HAL
open science

La compétition dans le chémostat

Claude Lobry

To cite this version:

Claude Lobry. La compétition dans le chémostat. Benoit, Eric and Furter, Jean-Philippe. TVC 81 : Des Nombres et des Mondes, édition Herman, pp.119-187, 2013, 9782705683757. hal-00711218

HAL Id: hal-00711218

https://inria.hal.science/hal-00711218v1

Submitted on 22 Jun 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

La compétition dans le chémostat

Claude Lobry

Juillet 2011

Ce texte est soumis pour publication dans les actes du colloque "Des nombres et des Mondes" tenu à La Rochelle (27-29 Juin 2011) à l'occasion du départ à la retraite de G. Wallet.

Introduction

Le *chémostat* est un dispositif expérimental utilisé pour analyser la croissance de populations de micro-organismes. Son principe et sa modélisation mathématique seront rappelés en détail plus loin. Pour les besoins de cette introduction contentons nous de dire qu'il s'agit d'un réacteur (un récipient) traversé par un flux de liquide contenant le substrat nutritif nécessaire à la croissance des organismes. Lorsque le débit d du liquide qui traverse le réacteur est fixe, un grand classique de la théorie mathématique du chémostat affirme qu'une espèce va éliminer toutes les autres : c'est le "principe de l'exclusion compétitive". Cette prévision théorique est, dans une certaine mesure, corroborée expérimentalement mais est contredite par les écosystèmes naturels où des espèces, en nombre considérable, sont capables de coexister sur le long terme. Un des sujets de réflexion de l'écologie théorique est de comprendre les mécanismes qui permettent la coexistence. Ainsi les modèles mathématiques où plusieurs populations coexistent sont légion et, dans le cas du chémostat, il est connu que lorsque le débit d varie de façon périodique, il peut y avoir coexistence de deux espèces ou plus. Le présent article est une contribution à cette question dans le cas où le débit d est *lentement* variable. Précisons un peu.

En tant que dispositif expérimental pour étudier la croissance des micro-organismes le *chémostat* a été introduit simultanément en France par J. Monod [16] et aux U.S.A. par A. Nowick et L. Szilard [20] dans les années 1950. La première théorie mathématique de la croissance d'une espèce de bactéries dans le chémostat est due à C. Spicer [25]. A partir de cette date il y a de très nombreux articles relatifs à la compétition de plusieurs espèces. Le théorème d'exclusion compétitive est éta-

bli parallèlement à de nombreux articles qui montrent au contraire la coexistence (évidemment lorsque les conditions du théorèmes d'exclusion sont violées). On trouvera dans le livre de H. Smith et P. Waltman [24] toutes les informations et références concernant ce sujet.

Le modèle le plus classique pour la croissance de N populations d'espèces différentes est :

$$\left\{\begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s)-d)x_i \quad i=1,2,..,N \end{array}\right. \tag{1}$$

Les variables $s(t)$ et $x_i(t)$ sont respectivement les concentrations à l'instant t de la ressource et la concentration des différentes populations de micro-organismes. Le taux de croissance de l'espèce i en présence d'une concentration s est :

$$\mu_i(s)$$

où les fonctions μ_i sont de "type Monod", c'est à dire définies pour s positif, continues, nulles en 0, croissantes et bornées. Enfin, d est le débit entrant et sortant (on travaille à volume constant) dans le réacteur.

Génériquement, lorsque d est traité comme un paramètre fixe, chaque espèce i gagne la compétition lorsque d appartient à un intervalle ouvert θ_i ; les extrémités des θ_i sont donc des valeurs de bifurcation de (1). Si maintenant d varie lentement, soit $d = d(\varepsilon t)$, nous sommes en présence de "bifurcations dynamiques" où le phénomène de "retard à la bifurcation" (nous expliquerons de quoi il retourne) peut se produire. Dans notre cas il est présent et explique en partie comment les espèces peuvent coexister.

En partie seulement. En effet, dans le modèle (1) il peut arriver, lorsque d varie, que la taille $x_i(t)$ d'une population, avant de croître à nouveau, diminue jusqu'à des valeurs si petites que le nombre réel $x_i(t)$ ne représente plus un grand nombre d'individus ce qui est une condition nécessaire pour que l'approximation d'une quantité discrète (le nombre) par une quantité continue ait du sens. Cette question est connue en dynamique des populations sous le nom de "atto-fox problem" et a été soulevée par D. Molisson en 1991 ([15]) à propos d'un article de J.D. Murray et *alii*. Dans [17] Murray et ses collègues présentent un modèle de diffusion de la rage en Grande Bretagne où la populations des renards infectés décroît jusqu'à des valeurs très basses pour croître à nouveau dans des vagues récurrentes d'infection, ce que Molisson critique ainsi :

> As to the second wave, close inspection shows that the explanation lies, not much in the determinism of the model, as in its modelling of the population as continuous rather than discrete and its associated inability to let the population variables reach the value zero. Thus the density of infected at the place of origin of the epidemic never becomes zero, it only declines to a minimum of around one atto-fox (10^{-18} of a fox, Hugues 1960) per square kilometer. The model then allows this atto-fox to start the second wave as soon as the susceptible population has regrown sufficiently.

Cette critique est évidemment très pertinente et c'est exactement ce qui va se produire dans notre modèle (1). Il y a plusieurs façons de combattre l'irréalisme de ce modèle. Une première possibilité consiste à changer de modèle chaque fois qu'une des variables x_i passe en dessous d'un certain seuil α_i. On peut choisir alors l'hypothèse (classique en écologie) d'un "effet refuge" qui prévient la disparition où l'hypothèse opposée qui, au contraire suppose qu'en dessous du seuil α_i la populations disparait irrémédiablement. Nous avons exploré cette voie avec T. Sari dans [13] et il y sera fait allusion dans le présent texte.

Une autre façon d'introduire plus de réalisme dans (1) est de supposer que, à travers des mutations, les espèces "communiquent" entre elles. C'est celle qui est choisie ici et à laquelle l'essentiel de l'article est consacré. Précisément je considère le système différentiel :

$$\left\{\begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s)-d)x_i+\sigma\displaystyle\sum_{j=1}^{N}a_{i,j}\mu_j(s)x_j \quad i=1,2,..,N \end{array}\right.$$

Lorsque $\sigma = 0$ on reconnait le modèle (1). Lorsque σ n'est pas nul le terme :

$$\sigma\sum_{j=1}^{N}a_{i,j}\mu_j(s)x_j$$

peut s'interpréter comme des *mutations* qui font passer d'une espèce à une autre. Nous observerons alors des résultats de simulation *a priori* surprenants qui trouveront leur explication dans le phénomène de "retard à la bifurcation".

Enfin rappelons que la voie la plus réaliste pour rendre compte de populations ayant un petit nombre d'individus est de se tourner résolument vers des modèles probabilistes (processus de naissance et de mort). Cette voie ne sera pas poursuivie

ici mais signalons qu'elle aussi réserve des surprises ([4]).

L'esprit sera très "Analyse Non Standard " en ce sens que N pourra être "infiniment grand", σ "infiniment petit" et ε dans $d(\varepsilon t)$ sera "infiniment petit". Mais, comme je ne ferai pas de démonstrations formelles et que j'essayerai le plus souvent d'emporter la conviction ou à éveiller la curiosité à l'aide de simulations numériques, on peut aussi dire qu'il s'agit d'un exposé essentiellement euristique où la connaissance des techniques de l'A.N.S. n'est pas nécessaire.

Aborder le cas N infiniment grand du point de vue de l'analyse classique reviendrait à étudier un modèle où les taux de croissance dépendent d'un "trait" continu a :

$$\mu = \mu(s,a)$$

et à étudier un système du genre :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{\partial s}{\partial t}(t) & = & d(S_{in} - s(t)) - \displaystyle\int \mu(s,\theta)x(t,\theta)d\theta \\ \dfrac{dx}{dt}(t,a) & = & (\mu(s,a) - d)x(t,a) + \sigma \displaystyle\int A(a,\theta)\mu(s,\theta)x(t,\theta)d\theta \end{array} \right.$$

Ce type de modèle fait l'objet de nombreuses études (on peut citer par exemple [21]). C'est pourquoi le lien entre ce que dit le système "discret" de N équations différentielles lorsque N est infiniment grand (au sens formel de l'A.N.S.) et ce que dit le modèle continu ci-dessus mériterait d'être fait mais ne le sera pas ici.

Dans un assez long premier chapitre j'explicite dans le détail les interprétations biologiques du système différentiel considéré mais je dois insister sur le fait qu'il ne s'agit en aucun cas d'une *théorie* de la compétition évolutive de micro-organismes. En effet, aussi sommaire et spéculative qu'elle soit, une *théorie mathématisée* se doit de mettre en relation des résultats mathématiques avec des *faits* avérés, ce qui ne sera pas le cas en dehors de quelques généralités. Les considérations biologiques exposées ne sont là que pour motiver les questions mathématiques que je pose, questions qui sans ces motivations pourraient sembler assez artificielles. Enfin, la théorie du "retard à la bifurcation" qui joue un rôle central dans cette étude, sera expliquée avec quelques détails et accompagnée d'une courte note bibliographique.

Mon plan est le suivant.

- Au paragraphe 1 je détaille la problématique qui m'intéresse en rappelant des résultats très classiques sur la compétition en chémostat qu'on trouvera par exemple dans le grand classique sur la question qu'est [24]. Je donne

les informations relatives au “retard à la bifurcation”. Ces rappels faits je présente quelques observations surprenantes qu’on peut faire sur des simulations dans le cas de compétition d’un petit et d’un grand nombre d’espèces.
- Le paragraphe 2, consacré en détail au cas à 2 et 3 espèces, est une préparation au cas avec un grand nombre d’espèces. On comprend le rôle du retard à la bifurcation dans l’explication de l’extinction des espèces et des calculs très simples permettent de prédire le résultat des simulations.
- Le paragraphe 3 considère un grand nombre d’espèces avec un effet refuge. Ce cas, est biologiquement parlant assez discutable mais a le grand mérite d’être plus facile à comprendre et ainsi prépare le ...
- ... paragraphe 4 où les mutations sont enfin traitées.

Remerciements

Je suis redevable à beaucoup de monde. En premier lieu c’est grâce à G. Wallet que la rédaction de ce travail a été menée à son terme. Il me fallait en terminer la rédaction pour qu’il figure dans les actes du colloque dit “à l’occasion de son départ à la retraite” pour respecter le souhait de Guy qui ne voulait pas que ce colloque fût “en son honneur” !

Mais ma dette envers lui est bien plus profonde que cette opportunité. En effet, au delà de notre brève collaboration sur le retard à la bifurcation, il a été, comme j’aime le dire, “mon professeur de philosophie”. C’est lui qui m’a aidé comprendre ce qu’est le formalisme et son rôle dans le développement des mathématiques. Ce sont là des choses qui n’ont pas donné lieu à des publications dans des revues-internationales-avec-comité-de-lecture :-) ni, malheureusement, laissé des traces écrites. En revanche il reste des traces écrites d’une controverse qu’il eut avec Jacques Harthong sur le thème de l’*objectivité mathématique*. Ces traces on les trouvera sur le site de Jacques (http ://moire4.u-strasbg.fr/Jacques.htm) tant qu’il sera maintenu par ses collègues de Strasbourg et sur celui de Guy quand la retraite aidant, ce dernier trouvera le temps de le “reconstruire” :-). En attendant on peut lire sa conférence aux journées de l’APMEP de La Rochelle de 2008 : (http ://www.apmep.asso.fr/Conferences,2586). Donc un grand merci Guy et nous attendons encore beaucoup de beaux textes de toi.

Depuis un peu plus de dix ans maintenant j’ai le plaisir de travailler à Montpellier dans une petite équipe (EPI Inra-Inria dans le jargon administratif) avec quatre amis : Fabien Campillo, Jérôme Harmand, Alain Rapaport et Tewfik Sari.
- Fabien Campillo est mon professeur de probabilités. C’est lui qui a porté à

ma connaissance l'article de Gillespie dont il sera question. C'est sous sa pression que je me décide, timidement dans ce papier, un peu plus sérieusement dans d'autres, à randomiser le monde des bactéries.
– Jérôme Harmand et Alain Rapaport savent tout sur le chémostat. Tout ce qui a été publié à son sujet et comment ça marche pratiquement, que ce soit dans les laboratoires ou les stations d'épuration. Ce sont mes professeurs en ingéniérie des bioprocédés.
– C'est Tewfik Sari qui m'a fait connaitre *l'atto-fox problem* à travers l'article de Molisson [15] et c'est avec lui que nous avons commencé à travailler sur cette problématique de la pertinence des modèles E.D.O. en dynamique des populations, il y a quelques années maintenant. En particulier mon paragraphe 2 est une version simplifiée d'un travail en cours dont il est le maître d'oeuvre. Mais notre collaboration ne s'arrête pas là et depuis de nombreuses années nous conservons notre enthousiasme pour l'usage de l'ANS "à la Reeb" dans la théorie des E.D.O.

l'ANR ANAR m'accueille régulièrement dans ses réunions à La Rochelle. Merci à elle ainsi qu'à l'ANR DISCO qui finance une partie de mes déplacements.

Last but not the least, merci enfin à Eric Benoit et Jean-Philippe Furter d'avoir saisi l'occasion du départ à la retraite de Guy pour organiser ces très belles journées et en éditer les actes ce qui, nous le savons tous, n'est pas une mince affaire. A ce sujet un autre très grand merci à Ludovic Mailleret qui a lu une première version de mon texte. Sa lecture critique et constructive a permi de l'améliorer considérablement.

Table des matières

1 Introduction à la compétition dans un chémostat **7**
1.1 Le modèle de base 8
1.2 Quand d varie lentement 10
1.3 Le retard à la bifurcation. 13
1.4 Le cas périodique avec deux espèces 16
1.5 La compétition avec un grand nombre d'espèces 18
1.5.1 Choix des fonctions μ_i 19
1.5.2 Simulations sans mutation en présence d'un "effet refuge" 20
1.5.3 Simulations en présence de "mutations du génotype" . . . 22
1.5.4 Simulations en présence de variation du "phénotype". . . . 24
1.6 Conclusion de la première section 26
1.7 Commentaire bibliographique sur le retard à la bifurcation 27

2 Persistance d'un "petit" nombre d'espèces **28**
2.1 Le cas $d(\cdot)$ constant par morceaux. 29
2.1.1 Les phases successives de la dynamique. 30
2.2 Les phases successives dans les variables $\varepsilon \ln x_i$ 33
2.3 Le cas $d(t)$ continu. 36
2.4 Conditions suffisantes de persistance de 2 espèces. 39
2.4.1 Le cas périodique 39
2.4.2 Le cas non périodique 41
2.5 Compétition de trois espèces. 44

3 Compétition d'un "grand nombre" d'espèces en présence d'effet refuge **47**
3.1 Exemples de simulations pour un modèle avec "effet refuge" . . . 48
3.2 Explications avec un modèle caricatural 50
3.2.1 Le modèle 50
3.2.2 Le cas "d montant" 51
3.2.3 Le cas "d descendant" 54
3.3 Illustration avec un modèle moins caricatural 60

4 Un "grand nombre" d'espèces en présence de mutations **62**
4.1 Mutations du génotype 62
4.1.1 Evolution du spectre de densité 64
4.2 Mutations du phénotype 65
4.2.1 Simulations avec ε "très, très petit" 66
4.2.2 Simulations avec ε "petit" 70

5 Conclusion **72**

1 Introduction à la compétition dans un chémostat

Un chémostat est un réacteur de laboratoire traversé par un flux continu d'eau contenant en solution un substrat nutritif. Des micro-organismes (bactéries, phytoplankton, levures...) sont placés dans le réacteur. Le contenu du réacteur est agité de façon à ce que le mélange puisse être supposé parfaitement homogène.

Dans un premier temps je rappelle ce que dit le "principe" (ou théorème) de l'exclusion compétitive (lorsque le débit d est fixe).

1.1 Le modèle de base

Considérons le modèle "ressource dépendant" classique le plus simple de compétition de N espèces dans un chémostat :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s)-d)x_i \qquad i=1,2,...,N \end{array} \right. \tag{2}$$

où les variables et paramètres ont l'interprétation suivante :

- $x_i(t)$ est la taille à l'instant t de la population (on dit aussi la "biomasse") de la i-ème espèce.
- $s(t)$ est la concentration du substrat nutritif dans le chémostat.
- d est le débit du liquide qui traverse le réacteur.
- S_{in} est la concentration en entrée du chémostat.
- Les fonction $s \to \mu_i(s)$ sont les taux de croissance de chaque espèce. On suppose que le rendement de croissance des micro-organismes est égal à 1 c'est à dire que la fonction qui représente le taux d'absorption de substrat est aussi μ_i. En fait, si le rendement est constant, on peut se ramener à ce cas en choisissant convenablement les unités.

Nous supposons que les μ_i sont des fonctions de "type Monod", c'est à dire continues, nulles en 0, croissantes et majorées et nous notons :

- $\mu_{i\,max} = \sup(\mu_i)$,
- $\mu_{max} = \max_{i=1,2,...N}(\mu_{i\,max})$,
- pour $d \leq \mu_{i\,max}$, $\lambda_i(d) = \mu_i^{-1}(d)$,
- et, enfin, pour $d \leq \mu_{max}$, $\lambda^*(d) = \min(\lambda_i(d))$.

Pour terminer, afin de rendre plus légère l'exposition, je fais l'hypothèse qui suit qui ne change rien sur le fond.

Hypothèse 1.1 *Quelle que soit d on a pour toute valeur de i :*

$$d < \mu_i(S_{in})$$

Une (presque) intégrale première

Commençons par une remarque facile (mais utile). La variable "masse totale" :

$$M(t) = s(t) + \sum_{i=1}^{N} x_i(t)$$

est solution de l'équation différentielle :

$$\frac{dM}{dt} = d(\varepsilon t)(S_{in} - M)$$

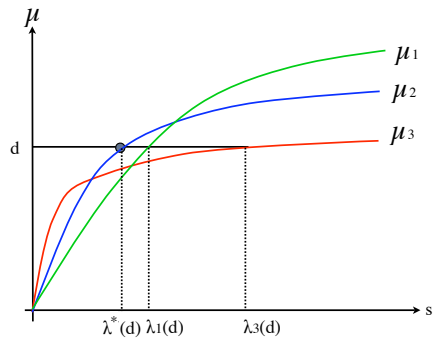

FIG. 1 – Trois taux de croissance : $\lambda^*(d) = \lambda_2(d))$

et donc, dès que t est assez grand, on a approximativement $M(t) \approx S_{in}$ et même :

$$M(t) = S_{in}$$

si nous prenons la précaution de choisir les conditions initiales de façon à ce que $M(0) = S_{in}$, ce qui sera fait dans les simulations suivantes.

De cette remarque il faut retenir que la biomasse totale et la concentration en substrat varient de façon inverse : quand s augmente la biomasse diminue et inversement.

Le théorème de l'exclusion compétitive (quand d est fixé)

En général, pour un d donné, il existe un unique indice i_d tel que $\lambda^*(d) = \lambda_{i_d}(d)$. Lorsque c'est le cas l'équilibre :

$$(s = \lambda^*(d), x_0 = 0, x_1 = 0, \cdots, x_{i_d} = S_{in} - \lambda^*(d), \cdots, x_{N-1} = 0)$$

où, noté plus simplement :

$$(\lambda^*(d), 0, 0, \cdots, 0, S_{in} - \lambda^*(d), 0, \cdots, 0)$$

est globalement asymptotiquement stable. C'est le "principe (ou théorème) de l'exclusion compétitive" : toutes les espèces disparaissent sauf celle qui pour $s = \lambda^*(d)$ a le meilleur taux de croissance (voir Fig. 1). La stabilité locale se démontre facilement en calculant les valeurs propres de la jacobienne, la stabilité globale à l'aide d'une fonction de Liapunov.

On voit que lorsque les graphes des μ_i " se croisent " l'issue de la compétition dépend de la valeur de d.

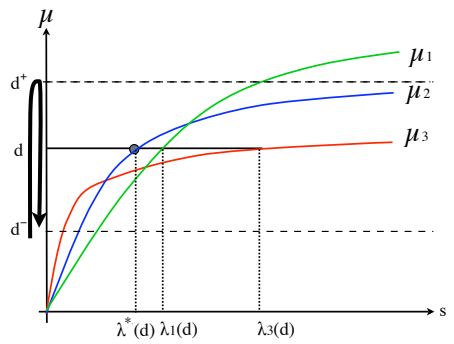

FIG. 2 – d varie lentement entre d_- et d^+

1.2 Quand d varie lentement

Nous supposons maintenant que μ_{max} est de l'ordre de l'unité et que d varie lentement, par exemple :

$$d(\varepsilon t) = a + b\cos(0.001\,t)$$

avec $0 < a - b < a + b < \mu_{max}$. 0n s'attend à ce que l'équilibre :

$$(\approx \lambda^*(d), \approx 0, \approx 0, \cdots, \approx 0, \approx S_{in} - \lambda^*(d), \approx 0, \cdots, \approx 0)$$

soit un *équilibre quasi stationnaire* variant lentement au cours du temps. Ainsi dans le cas de la figure Fig. 2 on s'attend à voir l'espèce 3 (l'espèce rouge) "presque gagner la compétition", c'est à dire, pour x_3 avoir une valeur proche de $S_{in} - \lambda^*(d(\varepsilon t))$ alors que x_1 et x_2 sont très proches de 0. Puis, peu de temps après que $d(\varepsilon t)$ aura traversé la valeur correspondant à l'intersection des graphes de μ_3 et μ_2, on s'attend à voir x_2 (l'espèce bleue) croître jusqu'à la valeur $S_{in} - \lambda^*(d(\varepsilon t))$ alors que x_3 décroit vers 0 (c'est l'espèce 2 qui gagne la compétition). Puis, enfin, on s'attend à ce que x_1 (l'espèce verte) croisse à son tour quand $d(\varepsilon t)$ aura traversé la valeur correspondant à l'intersection des graphes de μ_2 et μ_1. Pour terminer on s'attend à voir le même scénario se reproduire en sens inverse lorsque $d(\varepsilon t)$ décroît. Ainsi chaque espèce prend l'avantage quand $d(\varepsilon t)$ se trouve dans la zone qui la favorise comme indiqué sur sur la Fig. 3.

Une autre façon de dire les choses est de considérer une espèce fictive dont le taux de croissance serait :

$$\mu = \text{Sup}\ \mu_i$$

et de dire que, quand d varie lentement, tout se passe comme si la biomasse composite de toutes les espèces se comportait comme une unique biomasse qui aurait

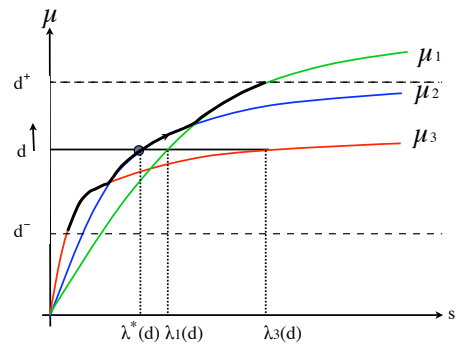

FIG. 3 – En noir l'état "quasi stationnaire" attendu lorsque d croît lentement

ce μ pour taux de croissance.

