HAL
open science

Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat

Radhouane Fekih-Salem, Tewfik Sari, Nahla Abdellatif

To cite this version:

Radhouane Fekih-Salem, Tewfik Sari, Nahla Abdellatif. Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat. Revue Africaine de Recherche en Informatique et Mathématiques Appliquées, 2011, Volume 14 - 2011 - Special issue CARI'10, pp.15-30. 10.46298/arima.1953 . hal-00777548v2

HAL Id: hal-00777548

https://inria.hal.science/hal-00777548v2

Submitted on 7 Apr 2016

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.

CARI'10

Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat

Radhouane Fekih Salem [a,b,*] — Tewfik Sari [a,c] — Nahla Abdellatif [b,d]

[a] EPI Modemic INRA-INRIA, UMR Mistea, SupAgro Bât 21,
2, place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France.

[b] Université de Tunis El Manar, Ecole Nationale d'Ingénieurs de Tunis,
Laboratoire de Modélisation Mathématique et Numérique dans les Sciences de l'Ingénieur,
B.P. 37, 1002 Tunis Le Belvédère, Tunisie.
fekih@supagro.inra.fr

[c] Cemagref, UMR Itap,
361 rue Jean-François Breton, 34196 Montpellier Cedex, France.
tewfik.sari@cemagref.fr

[d] Ecole Nationale des Sciences de l'Informatique,
Campus Universitaire de Manouba, 2010, Manouba, Tunisie.
nahla.abdellatif@ensi.rnu.tn

[*] Corresponding author.

RÉSUMÉ. Dans ce travail, nous considérons le modèle mathématique de deux espèces microbiennes en compétition sur une seule ressource dans un chémostat, où on prend en considération les interactions interspécifiques entre les deux populations de micro-organismes et les interactions intraspécifiques entre les individus eux-mêmes. Les fonctions de croissance sont strictement monotones et les taux de dilution sont distincts. Nous déterminons les points d'équilibre, ainsi que leur stabilité locale.

ABSTRACT. In this paper, we consider the mathematical model of two microbial species competition on a single resource in a chemostat. We take into account the interspecific interactions between the two populations of micro-organisms and intraspecific interactions between individuals themselves. The growth functions are monotonic and the dilution ratios are distinct. We determine the equilibrium points, and their local stability.

MOTS-CLÉS : Compétition, intraspécifique, interspécifique, coexistence d'espèces, chémostat

KEYWORDS : Competition, intraspecific, interspecific, Species coexistence , chemostat

1. Introduction

Le chémostat est un appareil de laboratoire qui permet la culture et l'étude d'espèces de micro-organismes. Dans le modèle mathématique de la compétition pour une ressource dans un chémostat, un résultat classique, connu sous le nom de *Principe d'Exclusion Compétitive*, affirme qu'une seule espèce peut survivre à la compétition [11, 12, 13]. Le modèle s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^{n} \frac{1}{y_i} f_i(S) X_i, \\ \dot{X}_i &= X_i(f_i(S) - D), \qquad\qquad i = 1 \cdots n. \end{aligned}$$

où $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $X_i(t)$ désigne la concentration de l'espèce i (biomasse) avec n le nombre d'espèces. S^0 est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat et D est le taux de dilution dans le chémostat. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce i qu'on suppose strictement croissante et y_i est un coefficient de rendement.

Si on suppose que $\lambda_1 < \lambda_j < S^0$, pour $j \geqslant 2$ où $\lambda_i := f_i^{-1}(D)$, alors toutes les solutions tendent vers l'équilibre globalement asymptotiquement stable

$$S = \lambda_1, \quad X_1 = y_1(S^0 - \lambda_1), \qquad X_j = 0,\ j \geqslant 2.$$

Ce résultat mathématique contredit la grande biodiversité que l'on trouve dans les milieux naturels ainsi que dans les bioréacteurs. Pour construire des modèles mathématiques qui soient plus en accord avec les observations, plusieurs améliorations du modèle idéalisé de la compétition ont été proposées [1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14]. On se propose d'étudier ici le modèle suivant

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S^0 - S) - \sum_{i=1}^{2} \frac{1}{y_i} f_i(S) X_i, \\ \dot{X}_i &= X_i(f_i(S) - \sum_{j=1}^{2} q_{ij}(X_j) - D_i), \qquad i = 1, 2 \end{aligned}$$

où l'on prend en considération des termes de compétition intraspécifique $q_{ii}(X_i)$ ainsi que des termes de compétition interspécifique supplémentaires $q_{ij}(X_j)$ entre les espèces.

