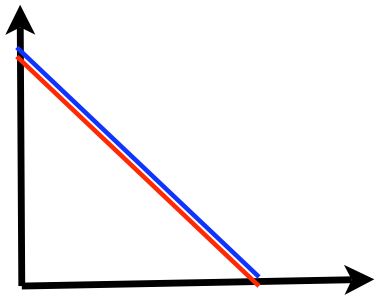


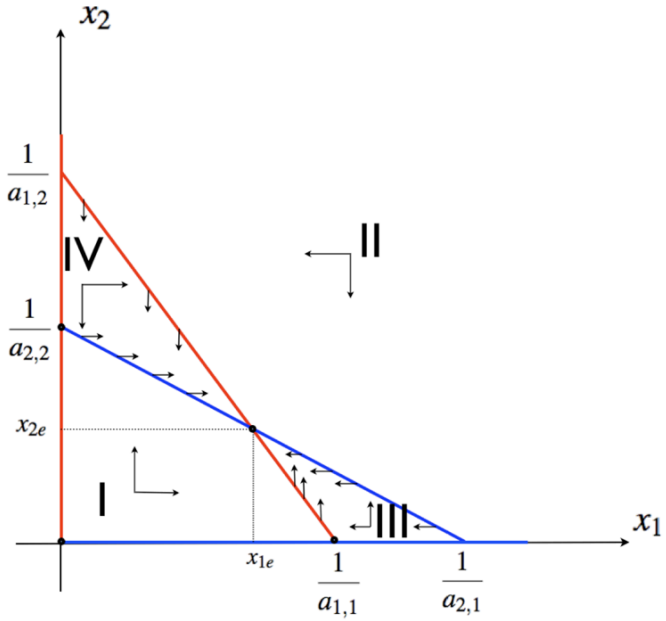


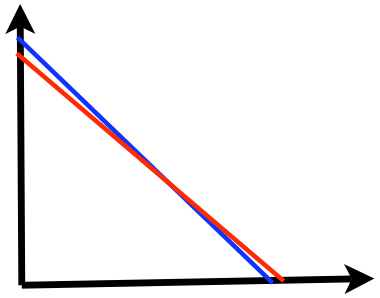
Modèle de compétition de Volterra

Et dynamique évolutive

$$\begin{cases} \dot{x_1} &= r_1 x_1 - \alpha_{11} x_1^2 - \alpha_{12} x_1 x_2 \\ \dot{x_2} &= r_2 x_2 - \alpha_{22} x_2^2 - \alpha_{21} x_1 x_2 \end{cases}$$







Une unique ressource pour tout le monde

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) - g(x,y) \cdot y \\ \dot{y} &= (g(x,y) - m) \cdot y \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) - \textstyle\sum_{i=1}^{n} g_i(x,y_i) \cdot y_i \\ \dot{y} &= (g_i(x,y_i) - m_i) \cdot y_i \end{aligned}$$

Très criticable

$$g(x,y) \Longrightarrow g_i(x, y_1, y_2, ..., y_n)$$

Sauf le cas ressource-dépendant

Modèle de compétition ressource-dépendant

Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad\qquad i = 1, 2, \ldots, n \end{cases}$$

$$(s_e, x_{1e}, \ldots, x_{ie}, \ldots, x_{ne})$$

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i[\mu_i(s_e) - d_i] x_{ie} = 0$$

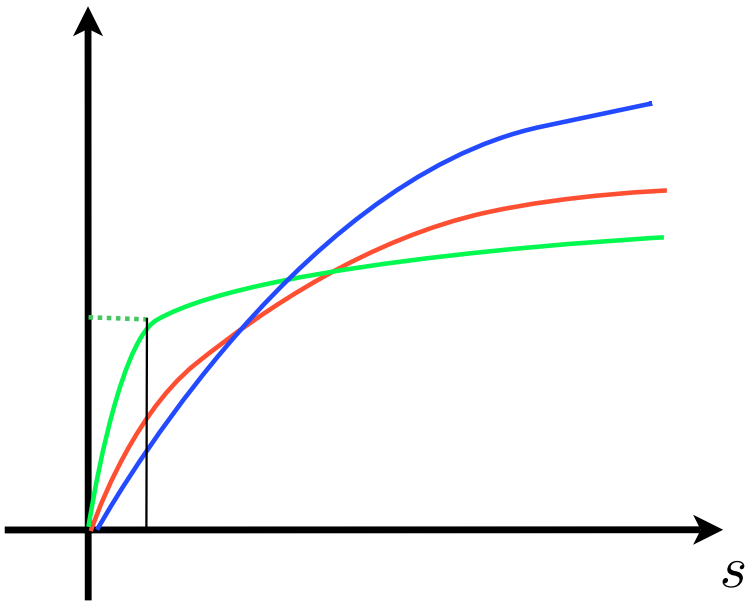
Modèle de compétition ressource-dépendant

Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad\qquad i = 1, 2, \ldots, n \end{cases}$$

$$(s_e, x_{1e}, \ldots, x_{ie}, \ldots, x_{ne})$$

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i[\mu_i(s_e) - d_i] x_{ie} = 0$$



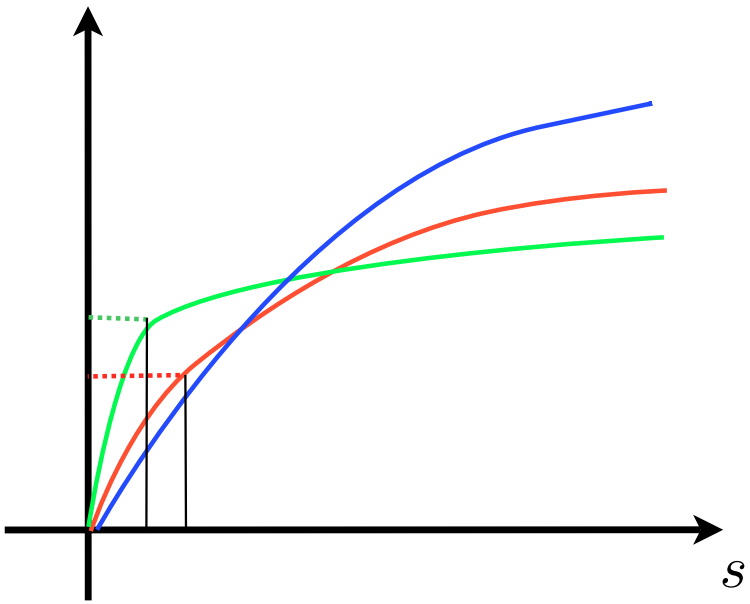
Modèle de compétition ressource-dépendant

Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad\qquad i = 1, 2, \ldots, n \end{cases}$$

$$(s_e, x_{1e}, \ldots, x_{ie}, \ldots, x_{ne})$$

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i[\mu_i(s_e) - d_i] x_{ie} = 0$$



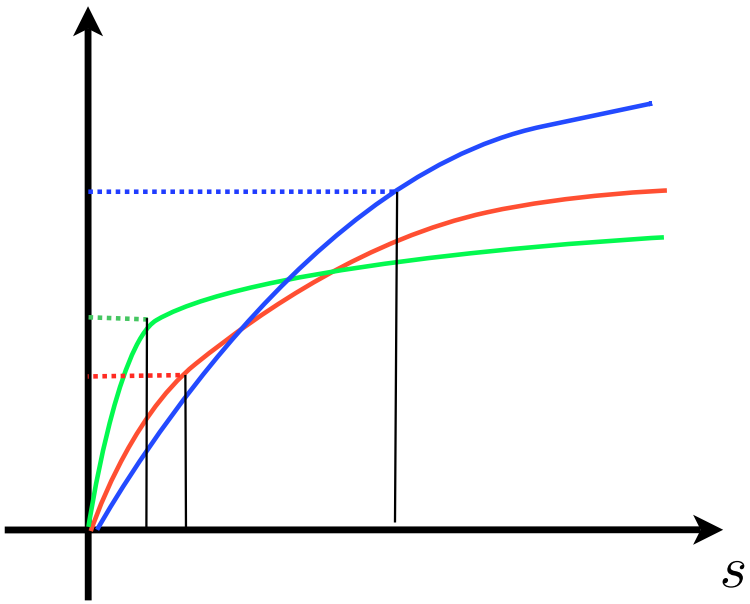
Modèle de compétition ressource-dépendant

Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad i = 1, 2, \ldots, n \end{cases}$$

$$(s_e, x_{1e}, \ldots, x_{ie}, \ldots, x_{ne})$$

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i[\mu_i(s_e) - d_i] x_{ie} = 0$$



Modèle de compétition ressource-dépendant

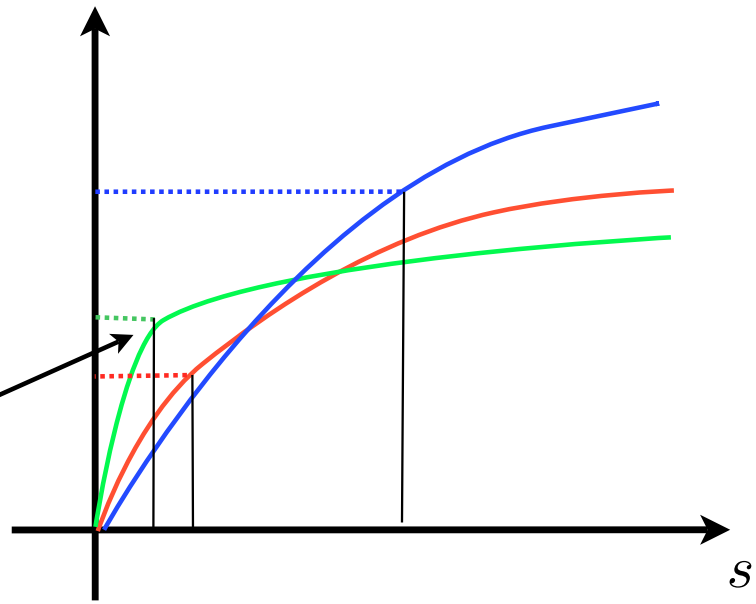
Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad i = 1, 2, \ldots, n \end{cases}$$

$$(s_e, x_{1e}, \ldots, x_{ie}, \ldots, x_{ne})$$

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i[\mu_i(s_e) - d_i] x_{ie} = 0$$

stable



Modèle de compétition ressource-dépendant

Théorème d'exclusion compétitive

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= c_i[\mu_i(s) - d_i] x_i \qquad\qquad i = 1, 2, ..., n \end{cases}$$

$$s = (s_1, s_2, ..., s_p)$$

$$\mu_i(s_1, s_2, ..., s_p) - d_i = 0$$

Possibilité de présence de p espèces

s

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

Competitive exclusion principle

From Wikipedia, the free encyclopedia

In ecology, the **competitive exclusion principle**,[1] sometimes referred to as **Gause's law of competitive exclusion** or just **Gause's law**,[2] is a proposition that states that two species competing for the same resource cannot coexist at constant population values, if other ecological factors remain constant. When one species has even the slightest advantage or edge over another then the one with the advantage will dominate in the long term. One of the two competitors will always overcome the other, leading to either the extinction of this competitor or an evolutionary or behavioral shift toward a different ecological niche. The principle has been paraphrased into the maxim "**complete competitors cannot coexist**".[1]

Contents [hide]

1 Experimental basis
2 Prediction
3 Paradoxical traits
4 Redefinition
5 See also
6 References
7 External links

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

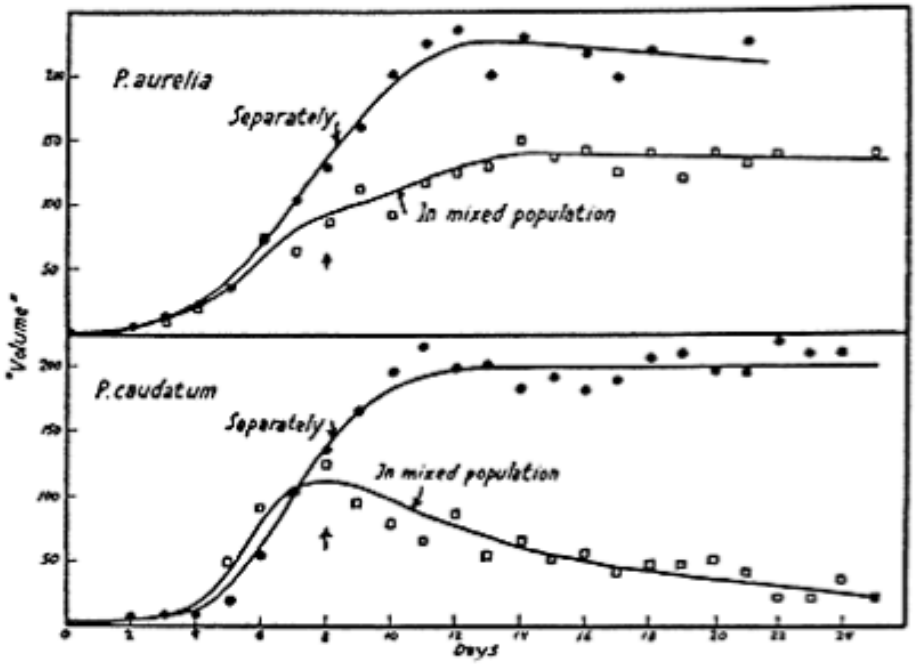


Fig. 22. The growth of the "volume" in *Paramecium caudatum* and *Paramecium aurelia* cultivated separately and in the mixed population on the medium of Osterhout. From Gause ('34d).

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

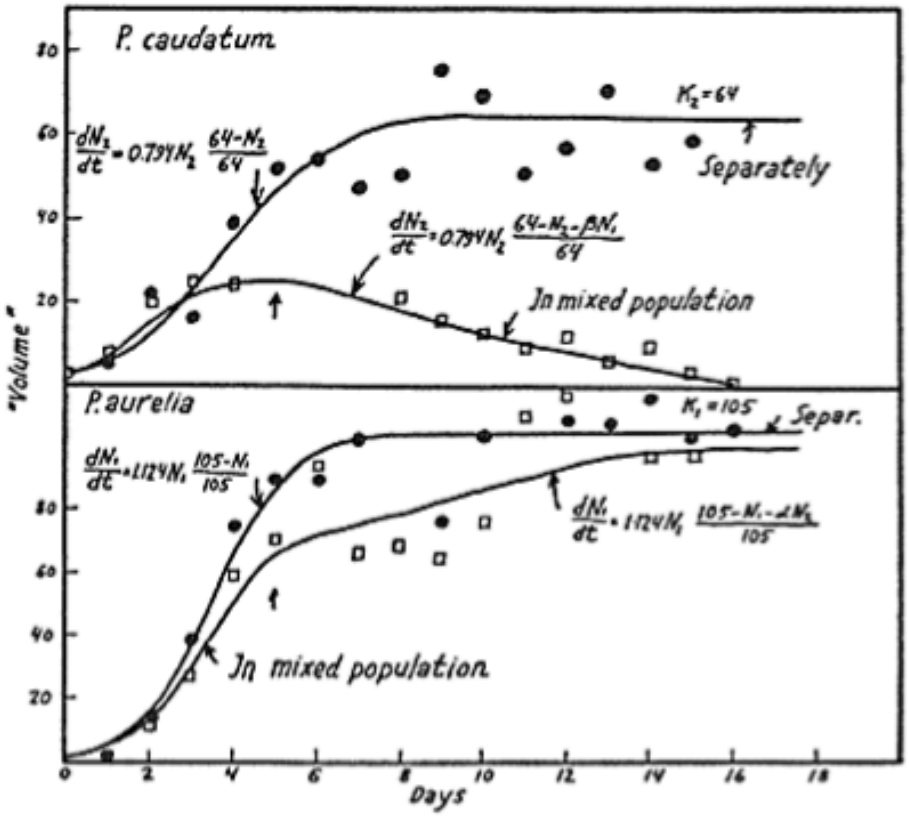


Fig. 24. The growth of the "volume" in *Paramecium caudatum* and *Paramecium aurelia* cultivated separately and in the mixed population on the buffered medium with the "half-loop" concentration of bacteria. From Gause ('34d).