En fait cette intuition *est partiellement fausse*. En effet la méthode de l'état quasi stationnaire n'est justifiée que si l'état stationnaire du système, lorsque la variable lente est gelée, est stable et, de plus, *dépend de façon continue* de la variable lente. De façon plus précise la méthode de l'état quasi stationnaire est justifiée par le théorème de Tychonov dont voici un énoncé simplifié (voir [8] et [11] pour des énoncés plus complets). On considère le système (dit "lent rapide") :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x,y) \quad x \in \mathbb{R}^p \\ \frac{dy}{dt} &= \varepsilon g(x,y) \quad y \in \mathbb{R}^q \end{aligned} \tag{3}$$

où f et g sont des fonctions stantard. Lorsque, comme c'est le cas dans notre exemple, c'est un paramètre d qui est lentement variable on l'incorpore dans les variables d'état en écrivant :

$$\begin{aligned} d(\varepsilon t) &= \lambda \\ \frac{d\lambda}{dt} &= 0.001 \end{aligned} \tag{4}$$

Il est plus agréable d'énoncer le théorème de Tychonov sur le système équivalent :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \tfrac{1}{\varepsilon} f(x,y) \quad x \in \mathbb{R}^p \\ \frac{dy}{dt} &= g(x,y) \quad y \in \mathbb{R}^q \end{aligned} \tag{5}$$

obtenu en changeant l'unité de temps. On suppose :

Hypothèse 1.2 *Il existe une fonction différentiable $y \mapsto \varphi(y)$ telle que*

$$f(\varphi(y), y) = 0$$

ce qui veut dire que pour tout y le point $\varphi(y)$ est un équilibre du système (où y est "gelée") :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y)$$

et suppose de plus que cet équilibre est globalement exponentiellement stable.

on a alors le :

Théorème 1.3 Tychonov. *Pour toute condition initiale $(x(0) = x_0, y(0) = y_0)$ limitée, au bout d'une durée de l'ordre de ε et pour t limité on a $x(t) \approx \varphi(y(t))$ où $y(t)$ est solution de l'équation :*

$$\frac{dy}{dt} = f(\varphi(y), y) \tag{6}$$

Le point $\varphi(y)$ est un état *stationnaire* de l'équation en x à y "gelée" qui *évolue lentement* selon l'équation (6). D'où la terminologie "méthode de l'état quasi stationnaire".

Qu'en est-il dans notre système de compétition dans le cas, le plus simple, de 2 espèces en présence :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in} - s) - (\mu_1(s)x_1 + \mu_2(s)x_2) \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s) - d)x_i \qquad i = 1, 2 \end{array} \right. \tag{7}$$

Supposons, pour fixer les idées que $d < d^* \Rightarrow \mu_1(d) > \mu_2(d)$ et $d > d^* \Rightarrow \mu_1(d) < \mu_2(d)$. Nous avons vu que d est la variable lente correspondant à y dans le théorème. Nous devons déterminer quel est l'équilibre globalement exponentiellement stable $\varphi(d)$ du système (7) ci-dessus. Pour $d < d^*$ l'équilibre stable est :

$$(\lambda_1(d), S_{in} - \lambda_1(d),\ 0\ )$$

et pour $d > d^*$ c'est le point :

$$(\lambda_2(d),\ 0\ , S_{in} - \lambda_2(d))$$

Il y a donc une *discontinuité* dans la fonction $\varphi(d)$ pour $d = d^*$ (la place de 0 est changée) et donc le théorème de Tychonov ne peut pas s'appliquer. Nous allons maintenant expliquer ce qui se passe dans ce cas.

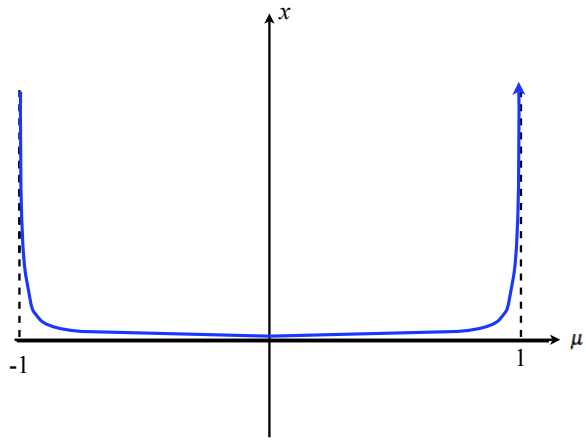

FIG. 4 – La solution de (9)

1.3 Le retard à la bifurcation.

Considérons l'équation :

$$\frac{dx}{dt} = \mu x \tag{8}$$

Pour μ négatif l'équilibre $x = 0$ est stable puis instable pour μ positif. On dit que la valeur $\mu = 0$ est une valeur de *bifurcation* parce que pour $\mu < 0$ et pour $\mu > 0$ la dynamique du système est qualitativement différente. On dit souvent que *lorsque μ traverse la valeur* 0 *l'équilibre stable devient instable* mais cette terminologie est trompeuse. En effet, supposons que μ croisse lentement de la valeur -1 à la valeur $+1$ et que $x(0) = 1$. Donc nous considérons le problème de Cauchy :

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} & = & \mu x \\ \dfrac{d\mu}{dt} & = & \varepsilon \\ x(0) = 1 & & \mu(0) = -1 \end{cases} \tag{9}$$

dont la solution est :

$$\begin{aligned} \mu(t) & = & -1 + \varepsilon t \\ x(t) = x(0)e^{\int_0^t \mu(\tau)d\tau} & = & e^{\varepsilon \frac{t^2}{2} - t} \end{aligned}$$

On voit (Fig. 4) que le moment où $x(t)$ "réapparait" n'est pas celui où μ traverse la valeur 0 mais le moment où μ s'approche de la valeur $+1$ puisque le graphe de

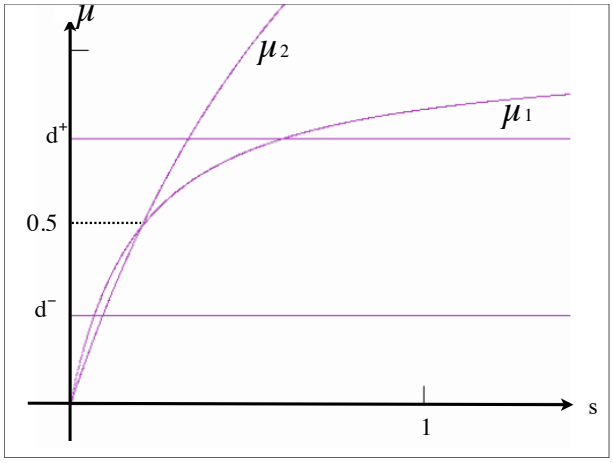

FIG. 5 – Deux fonctions μ particulières.

la solution est symétrique par rapport à l'axe vertical. Plus on passe du temps dans la zone de stabilité plus on doit passer de temps dans la zone d'instabilité pour pouvoir "ressortir". On voit aussi qu'à l'instant où μ prend la valeur 0, soit pour $t = \frac{1}{\varepsilon}$, la valeur de $x(t)$ est :

$$x(\frac{1}{\varepsilon}) = x(0)e^{-\frac{1}{2\varepsilon}}$$

Cette valeur est donc *exponentiellement petite*.

On montre que ce phénomène est très général et n'a rien à voir avec la forme symétrique de l'équation. Regardons comment il se présente dans le cas d'un modèle de 2 populations. Soit donc le système :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{2} \mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & (\mu_1(s) - d)x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} & = & (\mu_2(s) - d)x_2 \end{array} \right. \tag{10}$$

avec, pour fixer les idées et faire des simulations,

$$\mu_1(s) = \frac{s}{0.2 + s} \qquad \mu_2(s) = \frac{3s}{1 + s}$$

On voit immédiatement que les deux graphes se rencontrent pour $d = 0.5$ (voir Fig. 5). Faisons varier d lentement de la valeur $d = \frac{1}{4}$ à $d = \frac{3}{4}$, soit $d(\varepsilon t) = \frac{1}{4} + \varepsilon t$;

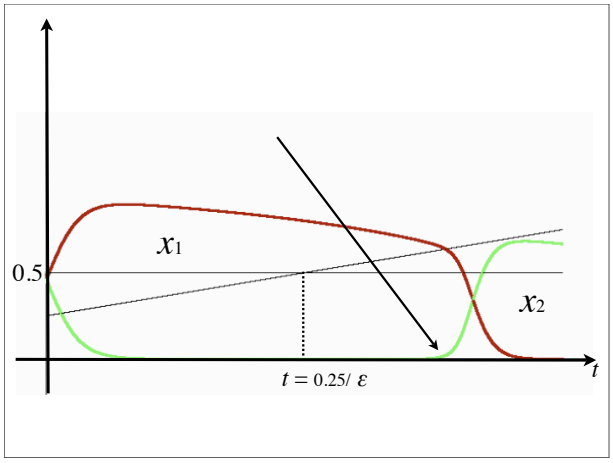

FIG. 6 – Une solution de (10).Evolution de x_1 (en rouge), de x_2 (en vert) au cours du temps. En noir évolution de d au cours du temps.

on s'attend à ce que dans un premier temps, tant que $d < \frac{1}{4}$, l'espèce 2 (en vert) disparaisse au profit de l'espèce 1 (en rouge) puis réapparaisse au moment où d traverse la valeur $\frac{1}{2}$pour $t = \frac{1}{4\varepsilon}$. Ce qu'on voit sur la Fig. 6, où la simulation est faite pour $\varepsilon = 0.001$, c'est que la "réapparition" de l'espèce 2 et la "disparition" de l'espèce 1 (indiqués par la flèche sur la figure) ont lieu beaucoup plus tard. De plus, on constate que le minimum atteint par x_2, pour $t = \frac{1}{4\varepsilon}$, vaut : $7.3\ 10^{-6}$. Pour différentes valeurs de ε on a le tableau 1.3 : Des valeurs pour $\min x_2$ telles que

ε	$5.0\ 10^{-3}$	$1.0\ 10^{-3}$	$5.0\ 10^{-4}$	$2.0\ 10^{-4}$
$\min x_2$	$7.4\ 10^{-2}$	$7.3\ 10^{-6}$	$7.0\ 10^{-11}$	$6.2\ 10^{-26}$

TAB. 1 – Le minimum de x_2 en fonction de ε

$7.0\,10^{-11}$ et plus petites correspondent, du point de vue de la "réalité" biologique, à la valeur 0 car un "empilement compact" de bactéries de $1\,\mu m$ ne dépasse pas 10^{12} individus par ml. Les variables x_i représentant des *nombres entiers* d'individus dans une population il est nécessaire dans l'analyse des systèmes d'équations de faire intervenir des seuils α_i en dessous desquels *les équations ne signifient plus rien* et doivent être *remplacées par d'autres considérations*.

1.4 Le cas périodique avec deux espèces

Supposons maintenant que l'on fasse varier d de façon périodique. Par exemple $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.25\ \cos(\varepsilon t)$. En fait, dans le cas périodique, on devine assez facilement une condition qui interdit la disparition d'une espèce. Etablissons la pour l'espèce 2. Lorsque l'espèce 2 est absente le système (5) évolue dans le plan $x_2 = 0$ vers un cycle limite. Plaçons nous sur ce cycle noté $t \to (\bar{s}_1(t), \bar{x}_1(t))$ et calculons l'intégrale sur la période T du taux de croissance de x_2, soit μ_2, diminué du débit sortant :

$$\int_0^T (\mu_2(\bar{s}_1(t)) - d(t))dt$$

Si maintenant nous prenons, toujours à proximité du cycle $t \to (\bar{s}_1(t), \bar{x}_1(t))$, un $x_2(0)$ très petit, une bonne approximation de la croissance de x_2 sur une période sera donnée par :

$$x_2(T) = x_2(0)e^{\int_0^T (\mu_2(\bar{s}_1(t)) - d(t))dt}$$

et donc il ne pourra pas y avoir extinction de x_2 si la condition :

$$\int_0^T (\mu_2(\bar{s}_1(t)) - d(t))dt > 0 \tag{11}$$

est réalisée. Inversement la condition :

$$\int_0^T (\mu_1(\bar{s}_2(t)) - d(t))dt > 0 \tag{12}$$

où $t \to (\bar{s}_2(t), \bar{x}_2(t))$ est le cycle limite du plan $x_1 = 0$, assure la non extinction de x_1. Donc si les deux conditions (11) et (12) ci-dessus sont réalisées simultannément il doit y avoir coexistence des deux espèces 1 et 2[1]. *A priori* nous ne savons pas s'il est possible de réaliser les conditions (11) et (12) simultannément mais les simulations le montrent, comme par exemple celles du système (13) ci-dessous qui dépend du paramètre m faites pour $\varepsilon = 0.002$. En faisant varier m on passe de la disparition de l'espèce 1 à celle de l'espèce 2 en passant par une plage de coexistence.

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & d(\varepsilon t)(S_{in} - s) - \frac{s}{0.2+s}x_1 - \frac{ms}{1+s}x_2 \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & (\frac{s}{0.2+s} - d(\varepsilon t))x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} & = & (\frac{ms}{1+s} - d(\varepsilon t))x_2 \\ d(\varepsilon t) & = & 0.5 - 0.25\,cos(\varepsilon t) \end{cases} \tag{13}$$

[1]En fait on peut montrer qu'il y a dans ce cas un cycle limite dans l'orthant strictement positif. Voir [24].

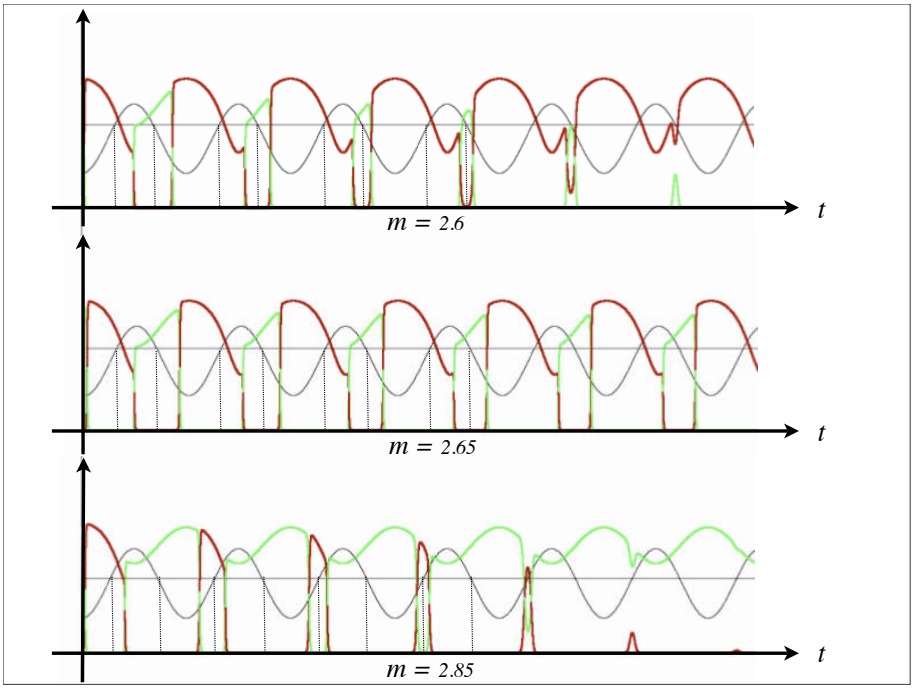

FIG. 7 – Les solutions de (13) pour trois valeurs de m. En rouge x_1 en fonction de t. En vert x_2 en fonction de t. En noir d en fonction de t.

Sur la Fig. 7 on observe la "disparition" progressive de l'espèce verte pour $m = 2.6$, la coexistence des deux espèces pour $m = 2.65$ et la "disparition " progressive de l'espèce rouge pour $m = 2.83$. On observe également le retard entre le moment où $d(\varepsilon t)$ traverse la valeur correspondant à l'intersection des graphes de μ_1 et de μ_2 (les intersections de la courbe grise avec la droite horizontale) et le moment de "l'échange " des espèces 1 et 2. Le tableau donne l'état des inégalités (11) et (12) pour diverses valeurs de m. Notons que, en soi, l'observation de la coexistence

m	2.50	2.60	2.65	2.85	3.00
$\int_0^T (\mu_2(\bar{s}_1(t)) - d(t))$	-32.14	-1.52	13.78	75.01	120.94
$\int_0^T (\mu_1(\bar{s}_2(t)) - d(t))$	71.53	51.32	40.96	-1.39	-33.51

TAB. 2 – Evaluation numérique des intégrales (11) et (12)

sur une longue durée pour $m = 2.65$ ne prouve rien. En revanche l'observation sur tableau (1.4) que pour $m = 2.65$ les deux intégrales sont positives prouve la coexis-

tence.

Compte tenu de ce que nous avons remarqué sur le caractère exponentiellement petit de x_1 ou x_2 lors du passage de $d(\varepsilon t)$ par la valeur correspondant à l'intersection des graphes de μ_1 et de μ_2 cette coexistence est purement mathématique !

1.5 La compétition avec un grand nombre d'espèces

Dans ce paragraphe nous allons observer des simulations du modèle :

$$\left\{\begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s)-d)x_i+\sigma\displaystyle\sum_{j=1}^{N}a_{i,j}\mu_j(s)x_j \quad i=1\ldots,N \end{array}\right. \tag{14}$$

dans le cas où d varie lentement et ou N est grand. "Grand" veut dire entre 50 et 1000.

Un petit rappel d'ordre de grandeurs que les spécialistes d'écologie microbienne nous indiquent expliquent le choix des paramètres qui vont suivre.

Dans les eaux usées rejetées par une ville le nombre d'espèces différentes qu'on peut y trouver se chiffre par milliers. Par espèce on entend un ensemble d'individus dont l'ADN est semblable en un certains sens. Pour nous deux espèces seront différentes si elles n'ont pas le même μ, ce qui n'est pas tout à fait la même chose.

Le volume d'un chémostat peut varier de quelques centilitres à quelques litres. Nous retiendrons le litre.

Un empilement compact de bactéries (cubiques :-)) de $1\mu m$ dans un volume de $1\ l$ contient 10^{15} individus. Une concentration peu dense ou chaque bactérie se trouve à 100 fois sa taille de sa voisine donne 10^9 individus par litre. Une concentration de 10^{12} individus par litre est une concentration courante. C'est celle que nous retenons ; dans nos équations une unité représente donc 10^{12} individus. Donc 10^{-9} qui représente 10^3 individus est un seuil en dessous duquel l'usage du modèle continu pour représenter une concentration devient inacceptable.

Les taux de croissance $\mu_i(s)$ sont compris entre 0.1 et l'unité. Si l'unité de temps est l'heure on a des temps de doublement de l'ordre de la journée à l'heure ce qui est réaliste.

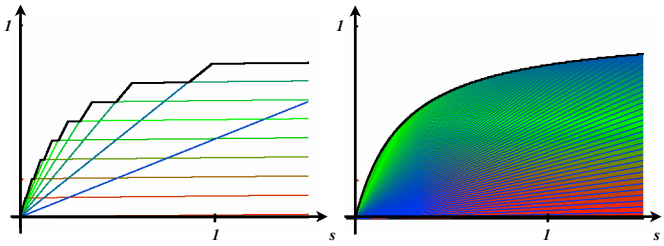

FIG. 8 – Les graphes des fonctions μ_i et μ (en noir) de 1.5.1 et leur enveloppe supérieure μ (en noir). $N = 10$ et $N = 200$.

Les taux de mutation sont de l'ordre de 10^{-4} *à* 10^{-12}.

1.5.1 Choix des fonctions μ_i

Les fonctions μ_i que nous allons choisir sont caricaturales. Ce choix nous aidera à comprendre dans les paragraphes suivants l'origine des phénomènes observés.

– Pour commencer on se donne les paramètres :

$$m_i = \frac{i-1}{N} \ ; \ e_i = 0.25\frac{m_i}{1-m_i} \ ; \ p_i = 0.01$$

– et on définit les μ_i par :

$$s \leq e_i \Longrightarrow \mu_i(s) = \frac{m_i}{e_i}s \ ; \ s \geq e_i \Longrightarrow \mu_i(s) = m_i + p_i(s - e_i)$$

Sur la Fig. (8) sont tracés les graphes dans les cas $N = 10$, à gauche, et $N = 200$ à droite.

Un code continu de couleurs a été choisi, du rouge au bleu en passant par vert pour les i croissants. Les variables $x_i(t)$ auront la même couleur que celle choisie pour le graphe de μ_i.

On voit que chaque fonction μ_i est une fonction linéaire par morceau. Ces fonctions ne sont pas exactement de "type Monod" mais ce n'est pas important. Comme la variable s sera toujours majorée par S_{in} (ici par 3) il suffirait, ce qui ne changerait rien, de définir $s > S_{in} \Longrightarrow \mu_i(s) = \mu_i(S_{in})$. Nous introduisons pour finir la fonction "enveloppe supérieure" μ en noir sur la Fig. (8) :

$$\mu(s) = \max_{i=1,2,\cdots,N} \mu_i(s) \tag{15}$$

Les constantes ont été choisies de façon à ce que l'enveloppe supérieure μ, soit de "type Monod" et nous observons que pour chaque i il existe un unique intervalle non vide I_i tel que :

$$\mu_i(s) = \mu(s) \Longleftrightarrow s \in I_i$$

comme dans le dessin de la Fig. 1 fait pour trois espèces.

1.5.2 Simulations sans mutation en présence d'un "effet refuge"

Nous avons compris que les variables x_i sont susceptibles de prendre des valeurs exponentiellement petites. Pour nous prémunir contre ce phénomène nous ajoutons au modèle ce qu'en écologie on appelle un "effet refuge".

En écologie, dans une relation "proie-prédateur", on dit qu'il y a "effet refuge" si, lorsque la concentration de la proie passe en dessous d'un certain seuil, cette dernière devient inaccessible au prédateur (par exemple un petit nombre de petits mammifères peuvent peuvent échapper à des rapaces en se cachant sous des feuilles ; s'ils sont nombreux ils ne peuvent pas se cacher tous).

Introduire un effet refuge dans nos modèles peut se faire en introduisant dans le schéma itératif de nos simulations la condition :

$$\text{si } x_i(t) < \alpha_i \text{ alors } x_i(t+dt) = \alpha_i$$

Dans le cas de la compétition dans un chémostat, qui n'est pas une situation de relation "proie-prédateur", on pourrait, pour justifier l'existence de ces seuils, imaginer un phénomène d'attachement aux parois : une petite partie de la population des bactéries s'attache aux parois et n'est donc pas entrainée par le flux qui traverse le réacteur. Mais il ne faut pas donner de l'importance à cette interprétation.

Paramètres des simulations de la Fig.9

- $N = 50$, $N = 200$ et $N = 1000$ de haut en bas.
- Pas de mutation : $\sigma = 0$.
- Effet refuge : $\alpha_i = 10^{-6}$ pour toutes les espèces.
- $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
- $\varepsilon = 0.005$
- $x_i(0) = 0.01$; $s(0) = S_{in}$
- $S_{in} = 3$
- $1000 \leq t \leq 11000$

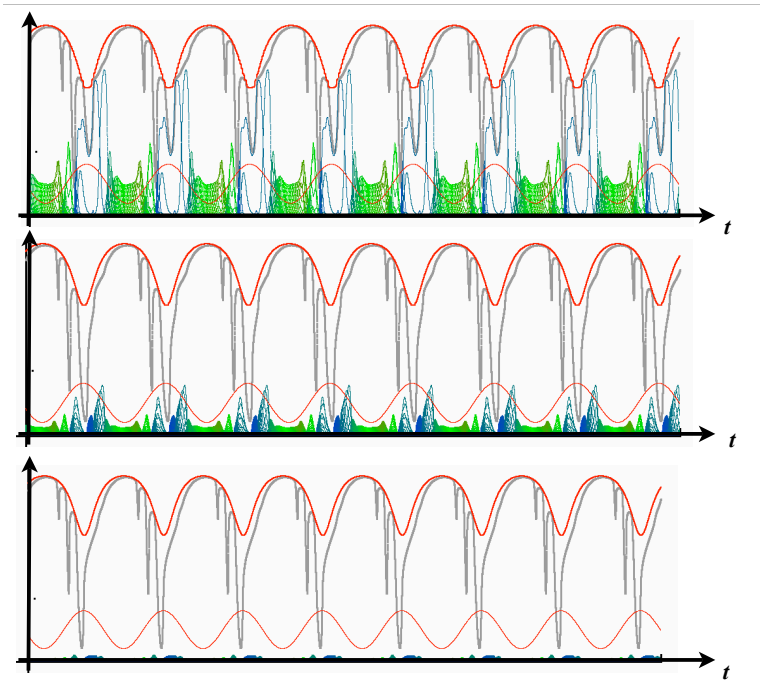

FIG. 9 – Simulations pour $N = 50$, $N = 200$ et $N = 1000$ dans les conditions du sous/sous/paragrapghe 1.5.2. En gris "gras" évolution de la biomasse totale et en rouge "gras" celle de la biomasse d'une unique espèce qui aurait pour taux de croissance μ.

Commentaires sur la Fig. 9.