Ce modèle a été proposé et étudié dans [14], dans le cas de la compétition interspécifique ($q_{11} = q_{22} = 0$), et dans le cas de la compétition intraspécifique ($q_{12} = q_{21} = 0$). Le cas, où l'on considère une compétition interspécifique dans la dynamique de l'espèce X_1 ($q_{11} = 0$) et une compétition intraspécifique dans la dynamique de l'espèce X_2 ($q_{21} = 0$) n'a pas été considéré dans [14]. Ce cas semble aussi pertinent pour les applications car il présente une certaine analogie avec le modèle de coexistence de deux espèces grâce à la production d'un métabolite [3, 4] :

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = X_1(f_1(S) + g_1(R) - d_1 R - D) \\ \dot{X}_2 = X_2(f_2(S) - d_2 R - D) \\ \dot{R} = f_2(S)X_2 - b g_1(R) X_1 - DR \end{cases}$$

Dans ce modèle, l'espèce X_2 produit un métabolite R qui inhibe sa propre croissance et vient activer et inhiber à la fois la croissance de l'espèce X_1. Le but de cet article est de comprendre le mécanisme de coexistence dans ce type modèle et de voir par exemple si dans le modèle simplifié du type suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - \dfrac{1}{y_1} f_1(S) X_1 - \dfrac{1}{y_2} f_2(S) X_2 \\ \dot{X}_1 = X_1(f_1(S) - q_1(X_2) - D_1) \\ \dot{X}_2 = X_2(f_2(S) - q_2(X_2) - D_2). \end{cases} \qquad [1]$$

où l'espèce X_2 inhibe sa propre croissance, ainsi que celle de X_1, il peut y avoir coexistence des espèces. On suppose que

– $f_i(0) = 0$ et pour tout $S > 0$, $f_i'(S) > 0$, avec $i = 1, 2$.

– $q_i(0) = 0$ et pour tout $X > 0$, $q_i'(X) > 0$.

On montre le résultat suivant :

Proposition 1.1

– Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (1) restent positives au cours du temps et sont bornées quand $t \to +\infty$.

– L'ensemble $\Omega = \{(S, X_1, X_2) \in \mathbb{R}_+^3 : Z = S + \frac{X_1}{y_1} + \frac{X_2}{y_2} \leqslant \max\left(Z(0), \dfrac{D}{D^*} S^0\right)\}$ est attracteur positif invariant de toutes les solutions du système (1), avec

$$D^* = min(D, D_1, D_2).$$

Preuve. Dès que $S(t)$ s'annule, on a $\dot{S}(t) = DS^0 > 0$, alors $S(t) \geqslant 0$, pour tout t. Pour toute condition initiale $X_i(t_0)$ positive, dès qu'il existe un premier temps t_1 tel que $X_i(t_1) = 0$, on a $\dot{X}_i(t_1) = 0$, c'est à dire $X_i(t)$ reste identiquement nulle, ce qui prouve la positivité. Pour montrer que toutes les solutions sont bornées, on a

$$\dot{Z} = D(S^0 - S) - D_1 \frac{X_1}{y_1} - D_2 \frac{X_2}{y_2} - q_1(X_2) \frac{X_1}{y_1} - q_2(X_2) \frac{X_2}{y_2}.$$

Par majoration, on obtient

$$\dot{Z} \leqslant DS^0 - D^* Z = D^* \left[\frac{D}{D^*} S^0 - Z \right].$$

On pose $V = Z - \dfrac{D}{D^*} S^0$, alors on a $\dot{V} \leqslant -D^* V$. Par suite,

$$Z(t) \leqslant \frac{D}{D^*} S^0 + \left(Z(0) - \frac{D}{D^*} S^0 \right) e^{-D^* t} \leqslant \max\left(Z(0), \frac{D}{D^*} S^0 \right).$$