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

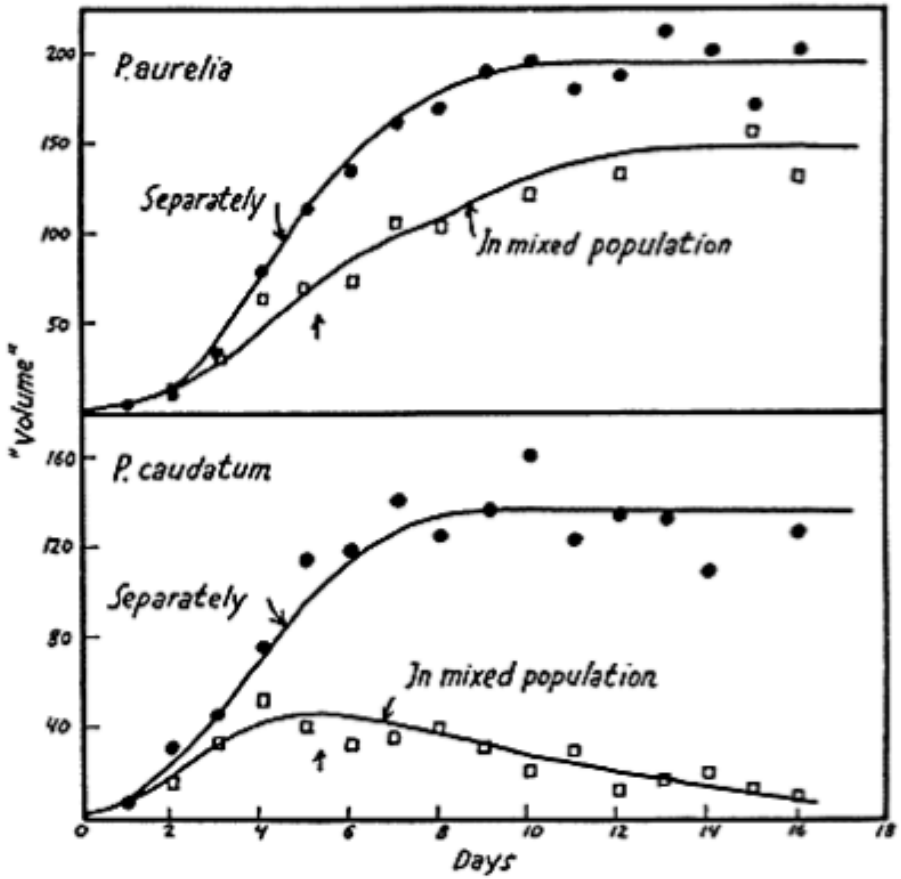


Fig. 25. The growth of the "volume" in *Paramecium caudatum* and *Paramecium aurelia* cultivated separately and in the mixed population on the buffered medium with the "one-loop" concentration of bacteria. From Gause ('34d).

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

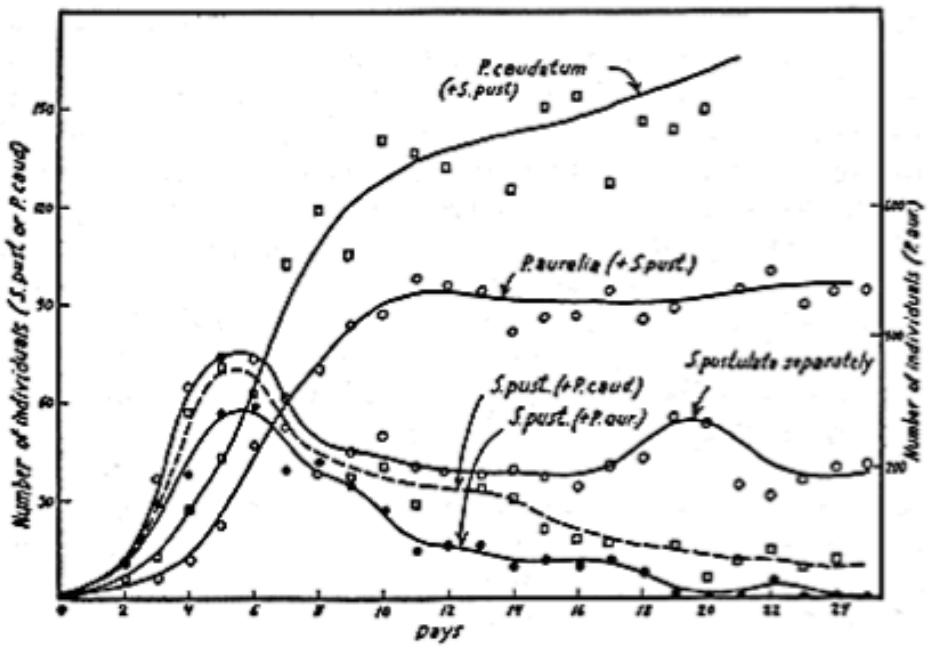


Fig. 26. The growth of the number of individuals of *Stylorzychia pustulata* cultivated separately, and in the mixed populations with *Paramecium caudatum* and *Paramecium aurelia* (on the medium of Osterhout).

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

the two species compete for the still unutilized resources of energy. In what proportion this energy will be distributed between the two species is determined by the system of Vito Volterra's differential equations of competition, but the coefficients of the struggle for existence in these equations change in the course of the growth of the population and are therefore more complicated than in the preceding chapter. *In the second period there is but a redistribution of the completely seized energy between the two species,* which is again controlled by the differential equations of competition. Owing to its advantages, mainly a greater value of the coefficient of multiplication, one of the species in a mixed population drives out the other entirely.

Modèle de compétition ressource-dépendant

Principe d'exclusion compétitive

The Competitive Exclusion Principle

Garrett Hardin

Science, New Series, Vol. 131, No. 3409 (Apr. 29, 1960), 1292-1297.

Stable URL:
http://links.jstor.org/sici?sici=0036-8075%2819600429%293%3A131%3A3409%3C1292%3ATCEP%3E2.0.CO%3B2-R

Science is currently published by American Association for the Advancement of Science.