- La sinusoïde en *rouge fin* est le graphe de $d(\varepsilon t)$
- La courbe en *rouge gras* est le graphe de $x(t)$ pour le "système idéal" régi par μ :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= d(S_{in} - s) - \mu(s)x \\ \dfrac{dx}{dt} &= (\mu(s) - d)x \end{cases} \tag{16}$$

- La courbe en *gris gras* est le graphe de la biomasse totale, c'est-à-dire :

$$B(t) = \sum x_i(t)$$

- Les courbes en traits *très fin* sont les graphes des x_i.

Nous faisons les observations suivantes :

- Un régime périodique semble être installé.

– Contrairement à ce que pourrait laisser espérer la présence d'un effet refuge avec seuil relativement élevé, la biomasse totale est loin d'évoluer comme évoluerait la biomasse du "système idéal". *Il y a trois effondrements successifs de la biomasse totale*.
– Pour N assez grand (200, 1000) l'évolution de la biomasse totale semble indépendante de N.
– La biomasse totale est constituée d'un certain nombre d'espèces voisines (de même couleur) qui se succèdent au cours du temps. Le nombre des espèces qui constituent la biomasse augmente avec N.

1.5.3 Simulations en présence de "mutations du génotype"

Dans le modèle avec effet refuge du paragraphe précédent la subsistance des espèces n'est pas une surprise puisque, par définition, l'effet refuge implique la subsistance. Dans ce paragraphe, *a contrario* je vais supposer l'existence d'un *seuil de disparition* en introduisant dans le schéma itératif l'instruction :

$$\text{si } x_i(t) < \alpha_i \text{ alors } x_i(t+dt) = 0$$

mais autoriser la possibilité de leur réapparition par un mécanisme de mutation. Le modèle est le suivant :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{N} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_i(s) - d)x_i + \sigma \frac{\sum_j \mu_j(s) x_j}{N} \quad i = 1,2,\ldots,N \end{array} \right. \tag{17}$$

qui peut s'interpréter ainsi :
– Au moment de la division cellulaire une fraction σ des cellules filles de la i-me espèce mute. C'est le terme

$$-\sigma \mu_i(s) x_i$$

– La fraction des gènes mutés se répartit unifiormément sur les autres espèces présentes.

L'idée derrière ce modèle est que les contraintes physiques (rapports surface/volume, vitesse des réactions chimiques, etc...) définissent pour chaque concentration s le taux de croissance maximum, $\mu(s)$, pour une "bactérie idéale " et que la sélection naturelle a favorisé au cours du temps les espèces qui, pour au moins une valeur de s, se rapprochent de cet idéal. Donc $\operatorname{Sup} \mu_i(s) \approx \mu(s)$. *Les mutations qui ne se portent pas sur une telle espèce sont éliminées et ne sont pas prises en compte dans le modèle.*

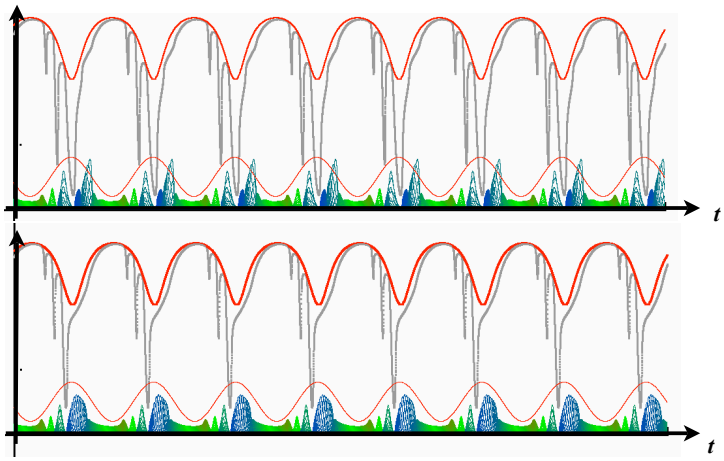

FIG. 10 – Simulations dans les conditions de 1.5.2 en haut et de 1.5.3 en bas. En gris “gras” évolution de la biomasse totale et en rouge “gras” celle de la biomasse d’une unique espèce qui aurait pour taux de croissance μ.

Paramètres des simulations de la Fig.10.

La simulation du haut est la simple reprise, à fin de comparaison, de la simulation centrale de la Fig. 9. La simulation du bas est effectuée dans les conditions suivantes :

- $N = 200$.
- Même *seuil de disparition* pour toutes les espèces :
  Si $x_i(t) < \delta$ alors $x_i(t+dt) = 0$. Ici $\delta = e^{-20} \approx 2.1\,10^{-9}$.
- $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
- $\varepsilon = 0.005$
- $S_{in} = 3$
- $x_i(0) = 0.01$; $s(0) = S_{in}$
- Le parmètre σ de (17) vaut $\sigma = 0.0002$
- $1000 \leq t \leq 11000$

Commentaires sur la Fig.10.

Les conventions sont les mêmes que pour la Fig. 9. Notamment :

- La sinusoïde en *rouge fin* est le graphe de $d(\varepsilon t)$
- La courbe en *rouge gras* est le graphe de $x(t)$ pour le “système idéal” régi par μ.

– La courbe en *gris gras* est le graphe de la biomasse totale.
– Les courbes en traits *très fin* sont les graphes des x_i.

Sans être identiques les évolutions de la biomasse totale sont très semblables dans la simulation du haut (modèle avec effet refuge et sans mutation) et celle du bas. Il semble que les espèces présentes "alimentent" par l'effet des mutations toutes les espèces et assurent une présence supérieure au seuil de disparition. On observe une différence dans la répartition des espèces qui constituent la biomasse totale.

1.5.4 Simulations en présence de variation du "phénotype".

Un "trait" (ou "phénotype") est une caractéristique d'un organisme (dans notre cas ce pourrait être la fonction μ_i) qui est transmis d'une génération à l'autre avec une petite variation. Il est facile de concevoir qu'après la division cellulaire le μ des cellules filles ne sera pas exactement le même que celui de la cellule mère. Ces différences peuvent provenir de mutations et/ou de variations dans la structure physique des organismes.

Je traduis cette variabilité dans le modèle défini par les équations :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & ((1-2\sigma)\mu_i(s)-d)x_i+\sigma[\mu_{i-1}(s)x_{i-1}+\mu_{i+1}(s)x_{i+1}] \quad i=2,...,N-1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_1(s)-d)x_1+\sigma[\mu_2(s)x_2] \\ \dfrac{dx_N}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_N(s)-d)x_N+\sigma[\mu_{N-1}(s)x_{N-1}] \end{cases} \tag{18}$$

Dans ce modèle une fraction 2σ de la population de l'espèce i se répartit à égalité les espèces $i-1$ et $i+1$ (sauf pour les espèces extrêmes).

Paramètres des simulations de la Fig.11.

– $N = 200$.
– Même *seuil de disparition* pour toutes les espèces :
  Si $x_i(t) < \delta$ alors $x_i(t+dt) = 0$. Ici $\delta = e^{-20} \approx 2.1\,10^{-9}$.
– $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
– $\varepsilon = 5.0\,10^{-4}; \varepsilon = 10^{-3}; \varepsilon = 1.25\,10^{-3}$
– $S_{in} = 1.4$
– $x_i(0) = 0.01$; $s(0) = S_{in}$
– Le paramètre σ du modèle (18) vaut $\sigma = e^{-6} \approx 2.4\,10^{-3}$

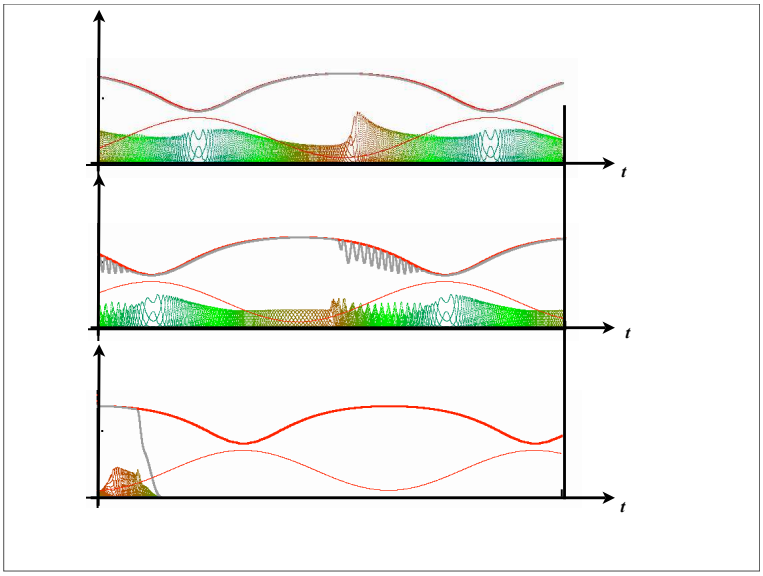

FIG. 11 – Simulations dans les conditions de 1.5.4. De haut en bas : $\varepsilon = 5.0\,10^{-4}; \varepsilon = 10^{-3}; \varepsilon = 1.25\,10^{-3}$. En gris "gras" évolution de la biomasse totale et en rouge "gras" celle de la biomasse d'une unique espèce qui aurait pour taux de croissance μ.

Commentaires sur la Fig.11.

Les conventions sont toujours mêmes que pour la Fig. 9. Notamment :

- La sinusoïde en *rouge fin* est le graphe de $d(\varepsilon t)$
- La courbe en *rouge gras* est le graphe de $x(t)$ pour le "système idéal" régi par μ.
- La courbe en *gris gras* est le graphe de la biomasse totale.
- Les courbes en traits *très fin* sont les graphes des x_i.

On observe que le résultat dépend très fortement de la vitesse de variation de d :

- Sur la simulation du haut la biomasse totale reste très proche de la biomasse de l'espèce idéale.
- Sur la simulation du milieu qui a lieu pour une vitesse deux fois plus grande des brusque diminutions de la biomasse totale apparaissent lors de la phase montante de $d(\varepsilon t)$.
- Sur la simulation du bas il y a disparition de toutes les espèces.

De plus les résultats des simulations sont également très sensibles aux valeurs du seuil de disparition comme on le voit sur la Fig. 12 où l'on reproduit en haut la simulation du milieu de la Fig. 11 obtenue avec $\delta = e^{-20} \approx 2.1\,10^{-9}$ pour la compa-

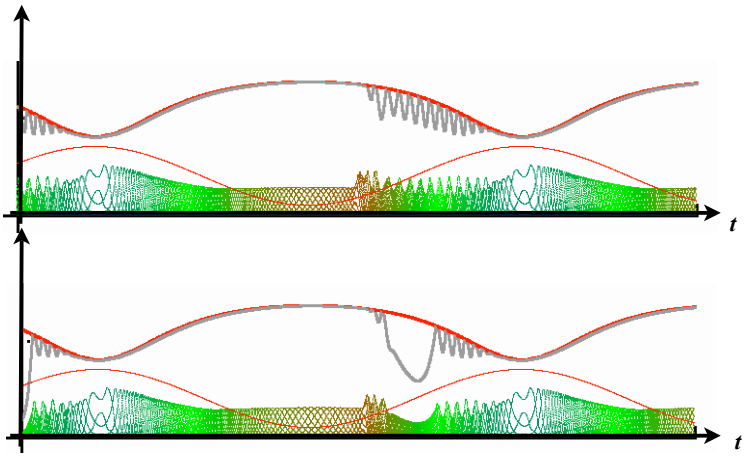

FIG. 12 – Simulations dans les conditions de 1.5.4. En haut : $\varepsilon = 10^{-3}; \delta = 2.1\,10^{-9}$; en bas $\varepsilon = 10^{-3}; \delta = 2.1\,10^{-9}$ En gris "gras" évolution de la biomasse totale et en rouge "gras" celle de la biomasse d'une unique espèce qui aurait pour taux de croissance μ.

rer avec une simulation faite dans les mêmes conditions sauf $\delta = e^{-18} \approx 1.5\,10^{-8}$.

1.6 Conclusion de la première section

Il était connu que le principe de l'exclusion compétitive n'est plus valide quand le taux de disparition d est variable. On s'intéresse au cas où d est lentement variable. La théorie des "bifurcations dynamiques" nous explique pourquoi, dans ce cas, les tailles des populations les moins performantes vont décroitre jusqu'à des valeurs inacceptables du point de vue de la modélisation : la réapparition d'une espèce a lieu parce que, à partir d'une population de taille inférieure à celle d'un individu (donc dépourvue de sens), dès lors que les conditions (la valeur de d) redeviennent favorables, la taille va croître à nouveau. C'est l' *atto-fox problem*.

Comme nous nous intéressons à la persistance dans le cas d'un nombre important d'espèces nous essayons d'imaginer des mécanismes qui empêchent la taille de la populations de descendre en dessous d'un certain seuil, que ce soit par "effet refuge" ou l'introduction de mutations au moment de la division. Les simulations montrent que quand N est grand il y a un modèle limite indépendant de N et que le choix des hypothèses faites pour supprimer l' *atto-fox problem* conduit à des résultats qualitativement différents qu'il est, pour le moment, difficile d'interpréter.

En effet, on se serait attendu à ce que, au moins dans le cas de l' "effet refuge", à ce que l'effet "retard à la bifurcation" disparaisse et à ce que tout se passe comme si la méthode de l'état quasi-stationnaire était maintenant correcte. Mais ce n'est pas ce que nous observons. En fait la situations que nous avons abordée dans ces dernières simulations est complexe. Il y a maintenant trois paramètres

- ε qui est réputé petit.
- N qui est réputé grand.
- α dans cas de l'effet refuge ou σ dans le cas des mutations qui sont réputés petits.

et nous allons voir que c'est leur relation qui explique les simulations.

1.7 Commentaire bibliographique sur le retard à la bifurcation

C'est en 1886 qu'avec G. Wallet nous avons remarqué que son article [26] avait une interprétation en termes de *retard à la bifurcation* et l'avons expliqué dans une courte note [14] parue trois ans plus tard. Nous venions de mettre le doigt sur une problématique déjà ancienne, soulevée par M. Shishkova en 1973 [23] mais passée inaperçue à l'époque, redécouverte R. Haberman en 1976 [7] puis par Rubenfeld en 1979 [22]. Le théorème important et non trivial, relatif à la bifurcation de Hopf, qui a mis le sujet à la mode chez les mathématiciens est le théorème de A. Neishtadt [18] publié en 1985, ce que nous ignorions à l'époque. Ces questions sont proches de celles relatives aux "canards" et donc ont vivement intéressé une partie de la communauté du réseau G. Reeb et plus particulièrement G. Wallet dont la thèse [27], soutenue en 1991 : *De la bifurcation retardée à la surstabilité ou du différentiable réel à l'analytique complexe* contient plusieurs contributions très significatives. Une partie des résultats A.N.S. de cette époque (avant 1991) se trouve dans l'ouvrage collectif édité par E. Benoit ([1]) où l'on trouvera, entre autres, des contributions de : M. Canalis-Durand : *Formal Expansion of van der Pol Equation Canard Solutions are Gevrey*.- V. Gautheron, E. Isambert : *Finitely Differentiable Ducks and Finite Expansions*.- G. Wallet : *Overstability in Arbitrary Dimension*.- F. Diener, M. Diener : *Maximal Delay.* - A. Fruchard : *Existence of Bifurcation Delay : the Discrete Case*.- E. Benoit : *Linear Dynamic Bifurcation with Noise.*. Depuis cet ouvrage beaucoup de contributions Non Standard ou pas ont été ajoutées, particulièrement celle de J-L. Callot [2]. Ce sujet est maintenant classique. Par exemple il figure dans *Dynamical Systems V* de l'encyclopédie mathématique russe.

2 Persistance d'un "petit" nombre d'espèces

Ici, "petit" veut dire 2 et 3. L'objectif de cette section est de bien comprendre le rôle que joue le *retard à la bifurcation* dans la disparition et la réapparition d'espèces lorsque d est lentement variable. C'est pourquoi nous ne tiendrons pas compte du caractère éventuellement très petit pris par les variables. Nous ferons comme si le modèle était valide quel que soit $x_i > 0$. *Il s'ensuit que les existences démontrées ne sont que des résultats mathématiques à interpréter soigneusement en termes de modélisation*. En revanche, dans les deux sections suivantes consacrées à un grand nombre d'espèces cette question sera considérée.

Dans cette section j'utilise de façon un peu laxiste les notations et les expressions de l'Analyse Non Standard du système formel I.S.T. de E. Nelson [19]. Ainsi :

- On désigne par ε un **infiniment petit** strictement positif fixé une fois pour toute.
- Dire qu'une quantité x est $O(y)$ veut dire précisément que $x = l.y$ où l est un réel qui est ni **infiniment petit** ni **infiniment grand**.

Les mots écrits en gras peuvent être pris au *sens formel* de I.S.T. Je garderai à partir de maintenant la convention d'écrire en gras des expressions qui peuvent être entendues au sens formel de I.S.T. de façon à ce que mes argumentations puissent être entendues, soit comme des ébauches de démonstrations A.N.S. pour le lecteur qui connait le formalisme I.S.T., soit comme des argumentations euristiques pour celui qui ne le connait pas. J'espère que, dans les deux cas, accompagnées des nombreuses simulations, elles emportent la conviction. Pour une tentative de popularisation des techniques de l'A.N.S. dans des questions d'asymptotique en théorie des systèmes dynamique je renvoie à [12], pour un livre de cours à [5].

Nous considérons le modèle :

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{N} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s) - d) x_i \quad i = 1, 2, \cdots N \end{array} \right. \tag{19}$$

avec $N = 2$ puis $N = 3$.

Les fonctions μ_i sont **standard**. Le paramètre d va "varier lentement" ce qui veut dire de façon précise que $d = d(\varepsilon t)$ où $d(.)$ est une fonction **standard** et ε un **infiniment petit**. Comme il n'est pas agréable de travailler avec des temps "très longs" pour obtenir une variation significative de d lorsque ce dernier varie lentement nous changeons d'unité de temps de façon à ce que d varie de façon "normale" et x_1, x_2

et s varient "rapidement", ce qui revient à travailler sur le système :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{2}\mu_i(s)x_i] \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}(\mu_i(s)-d)x_i \quad i=1,2 \end{array} \right. \tag{20}$$

2.1 Le cas $d(\cdot)$ constant par morceaux.

Nous supposons que $d(t)$ est une fonction constante par morceaux qui prend alternativement les valeurs d^+ et d^- ; plus précisément nous supposons qu'il existe une suite :

$$\cdots \quad a_n < b_n < a_{n+1} < b_{n+1} < \cdots$$

telle que $d(t) = d^-$ sur $]a_n, b_n[$ et $d(t) = d^+$ sur $]b_n, a_{n+1}[$.

Il est *a priori* surprenant de considérer comme "lentement variable" une fonction constante par morceaux. On voit mal comment on pourrait "passer lentement" une discontinuité. Formellement nous avons supposé que d était de la forme $d(\varepsilon t)$ où $d(.)$ est une fonction **standard**. Mais rien ne nous empêche de considérer une fonction **standard** constante par morceaux. Dans ce cas **standard** veut dire que les durées qui séparent deux discontinuités sont **standard** (et donc, pour $d(\varepsilon t)$ ces durées sont infiniment grandes (de l'ordre de $1/\varepsilon$)). Compte tenu du changement d'unité de temps que nous venons de faire nous sommes revenus à une durée **standard** entre deux discontinuités. Donc nous supposons dans ce qui suit que les durées entre deux termes de la suite $a_n < b_n < a_{n+1} < b_{n+1} <$ sont **standard**, donc ni **infiniment petites**, ni **infiniment grandes**.

Pour fixer les idées nous ferons, comme dans le paragraphe 1, notre analyse (et nos simulations) dans le cas particulier des fonctions :

$$\mu_1(s) = \frac{s}{0.2+s} \qquad \mu_2(s) = \frac{3s}{1+s}$$

mais, clairement, tout sera valable pour des fonctions continues, croissantes, majorées nulles en 0. Nous fixons également $d^- = 0.25$ et $d^+ = 0.75$. Nous introduisons les notations :

$$\lambda_i^- = \mu_i^{-1}(d^-) \quad ; \quad \lambda_i^+ = \mu_i^{-1}(d^+)$$
$$P_{ij}^- = \mu_i(\lambda_j^-) - d^- \quad ; \quad P_{ij}^+ = \mu_i(\lambda_j^+) - d^+$$

L'ensemble de ces données et notations est visible sur la Fig. 13 . Précisons que :

$$P_{12}^- = 0.063 \quad ; \quad P_{21}^- = -0.064 \quad ; \quad P_{12}^+ = -0.125 \quad ; \quad P_{21}^+ = 0.375 \tag{21}$$

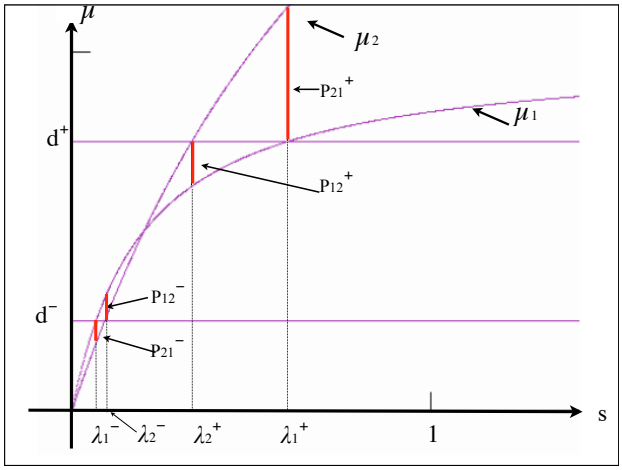

FIG. 13 – Deux fonctions μ et notations

2.1.1 Les phases successives de la dynamique.

Soient a et b ($a < b$) deux réels de l'ordre de l'unité. Nous supposons que sur $[0,a[$ on a $d = d^- = 0.25$ puis sur $]a,b[$ on a $d = d^+ = 0.75$. Nous décrivons des phases successives du mouvement (voir Fig. 14).

Phase 1

Nous partons d'une condition initiale $(s(0),x_1(0),x_2(0))$ et nous supposons que ces trois nombres sont de l'ordre de l'unité. C'est l'espèce 1 qui est la plus performante pour d^- donc, d'après le théorème de l'exclusion compétitive l'équilibre :

$$(s_e,x_{1e}^-,x_{2e}^-) = (\lambda_1^-,S_{in}-\lambda_1^-,0)$$

est globalement asymptotiquement stable. Comme nousou partons d'une condition initiale $(s(0),x_1(0),x_2(0))$ de l'ordre de l'unité et comme la dynamique de (20) est "infiniment" rapide nous pouvons dire que dès que t sera **appréciable** la solution sera, infiniment proche de $(s_e,x_{1e}^-,x_{2e}^-)^2$. Donc dans cette première phase on se dirige "très rapidement" vers (s_e,x_{1e}^-,x_{2e}^-).

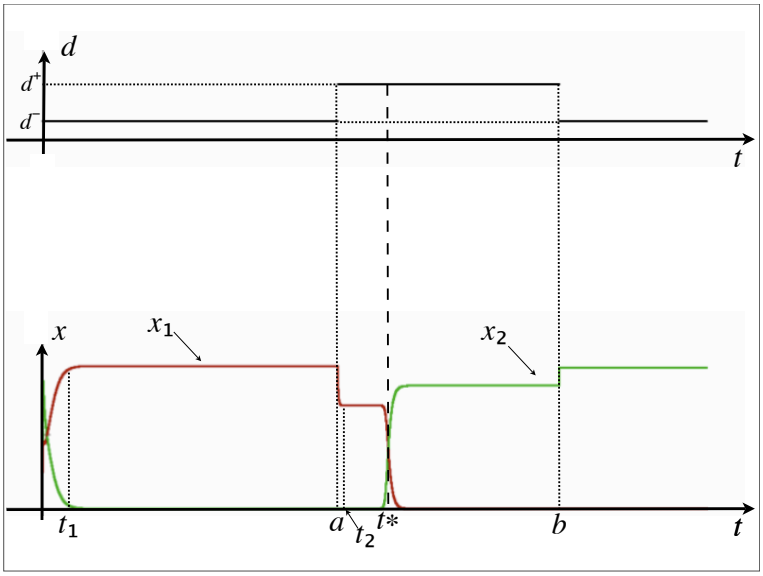

FIG. 14 – Phases successives pour le système (20). En haut les variations de d en fonction du temps, en bas les variations correspondantes de x_1 et x_2. On observe l'instant t^* d'échange des deux biomasses nettement postérieur à l'instant de passage de d^- à d^+.