Alors, pour toutes solutions initiales dans Ω, les solutions sont bornées et par suite l'ensemble Ω est attracteur invariant avec

$$\lim_{t \to +\infty} Z(t) \leqslant \frac{D}{D^*} S^0.$$

■

2. Modèle de Compétition interspécifique

On se propose dans un premier temps d'étudier le modèle de compétition interspécifique entre X_1 et X_2 avec des termes de compétition intraspécifique nuls ($q_2 = 0$). Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - \dfrac{1}{y_1} f_1(S) X_1 - \dfrac{1}{y_2} f_2(S) X_2 \\ \dot{X}_1 = X_1(f_1(S) - q_1(X_2) - D_1) \\ \dot{X}_2 = X_2(f_2(S) - D_2). \end{cases} \qquad [2]$$

2.1. Existence des équilibres

On étudie l'existence des points d'équilibre non-négatifs du système (2), on calcule les isoclines nulles, on obtient

$$\begin{cases} D(S^0 - S) = \dfrac{1}{y_1} f_1(S) X_1 + \dfrac{1}{y_2} f_2(S) X_2 \\ X_1 = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(S) - D_1 = q_1(X_2) \\ X_2 = 0 \quad \text{ou} \quad S = \lambda_2 \end{cases} \qquad [3]$$

où $\lambda_i := f_i^{-1}(D_i)$, pour $i = 1, 2$. Comme la fonction $q_1(.)$ est strictement croissante, alors on définit les fonctions

$$\xi_1(S) = q_1^{-1}(f_1(S) - D_1) \quad \text{et} \quad \xi_3(S) = \frac{D y_2 (S^0 - S)}{f_2(S)}.$$

Proposition 2.1 *Les points d'équilibre du système (2) sont données par*

– $E_0 = (S^0, 0, 0)$ *qui existe toujours et représente le lessivage.*

– $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ *qui existe si et seulement si* $S^0 > \lambda_1$, *avec*

$$\hat{X}_1 = \frac{D y_1 (S^0 - \lambda_1)}{D_1}.$$

– $E_2 = (\lambda_2, 0, \hat{X}_2)$ *qui existe si et seulement si* $S^0 > \lambda_2$, *avec*

$$\hat{X}_2 = \frac{D y_2 (S^0 - \lambda_2)}{D_2} = \xi_3(\lambda_2).$$

– $\bar{E} = (\lambda_2, \bar{X}_1, \bar{X}_2)$ *qui existe si et seulement si* $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$ *et* $\xi_3(\lambda_2) > \xi_1(\lambda_2)$, *avec*

$$\bar{X}_2 = \xi_1(\lambda_2) \quad \textit{et} \quad \bar{X}_1 = \frac{y_1}{f_1(\lambda_2)} \frac{D_2}{y_2} [\xi_3(\lambda_2) - \xi_1(\lambda_2)].$$

Preuve. On peut facilement vérifier l'existence des points d'équilibre E_0, E_1 et E_2. Le point d'équilibre positif $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{X}_1, \bar{X}_2)$ avec $\bar{S} > 0$ et $\bar{X}_i > 0$, pour $i = 1, 2$, représente la coexistence entre les deux espèces. De la deuxième et la troisième équation du système (3), on déduit (voir Fig. 1)

$$\bar{S} = \lambda_2 \quad \text{et} \quad \bar{X}_2 = q_1^{-1}(f_1(\lambda_2) - D_1) = \xi_1(\lambda_2)$$

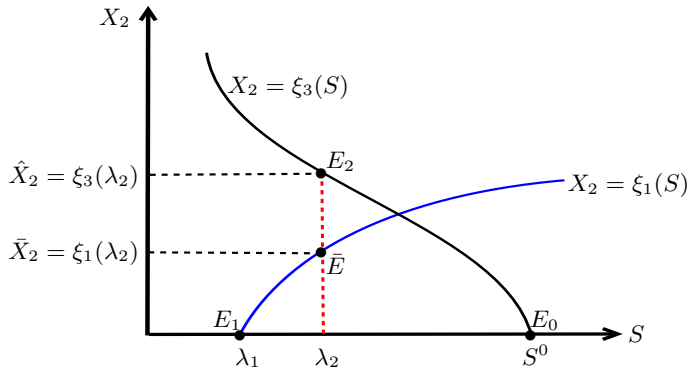

Figure 1. *Projection des points d'équilibre E_0, E_1, E_2 et $\bar{E}$ dans le plan (S, X_2) et Condition d'existence du point d'équilibre positif $\bar{E}$.*