Modèle de compétition ressource-dépendant

~~Principe d'exclusion compétitive~~

Il n'y a pas d'équilibre ou deux espèces co-existent

$$\not\Updownarrow$$

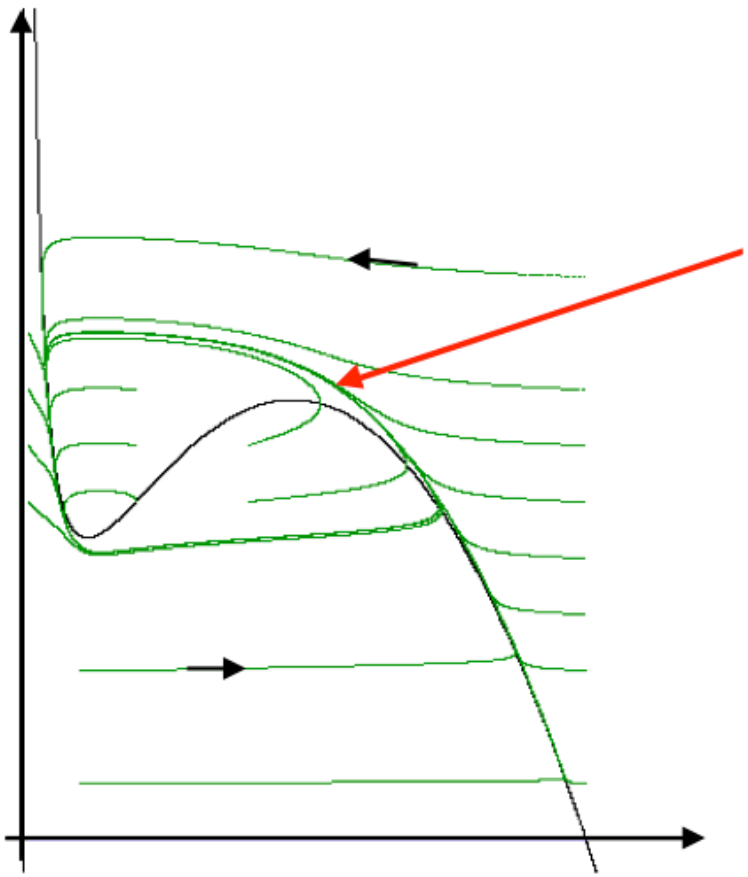
Exclusion d'une espèce

Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence dynamique : Koch, Armstrong-McGehee

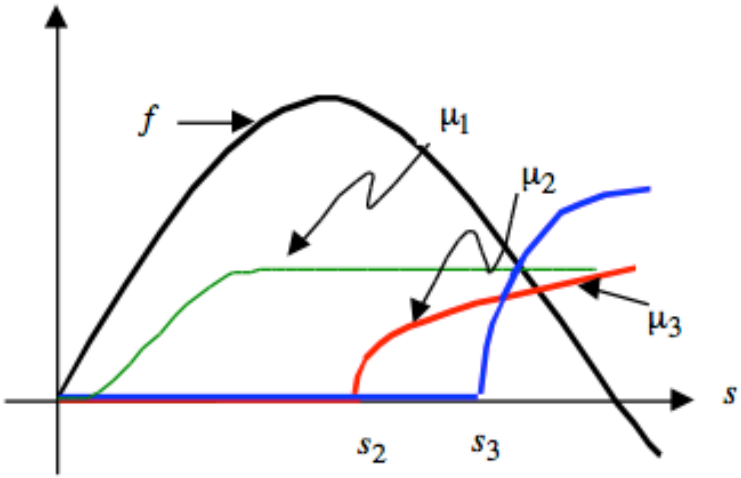
$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= 3s(1-s) - \dfrac{s^2}{0.01+s^2})x_1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} &= 0.1[\dfrac{s^2}{0.01+s^2})x_1 - 0.65]x_1 \end{cases}$$



Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence dynamique : Koch, Armstrong-McGehee

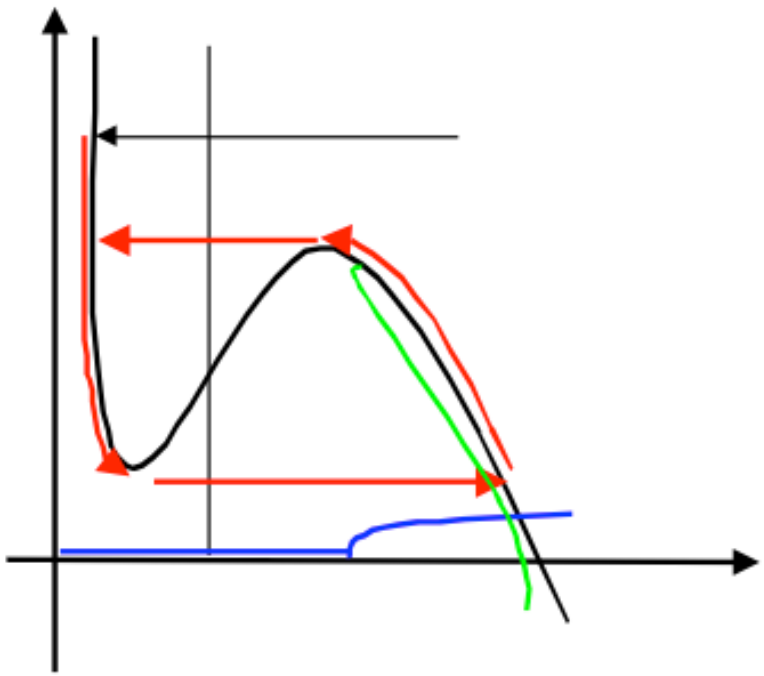


Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence dynamique : Koch, Armstrong-McGehee

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2 \\ \dfrac{dx_1}{dt} &= \epsilon_1[\mu_1(s) - d_1]x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} &= \epsilon_2\epsilon_1[\mu_2(s) - d_2]x_2 \end{cases}$$



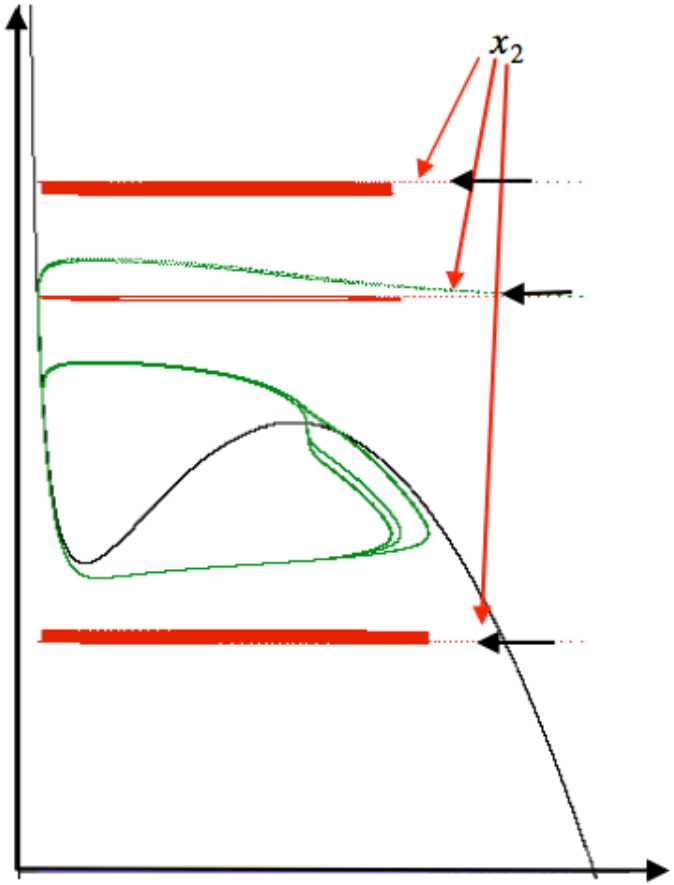
Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence dynamique : Koch, Armstrong-McGehee