Phase 2

A partir de t_1, et tant que $t < a$:

- $x_1(t)$ reste proche de x_{1e}^-
- $s(t)$ reste proche de λ_1^-
- Le taux de (dé)croissance de l'espèce 2 est $\dfrac{P_{21}^- + O(\varepsilon)}{\varepsilon}$

donc, pour $t = a$:

$$x_2(a) = x_2(t_1)e^{\frac{aO(\varepsilon)}{\varepsilon}} e^{\frac{aP_{21}^-}{\varepsilon}}$$

$$x_2(a) = x_2(t_1)O(1)e^{\frac{1}{\varepsilon}aP_{21}^-}$$

Phase 3

Maintenant que se passe-t-il pour $t > a$? Dans le meilleur des cas possibles la croissance de x_2 ne pourra pas excéder μ_{2max} et nous sommes certains que tant que

[2]Pour une preuve mathématique il faut ici un argument plus formel. Ce peut être le théorème de Tychonov où un argument de "permanence" dans le formalisme I.S.T.

$(t-a)$ reste plus petit que $-\frac{aP_{21}^-}{\mu_{2max}}$ on a :

$$x_2(t) < x_2(t_1)O(1)e^{\frac{aP_{21}}{\varepsilon}}e^{-\frac{\mu_{2max}(t-a)}{\varepsilon}}$$

Ceci veut dire que

$$x_2(t) = O(\varepsilon)e^{-\frac{O(1)}{\varepsilon}}$$

que nous reportons dans les système (20) soit :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in}-s)-\mu_1(s)x_1-\mu_2(s)O(\varepsilon)e^{-\frac{O(1)}{\varepsilon}}] \\ \frac{dx_1}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_1(s)-d)x_1] \\ \frac{dx_2}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_2(s)-d)O(\varepsilon)e^{-\frac{O(1)}{\varepsilon}}] \end{cases}$$

ce qui montre que $(s(t),x_1(t))$ reste proche de la solution du système :

$$\begin{cases} \frac{d\bar{s}}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in}-\bar{s})-\mu_1(s)\bar{x}_1] \\ \frac{d\bar{x}_1}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_1(\bar{s})-d)\bar{x}_1] \\ (\bar{s}(0),\bar{x}_1(0)) & = & (\lambda_1^-, Sin-\lambda_1^-) \end{cases}$$

qui dès que $t > a$ tend très rapidement vers l'équilibre correspondant à d^+.

Phase 4

Donc pour un certain :

$$t_2 = a + O(\varepsilon)$$

$$(\bar{s}(t_2),\bar{x}_1(t_2)) = (\lambda_1^+ + O(\varepsilon), S_{in}-\lambda_1^+ - O(\varepsilon))$$

et donc :

$$(s(t_2),x_1(t_2)) = (\lambda_1^+ + O(\varepsilon), S_{in}-\lambda_1^+ - O(\varepsilon))$$

ce qui entraîne que tant que t est plus grand que a et $x_2(t)$ est exponentiellement petit on a :

$$\begin{aligned} \frac{dx_2}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon}[(P_{21}^+ + O(\varepsilon))x_2(t)] \\ x_2(t_2) &= x_2(t_1)O(1)e^{\frac{aP_{21}^-}{\varepsilon}} \\ x_2(t) &= O(1)e^{\frac{aP_{21}^-}{\varepsilon}}e^{\frac{(t-a)P_{21}^+}{\varepsilon}} \end{aligned} \tag{22}$$

et par suite $x_2(t)$ ne peut cesser d'être exponentiellement petit que lorsque t atteint une valeur t^* telle que :

$$aP_{21}^- + (t^*-a)P_{21}^+ = 0 \tag{23}$$

Phases 5, 6, 7,....

A partir de maintenant deux cas sont possibles :

- $(t^* - a) < b - a$ Alors, à partir d'un certain $t_3 = t^* + 0(\varepsilon)$, on va se retrouver avec $x_1(t_3)$ et $x_2(t_3)$ de l'ordre de $O(1)$ et $d = d^+$; on recommence la même analyse en échangeant d^- et d^+, les indices 1 et 2. *La valeur t_3 apparaît comme un "instant d'échange de x_1 et de x_2".*
- $(t^* - a) > b - a$ Alors, pour $t = b$ la quantité $x_2(t)$ est toujours exponentiellement petite et on retrouve la valeur $d = d^-$; on reprend l'analyse suivie dans la phase 2. Sur la Fig. 14 on voit le résultat de la simulation de (20) dans le cas $\varepsilon = 0.005$ et $\sigma = 0$. Le choix de ε "pas trop petit " (0.005) permet de bien observer les deux phases 1 et 3

2.2 Les phases successives dans les variables $\varepsilon \ln x_i$

Nous allons reprendre l'étude précédente en introduisant les nouvelles variables :

$$\xi_1 = \varepsilon \ln x_1$$

$$\xi_2 = \varepsilon \ln x_2$$

Ainsi le système :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{2} \mu_i(s) x_i] \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}(\mu_1(s) - d)x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}(\mu_2(s) - d)x_2 \end{array} \right. \tag{24}$$

devient :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dfrac{ds}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{2} \mu_i(s) e^{\frac{\xi_i}{\varepsilon}}] \\ \dfrac{d\xi_1}{dt} & = & \mu_1(s) - d \\ \dfrac{d\xi_2}{dt} & = & \mu_2(s) - d \end{array} \right. \tag{25}$$

où on voit que les variables ξ_i ont une vitesse constante pour chaque valeur de d. Lorsque d prend les deux seules valeurs d^- et d^+ les graphes des $\xi_i(t)$ sont donc les graphes linéaires par morceaux décrits par l'algorithme ci)dessous.

- **Phase 1**, pour $0 \leq t < t_1$:

$$\left\{ \begin{array}{lclcl} x_1(t) & = & 0(1) & \Longrightarrow & \xi_1(t) = 0(\varepsilon) \\ x_2(t) & = & 0(\varepsilon) & \Longrightarrow & \xi_2(t) = 0(\varepsilon) \end{array} \right.$$

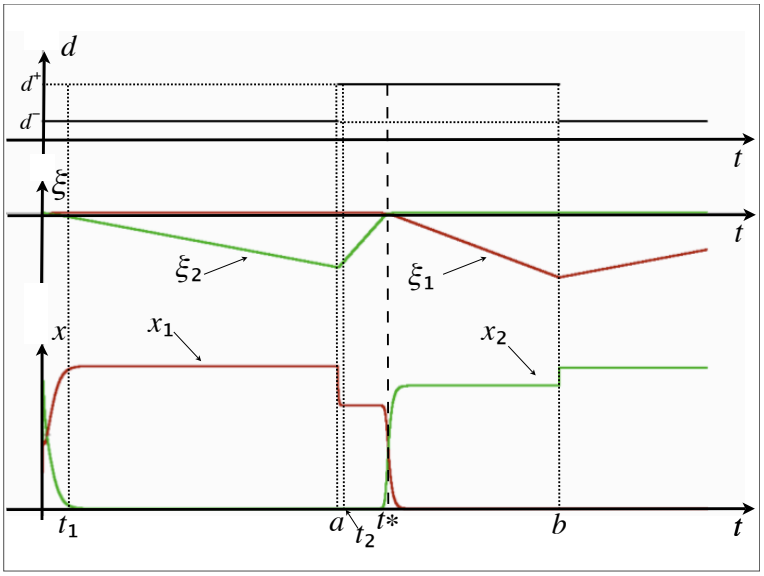

FIG. 15 – Variables ξ_i pour les phases successives pour le système (20). On a rajouté à la figure précédente l'évolution des variables ξ_i).

– **Phase 2**, pour $< t_1 < t < a$:

$$\begin{cases} x_1(t) &= Sin - \lambda_1^- + 0(\varepsilon) \implies \xi_1(t) = 0(\varepsilon) \\ x_2(t) &= x_2(t_1)0(1)e^{\frac{P_{21}t}{\varepsilon}} \implies \xi_2(t) = 0(\varepsilon) + P_{21}t \end{cases}$$

– **Phase 3**, pour $< a < t < t_2$:

$$\begin{cases} x_1(t) &= 0(1) \implies \xi_1(t) = 0(\varepsilon) \\ x_2(t) &= x_2(t_1)0(1)e^{\frac{P_{21}^- a}{\varepsilon}} e^{\frac{P_{21}^+ 0(\varepsilon)}{\varepsilon}} \implies \xi_2(t) = 0(\varepsilon) + P_{21}^- a \end{cases}$$

– **Phase 4**, pour $t_2 < t$:

$$\begin{cases} x_1(t) &= 0(1) \implies \xi_1(t) = 0(\varepsilon) \\ x_2(t) &= x_2(t_1)0(1)e^{\frac{P_{21}^- a}{\varepsilon}} e^{\frac{P_{21}^+ (t-a)}{\varepsilon}} \implies \xi_2(t) = 0(\varepsilon) + P_{21}^- a + P_{21}^+ (t-a) \end{cases}$$

On constate que dans toutes ces phases $\xi_1(t)$ est resté petit de l'ordre de ε, que les **phases** 2 et 3 ont une durée de l'ordre de ε ainsi que les variations de ξ_i ; ces phases sont donc inessentielles pour décrire l'évolution. Enfin pendant la phase 2 le graphe de ξ_2 est une droite de pente (négative) P_{21}^- et pendant la phase 4 c'est une droite de pente (positive) P_{21}^+ qui se raccorde à la droite précédente. Pour la suite :

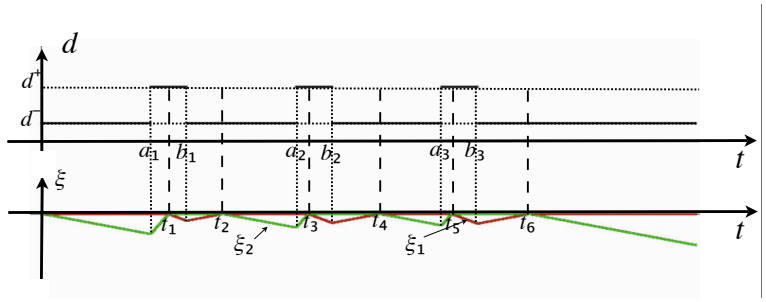

FIG. 16 – Algorithme pour le système (20)

- si le graphe de ξ_2 rencontre la droite $\xi = 0$ avant que $t = b$ le graphe de x_2 devient une droite de pente nulle et celui de ξ_1 est une droite de pente (négative) P_{12}^- ;
- si pour $t = b$ $\xi_2(b)$ est encore négatif le graphe de ξ_2 reprend avec la pente (négative) P_{21}^- alors que ξ_1 reste une droite de pente nulle.

et ainsi de suite. Sur la Fig. 15 nous observons simultannément les variables x_i et ξ_i.

Nous avons donc un algorithme très simple qui permet de déterminer les phases successives d'apparition des $x_i(t)$.

Soit la suite :

$$0 < a_1 < b_1 < a_2 < b_2 < \cdots < a_n < b_n < a_{n+1} < b_{n+1} < \cdots$$

$$\begin{cases} a_n < t < b_n & \Longrightarrow \quad d(t) = d^+ \\ b_n < t < a_{n+1} & \Longrightarrow \quad d(t) = d^- \end{cases}$$

Dans des axes $(\overrightarrow{ot}, \overrightarrow{o\xi})$ on trace deux graphes linéaires par morceaux g_1 et g_2 de deux fonctions $\overline{\xi}_1(t)$ et $\overline{\xi}_2(t)$ qui sont à une distance de l'ordre de ε des deux 'vrais" graphes de $\xi_1(t)$ et $\xi_2(t)$ en suivant les règles :

1. Partir de $(0,0)$
2. Sur $[0,a_1]$ faire g_1 de pente 0 et g_2 de pente P_{21}^-
3. Sur $[a_1,b_1]$ faire g_1 de pente 0 et g_2 de pente P_{21}^+
4. Sur $[b_1,a_2]$ faire g_1 de pente 0 et g_2 de pente P_{21}^-
5. ....et ainsi de suite jusqu'à ce que g_2 rencontre $\overrightarrow{0t}$ pour une certaine valeur $t = t_1^*$.

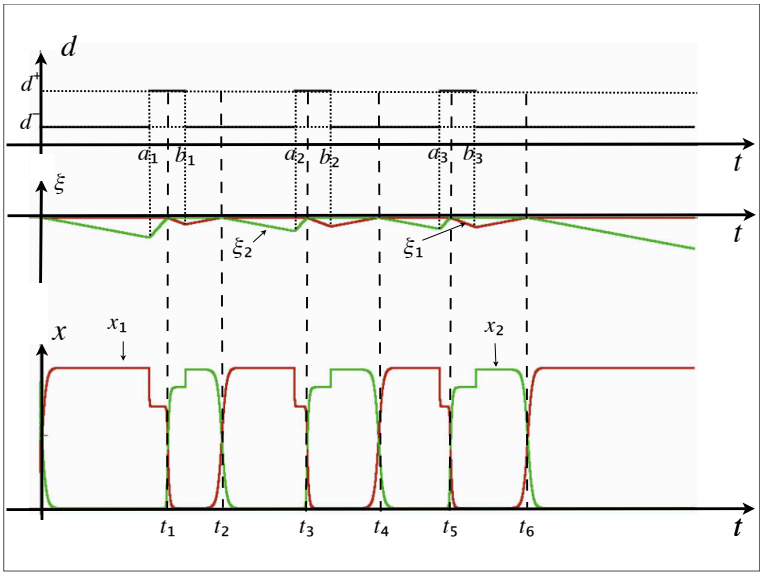

FIG. 17 – Algorithme pour le système (20)

6. Reprendre les étapes 1, 2 , 3, 4, 5, en échangeant les rôles de d^- et d^+ et de 1 et 2.

Cet algorithme détermine une suite $t_1^*, t_2^*, \cdot, \cdot, \cdot, t_p^*, \cdot, \cdot, \cdot$ finie ou non, d'instants que nous appelons "instants d'échange" (de 1 et 2) à ne pas confondre avec les instants a_n et b_n qui sont les instants de "commutation" de d^- et d^+. Chaque intervalle entre deux commutations contient au plus un instant d'échange. Pour tout t d'un intervalle $[t_i, t_{i+1}]$ qui se trouve à plus de $O(\varepsilon)$ des exrémités on sait laquelle des deux valeurs $x_i(t)$ est exponentiellement petite : C'est celle dont l'indice est celui du graphe strictement négatif à cet endroit ; l'autre valeur est, à $O(\varepsilon)$ près celle de l'équilibre pour l'espèce qui gagne la compétition. Sur la Fig. 16 on montre le fonctionnement de cet algorithme qui prévoit les "instants d'échange" t_i (pointillés larges) et sur la figure suivante (Fig. 17) les "échanges " correspondants pour les x_i. Il y a un t_i dans chaque intervalle $[a_i, b_i]$. Sur la Fig. 18 on constate qu'il n'y a pas d'échange dans les intervalles $]b_1, a_2[$, $]a_2, b_2[$, $]b_3, a_3[$ et $]a_3, b_3[$; il peut donc y avoir des intervalles pour lesquels d est favorable à une espèce sans que cette dernière réapparaisse.

2.3 Le cas $d(t)$ continu.

Lorsque t n'est pas constant par morceaux mais continu l'analyse précédente fonctionne plus simplement en ce sens que la **phase 3** au moment de la commutation

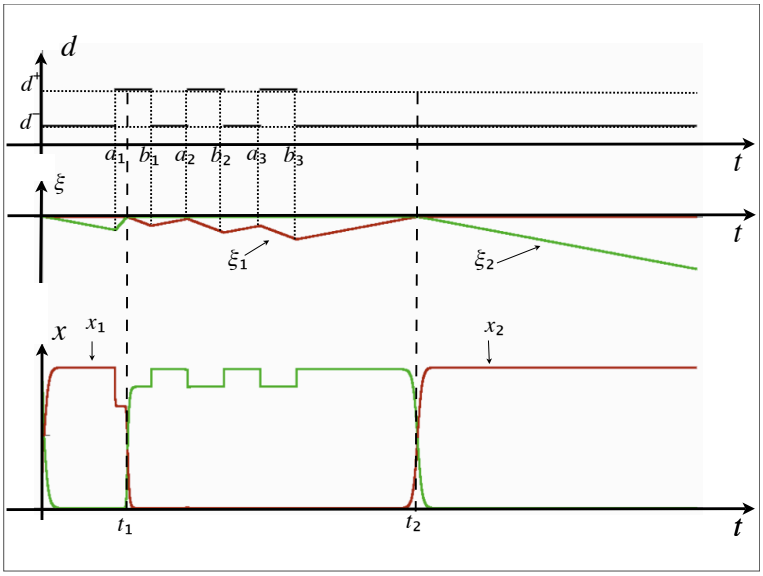

FIG. 18 – Disparition provisoire d'une espèce.

n'existe plus. Pour décrire ce qui se passe il faut introduire la quantité :

$$P_{21}(t) = \mu_2(\lambda_1(t)) = \mu_2(\mu_1^- 1(d(t)))$$

et nous supposons que pour $t = 0$ nous sommes dans le cas :

$$\lambda^*(t) = \min[\lambda_1(t), \lambda_2(t)] = \lambda_1(t)$$

au moins sur un intervalle $[0, a]$ où a est un réel de l'ordre de l'unité.

Phase 1

Comme précédemment nous partons d'une condition initiale $(s(0), x_1(0), x_2(0))$ et nous supposons que ces trois nombres sont de l'ordre de l'unité. C'est l'espèce 1 qui est la plus performante pour $t = 0$ donc la solution $(x_1(t), x_2(t))$ se dirige "très rapidement" (en une durée de l'ordre de ε) vers l'équilibre :

$$(s_e, x_{1e}^-, x_{2e}^-) = (\lambda_1^-(0), S_{in} - \lambda_1^-(0), 0)$$

Ainsi pour un t_1 de l'ordre de ε nous avons $x_1(t_1)$ qui est proche de x_{1e}^- et $x_2(t_1)$ qui est de l'ordre de ε.

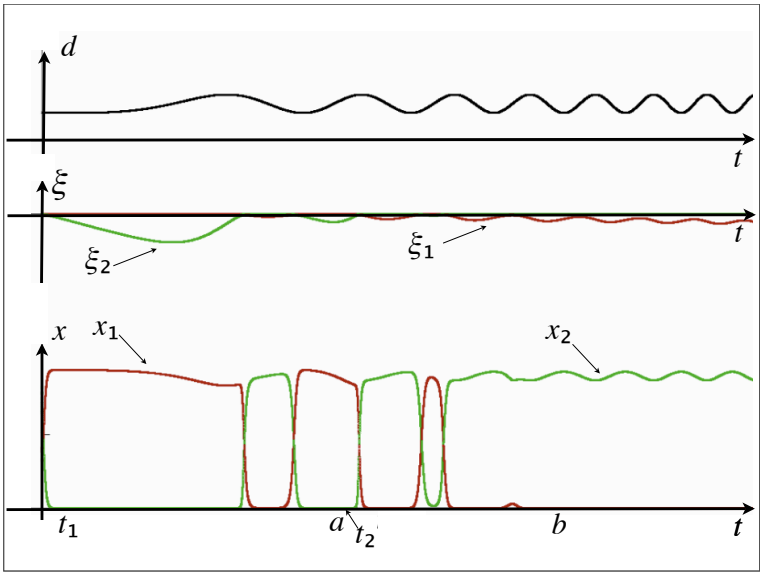

FIG. 19 – Variables x_i et ξ_i pour les phases successives pour le système (20). Cas où $d(t) = 0.5 - 1.25\cos(\frac{t^2}{2})$.

Phase 2

A partir de t_1 :
- $s(t)$ reste proche de $\lambda_1^-(t)$
- $x_1(t)$ reste proche de $x_{1e}^-(t) = S_{in} - \lambda_1^-(t)$
- Le taux de (dé)croissance de l'espèce 2 est $\frac{1}{\varepsilon}(P_{21}(t) + O(\varepsilon))$

et donc la **phase 2** durera tant que $x_2(t)$ sera exponentiellement petit c'est à dire tant que la quantité :

$$\int_0^t P_{21}(\tau)d\tau$$

sera négative de l'ordre de l'unité.

Phase 3

L'échange de x_1 avec x_2 aura lieu pour un temps proche à l'ordre ε du temps t^* défini par :

$$\int_0^{t^*} P_{21}(\tau)d\tau = 0$$

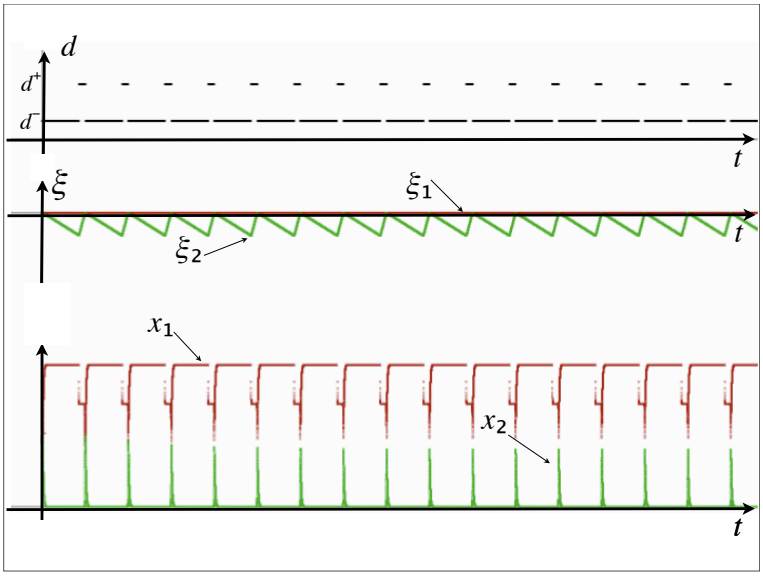

FIG. 20 – Hypothèses du paragaphe 2.4.1 ; $\beta = 0.171$

On remarque que la condition $aP_{21}^{-} + (t^* - a)P_{21}^{+} = 0$ correspond bien au calcul de l'intégrale ci-dessus dans le cas constant par morceaux.

Nous laissons au lecteur le soin de préciser la description de l'algorithme dans les variables ξ_i. Sur la Fig. 19 on observe le résultat pour $d(t) = 0.5 - 1.25\cos(\frac{t^2}{2})$.

2.4 Conditions suffisantes de persistance de 2 espèces.

2.4.1 Le cas périodique

Nous supposons que la suite :

$$\cdots \quad a_n < b_n < a_{n+1} < b_{n+1} < \cdots$$

est telle que

$$\forall n \; (b_n - a_n) = \alpha \quad ; \quad (a_{n+1} - b_n) = \beta$$

et que $d(t)$ est défini par $d(t) = d^-$ sur $]a_n, b_n[$ et $d(t) = d^+$ sur $]b_n, a_{n+1}[$. La fonction $d(t)$ est donc périodique.