d'où $\bar{X}_2 > 0$ si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$. De la première équation du système (3),

$$\bar{X}_1 = \frac{y_1}{f_1(\lambda_2)}\left[D(S^0 - \lambda_2) - \frac{1}{y_2} f_2(\lambda_2)\bar{X}_2\right] = \frac{y_1}{f_1(\lambda_2)}\frac{D_2}{y_2}[\xi_3(\lambda_2) - \bar{X}_2]$$

donc $\bar{X}_1 > 0$ si et seulement si $\xi_3(\lambda_2) > \bar{X}_2$ et $\xi_3(\lambda_2) > 0$, c'est à dire $\xi_3(\lambda_2) > \bar{X}_2$ et $\lambda_2 < S^0$, ce qui achève la preuve de la proposition. ■

2.2. Stabilité locale des points d'équilibre

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (2).

Proposition 2.2 *On suppose $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$.*

– Si $\xi_1(\lambda_2) < \xi_3(\lambda_2)$ alors $\bar{E}$ est instable, E_1 et E_2 sont localement asymptotiquement stables (LAS), c'est à dire on a bistabilité avec deux bassins d'attraction.

– Si $\xi_3(\lambda_2) < \xi_1(\lambda_2)$ alors $\bar{E}$ n'existe pas, E_2 est instable et E_1 est LAS.

Preuve. On sait que $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$. La matrice Jacobienne en E_1 du système (2) est

$$\mathbf{J_1} = \begin{pmatrix} -D - \frac{f_1'(\lambda_1)}{y_1}\hat{X}_1 & -\frac{D_1}{y_1} & -\frac{f_2(\lambda_1)}{y_2} \\ f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 & 0 & -q_1'(0)\hat{X}_1 \\ 0 & 0 & f_2(\lambda_1) - D_2 \end{pmatrix}$$

Donc $f_2(\lambda_1) - D_2$ est une valeur propre de $\mathbf{J_1}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_1}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{pmatrix} -D - \frac{f'(\lambda_1)}{y_1}\hat{X}_1 & -\frac{D_1}{y_1} \\ f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 & 0 \end{pmatrix}$$

On a

$$\det A = \frac{D_1}{y_1} f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 > 0, \qquad \mathrm{tr}A = -D - \frac{f'(\lambda_1)}{y_1}\hat{X}_1 < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de A sont à partie réelle strictement négative. On en déduit que E_1 est LAS si et seulement si $\lambda_1 < S^0$ et $\lambda_1 < \lambda_2$.

La matrice Jacobienne en E_2 du système (2) est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{pmatrix} -D - \frac{f_2'(\lambda_2)}{y_2}\hat{X}_2 & -\frac{f_1(\lambda_2)}{y_1} & -\frac{D_2}{y_2} \\ 0 & f_1(\lambda_2) - q_1(\hat{X}_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Donc $f_1(\lambda_2) - q_1(\hat{X}_2) - D_1$ est une valeur propre de $\mathbf{J_2}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si $f_1(\lambda_2) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$, c'est à dire $\xi_1(\lambda_2) < \hat{X}_2 = \xi_3(\lambda_2)$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_2}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{pmatrix} -D - \frac{f_2'(\lambda_2)}{y_2}\hat{X}_2 & -\frac{D_2}{y_2} \\ f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & 0 \end{pmatrix}$$

On a

$$\det A = \frac{D_2}{y_2} f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 > 0, \qquad \mathrm{tr} A = -D - \frac{f'(\lambda_2)}{y_2}\hat{X}_2 < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de A sont à partie réelle strictement négative. E_2 est donc LAS si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ et $\xi_1(\lambda_2) < \xi_3(\lambda_2)$.