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= 3s(1-s) - \dfrac{s^2}{0.01+s^2}x_1 - \mu_2 \\ \dfrac{dx_1}{dt} &= 0.1[\dfrac{s^2}{0.01+s^2} - 0.65]x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} &= 0.01[\mu_2(s) - 0.025]x_2 \end{cases}$$

$$\begin{cases} s < 0.5 \;\Rightarrow\; \mu_2(s) = 0 \\ s \geq 0.5 \;\Rightarrow\; \mu_2(s) = \dfrac{0.1(s-0.5)}{0.01+(s-0.5)} \end{cases}$$



Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence dynamique : Koch, Armstrong-McGehee

Persistance

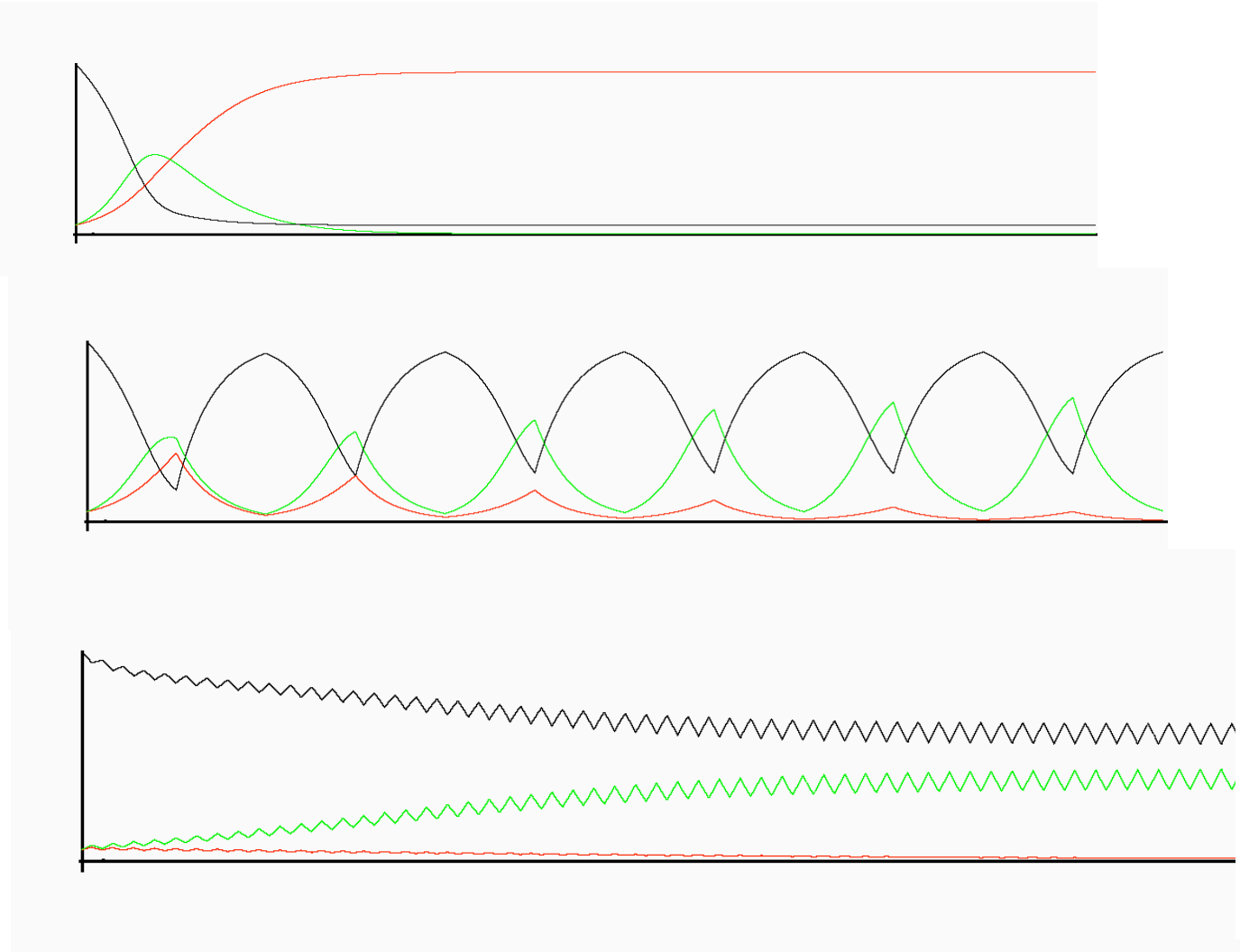
$$\liminf_{t \to +\infty} x_i(t) = a > 0$$

pour toutes les populations x_i

Modèle de compétition ressource-dépendant

Possibilités de coexistence

Coexistence en environnement variable



REPONSES FONCTIONNELLES DENSITÉ DÉPENDANTES :

Ratio dépendance

Un consommateur(Isocline du consommateur

Modèle

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= f(s) - \mu(s,x)x \\ \dfrac{dx}{dt} &= c[\mu(s,x) - d]x \end{cases}$$

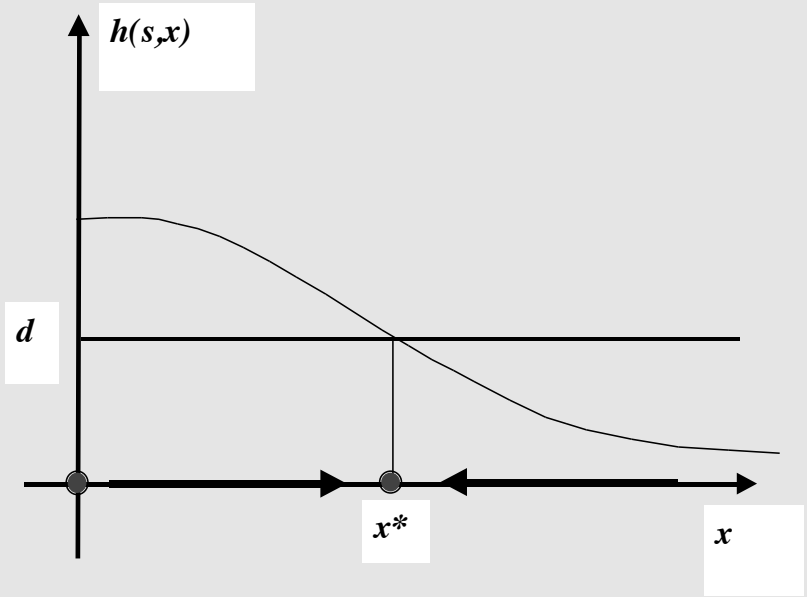
- $s \to \mu(s,x)$ croissante et nulle en $s = 0$
- $x \to \mu(s,x)$ décroissante et nulle en $x = \infty$

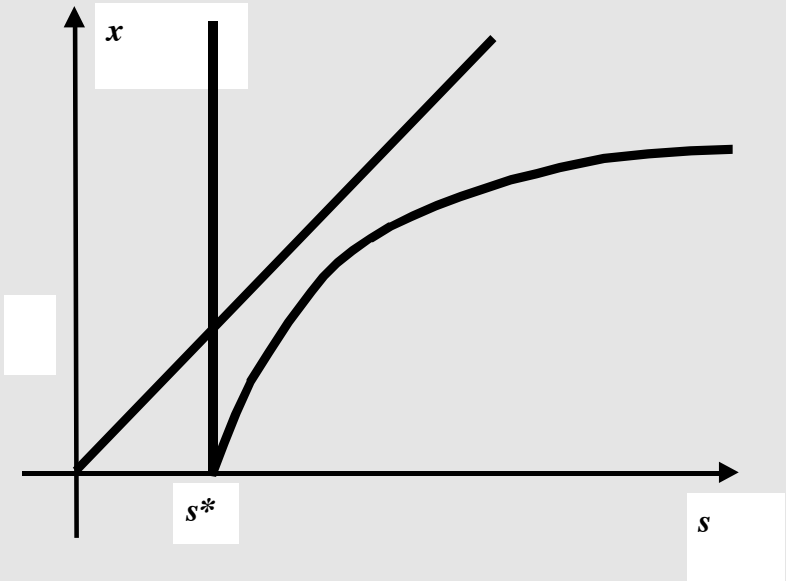
$$\mu(s,x) = \frac{\mu_{max} s}{\epsilon + kx + s}$$