L'algorithme décrit au paragraphe 2.2 nous dit que pour que x_2 réapparaisse sur un intervalle $[b_n, a_{n+1}]$ sachant qu'il avait disparu sur l'intervalle précédent $[a_n, b_n]$

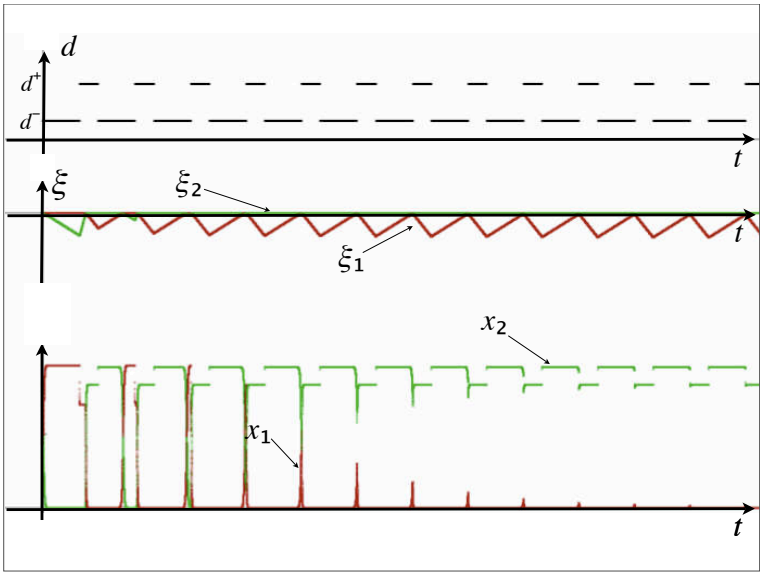

FIG. 21 – Hypothèses du paragaphe 2.4.1 ; $\beta = 0.504$

il est suffisant que :

$$\beta P_{21}^{+} > \alpha(-P_{21}^{-})$$

et, de même, pour que x_1 réapparaisse sur un intervalle $[a_{n+1}, b_{n+1}]$ sachant qu'il avait disparu sur l'intervalle précédent $[b_n, a_{n+1}]$ il est suffisant que :

$$\alpha P_{12}^{-} > \beta(-P_{12}^{+})$$

Si nous fixons $\alpha = 1$ nous obtenons :

Proposition 2.1 *Sous les hypothèses du présent paragraphe une condition suffisante pour que dans chaque intervalle :*

- $[a_n, b_n]$ *la concentration* x_1 *de l'espèce 1 prenne des valeurs de l'ordre de l'unité,*
- $[b_n, a_{n+1}]$ *la concentration* x_2 *de l'espèce 2 prenne des valeurs de l'ordre de l'unité,*

est que les inégalités :

$$-\frac{P_{21}^{-}}{P_{21}^{+}} < \beta < -\frac{P_{12}^{-}}{P_{12}^{+}}$$

soient satisfaites.

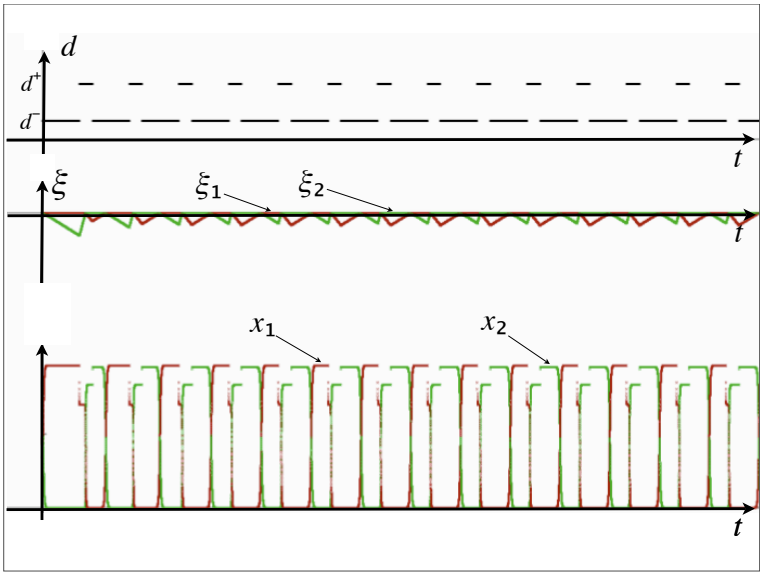

FIG. 22 – Hypothèses du paragaphe 2.4.1 ; $\beta = 0.350$

Dans le cas des hypothèses du paragraphe 2.1 nous avons :

$$-\frac{P_{21}^{-}}{P_{21}^{+}} = \frac{0.064}{0.375} = 0.171 < \beta < -\frac{P_{12}^{-}}{P_{12}^{+}} = \frac{0.063}{0.125} = 0.504$$

Nous avons simulé pour la valeur $\varepsilon = 0.001$.

- Sur la Fig. 20 nous prenons pour β la borne inférieure de l'intervalle de coexistence ; nous sommes à la limite de la disparition de l'espèce 2.
- Sur la Fig. 21 nous prenons pour β la borne supérieure de l'intervalle de coexistence ; nous sommes à la limite de la disparition de l'espèce 1.
- Sur la Fig. 22 nous prenons pour β une valeur proche du milieu de l'intervalle de coexistence ; il y a coexistence des deux espèces.

2.4.2 Le cas non périodique

Les résultats précédents ne font que retrouver dans le cas particulier où $d(t)$ varie lentement ce qui est connu pour le cas où $d(t)$ est une fonction périodique qui ne varie pas nécessairement lentement. Toutefois un débit $d(t)$ périodique n'est pas très réaliste dès que l'on s'éloigne du chémostat de laboratoire et notre méthode s'applique à ce cas.

Imaginons, par exemple, que notre système de deux espèces soit dans un lac traversé par un débit variable selon les saisons : un faible débit toute l'année sauf pendant une courte saison des pluies. Dans notre modèle l'instant b_n est celui du début de la saison des pluies. Cet instant est aléatoire. Un autre exemple est celui d'une station d'épuration qui reçoit des eaux à traiter selon un débit plus ou moins aléatoire. L'intérêt de notre méthode est qu'elle permet de prévoir des persistances même dans ce cas.

Nous supposons donc que la suite :

$$\cdots \quad a_n < b_n < a_{n+1} < b_{n+1} < \cdots$$

est telle que

$$\forall n \; (b_n - a_n) = \alpha - \sigma W_n \quad ; \quad (a_{n+1} - b_n) = \beta + \sigma W_n$$

et que $d(t)$ est défini par $d(t) = d^-$ sur $]a_n, b_n[$ et $d(t) = d^+$ sur $]b_n, a_{n+1}[$. On suppose que W_n est une suite de variables aléatoires. Pour le moment la seule hypothèse faite sur la suite W_n est que :

$$0 \leq W_n \leq 1$$

Comme au paragraphe précédent l'algorithme décrit au paragraphe 2.2 nous dit que pour que chaque x_1 ou x_2 réapparaisse sur chaque intervalle sachant qu'il avait disparu sur l'intervalle précédent il est suffisant que :

$$(\beta + \sigma W_n) P_{21}^+ > (\alpha - \sigma W_n)(-P_{21}^-)$$

$$\alpha - \sigma W_n) P_{12}^- > (\beta + \sigma W_n(-P_{12}^+)$$

Si nous fixons $\alpha = 1$, une condition suffisante calculée "au pire" avec $W_n = 0$ et $W_n = 1$ nous donne :

$$-\frac{P_{21}^-}{P_{21}^+} < \beta < -\frac{P_{12}^-}{P_{12}^+}(1-\sigma) - \sigma$$

Dans le cas $\sigma = 0.15$ et pour les hypothèses du paragraphe 2.1 nous avons l'encadrement :

$$0.171 < \beta < 0.278$$

Sur la Fig. 23 nous avons choisi $\beta = 0.22$ et réalisé les Wn suivant la loi uniforme sur $[0;1]$ et pris $\varepsilon = 0.001)$; pour cette simulations nous avons sur le tableau ci-dessous les longueurs successives des intervalles :

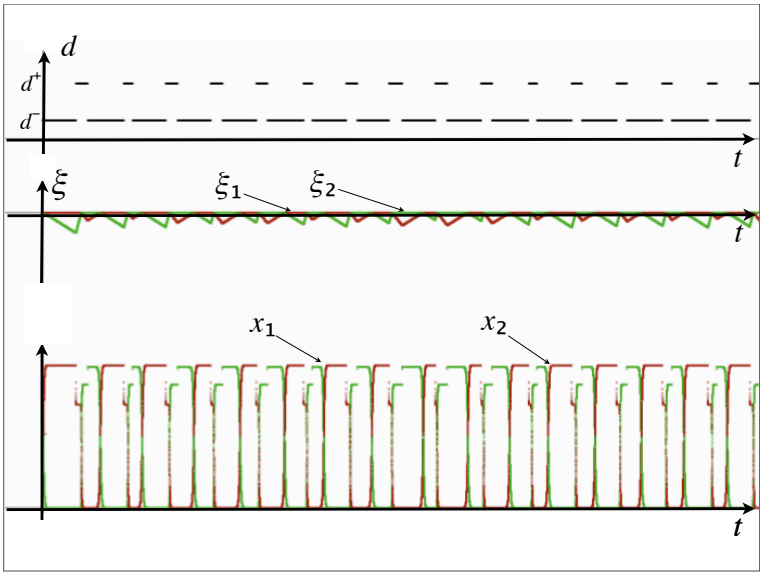

FIG. 23 – Hypothèses du paragaphe 2.4.2 ; $\sigma = 0.15\beta = 0.22$

$[a_n, b_n]$	$[b_n, a_{n+1}]$
0.898	0.321
0.982	0.237
0.892	0.328
0.904	0.316
...	...
...	...
0.972	0.248
0.884	0.366
0.889	0.330

Nous présentons des résultats de simulations (toujours $\varepsilon = 0.001$) qui montrent qu'une espèce peut très bien ne pas réapparaitre pendant plusieurs intervalles de temps mais réapparaitre ensuite (cf. Fig. 24 et 25).

Sur la Fig. 24 on voit que entre a et b les épisodes en faveur de l'espèce 2 ont une durée insuffisante pour que la variable ξ_2 puisse "remonter" jusqu'à l'axe horizontal mais entre b et c un long épisode favorable permet cette "remontée" suivie de la réapparition de l'espèce 2. Sur la Fig. 25 on observe le même phénomène à propos de l'espèce 1.

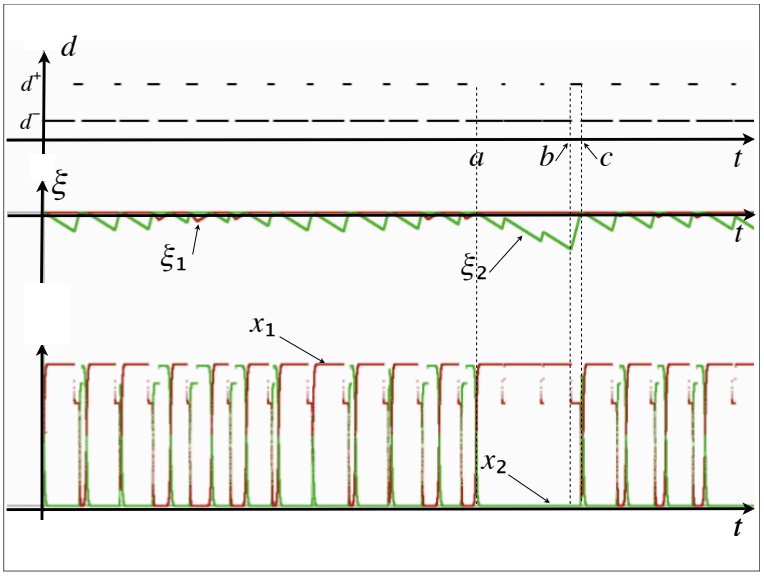

FIG. 24 – Hypothèses du paragaphe 2.4.2 ; $\sigma = 0.25\beta = 0.28$

2.5 Compétition de trois espèces.

Nous considérons le modèle à trois espèces :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{3}\mu_i(s)x_i] \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_1(s)-d)x_1 \\ \dfrac{dx_2}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_2(s)-d)x_2 \\ \dfrac{dx_3}{dt} & = & \frac{1}{\varepsilon}[(\mu_3(s)-d)x_3 \end{cases} \tag{26}$$

dans lequel, toujours pour fixer les idées, les deux fonctions μ_1 et μ_2 sont les fonctions déja utilisées :

$$\mu_1(s) = \frac{s}{0.2+s} \qquad \mu_1(s) = \frac{3s}{1+s}$$

et la fonction μ_3 est définie ainsi :

$$\begin{cases} \mu_2(s) \leq 0.5 & \Longrightarrow & \mu_3(s) = k\mu_1(s) \\ 0.5 \leq \mu_2(s) & \Longrightarrow & \mu_3(s) = k\mu_2(s) \end{cases} \tag{27}$$

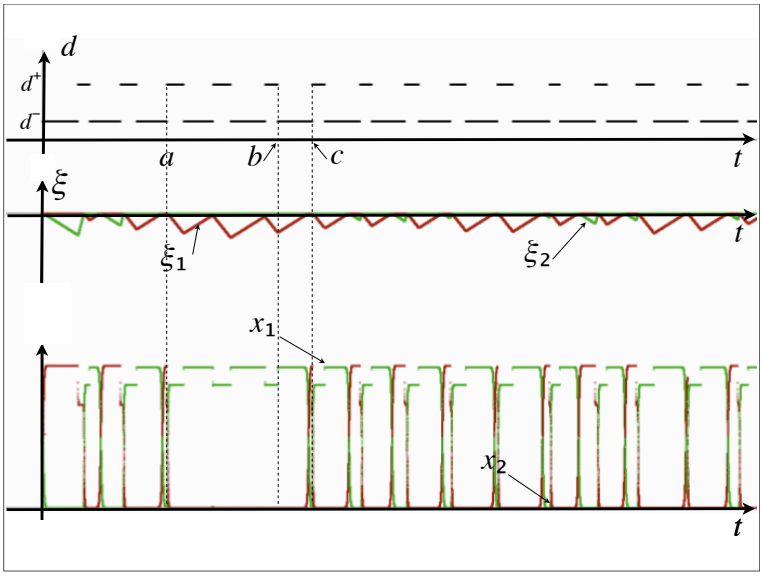

FIG. 25 – Hypothèses du paragaphe 2.4.2 ; $\sigma = 0.25\beta = 0.05$

Nous nous rappelons que $\mu_1(0.2) = \mu_2(0.2) = 0.5$ et donc μ_3 est une fonction continue croissante ; lorsque k est plus petit que 1 elle est dominée par μ_1 sur $[0, 0.2]$ puis dominée par μ_2 sur $[0.2, +\infty]$. Sur la Fig. 29 nous observons une simulation de (26) avec $d(t)$ défini par :

$$\begin{aligned} 0.7 + cos(5t) \geq \quad &\Longrightarrow \quad d(t) = 0.25 \\ 0.7 + cos(5t) > 0 \quad &\Longrightarrow \quad d(t) = 0.75 \end{aligned}$$

et où nous prenons $k = 0.8$.

L'espèce trois introduite est éliminée. Elle est représentée en bleu sur la figure. En haut, à gauche, dans les axes $(\overrightarrow{ot}, \overrightarrow{od})$, on voit les graphes de μ_1 (en rouge), μ_2 (en vert) et μ_3 (en bleu). Dans les variables en "logarithme", dans les axes $(\overrightarrow{ot}, \overrightarrow{o\xi})$ on voit que pendant la première phase où $d(t)$ est égal à 0.25 c'est l'espèce 1 qui a le meilleur taux de croissance, l'espèce 3 décroît (toutefois moins vite que la 2) et que dans la phase suivante où $d(t) = 0.75$ elle croît mais beaucoup moins vite que l'espèce 2 ; ceci se comprend sur les graphes des fonctions de croissance : nous sommes dans la phase retard, pour la valeur de s qui correspond à l'intersection du graphe rouge avec la droite d'ordonnée d^+ et pour cette valeur $\mu - 2$ est beaucoup plus grand que μ_3. Donc, dans les variable ξ, le graphe vert recoupe l'axe horizontal bien avant le graphe bleu et donc l'espèce 2 réapparait avant la 3, ce qui

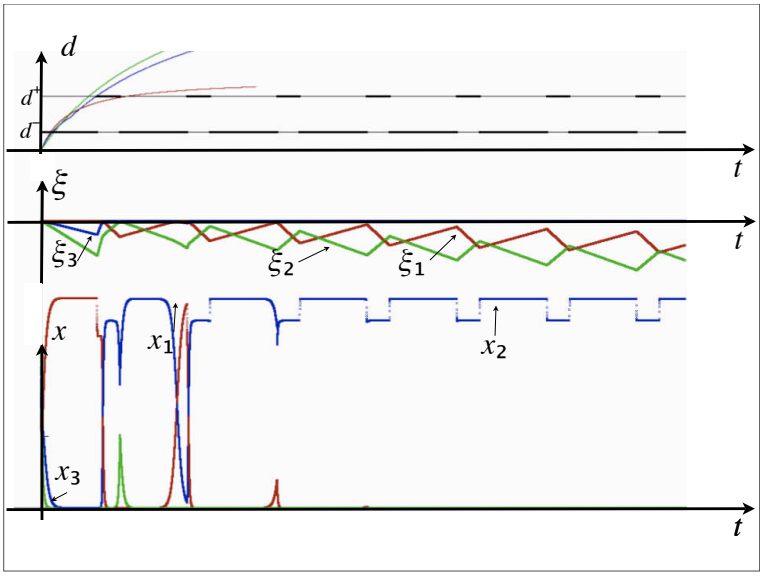

FIG. 26 – $k = 0.9$ Les espèces 1 (en rouge) et 2 (en vert) sont éliminées

est observé dans les axes $(\overrightarrow{ot}, \overrightarrow{ox})$. Nous reprenons maintenant la même simulation mais avec $k = 0.9$; la fonction μ_1 est toujours dominée mais nous observons sur la Fig. 26 que c'est elle qui élimine les deux autres espèces, ce qui semble paradoxal.

Si nous observons les variables en "logarithme" nous voyons que dans la première phase l'espèce 3 (bleue) décroît beaucoup moins vite que la 2 (verte) ; en effet maintenant que k est plus proche de 1 μ_3 s'est rapprochée de μ_1. A moment du passage à la phase de retard, toujours parce que k est plus proche de 1 μ_3 s'est rapprochée de μ_2 et donc la croissance du graphe bleu est proche de celle du graphe vert ; le graphe bleu rejoint l'axe horizontal avant le vert, donc l'espèce 3 réapparaît avant la 2, contrairement au cas écédent. Ensuite les graphes vert et rouge vont inexorablement descendre, ce qui pourrait être démontré en calculant explicitement les quatre pentes définies par :

$$\mu_i(\mu_3^{-1}(d)) - d \quad i = \{1,2\} \quad d \in \{d^-, d^+\}$$

Pour effectuer la simulation présentée sur la Fig. 27 nous avons pris $d(t)$ défini par :

$$\begin{aligned} 0.7 + cos(10t) \geq \quad &\Longrightarrow \quad d(t) = 0.25 \\ 0.7 + cos(10t) < 0 \quad &\Longrightarrow \quad d(t) = 0.75 \end{aligned}$$

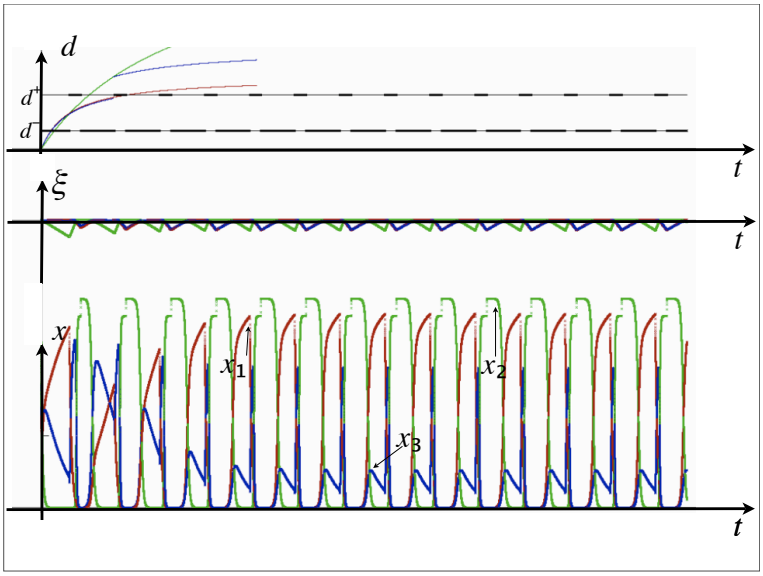

FIG. 27 – μ_3 définie par (28) ; $k_1 = 0.98$; $k_2 = 2$

et une fonction μ_3 définie par :

$$\begin{cases} \mu_2(s) \leq 1 & \Longrightarrow \quad \mu_3(s) = k_1\mu_1(s) \\ 1 < \mu_2(s) & \Longrightarrow \quad \mu_3(s) = k_2\mu_1(s) \end{cases} \tag{28}$$

avec $k_1 = 0.98$ et $k_2 = 2$; la fonction μ_3 obtenue n'est plus continue (ce qui n'est pas génant pour les valeurs de d considérées, mais toujours dominée par μ_1 ou μ_2. On voit que les trois espèces coexistent. On pourrait là aussi le démontrer en calculant les six pentes pertinentes :

$$\mu_i(\mu_j^{-1}(d)) \quad d \in \{d^-, d^+\}$$

Toutefois l'agrandissement des variables en "logarithme" de la Fig. 28 montre que la succession des phases devient complexe.

3 Compétition d'un "grand nombre" d'espèces en présence d'effet refuge

Dans ce paragraphe "grand" veut dire entre 10 et 1000. Contrairement au cas de 2 ou 3 espèces il a semblé plus intuitif de garder la variation de d infiniment petite et donc de ne pas diviser la dynamique par ε.

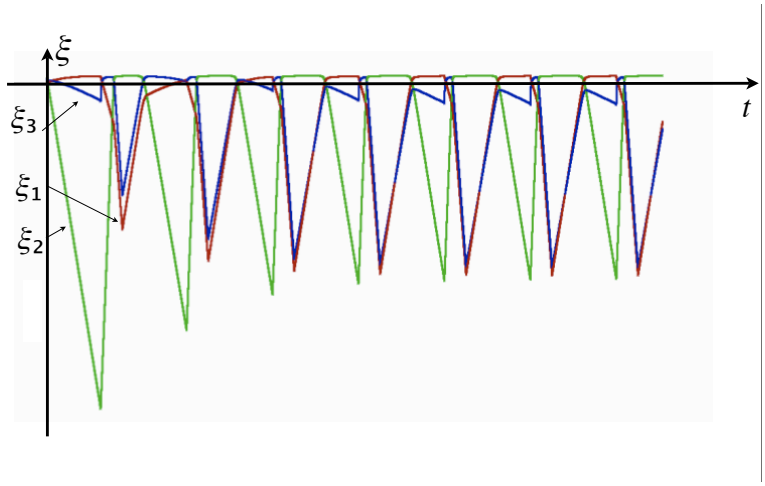

FIG. 28 – μ_3 définie par (28) ; $k_1 = 0.98$; $k2 = 2$

3.1 Exemples de simulations pour un modèle avec "effet refuge"

Nous considérons dans cette section le modèle défini par le système différentiel à second membre discontinu :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & d(\varepsilon t)(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{N} \mu_i(s) x_i \\ x_i \geq \alpha_i & \Longrightarrow & \dfrac{dx_i}{dt} = (\mu_i(s) - d(\varepsilon t))x_i \qquad i = 1,2,...,N \\ x_i < \alpha_i & \Longrightarrow & \dfrac{dx_i}{dt} = \alpha_i \qquad\qquad\qquad\qquad i = 1,2,...,N \end{cases} \tag{29}$$

dont les solutions sont prises au sens de Filippov. Il est inutile ici de savoir ce que sont des solution de Filippov il suffit de dire que $x_i(t)$ peut décroître jusqu'à la valeur α_i mais, une fois atteinte cette dernière, $x_i(t)$ reste égal à α_i jusqu'à ce que le second membre soit croissant à nouveau. Cet effet est obtenu facilement dans un schéma explicite d'intégration en posant à l'endroit approprié[3]

$$\text{si} \quad x_i(t) \leq \alpha_i \quad \text{alors} \quad x_i(t + dt) = \alpha_i$$

Dans toute la suite nous supposons, ce qui facilite l'analyse, que toutes les valeurs refuge α_i sont égales :

$$\forall i : \alpha_i = \alpha$$

[3]Sur les liens entre solutions d'équations différentielles à second membre discontinu et schéma d'Euler on peut consulter [10]

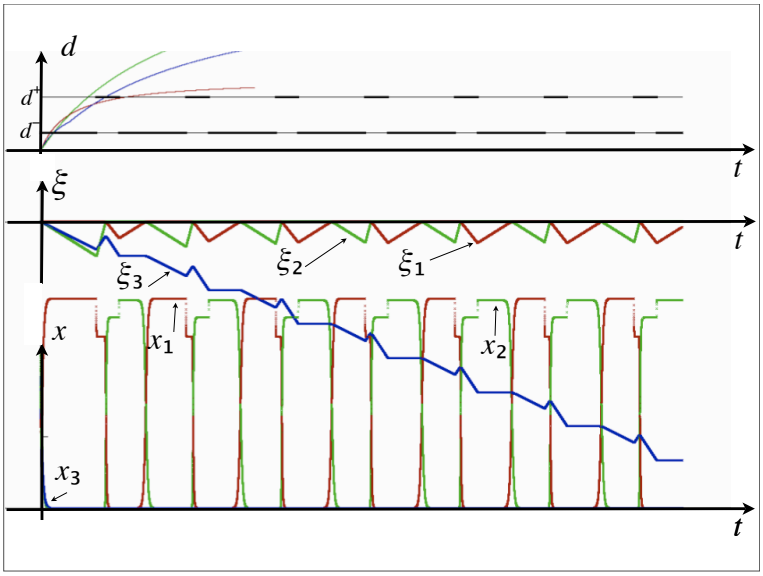

FIG. 29 – $k = 0.8$ L'espèce 3 (en bleu) est éliminée

Pour une première simulation nous choisissons les fonctions μ_i définies par :

$$\mu_i(s) = 2m_i e^{\frac{-e_i}{s}}$$

avec $m_i = \frac{i-1}{N}$ et $e_i = 0.25\frac{m_i}{1-m_i}$

Nous allons introduire pour la première fois une représentation qui sera intéressante par les informations qu'elle porte. Il s'agit de représenter la trajectoire du point $(s(t), d(\varepsilon t))$ en superposition des graphes des fonctions $\mu_i(s)$. Comme on a $s(t) + \sum x_i(t) \approx S_{in}$ on visualise la biomasse totale, grande quand $s(t)$ est petit (quand le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ se trouve sur l'enveloppe supérieure), et inversement.