La matrice Jacobienne en $\bar{E}$ du système (2) est égale à

$$\mathbf{J_{\bar{E}}} = \begin{pmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & 0 & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + \frac{f_1'(\lambda_2)}{y_1}\bar{X}_1 + \frac{f_2'(\lambda_2)}{y_2}\bar{X}_2, \quad m_{12} = \frac{f_1(\lambda_2)}{y_1}, \quad m_{13} = \frac{D_2}{y_2},$$

$$m_{21} = f_1'(\lambda_2)\bar{X}_1, \quad m_{23} = q_1'(\bar{X}_2)\bar{X}_1, \quad m_{31} = f_2'(\lambda_2)\bar{X}_2.$$

Le polynôme caractéristique est donné par

$$P_J(\lambda) = a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3$$

avec

$$a_0 = -1, \quad a_1 = -m_{11}, \quad a_2 = -(m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31}), \quad a_3 = m_{12}m_{31}m_{23}.$$

Comme les coefficients a_i ne gardent pas un signe constant, alors d'après le critère de Routh-Hurwitz, $\bar{E}$ est instable. ■

L'ajout du terme de compétition interspécifique $q_1(X_2)$ pour inhiber la croissance de X_1 par X_2, a pu faire apparaître un équilibre positif de coexistence $\bar{E}$ instable qui sépare deux bassins d'attraction où E_1 et E_2 sont localement asymptotiquement stables. Dans la suite, on se propose d'ajouter un terme de compétition intraspécifique $q_2(X_2)$ entre les individus de la deuxième espèce, pour espérer avoir la coexistence entre les deux espèces et pour avoir un modèle plus approprié avec les observations.

3. Modèle de Compétition interspécifique et intraspécifique

3.1. Existence des équilibres

On se propose d'étudier l'existence des points d'équilibre du système (1). On note

$$\xi_2(S) = q_2^{-1}(f_2(S) - D_2).$$

Proposition 3.1 *Les points d'équilibre du système (1) sont données par*

– $E_0 = (S^0, 0, 0)$ *qui existe toujours.*

– $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ *qui existe et est unique si* $\lambda_1 < S^0$ *avec*

$$\hat{X}_1 = \frac{Dy_1(S^0 - \lambda_1)}{D_1}.$$

– $E_2 = (\hat{S}, 0, \hat{X}_2)$ *qui existe et est unique si et seulement si* $\lambda_2 < S^0$*, avec* $\hat{S}$ *est solution de l'équation* $\xi_2(S) = \xi_3(S)$ *et*

$$\hat{X}_2 = \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S}).$$

– $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{X}_1, \bar{X}_2)$ *qui existe si* $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$*,* $\xi_2(S^0) > \xi_1(S^0)$ *et* $\xi_3(\bar{S}) > \xi_2(\bar{S})$*, avec* $\bar{S}$ *est solution de l'équation* $\xi_2(S) = \xi_1(S)$*,*

$$\bar{X}_2 = \xi_1(\bar{S}) = \xi_2(\bar{S}) \quad \textit{et} \quad \bar{X}_1 = \frac{y_1}{f_1(\bar{S})}\frac{f_2(\bar{S})}{y_2}(\xi_3(\bar{S}) - \bar{X}_2).$$

Preuve. On peut facilement vérifier l'existence des points d'équilibre E_0 et E_1. Le troisième point est donné par $E_2 = (\hat{S}, 0, \hat{X}_2)$ avec $\hat{S} \neq 0$, $\hat{X}_2 \neq 0$, et tels que

$$\begin{cases} \hat{X}_2 = \dfrac{Dy_2(S^0 - \hat{S})}{f_2(\hat{S})} = \xi_3(\hat{S}) \\ \hat{X}_2 = q_2^{-1}(f_2(\hat{S}) - D_2) = \xi_2(\hat{S}). \end{cases}$$

On considère la fonction $\xi(S) = \xi_2(S) - \xi_3(S)$ de classe C^1 avec $\xi'(S) > 0$. Si $S^0 < \lambda_2$, alors on a

$$\xi(S^0) = \xi_2(S^0) < 0 \quad \text{et} \quad \xi(\lambda_2) = -\xi_3(\lambda_2) > 0.$$

Par suite, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe une solution

$$\hat{S} \in \left]S^0, \lambda_2\right[\quad \text{telle que} \quad \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S}) = \hat{X}_2 < 0,$$

c'est à dire E_2 n'est pas un point d'équilibre positif. Si $\lambda_2 < S^0$, alors on a

$$\xi(\lambda_2) = -\xi_3(\lambda_2) < 0 \quad \text{et} \quad \xi(S^0) = \xi_2(S^0) > 0,$$

l'application du théorème des valeurs intermédiaires, permet de montrer qu'il existe

$$\hat{S} \in \left]\lambda_2, S^0\right[\quad \text{telle que} \quad \xi_3(\hat{S}) = \xi_2(\hat{S}) = \hat{X}_2 > 0.$$