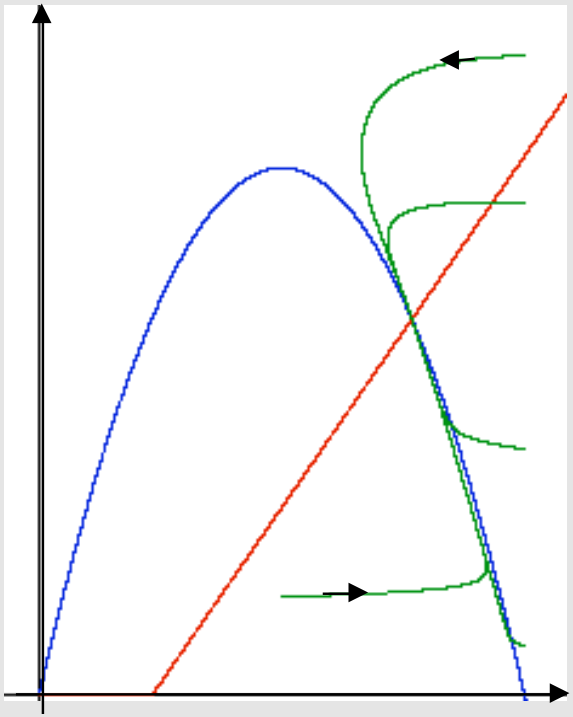
Pour $\epsilon = 0$ c'est le modèle de Comtois

Isocline du consommateur

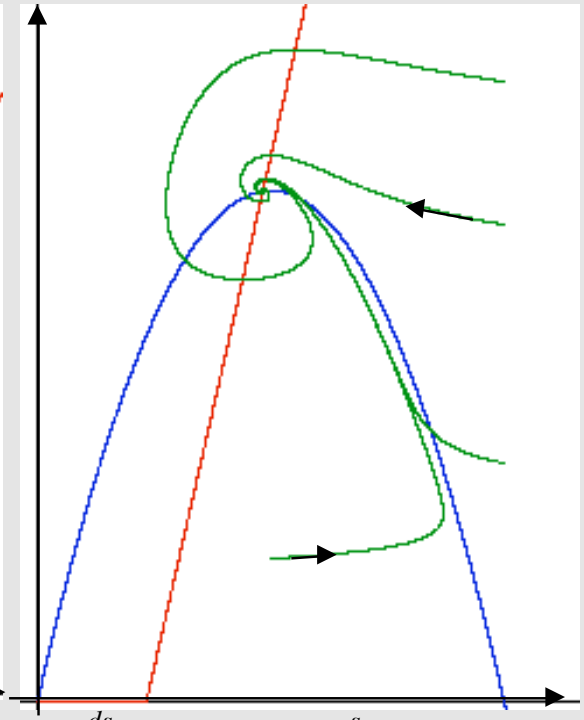
À s fixé : $\dfrac{dx}{dt} = c[\mu(s,x) - d]x$







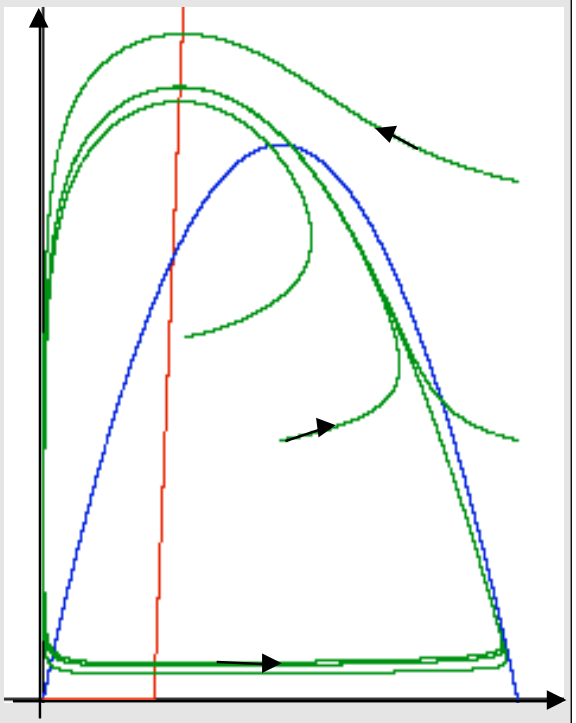
c = 3



$$\frac{ds}{dt} = 3s(1-s) - \frac{s}{0.1(1+cx)+s}x$$

c= 1

$$\frac{dx}{dt} = [\frac{s}{0.1(1+cx)+s} - 0.7]x$$



c=0.2

THÉORÈME DE PERSISTANCE

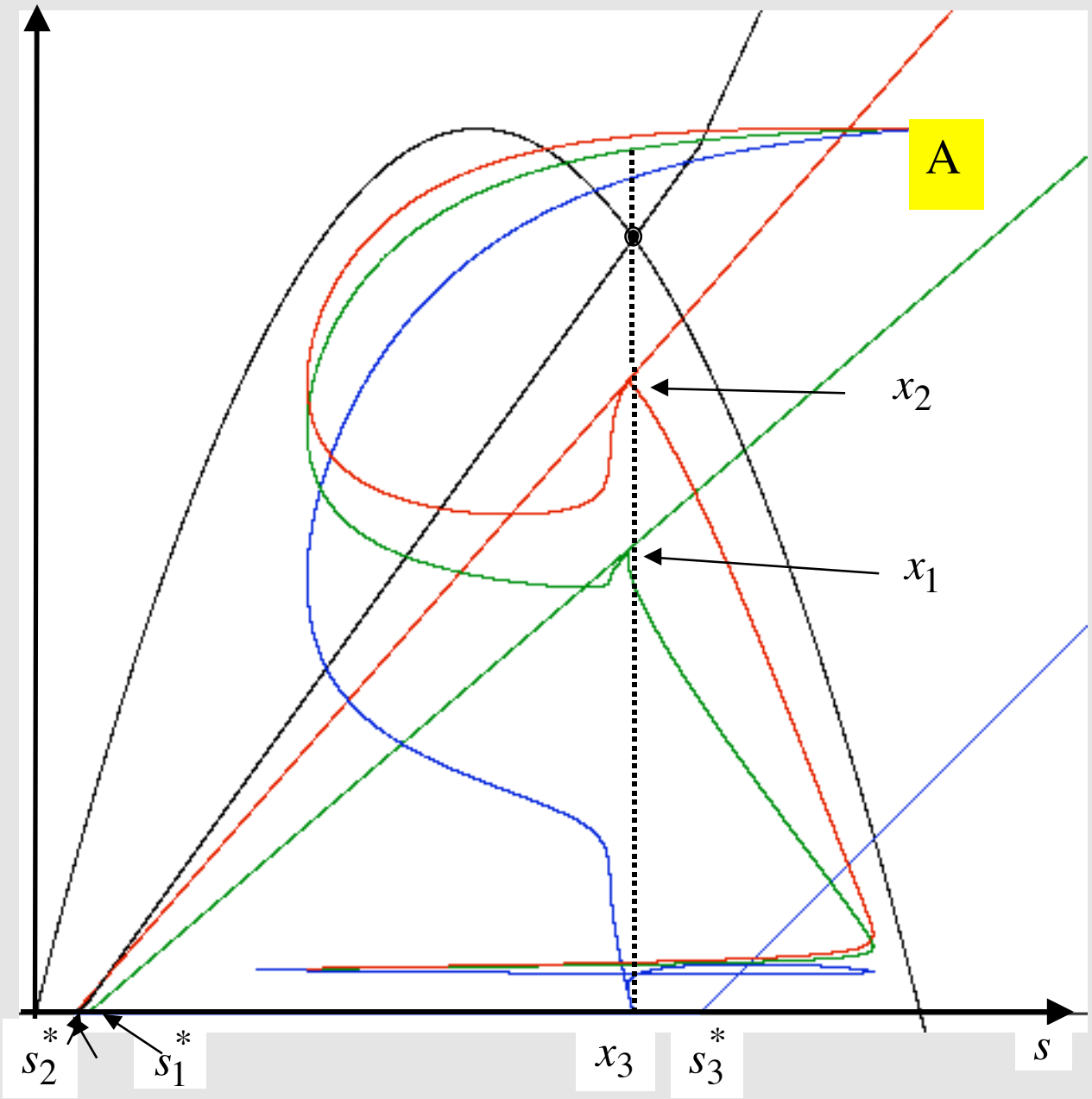
(2005 $\rightarrow$) :