Sur la Fig. 30 nous observons l'évolution au cours du temps variant entre 0 et 5000 du point de coordonnées $(s(t), d(\varepsilon t))$ pour :

- Ligne du haut : $d(\varepsilon t) = 0.1 + 0.0014t$
- Ligne du bas : $d(\varepsilon t) = 0.8 - 0.0014t$
- Colonne de gauche : $N = 100$
- Colonne de droite : $N = 1000$

En l'absence de retard à la bifurcation on s'attendrait à ce que le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ suive cette l'enveloppe supérieure des μ_i mais le cas $n = 2$ nous a familiarisé avec le phénomène et nous nous attendons à des surprises.

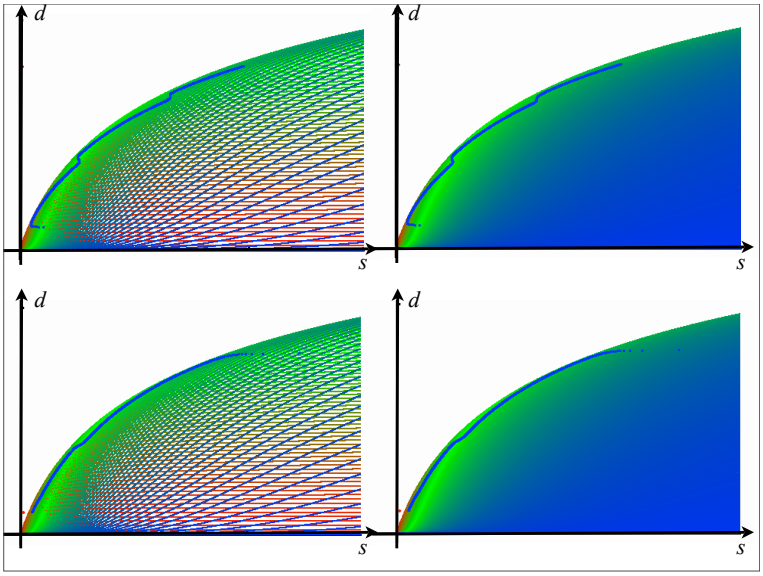

FIG. 30 – Equations (29) ; $\alpha_i = \alpha = 10^{-12}$; Première ligne $d(\varepsilon t) = 0.1 + 0.0014\,t$; Deuxième ligne $d(\varepsilon t) = 0.8 - 0.0007\,t$; Première colonne : $N = 100$; Deuxième colonne : $N = 1000$

On constate deux choses :

- Un écart très significatif de la trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$ à l'enveloppe supérieure et que cet écart *est différent* selon que $d(\varepsilon t)$ varie du bas vers le haut ou du haut vers le bas.
- La trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$ est remarquablement indépendante du nombre N. En particulier l'écart reste le même quand N augmente. *Il y a convergence mais pas vers une trajectoire qui suivrait l'enveloppe supérieure.*

3.2 Explications avec un modèle caricatural

3.2.1 Le modèle

Pour expliquer ce phénomène nous allons changer de modèle. Nous allons caricaturer les fonctions μ_i par des fonctions particulières (fonction “seuil") comme il est indiqué sur la Fig. 31 Pour chaque $\mu_i(s)$ on a :

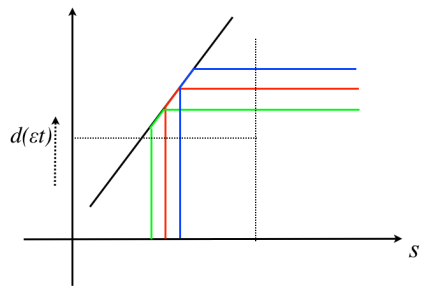

FIG. 31 – Trois fonction μ

$$\begin{cases} s < a_i & \Longrightarrow \quad \mu_i(s) = 0 \\ a_i \leq s < b_i & \Longrightarrow \quad \mu_i(s) = s \\ b_i \leq s & \Longrightarrow \quad \mu_i(s) = b_i \end{cases}$$

avec $a_i = \frac{i-1}{N}$ et $b_i = \frac{i}{N}$.

Nous définissons :

- Le cas "d montant" :
$$d(\varepsilon t) = a + b\,\varepsilon t$$
- Le cas "d descendant" :
$$d(\varepsilon t) = a - b\,\varepsilon t$$

On suppose que $S_{in} > 1$ (en fait $S_{in} = 3$ dans les simulations).

3.2.2 Le cas "d montant"

Imaginons maintenant que $d(\varepsilon t)$ passe par la valeur $d^0 = \frac{i_0}{N}$ à l'instant t_0. Un tout petit peu avant c'est l' "espèce verte" (l'indice précédent $i_0 - 1$) qui gagne la compétition :

- Tous les x_i sont à la "valeur refuge" α sauf....
- .... x_{vert} qui vaut approximativement $S_{in} - d^0$.

Dès que $d(\varepsilon t) > d^0$ (voir Fig. 32) :

- x_{vert} est solution de :
$$\frac{dx_i}{dt} = (d^0 - d(\varepsilon t))x_i$$
et donc décroît jusqu'à la valeur refuge α.
- Dans le même temps s croît de d^0 à approximativement la valeur S_{in}.

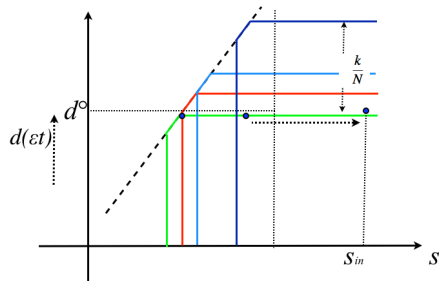

FIG. 32 – Le passage par une valeur $b_{i-1} = a_i$

En effet nous savons que $s(t) + \sum x_i(t) \approx S_{in}$. Toutefois l'argumentation précédente suppose que la biomasse totale des espèces à la valeur refuge soit infiniment petite, c'est à dire que $N\alpha$ soit infiniment petit.

Une fois ce transitoire passé toutes les espèces telles que $i \geq i_0$ ont un taux de croissance donné par :

$$\frac{i}{N} - d(\varepsilon t)$$

Plus l'indice est grand plus le taux de croissance est grand. Donc la première espèce à "réapparaitre", c'est à dire à avoir une biomasse non infiniment petite, est x_N, suivie de x_{N-1}, de x_{N-2} et ainsi de suite. Mais ce faisant $s(t)$ va décroitre en dessous de la valeur seuil 1 pour μ_N, puis la valeur seuil $1 - \frac{1}{N}$ pour μ_{N-1} et ainsi de suite. Donc à peine réapparues ces espèces disparaissent à nouveau jusqu'à ce que soit rencontrée l'espèce telle que :

$$a_{i_0+k} < d(\varepsilon t) < b_{i_0+k}$$

Pour déterminer ce k évaluons le maximum atteint par un $x_{i_0+k}(t)$ dans le cas où $d(\varepsilon t) = \varepsilon t$ sous l'hypothèse que s resterait égal à S_{in}. La biomasse de l'espèce $i_0 + k$ est donnée par :

$$x_{i_0+k}(t) = \alpha \exp(\int_{\frac{i_0}{\varepsilon N}}^{t} \frac{i_0+k}{N} - \varepsilon \tau d\tau)$$

soit :

$$x_{i_0+k}(t) = \alpha \exp(\int_{0}^{t-t_0} \frac{k}{N} - \varepsilon \tau d\tau)$$

qui atteint son maximum :

$$\alpha \exp(\frac{k^2}{2N^2\varepsilon}) \tag{30}$$

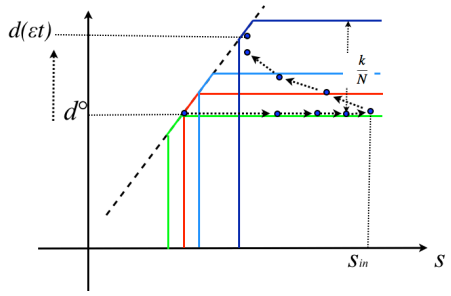

FIG. 33 – Formation d'un feston

pour :

$$t - t_0 = \frac{k}{N\varepsilon}$$

De la formule (30) on déduit que $x_{i_0+k}(t)$ ne pourra atteindre une valeur non infiniment petite que si :

$$\frac{k^2}{2N^2\varepsilon} > -\ln(\alpha)$$

c'est à dire :

$$\Delta t = t - t_0 > \frac{\sqrt{-2\ln(\alpha)\varepsilon}}{\varepsilon}$$

ce qui correspond, puisque d augmente à la vitesse ε, à une augmentation de d de :

$$\Delta d = \sqrt{-2\ln(\alpha)\varepsilon} \tag{31}$$

C'est donc pour une augmentation de d donnée par la formule ci dessus que le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ va rejoindre l'enveloppe supérieure des μ_i après avoir effectué un "feston" vers la droite comme indiqué sur la Fig. 33 Pour conclure nous pouvons énoncer la :

Loi des festons :

- Pour N infiniment grand le nombre de feston ne dépend pas de N. Voir Fig. 34.
- Le nombre de festons double quand ε est divisé par 4. Voir Fig. 35.
- Le nombre de festons est divisé par 2 lorsque le seuil est élevé à la puissance 4. Voir Fig. 36.

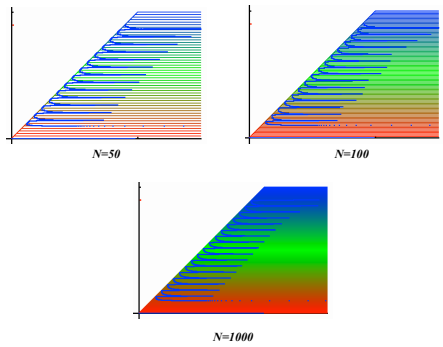

FIG. 34 – Dans les variables (s,d), le cas "d montant" : le nombre de festons ne dépend pas de N ($\varepsilon = 0.0001$)

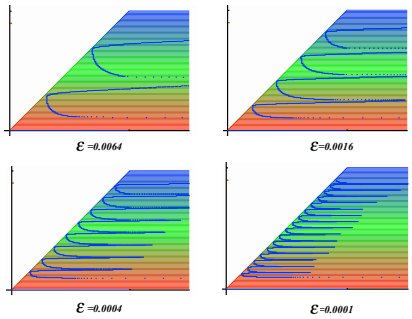

FIG. 35 – Dans les variables (s,d), le cas "d montant" : le nombre de festons double quand ε est divisé par 4 ($N = 200$)

3.2.3 Le cas "d descendant"

Nous observons pour commencer (Fig. 37) deux simulations sans "effet refuge" (i.e. seuil $\alpha = 0$) où :

$$d(\varepsilon t) = 1 - \varepsilon t = 1 - 0.001t$$

avec $N = 200$ puis $N = 50$. On observe dans les deux cas que le point $(s(t), d(\varepsilon t))$descend selon une droite de pente 2.

Nous refaisons la même simulation (Fig. 38) mais cette fois avec un effet refuge : $\alpha = 10^{-6}$ et $\alpha = 10^{-12}$. La droite de pente -2 se redresse pour devenir une droite de pente 1 (donc parallèle à Sup μ_i).

Pour essayer d'expliquer ces observations commençons par énoncer (sans preuve)

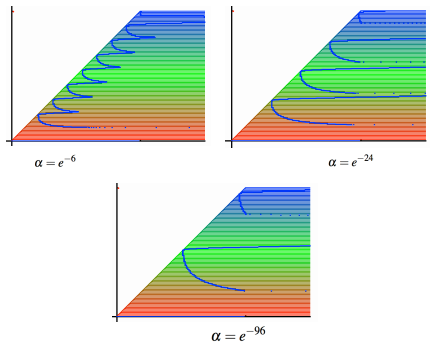

FIG. 36 – Dans les variables (s,d), le cas "d montant" : le nombre de festons est divisé par 2 lorsque le seuil est élevé à la puissance 4 ($N = 100$)

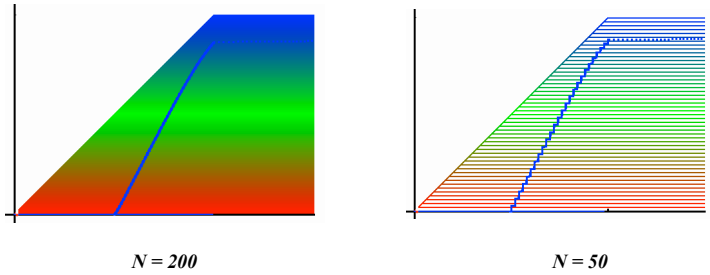

FIG. 37 – Cas "d descendant " : $d(\varepsilon t) = 1 - 0.001t$

un petit lemme simple.

Lemme 3.1 *soit le système :*

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} &= d(\varepsilon t)(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^{N} \mu_i(s) x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} &= (\mu_i(s) - d(\varepsilon t))x_i \quad i = 1,2,\ldots,N \end{cases}$$

supposons que $x_i(0)$ soit appréciable (i.e. ni infiniment petit, ni infiniment grand) et que sur un intervalle de temps $[0,T]$ infiniment grand (de l'ordre de $\frac{1}{\varepsilon}$) la quantité $\sum_{j \neq i} x_j$ soit infiniment petite. Alors pour t de l'ordre de $\frac{1}{\varepsilon}$ dans $[0,T]$ on a :

$$s(t) \approx \mu_i^{-1}(d(\varepsilon t))$$

En d'autres termes le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ est infiniment proche de l'intersection du graphe de μ_i avec la droite horizontale d'ordonnée $d(\varepsilon t)$.

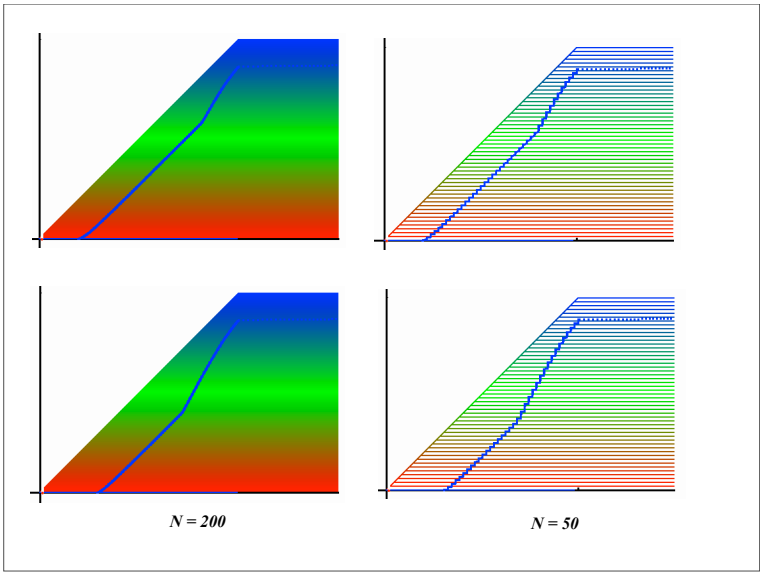

FIG. 38 – Cas "d descendant " : $d(\varepsilon t) = 1 - 0.001t$; première ligne $\alpha = 10^{-6}$; deuxième ligne $\alpha = 10^{-12}$

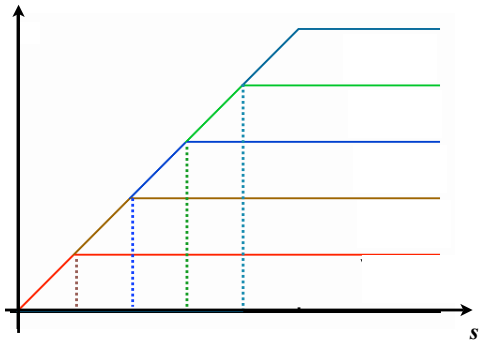

FIG. 39 – Cinq fonction μ : μ_1 rouge ; μ_2 marron ;μ_3 bleu ;μ_4 vert ; μ_1 émeraude

Pour expliquer les Fig. 37 et 38 considérons pour commencer le cas N = 5. Nous avons sur la Fig 39 les graphes rouge (μ_1), marron(μ_2), bleu (μ_3), vert(μ_4), émeraude (μ_5). Sur la Fig. 40 est tracée la trajectoire du point $(s(t), d(\varepsilon t))$pour une

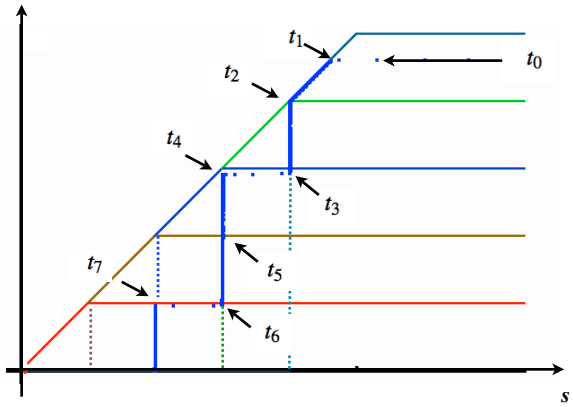

FIG. 40 – En bleu gras la trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$ et les instants caractéristiques.

simulation de :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & (1-0.002t)(S_{in}-s) - \sum_{i=1}^{4} \mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & (\mu_i(s) - (1-0.002t))x_i \quad 1,2,...,5 \end{cases}$$

avec $S_{in} = 3$ et $x_i(0) = 0.1$. Sur la Fig. 41 sont tracées les $\mathrm{Ln}(x_i(t))$ avec les mêmes couleurs que pour les μ_i correspondant. Sur les deux figures sont indiqués les mêmes instants particuliers $t_0, t_1, \cdots, t_7$.

Intervalle $[t_0\ ;\ t_1]$

Tant que $d(\varepsilon t) > \frac{4}{5}$, pour $i = 1,2,3,4$ on a $\max \mu_i(s) < d(\varepsilon t)$ et donc les x_i correspondant (rouge, marron, bleu, vert) sont décroissants et seul $x_5(t)$ (émeraude) est croissant. A l'instant t_1 le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ est infiniment proche de l'intersection du graphe de μ_5 et de $d(\varepsilon t_1)$ (voir Fig 40). A ce même instant toutes les autres variables sont infiniment petites (voir Fig 41).

Intervalle $[t_1\ ;\ t_2]$

Les variables $,x_1, x_2, x_3, x_4$ continuent à décroître. En vertu du lemme 3.1 le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ continue à suivre le graphe émeraude.

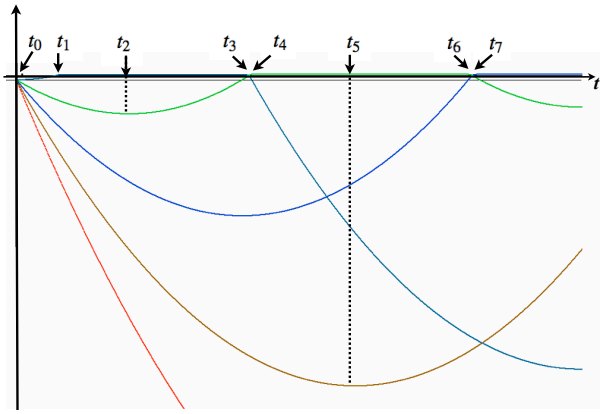

FIG. 41 – Trajectoires des $\ln(x_i(t))$ correspondant à $(s(t), d(\varepsilon t))$ de la figure précédente avec les instants caractéristiques correspondants.

Intervalle $[t_2\ ;\ t_3]$

A l'instant t_2, $d(\varepsilon t)$ passe par la valeur $\frac{3}{5} = \max \mu_3$ et à partir de maintenant $x_4(t)$ va croitre en restant infiniment petit jusqu'à l'instant t_3 où il redevient appréciable. L'instant t_2 était l'instant de *bifurcation* où l'espèce 4 devenait plus performante que la 5, l'instant t_3 est celui où, en raison du *retard à la bifurcation*, l'échange entre les espèces 4 et 5 a lieu. C'est également, en raison des données particulières, l'instant où l'espèce 3 (bleue) cesse de décroitre.

Intervalle $[t_3\ ;\ t_4]$

Cet intervalle, infiniment petit à l'échelle d'observation de la Fig 41 est celui de la disparition de l'espèce 5 dans les infiniment petits, l'espèce 4 prenant sa place.

Intervalle $[t_4\ ;\ t_5]$

L'espèce 4 reste visible. Le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ suit le graphe vert.

Intervalle $[t_5\ ;\ t_6]$

L'instant t_5 est celui ou x_3 (marron) cesse de décroître.Le point $(s(t), d(\varepsilon t))$ continue à suivre le graphe vert.

Intervalle $[t_6\ ;\ t_7]$

Echange des espèces verte et bleue.

Sur la Fig. 42 on observe, pour $N = 20$, la trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$. La pente

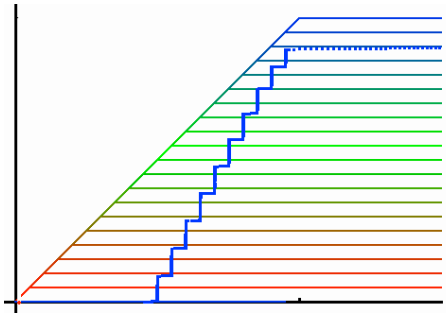

FIG. 42 – Dans les variables $(s(t), d(\varepsilon t)$ escalier descendant : $N = 20$

égale à -2 s'explique par le fait que, pour nos fonctions μ_i très particulières, la hauteur des marches de l'escalier est égale à deux fois la profondeur. Toute l'argumentation repose sur le phénomène de retard qui est indépendant de ε pourvu que ce dernier soit assez petit pour que, en dehors des échanges (intervalles de type $[t_3, t_4]$) un état quasi stationnaire avec un seul x_i non infiniment petit ait le temps de s'établir. Pour que ce qui précède soit valable il faut donc que le temps mis par $d(\varepsilon t))$ pour parcourir la distance entre deux maximums de μ_i consécutifs soit infiniment grande, il faut donc que $N\varepsilon$ soit infiniment petit. Qu'en est-il lorsque ce n'est pas le cas ? La Fig. 43 où l'on voit que pour $N = 100$ faite toujours avec le même $\varepsilon = 0.002$ la pente ne semble pas avoir varié alors que le nombre des x_i non infiniment petits (disons dont le *log* est plus grand que -2 - 3) est de l'ordre de la dizaine est un début de réponse : Les simulations semblent montrer que le phénomène ne dépend pas de N et n'exige pas que $N\varepsilon$ soit infiniment petit. Je ne cherche pas à expliquer plus.