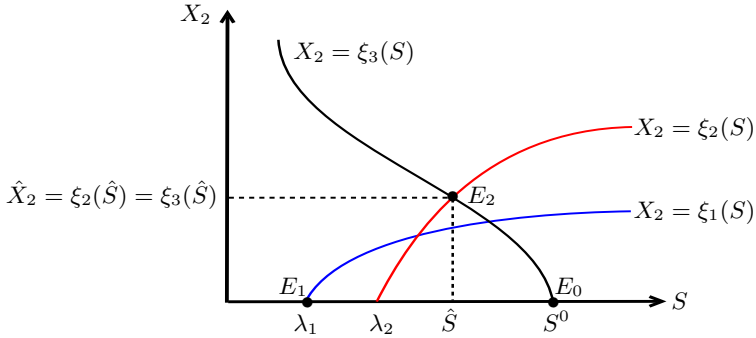

Figure 2. *Condition d'existence du point d'équilibre* E_2.

Comme $\xi(S)$ est strictement croissante sur $[\lambda_2, S^0]$, on conclut donc que E_2 existe et est unique si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ (voir Fig. 2).

Le dernier point d'équilibre est donné par $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{X}_1, \bar{X}_2)$ avec $\bar{S} > 0$ et $\bar{X}_2 > 0$ sont les solutions du système :

$$\begin{cases} \bar{X}_2 = q_1^{-1}(f_1(\bar{S}) - D_1) = \xi_1(\bar{S}) \\ \bar{X}_2 = q_2^{-1}(f_2(\bar{S}) - D_2) = \xi_2(\bar{S}) \end{cases} \qquad [4]$$

et $\bar{X}_1 > 0$ donné par

$$D(S^0 - \bar{S}) = \frac{1}{y_1} f_1(\bar{S})\bar{X}_1 + \frac{1}{y_2} f_2(\bar{S})\bar{X}_2.$$

Pour avoir $\bar{X}_2 > 0$, il faut que $\lambda_i < \bar{S}$, pour $i = 1, 2$. De plus, pour que $\bar{X}_1 > 0$, il faut que $\bar{S} < S^0$. Une condition suffisante mais non nécessaire d'existence de $\bar{E}$ est que $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, $\xi_1(S^0) < \xi_2(S^0)$ et de plus $\bar{X}_1 > 0$. En effet, dans ce cas, on considère la fonction $\xi(S) = \xi_2(S) - \xi_1(S)$ continue sur $[\lambda_2, S^0]$ où

$$\xi(\lambda_2) < 0 \quad \text{et} \quad \xi(S^0) > 0$$

alors d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe au moins $\bar{S} \in]\lambda_2, S^0[$ tel que $\xi_1(\bar{S}) = \xi_2(\bar{S}) = \bar{X}_2$. Notons que l'on a

$$\bar{X}_1 = \frac{y_1}{f_1(\bar{S})}\left[D(S^0 - \bar{S}) - \frac{1}{y_2} f_2(\bar{S})\bar{X}_2\right] = \frac{y_1}{f_1(\bar{S})}\frac{f_2(\bar{S})}{y_2}[\xi_3(\bar{S}) - \bar{X}_2].$$

D'où $\bar{X}_1 > 0$ si et seulement si $\bar{X}_2 < \xi_3(\bar{S})$. On peut conclure que l'équilibre $\bar{E}$ existe si $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, $\xi_1(S^0) < \xi_2(S^0)$ et $\bar{X}_2 < \xi_3(\bar{S})$ (voir Fig. 3). ■

3.2. Stabilité locale

On se propose de déterminer si les équilibres du système (1) sont LAS. La matrice Jacobienne en (S, X_1, X_2) est :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & m_{22} & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & -m_{33} \end{pmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + \frac{f_1'(S)}{y_1}X_1 + \frac{f_2'(S)}{y_2}X_2, \quad m_{12} = \frac{f_1(S)}{y_1}, \quad m_{13} = \frac{f_2(S)}{y_2},$$