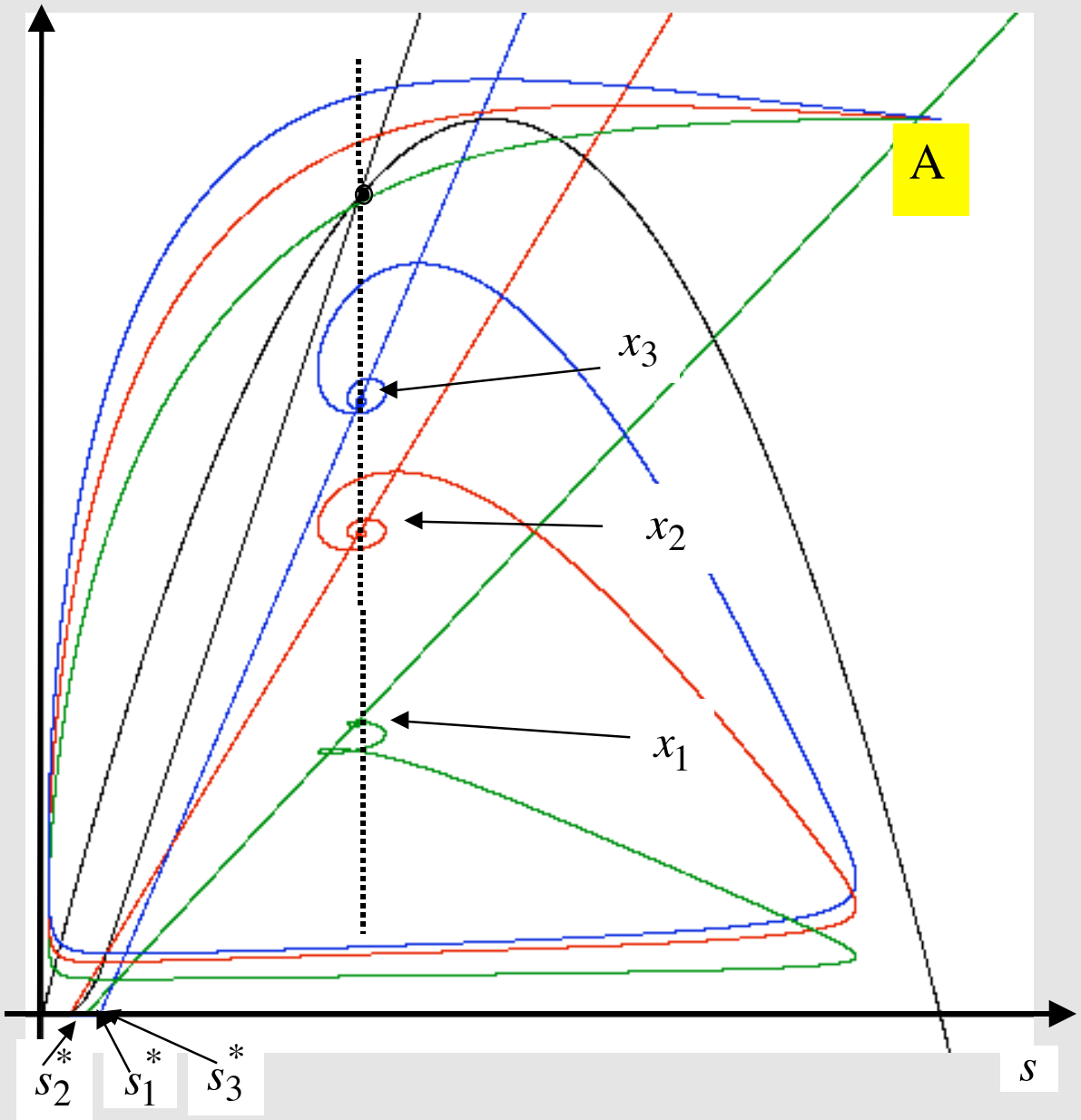
$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & f(s) - \sum_{i=1}^{N} \mu_i(s, x_i) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & [\mu_i(s, x_i) - d_i] x_i \qquad i = 1, 2, ..., N \end{cases}$$

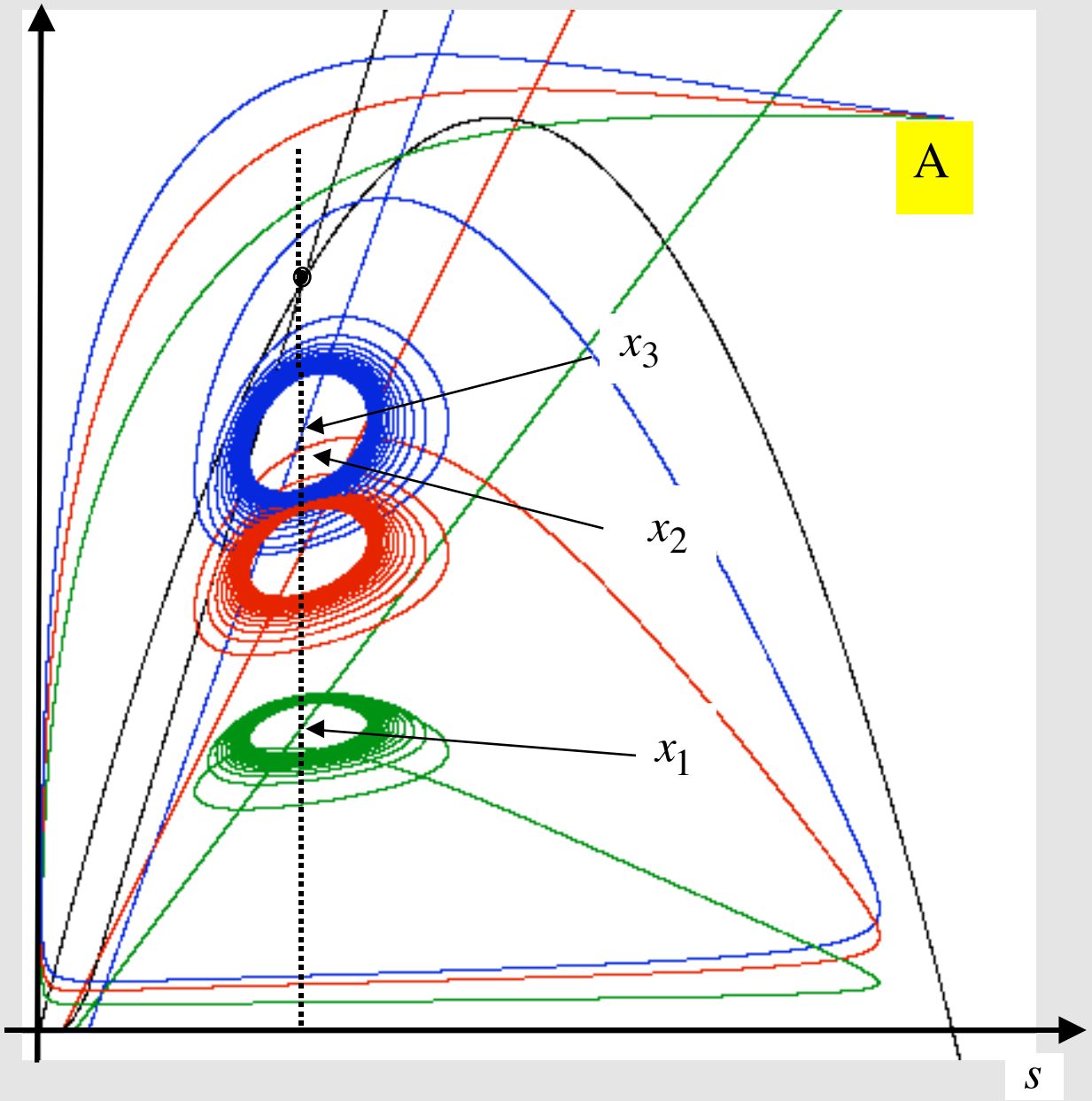
- Soient $s \rightarrow \psi_i(s)$ les caractéristiques à l'équilibre
- L'équation :