Maintenant on devine aisément d'où vient la rupture de pente observée sur les Fig. 37 et 38. En cas d'effet refuge, la descente des variables x_i est stoppée à la valeur du seuil et alors la durée de la remontée ne dépend plus de l'éloignement du point d'entrée dans les infiniment petits mais uniquement de la valeur du seuil et est donc constante. La Fig. 44 illustre ce propos. L'instant t_2 de la rupture de pente se détermine aisément en recherchant quel est la variable x_i qui, en l'absence de seuil, a pour minimum précisément la valeur du seuil α. Dans l'exemple simulé la condition initiale était 0.01 la même pour tous les x_i.

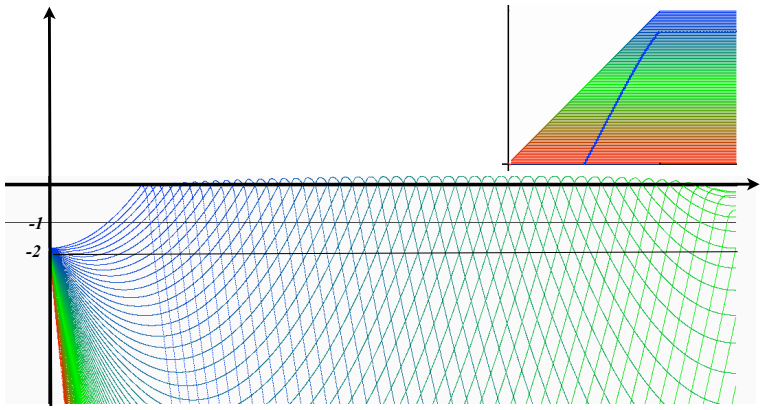

FIG. 43 – Dans les variables $(s(t), d(\varepsilon t)$ (en haut) et $(t, \varepsilon \log(x_i(t))$ (en bas), escalier descendant : $\varepsilon = 0.002$; $N = 100$

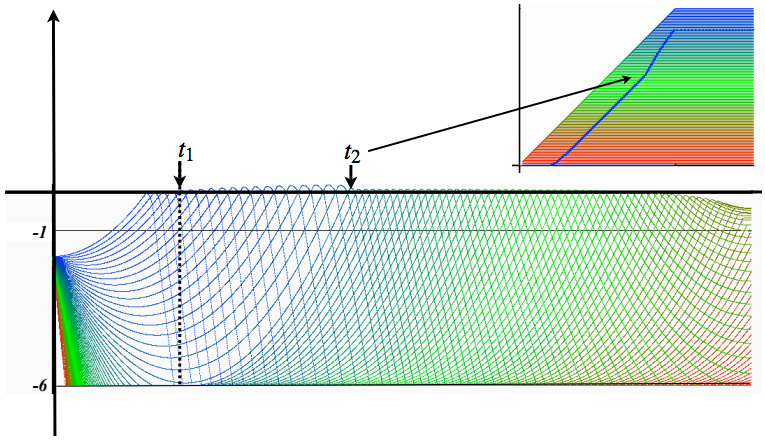

FIG. 44 – Dans les variables $(s(t), d(\varepsilon t)$ (en haut) et $(t, \varepsilon \log(x_i(t))$ (en bas), escalier descendant : Seuil $\alpha = 10^{-6}$ $\varepsilon = 0.002$; $N = 100$

3.3 Illustration avec un modèle moins caricatural

Pour illustrer ce qui précède nous reprenons le modèle avec effet refuge (29) avec les fonctions μ_i définies par : :

$$\begin{cases} s \leq e_i & \Longrightarrow \quad \mu_i = \frac{m_i}{e_i} s \\ s > e_i & \Longrightarrow \quad \mu_i = 0.01(s - e_i) \end{cases}$$

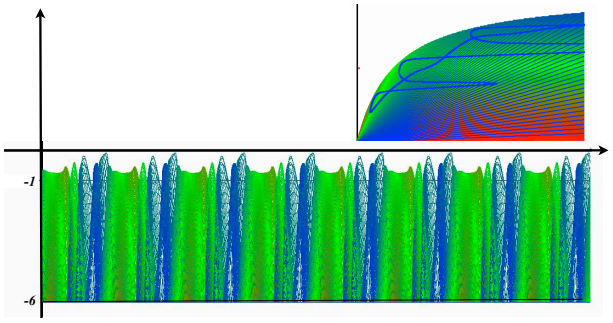

FIG. 45 – Dans les variables $(s(t), d(\varepsilon t)$ (en haut) et $(t, \varepsilon \log(x_i(t))$ (en bas), simulation du modèle défini au paragraphe 3.3 : $\varepsilon = 0.005$; $N = 200$; $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$.

avec $m_i = \frac{i-1}{N}$ et $e_i = \frac{0.25 m_i}{1-m_i}$. Ces fonctions sont un peu moins caricaturales que les précédentes en ce sens qu'elles sont continues et jamais constantes. Sur la Fig. 45 nous observons le résultat d'une simulation avec :

- $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
- $\varepsilon = 0.005$
- $x_i(0) = 0.01$
- $N = 200$
- Sur sur l'intervalle $1000 \leq t \leq 2000$

Nous avons représenté la trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$ ainsi que les $\log(x_i(t)$. L'effet refuge est bien caractérisé par le fait que toutes ces trajectoires restent au dessus de la droite d'ordonnée -6. On voit qu'un régime périodique est installé, que la trajectoire de $(s(t), d(\varepsilon t))$ présente des "festons" à la montée et de simples ruptures de pentes à la descente.

La dissymétrie entre la cas $d(\varepsilon t)$ montant et descendant a une interprétation. Lorsqu'une espèce est seule et que d (qui peut être interprété comme un taux de disparition) augmente la taille de la population à l'équilibre diminue ; cette diminution peut être très brutale lorsque d approche de μ_{max}. Dans ce cas l'espèce qui disparait laisse toute la ressource disponible (s) à d'autres espèces et ce sont celles qui ont un $\mu(s)$ élevé aux fortes concentrations qui émergent. In versement, lorsque d diminue l'espèce résidente voit sa taille augmenter, maintenant la ressource à un faible niveau. A aucun moment la biomasse totale diminuera, s se maintiendra à de faibles niveaux et la croissance d'une espèce éventuellement plus compétitive n'aura lieu que très lentement. Pour que cette dissymétrie soit bien visible il faut que lorsqu'une espèce i perd sa suprématie $d(\varepsilon t)$ soit très proche de $\mu_{i\,max}$.

4 Un “grand nombre” d’espèces en présence de mutations

4.1 Mutations du génotype

Dans ce paragraphe nous supprimons l’effet refuge et considérons le modèle (17) rappelé ci-dessous :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{N}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_i(s)-d)x_i+\sigma\frac{\sum_{j\neq i}^{N}\mu_j x_j}{N} \quad i=1,2,...,N \\ \sigma>0 & & \end{cases}$$

Nous pouvons prévoir qu’il va se comporter approximativement comme le modèle avec effet refuge. En effet, si à un instant donné une espèce i_0 ou un groupe d’espèces voisines de i_0 concentre l’essentiel de la biomasse (de l’ordre de l’unité) chaque espèce j recevra de l’ordre de $\frac{\sigma}{N}\mu_{i_0}(s)$. On aura, pour les j pas trop proches de i_0, un quasi-équilibre défini par :

$$x_j \approx \frac{\sigma\,\mu_{i_0}(s)}{N\,d(\varepsilon t))} \approx \frac{\sigma}{N}$$

et tout se passera comme si on avait un effet refuge avec un seuil $\alpha=\frac{\sigma}{N}$. C’est ce que confirme la simulation de (17) avec les fonctions μ_i du paragraphe précédent, c’est à dire :

$$\begin{cases} s\leq e_i & \Longrightarrow & \mu_i=\frac{m_i}{e_i}s \\ s>e_i & \Longrightarrow & \mu_i=0.01(s-e_i) \end{cases}$$

avec $m_i=\frac{i-1}{N}$ et $e_i=\frac{0.25m_i}{1-m_i}$. Sur la Fig. 46 on a le résultat, sur l’intervalle $1000\leq t\leq 2000$, de la simulation faite avec les mêmes paramètres qu’au paragraphe (3.3) soit :

- $d(\varepsilon t)=0.5-0.3\cos(\varepsilon t)$
- $\varepsilon=0.005$
- $x_i(0)=0.01$
- $\sigma=0.0002$ et $N=200$. Donc $\frac{\sigma}{N}=0.000001$

On observe d’une part un comportement remarquablement semblable de la trajectoire de $(s(t),d(\varepsilon t))$ et, d’autre part, que, comme prévu, les x_i sont (approximativement) supérieurs à 10^{-6}. On constate que les espèces rouges n’arrivent jamais à être visibles mais sont bien présentes grâce aux mutations.

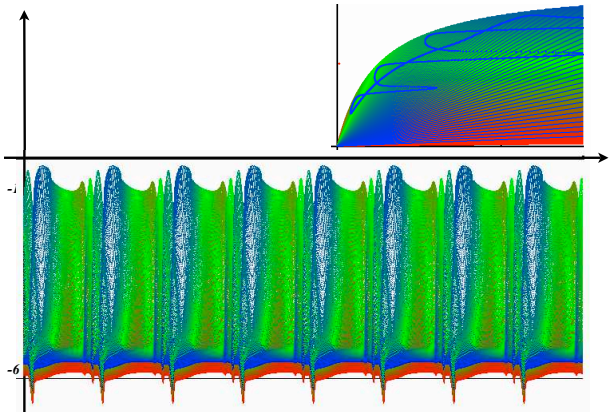

FIG. 46 – Dans les variables $(s(t), d(\varepsilon t)$ (en haut) et $(t, \varepsilon \log(x_i(t))$ (en bas), simulation du modèle défini au paragraphe 4.1 : $\varepsilon = 0.005$; $N = 200$; $d(\varepsilon t) = 0.5 - 0.3\cos(\varepsilon t)$; $\sigma = 0.0002$.

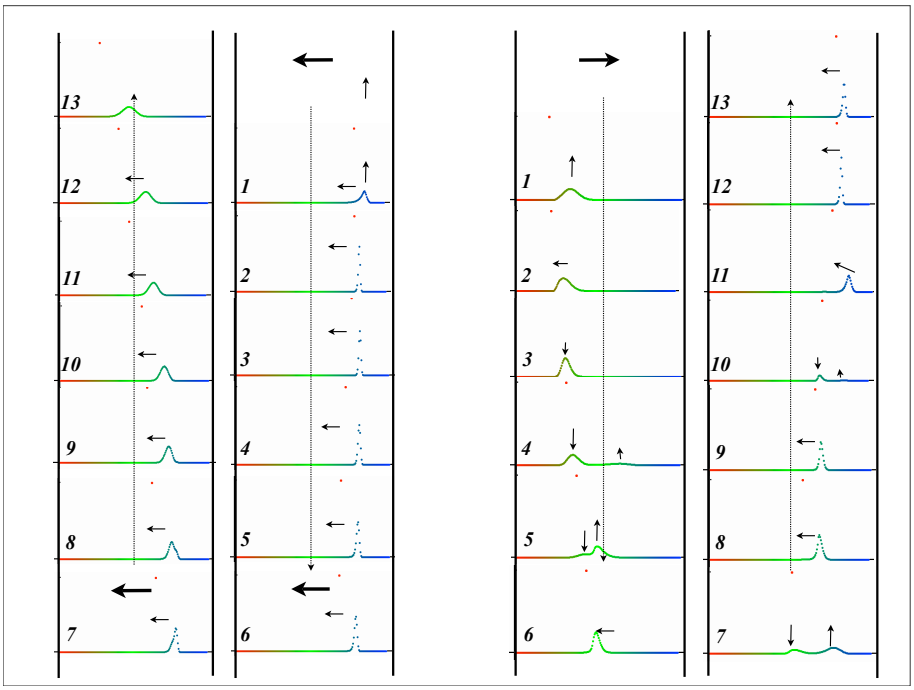

FIG. 47 – Vagues montantes et descendantes (simulation de 4.1). Explications en 4.1.1

4.1.1 Evolution du spectre de densité

Introduisons maintenant une nouvelle représentation du résultat des simulations. En abcisse la succession dans l'intervalle $[0,1]$ des valeurs $\frac{i}{N}$ et, au dessus des $\frac{i}{N}$, les points $(\frac{i}{N}, x_i(t))$. Lorsque N est assez grand (200 dans les simulations de la Fig. 47) les points dessinent une courbe qui a la forme d'une vague (ou de plusieurs) qui est le graphe de :

$$\frac{i}{N} \longrightarrow x_i(t)$$

C'est le spectre des densités à l'instant t.

En fait on observe un "pointillé" qui, quand il est serré, donne l'impression d'un graphe continu. Dans le formalisme de l'A.N.S. on regarderait à quelles conditions ce pointillé est S-continu ce qui entrainerait l'existence d'une courbe continue (l'ombre) infiniment proche du pointillé. Il serait également intéressant d'évaluer la "largeur de la vague" en fonction de la vitesse de $d(\varepsilon t)$.

Le sommet d'une vague est l'espèce qui a la population la plus importante et les espèces voisines avec une population moins importante mais encore significative dessinent la forme de la vague. Le point rouge est le point d'abcisse $d(\varepsilon t)$ et de hauteur arbitraire constante. Il désigne donc l'espèce qui pour d "figé" à la valeur " $d(\varepsilon t)$ gagne la compétition. Lorsque d varie lentement la vague évolue. C'est ce qui est montré sur la Fig. 47 à partir de la simulation effectuée avec les mêmes paramètres que pour la Fig. 46 (en fait la même simulation où l'on a gardé en mémoire des images à des instants successifs).

Commentaires sur les Fig. 47 et 48.

- Lorsque $d(\varepsilon t)$ est décroissant. Les vignettes 1 à 13 des 2 colonnes de gauche montrent l'évolution du graphe de $\frac{i}{N} \longrightarrow x_i(t)$ dans une phase descendante de la variation de $d(\varepsilon t)$. Une vaque se forme rapidement (vignettes, 1, 2) et se déplace régulièrement vers la gauche, en retard sur le point rouge qui se déplace vers la gauche.
- Lorsque $d(\varepsilon t)$ est croissant. Les vignettes 1 à 13 des 2 colonnes de gauche montrent l'évolution du graphe de $\frac{i}{N} \longrightarrow x_i(t)$ dans une phase croissante de la variation de $d(\varepsilon t)$. Une vague se forme (vignette 1) en avant de d puis recule (vers la gauche) pendant que d avance (vignette 2) se stabilise (vignette trois) diminue pendant que nait une nouvelle vague en avant de d (vignette 4). Cette nouvelle vague recule en grossissant pendant la vague précédente disparait (vignette 5). Ce scénario se reproduit deux fois (vignettes 6, 7, 8, 9) et (vignettes 10, 11, 12, 13). Ces trois "disparitions-replacement" cor-

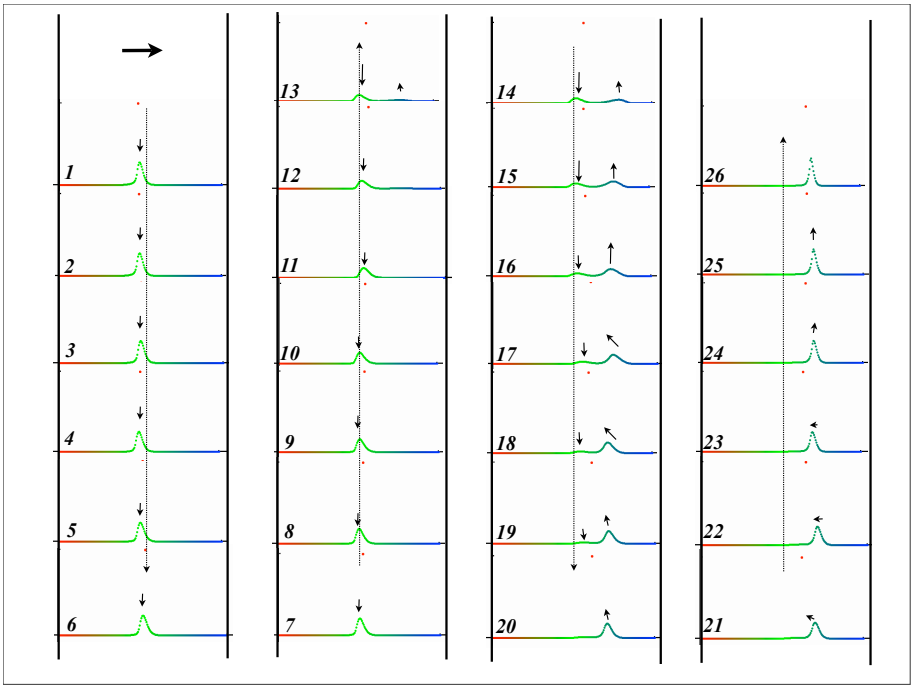

FIG. 48 – “disparitions-remplacement”(simulation de 4.1). Explications en 4.1.1.

respondent aux trois augmentations brutales de s observées sur la Fig. 46 concomitantes à un effondrement de la biomasse. Ainsi, lorsque s est important (voisin de S_{in}) ce sont les espèces à i élevés qui sont les plus performantes et qui réapparaissent les premières, faisant diminuer s. Sur la Fig. 48 on peut observer ce qui se passe entre les vignettes 6 et 9 avec un pas d’échantillonnage plus faible.

4.2 Mutations du phénotype

Dans ce paragraphe l’idée est qu’au cours de la division cellulaire une petite partie des cellules filles présente une légère variation du phénotype. Ce sera traduit par le

modèle suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{ds}{dt} & = & d(S_{in}-s)-\sum_{i=1}^{(N)}\mu_i(s)x_i \\ \dfrac{dx_i}{dt} & = & ((1-2\sigma)\mu_i(s)-d)x_i+\sigma\mu_{i-1}(s)x_{i-1}+\sigma\mu_{i+1}(s)x_{i+1} \quad i=2,...,N-1 \\ \dfrac{dx_1}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_1(s)-d)x_1+\sigma\mu_2(s)x_2 \\ \dfrac{dx_N}{dt} & = & ((1-\sigma)\mu_N(s)-d)x_N+\sigma\mu_{N-1}(s)x_{N-1} \end{cases} \tag{32}$$

Dans ce cas, contrairement au cas où les cellules mutées issues de la duplication des cellules de la i-ème espèce se répartissaient sur *toutes* les autres espèces, les propriétés du modèle avec refuge ne nous apprendront rien. En effet, si i_0 est l'espèce dominante à un instant donné, les mutations entraineront une présence l'ordre de σ pour les espèces i_{0-1} et i_{0+1}, de l'ordre de σ^2 pour i_{0-2} et i_{0+2} etc... Seules les espèces voisines de i_0 sont donc concernées.

En revanche, nous savons déjà que les tailles des espèces qui ne sont pas les plus performantes pourront atteindre des valeurs exponentiellement petites n'ayant plus aucun réalisme. C'est pourquoi il est nécessaire de procéder à des simulations avec un seuil de "disparition" δ, c'est à dire introduire dans le programme à l'endroit convenable l'instruction :

$$\text{si } x_i(t) \leq \delta \text{ alors } x_i(t+dt)=0$$

Nous reprenons les fonctions μ_i du paragraphe 4.1 soit :

$$\begin{cases} s \leq e_i & \Longrightarrow & \mu_i = \frac{m_i}{e_i}s \\ s > e_i & \Longrightarrow & \mu_i = 0.01(s-e_i) \end{cases}$$

4.2.1 Simulations avec ε "très, très petit"

Nous prenons ε assez petit pour que pendant le passage entre $d(\varepsilon t)=\frac{i-1}{N}$ et $d(\varepsilon t)=\frac{i+1}{N}$ le quasi-équilibre où l'espèce i domine la compétition puisse s'installer, c'est à dire $N\varepsilon$ infiniment petit. Nous commençons par une simulation avec un petit nombre ($N=5$) d'espèces ce qui permet de bien suivre ce qui se passe.

Sur la Fig. 49 que nous allons commenter les conditions de simulation sont les suivantes :

- $S_{in}=1.4$

- $d(\varepsilon t) = 0.4 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
- $\varepsilon = 0.002$
- $x_i(0) = 0.000001$
- $N = 5$
- $\sigma = e^{-6} \approx 2.4\,10^{-3}$
- $\delta = e^{-30} \approx 10^{-13}$
- Observation sur l'intervalle $0 \leq t \leq \frac{1}{\varepsilon}$

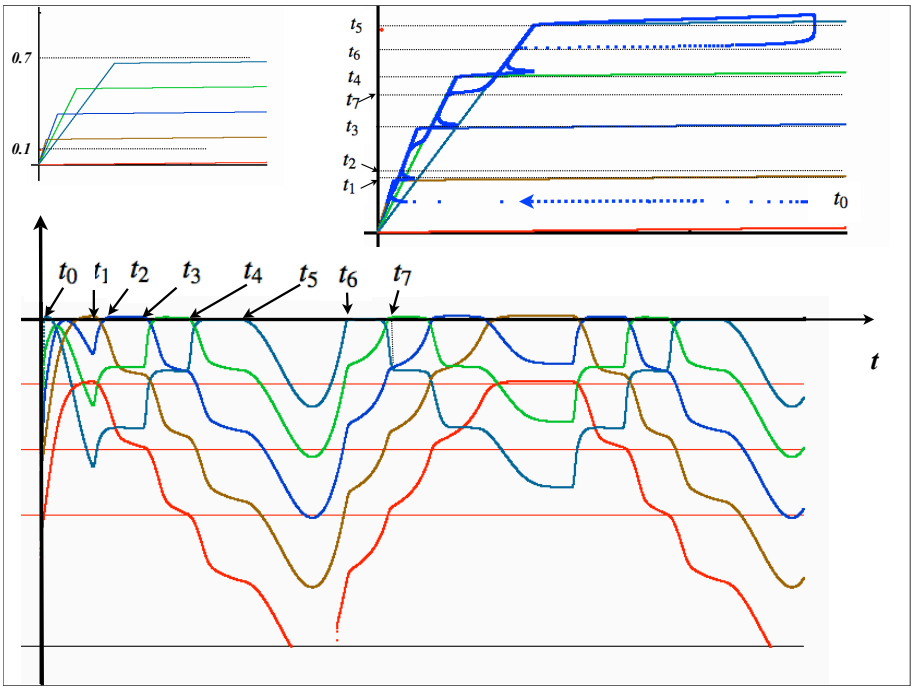

FIG. 49 – Simulation du modèle (32). Explications en 4.2.1.

Dynamique de la simulation de la Fig. 49

- Sur la figure du haut à gauche on voit les graphes des fonctions μ des 5 espèces : rouge, marron, bleue, vert et émeraude. Sur la figure du bas les trois lignes rouges marquent, en descendant, les valeurs e^{-6}, e^{-12}, e^{-18}, la ligne horizontale noire la valeur seuil e^{-30}.
- A l'instant t_0 les populations des 5 espèces ont pour taille 10^{-6} (près du deuxième trait rouge), toutes croissent puisque $d(\varepsilon t_0) = 0.1$ est plus petit que tous les $\mu_i(S_{in})$, sauf l'espèce rouge qui décroit (μ rouge est toujours plus petit que $d(\varepsilon t_0)$). Ce transitoire est invisible sur la figure. Les espèces marron, bleue, vert et émeraude croissent un temps mais c'est l'espèce mar-

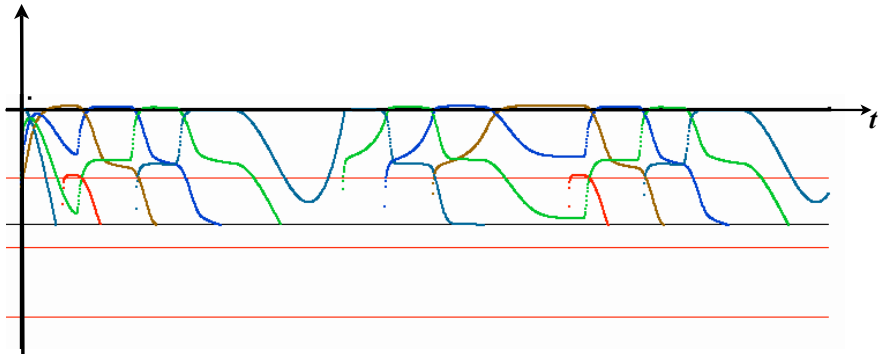

FIG. 50 – Simulation du modèle (32) : $\delta = 0.02\sigma$. Explications en 4.2.1.

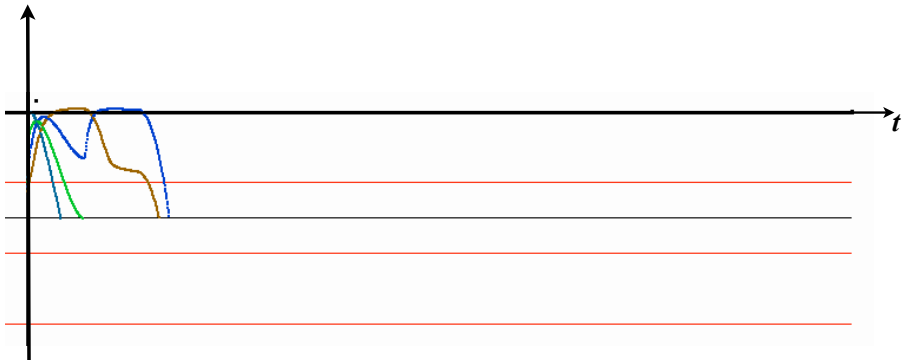

FIG. 51 – Simulation du modèle (32) : $\delta = 0.05\sigma$. Explications en 4.2.1.

ron qui gagne la compétition, elle devient de taille appréciable alors que les espèces bleue, vert et émeraude deviennent “invisibles". Par mutation l'espèce marron alimente les populations rouges et bleue qui croissent vers des valeurs de l'ordre $\sigma = e^{-6}$ (premier trait rouge) ; toujours par mutation la population bleue alimente la population verte qui à son tour alimente la population émeraude.

– Intervalle $[t_1, t_2]$ L'instant t_1 est l'instant de bifurcation où l'espèce bleue prend le pas sur l'espèce marron et, en raison du retard, c'est un peu plus tard, en t_2 que l'espèce bleue devient visible et l'espèce marron disparait.
– Intervalle $[t_2, t_3]$ L'espèce bleue est visible, par mutation les espèces adjacentes (marron et verte) restent de l'ordre de σ et les espèces adjacentes d'ordre 2 (rouge et émeraude) restent de l'ordre de σ^2.
– Intervalle $[t_3, t_4]$ L'instant t_3 est l'instant de bifurcation où l'espèce verte prend le pas sur l'espèce bleue. Avec un retard l'espèce verte devient vi-

sible. Sur cet intervalle l'espèce rouge qui est maintenant adjacente d'ordre 3 à l'espèce dominante a une taille de l'ordre de σ^3.

- Intervalle $[t_4, t_5]$ L'instant t_4 est l'instant de bifurcation où l'espèce émeraude prend le pas sur l'espèce verte. Après le retard l'espèce émeraude devient visible et les espèces vertes, beue, marron, rouge adjacentes respectivement d'ordre 1, 2, 3 et 4 ont une taille de population de l'ordre de σ, σ^2, σ^3 et σ^4.
- Intervalle $[t_5, t_6]$ Sur cet intervalle toutes les populations sont décroissantes alors que $d(\varepsilon t_0)$ s'approche de la valeur 0.7, puis, lorsque $d(\varepsilon t_0)$ redescend suffisamment, la taille population bleue se remet à croître jusqu'à l'instant t_6 où elle redevient visible. Les tailles des populations vertes, bleue, marron rouge, grâce aux mutations suivent le mouvement. *L'espèce rouge passe en dessous du seuil δ et disparait. Elle réapparait grâce aux mutations de l'espèce marron qui, elle, n'a pas disparu.*
- t_7 est le moment où la population verte redevient visible.....
- etc.

On note que l'espèce rouge n'est jamais visible. De plus elle passe au dessous du seuil, disparait et réapparait. Toutes les autres espèces sont visibles à un moment donné. On devine que même si le seuil est beaucoup plus élevé les espèces visibles continueront à le rester approximativement aux mêmes moments. Seule la durée où les espèces disparaissent augmente. La seule chose importante pour que le cycle puisse s'accomplir et que toutes les espèces, sauf la rouge, réapparaissent est que σ reste plus grand que le seuil de disparition. C'est ce qu'on peut observer sur la Fig. 50 dans laquelle on a $\delta = 0.02\sigma$. Toutefois la simulation de la Fig. 51 dans laquelle $\delta = 0.05\sigma$ réserve une petite surprise. Alors que qu'on s'attend, puisque δ reste nettement plus petit que σ, à observer à peu près la même chose qu'avant on observe une disparition rapide de toutes les populations. L'explication en est très simple.

L'instruction :

$$\text{si } x_i(t) \leq \delta \text{ alors } x_i(t+dt) = 0$$

ne permet à une variable qui a la valeur 0 de reprendre une valeur strictement positive que si lors du pas de temps :

$$x(t+dt) = x(t) + dt[\text{accroissement}]$$

la quantité $dt[\text{accroissement}]$ est strictement plus grande que δ. Le seuil pour lequel les espèces ne peuvent plus réapparaitre est donc de l'ordre de $dt\,\sigma$. De plus il y a une contradiction entre la nécessité d'avoir dt assez petit pour la précision du calcul, assez grand pour que les seuils de disparition restent acceptables. Les propriétés du modèle simulé deviennent donc totalement dépendantes de dt qui n'est

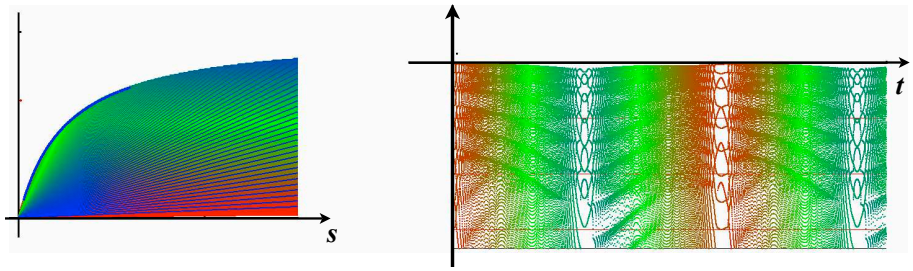

FIG. 52 – Simulations du paragraphe 4.2.2 : $\varepsilon = 10^{-5}$. Explications en 4.2.2. : La biomasse totale suit de très près celle de l'espèce idéale.

pas un paramètre "physique" mais un artéfact de calcul.

On touche ici aux limites du modèle où la population est une variable continue. Pour aller plus loin il faudrait maintenant des variables entières $N_i(t)$ représentant le nombre d'individus d'une population et des processus de saut pour représenter leur évolution.

4.2.2 Simulations avec ε "petit"

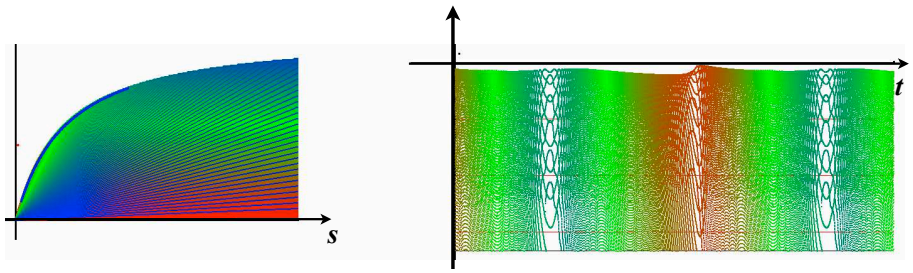

FIG. 53 – Simulations du paragraphe 4.2.2 : $\varepsilon = 10^{-4}$. Explications en 4.2.2. : La biomasse totale suit toujours celle de l'espèce idéale.

Un calcul élémentaire, comme nous en avons déjà pratiqué, montre :

Proposition 4.1 *Pour que le retard à la bifurcation soit assez petit pour que l'espèce qui a un moment donné le meilleur taux de croissance ait effectivement le temps de redevenir visible il faut que ε soit plus petit qu'une quantité de l'ordre de :*

$$\frac{1}{(-8\ln(\sigma))N^2}$$

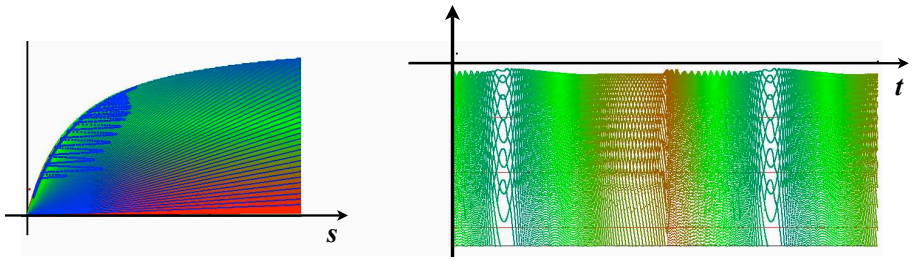

FIG. 54 – Simulations du paragraphe 4.2.2. Explications en 4.2.2 : $\varepsilon = 2\,10^{-4}$: Pour une vitesse deux fois plus grande ε n'est plus suffisamment petit et des effondrements de la biomasse totale apparaissent.

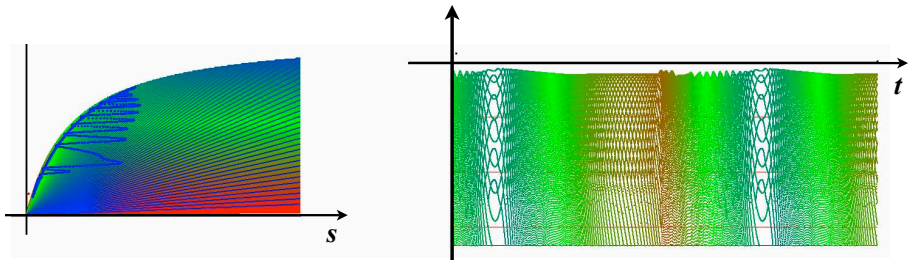

FIG. 55 – Simulations du paragraphe 4.2.2. Explications en 4.2.2 : $\varepsilon = 2.2\,10^{-4}$: La forme des festons est sensible aux variations de ε.

De cette condition nous retenons que le seuil pour ε est en $\frac{1}{N^2}$ donc très petit dès que N est grand. Sur les Fig.52 à 55 nous observons une série de simulations faites dans les conditions ci-dessous analogues à celles du paragraphe précédent :

- $S_{in} = 1.4$
- $d(\varepsilon t) = 0.4 - 0.3\cos(\varepsilon t)$
- ε indiqué sur la figure.
- $x_i(0) = 0.000001$
- $N = 200$
- $\sigma = e^{-6} \approx 2.4\,10^{-3}$
- $\delta = e^{-20} \approx 2.0\,10^{-9}$
- Observation après un très long transitoire.

Sur les Fig. 56 et 57 on observe que le choix du seuil peut complètement changer le résultat de la simulation ; ici il n'y a pas de transitoire. Ces deux simulations illustrent les limites du modèle purement déterministe comme nous l'avions déjà noté au paragraphe précédent.

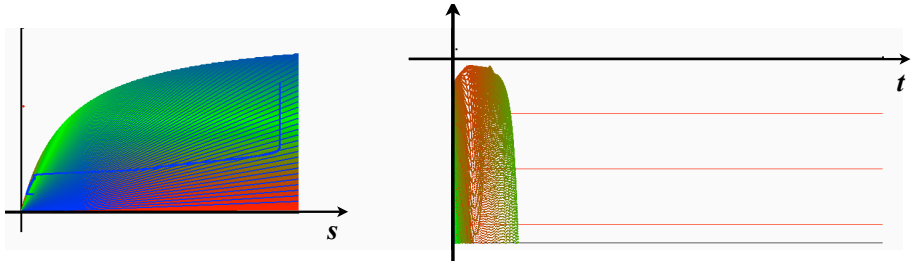

FIG. 56 – Simulations du paragraphe 4.2.2. Explications en 4.2.2 : $\varepsilon = 2.5\,10^{-4}$; $\delta = 2.10^{-9}$

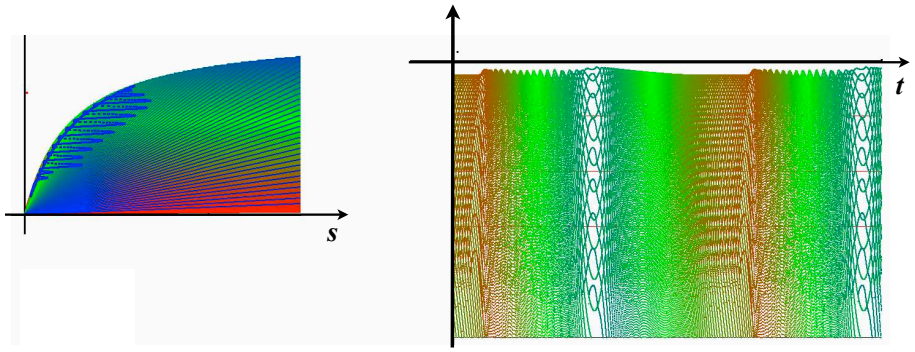

FIG. 57 – Simulations du paragraphe 4.2.2. Explications en 4.2.2 : $\varepsilon = 2.5\,10{-}4$; $\delta = 10^{-13}$

5 Conclusion

Les simulations des modèles qui ont été proposés ont réservé quelques surprises. Dans le cas où $d(\varepsilon t)$ varie assez lentement pour que la durée du passage dans l'intervalle où une espèce i est dominante soit infiniment grand de façon à ce que l'exclusion compétitive ait le temps d'être réalisée les surprises s'expliquent en calculant le *retard à la bifurcation*. Dans le cas où $d(\varepsilon t)$ est assez rapide pour que plusieurs espèces restent simultanément présentes se comprend également à partir du cas précédent mais *des outils restent à introduire* pour formaliser et quantifier les phénomènes observés.

Les simulations des paragraphe 4.2.1 et 4.2.2 nous ont montré les limite du modèle où les tailles de populations sont représentées par des variables continues. Pour traiter ce qui se passe lorsque x_i est compris entre $0.001\,\delta$ et δ il est nécessaire de recourir à des modèles plus fins tels que des processus de naissance et de

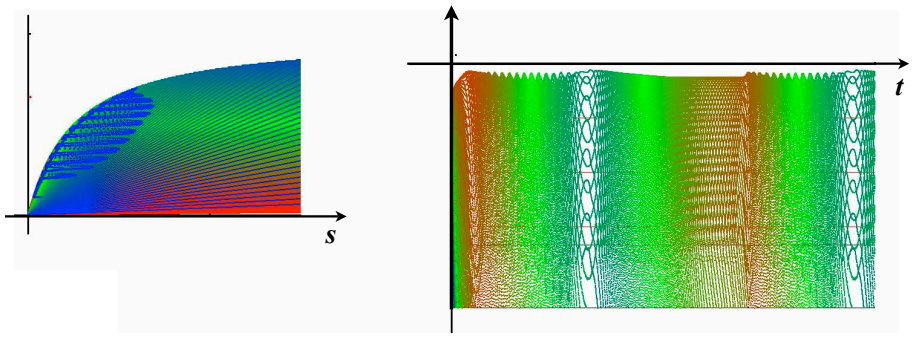

FIG. 58 – Même modèle que dans la Fig. 56 mais stochastique sous le seuil δ

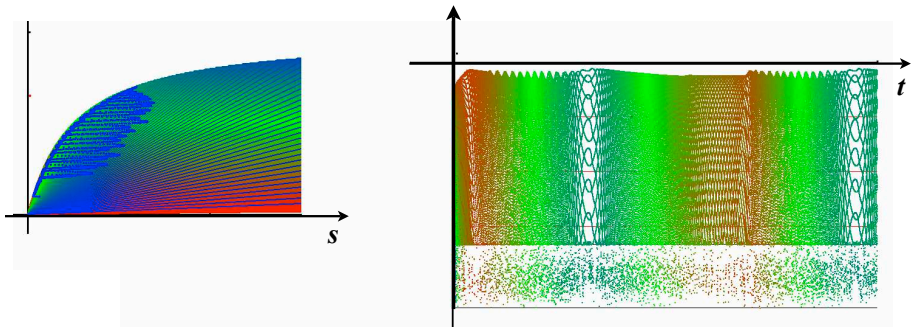

FIG. 59 – Même modèle que dans la Fig. 58 mais bruit plus important

mort. La question est de savoir quelles sont les répercussions à l'échelle macroscopique de ces aléas microscopiques. A titre de curiosité on peut remplacer dans les simulations avec seuil de disparition l'instruction :

$$\text{si } x_i(t) < \delta \text{ alors } x_i(t+dt) = 0$$

par :

si $x_i(t) < \delta$ alors
begin
  $w = random;$
  $x_i(t+dt) = (1+\rho * w) * x_i(t);$ si $x_i(t+dt) < 10^{-3}\delta$ alors $x_i(t+dt) = 0;$
end;

La Fig. 58 montre le résultat de cette modification du modèle avec les mêmes paramètres que ceux de la Fig. 56 qui avaient conduit à la disparition de toutes les

espèces (w est une variables aléatoire uniforme sur $[-1,+1]$ et $\rho = 0.1$). Toutes les espèces semblent persister ; ceci ne nous étonne pas trop dans la mesure où maintenant des populations de 1 à 1000 individus peuvent exister. On observe ainsi une grande ressemblance avec le modèle déterministe de la Fig. 57 qui autorisait (en l'absence de tout sens physique) des populations de l'ordre de l'unité. La Fig. 59 montre le résultat de la simulation avec des paramètres identiques sauf que le bruit est très important : $\rho = 0.8$. On constate effectivement que entre $0.001\,\delta$ et δ les trajectoires sont très bruitées mais il semble qu'essentiellement rien ne soit changé au niveau macroscopique.

Donc, pour conclure, je dirai que beaucoup de travail reste à faire pour parvenir à une théorie mathématique de modèles réalistes de la compétition d'un grand nombre d'espèces de micro-organismes dans un chémostat.

- Les modèles de type processus de vie et mort sont plus réalistes mais, à ma connaissance, n'abordent pas la question de la survie des écosystèmes de ce type où un très grand nombre d'espèces interagissent dans un environnement variable.
- Pour aborder le cas d'un très grand nombre d'espèces on peut indexer les espèces par un "trait" continu (un phénotype, comme par exemple la "taille") ; cela donne des outils mathématiques efficaces mais éloigne un peu plus de la réalité.
- Les résultats des simulations doivent être examinés avec précaution car des artéfacts associés au caractère continu des variables peuvent se manifester.
- Dans ce travail j'ai implicitement considéré que le modèle E.D.O. commençait à devenir douteux pour des populations de l'ordre de 10^3 et moins, lorsque le théorème central limite ne fait plus son travail. Mais la situation pourrait être encore bien pire. Nous avons montré avec F. Campillo [4] que sur le modèle le plus banal qui soit de relation proie-prédateur il est possible même des valeurs de l'ordre de 10^7, 10^8 ne garantissent pas une moyennisation suffisante.

Depuis quelques années maintenant la communauté probabiliste fait un travail important pour donner un cadre mathématique adéquat à des modèles de type processus de saut. A titre d'exemple on peut citer [3]. Cependant il est probable que l'horizon pour obtenir des modèles à la fois réalistes et parfaitement compris sur le plan mathématique soit encore lointain.

En revanche je crois que, grâce à des campagnes de simulation systématiques conduites dans un cadre mathématique rigoureux, comme j'ai essayé de le faire pour cet exemple, il serait *rapidement* possible de produire des modèles de simulation dont les propriétés, considérées du point de vue de la *représentations du*

réel, seraient *suffisamment comprises* pour qu'ils puissent *contribuer efficacement* à l'écologie microbienne théorique.

Références

[1] E. Benoit, editor. *Dynamical Bifurcations*. Springer, Lecture Notes in Math., n^0 1493, 1991.

[2] J-L. Callot. Champs lent-rapide complexes à une dimension lente. *Ann. scient.Ec. norm. sup*, 4 ème série(26) :149–173, 1993.

[3] P. Cattiaux, P. Collet, A. Lambert, S. Martínez, S. Méléard, and J. San Martín Quasi-stationary distributions and diffusion models in population dynamics. *Ann. Probab. Volume 37, Number 5, 1926-1969, 2009.*

[4] F. Campillo and C. Lobry. Effect of population size in a Prey-Predator Model *HAL-Inria*, hal-00645619, 2011.

[5] A. Deledicq and M. Diener. *Leçons de calcul infinitésimal*. Armand Colin, Paris, 1989.

[6] D. Gillespie. Exact stochastic simulations of coupled differential reactions. *The Journal of Physical Chemistry*, 81(25), 1977.

[7] R. Haberman. Slowly varying jump and transition phenomena associated with algebraic bifurcation problems. *Siam. J. Applied. Math.*, 37(1) : 69–106, 1976.

[8] C. Lobry and T. Sari and S. Touhami. On Tykhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems. *Electronic Journal of Differential Equations, Vol. 1998, No. 19, pp. 1–22 1998.*
http ://ejde.math.swt.edu or http ://ejde.math.unt.edu

[9] C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari. *Stability loss delay in the chemostat with a slowly varying washout rate.* In Proceedings MATHMOD 09 Vienna 11-13/02/2009, Inge Troch, Felix Breitenecker (Editors), ARGESIM Report no. 35, 2009, 1582-1586, 2009.

[10] C. Lobry and T. Sari. *Equations différentielles à second membres discontinus.* in Contrôle non linéaire et Applications, Travaux en Cours 64, Hermann, Paris , 255-289, 2005.

[11] C. Lobry and T. Sari. *Singular perturbations methods in control theory.* in Contrôle non linéaire et Applications, Travaux en Cours 64, Hermann, Paris , 255-289, 2005.

[12] C. Lobry and T. Sari. Nonstandard analysis and representation of reality. *International J. Control, Special Issue Dedicated to Professor Michel Fliess*, Volume 81, 3, 519-536, 2008.

[13] C. Lobry and T. Sari. La modélisation de la persistance en écologie. in *Philosophie, méthodologie et applications de l'analyse non standard*, Actes du colloque à la mémoire d'Emmanuel Isambert 21-22 décembre 2007, Université de Paris 7, Publications de l'Université de Paris 13, 163-184, 2012. et hal-00408165, 2009.

[14] C. Lobry and G. Wallet. Le passage de l'axe imaginaire n'a pas toujours lieu là où l'on croit l'observer. In M. Diener, editor, *Actes du colloque "Mathématiques finitaires", Luminy 1985*, number hal-00408165. Université Paris VII, 1989.

[15] D. Mollison. Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. *Math Biosciences*, 107 :255–287, 1991.

[16] J. Monod. La technique de culture continue. *Ann. Inst. Pasteur*, 79 :390–410, 1950.

[17] J.D. Murray, E.A. Stanley, and D.L. Brown. On the spatial spread of rabies among foxes. *Proceeding of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 229(1255) :111–150, 1986.

[18] A.I. Neishtadt. Asymptotic study of stability loss of equilibrium under slow transition of two eigenvalues through critical point. *Uspeki Mat. Nauk*, 40(5) :300–301, 1985.

[19] E. Nelson Internal Set Theory. *Bull. Amer. Math. Soc*, 83 :1165–1198, 1976.

[20] A. Novick and L. Szilard. Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 36 :708–719, 1936.

[21] B. Perthame. *Transport Equations in Biology* Birkhäuser Verlag, Basel, 2007.

[22] L.A. Rubenfeld. A model bifurcation problem exhibiting the effect of slow passage through critical. *Siam J. Applied. Math.*, 37(n° 2) :573–579, 1979.

[23] M.A. Shishkova. Study of a system of differential equations with a small parameter at the highest derivatives. *Dockl. Akad. Nauk SSSR*, 209(3) :573–579, 1973.

[24] H.L. Smith and P. Waltman. *the theory of the chemostat : dynamics of microbial competition*. Cambridge University Press.

[25] C. Spicer. The theory of constant growth apparatus. *Biometrics*, 1955.

[26] G. Wallet. Entrée sortie dans un tourbillon. *Annales de l'Institut Fourier*, 1986(36-4) :157–184, 1986.

[27] G. Wallet. De la bifurcation retardée à la surstabilité ou du différentiable réel à l'analytique complexe. Technical report, 1991. Thèse d'état, Université de Poitiers.