$$f(s) = \sum_{i=1}^{N} d_i \psi_i(s)$$

  possède 1 racine s^* différente de 0
- Si $f's) < 0$ l'équilibre est stable : toutes les espèces dont le seuil de croissance est supérieur à s^* persistent.
- Sinon il peut y avoir des solutions périodiques


A
x_2
x_1
s_2^*
s_1^*
x_3
s_3^*
s


A
x_3
x_2
x_1
s_2^*
s_1^*
s_3^*
s


A
x_3
x_2
x_1
s

Available online at www.sciencedirect.com
SCIENCE DIRECT®

C. R. Biologies 329 (2006) 63–70

COMPTES RENDUS BIOLOGIES

http://france.elsevier.com/direct/CRASS3/

Biomodélisation / Biological modelling

Sur un modèle densité-dépendant de compétition pour une ressource

Claude Lobry, Alain Rapaport *, Frédéric Mazenc

Projet MERE, INRA–INRIA, LASB ENSAM, 2, place Viala, 34060 Montpellier, France

Reçu le 10 juin 2005 ; accepté après révision le 15 novembre 2005

Disponible sur Internet le 20 décembre 2005

Présenté par Pierre Auger

$$J = \begin{bmatrix} f'(s_e) - \sum_{i=1}^{n} a_i & \cdots & b_i - d_i & \cdots & b_n - d_n \\ a_1 & -b_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & & & \\ a_i & 0 & -b_i & 0 & 0 \\ \vdots & & & \ddots & \\ a_n & 0 & \cdots & 0 & -b_n \end{bmatrix} \tag{A.4}$$

avec

$$a_i = \frac{\partial h_i}{\partial s}(s_e, x_{ie})x_{ie} \quad \text{et} \quad b_i = -\frac{\partial h_i}{\partial x_i}(s_e, x_{ie})x_{ie} \tag{A.5}$$

– soit $v_0 \neq 0$, et alors nous pouvons calculer v_i en fonction de v_0 et reporter dans (A.6), ce qui donne, après avoir fait passer une partie du premier membre dans le second :

$$\left(f'(s_e) - \sum_{i=1}^{n} a_i\right) v_0 = \lambda v_0 - \sum_{i=1}^{n} (b_i - d_i) \frac{a_i}{\lambda + b_i} v_0 \tag{A.8}$$

Nous pouvons simplifier par v_0, qui est en facteur et qui est non nul. Procédons maintenant par contradiction. Supposons alors que l'Éq. (A.9) ci-dessous en λ :

$$\left(f'(s_e) - \sum_{i=1}^{n} a_i\right) = \lambda - \sum_{i=1}^{n} (b_i - d_i) \frac{a_i}{\lambda + b_i} \tag{A.9}$$

possède une solution réelle ou complexe $\lambda = \alpha + \mathrm{i}\beta$, avec $\alpha \geqslant 0$. Notons $\mathrm{Re}[z]$ la partie réelle d'un nombre complexe z. Nous avons (puisque α a été supposé positif ou nul) :

$$\mathrm{Re}\left[(b_i - d_i) \frac{a_i}{\alpha + \mathrm{i}\beta + b_i}\right] = \frac{(b_i - d_i) a_i (\alpha + b_i)}{(\alpha + b_i)^2 + \beta^2} \leqslant a_i \tag{A.10}$$

Donc, nous pouvons conclure que :

$$\mathrm{Re}\left[\lambda - \sum_{i=1}^{n} (b_i - d_i) \frac{a_i}{\lambda + b_i}\right] \geqslant \alpha - \sum_{i=1}^{n} a_i \geqslant -\sum_{i=1}^{n} a_i \tag{A.11}$$

CRITIQUE du MODÈLE DE COMPÉTITION CDD (Croissance Densité Dépendante)

$$\begin{aligned} s' &= f(s) - h(s,x)x \\ x' &= (h(s,x) - d)x \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} s' &= f(s) - \sum_{i=1}^{N} h_i(s,x_i)x_i \\ x_i' &= (h_i(s,x_i) - d_i)x_i \end{aligned}$$

On devrait avoir :

$$\boxed{h_i(s, x_1, x_2, \ldots, x_i, \ldots, x_n)}$$

avec

$$\frac{\partial h_i}{\partial x_j}(s, x_1, x_2, \ldots, x_i, \ldots, x_n) < 0$$

Réponse (partielle) à la critique :

$$\text{Si} \quad \boxed{\frac{\partial h_i}{\partial x_j} \ll \frac{\partial h_i}{\partial x_i}} \qquad \text{c'est o.k.}$$

Ce qui a été dit reste vrai (propriété "robuste", stabilité structurelle)

Si l'interaction intra spécifique est plus forte que l'interaction inter-spécifique, il y a coexistence.

Ce qui est une propriété connue des modèles de competition de Volterra

[11] C. Lobry, F. Mazenc, and A. Rapaport. Persistence of ecological models of competition for a single resource. *C. R. Acad. Sci. Paris, Mathématiques*, 1340 :199–204, 2005. .pdf

[12] C. Lobry and J. Harmand. A new hypothesis to explain the coexistence

[13] C. Lobry, F. Mazenc, and A. Rapaport. Sur un modèle densité dépendant de compétition pour une seule resource. *C. R. Acad. Sci. Paris, Biologies*, 329 :63–70, 2006. .pdf

[18] F. Mazenc, C. Lobry, and A. Rapaport. Persistence in ratio-dependent models of consumer-resource dynamics. In *Electron.J.Diff.Eqns., Conference*, volume 15, pages 211–220, 2007. .pdf

[23] C. Lobry and F. Mazenc. Effect of persistence of intra-specific competition in competition models. *Electron.J. Diff. Eqns.*, 2007(125) :1–10, 2007. .pdf

[27] C. Lobry et T. Sari. La modélisation de la persistance en écologie. hal-00408165, 2009. .pdf

[31] T. Sari C. Lobry and K. Yadi. Coexistence of three predators competing for a single biotic resource. In *Advances in the Theory of Control, Signals and Systems with Physical Modeling*, volume 407, pages 309–322, 2011.