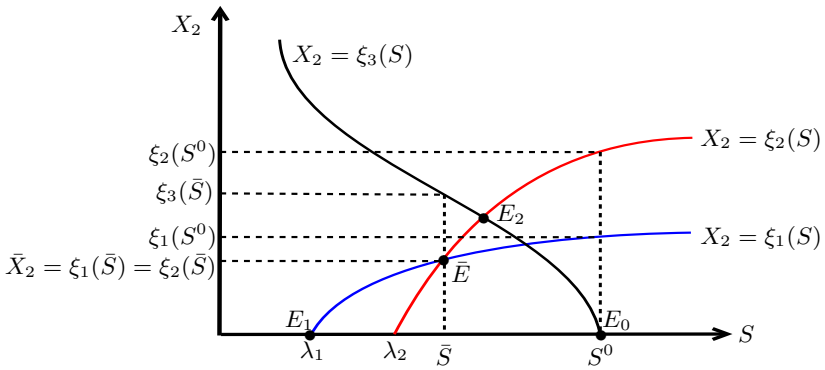

Figure 3. *Condition d'existence du point d'équilibre $\bar{E}$.*

$$m_{21} = f_1'(S)X_1, \quad m_{22} = f_1(S) - q_1(X_2) - D_1, \quad m_{23} = q_1'(X_2)X_1,$$
$$m_{31} = f_2'(S)X_2, \quad m_{33} = q_2'(X_2)X_2 - [f_2(S) - q_2(X_2) - D_2].$$

Proposition 3.2 *E_0 est LAS si et seulement si $S^0 < \lambda_i$ pour $i = 1, 2$.*

Preuve. La matrice Jacobienne en E_0 est égale à

$$\mathbf{J_0} = \begin{pmatrix} -D & -\frac{f_1(S^0)}{y_1} & -\frac{f_2(S^0)}{y_2} \\ 0 & f_1(S^0) - D_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S^0) - D_2 \end{pmatrix}$$

Donc l'équilibre E_0 est LAS si et seulement si $f_1(S^0) < D_1$ et $f_2(S^0) < D_2$. ■

Remarquons que si E_0 est LAS, alors on ne peut pas avoir l'existence ni de E_1 ni de E_2 ni de $\bar{E}$.

Proposition 3.3 *E_1 est LAS si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$ et $\lambda_1 < S^0$.*

Preuve. On sait que E_1 existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0$. La matrice Jacobienne du système (1) en E_1 est la même que celle du système (2). D'où le résultat. ■

Proposition 3.4 *E_2 est LAS si et seulement si $\lambda_2 < S^0$ et $f_1(\hat{S}) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$ c'est à dire $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S})$.*

Preuve. La matrice Jacobienne en E_2 est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{pmatrix} -D - \frac{f_2'(\hat{S})}{y_2}\hat{X}_2 & -\frac{f_1(\hat{S})}{y_1} & -\frac{f_2(\hat{S})}{y_2} \\ 0 & f_1(\hat{S}) - q_1(\hat{X}_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & 0 & -q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2 \end{pmatrix}$$

Donc $f_1(\hat{S}) - q_1(\hat{X}_2) - D_1$ est une valeur propre de $\mathbf{J_2}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si $f_1(\hat{S}) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_2}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{pmatrix} -D - \frac{f_2'(\hat{S})}{y_2}\hat{X}_2 & -\frac{f_2(\hat{S})}{y_2} \\ f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & -q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2 \end{pmatrix}$$

On a

$$\det A = q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2(D + \frac{f_2'(\hat{S})}{y_2}\hat{X}_2) + \frac{f_2(\hat{S})}{y_2}f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 > 0,$$

$$\mathrm{tr}A = -(D + \frac{f'(\hat{S})}{y_2}\hat{X}_2 + q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2) < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de A sont à partie réelle strictement négative. ■

Proposition 3.5 *$\bar{E}$ est LAS si et seulement si $\xi_2'(\bar{S}) < \xi_1'(\bar{S})$.*

Preuve. Supposons que l'équilibre $\bar{E}$ existe. La matrice Jacobienne en $\bar{E}$ est égale à

$$\mathbf{J_E} = \begin{pmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & 0 & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & -m_{33} \end{pmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + \frac{f_1'(\bar{S})}{y_1}\bar{X}_1 + \frac{f_2'(\bar{S})}{y_2}\bar{X}_2, \quad m_{12} = \frac{f_1(\bar{S})}{y_1}, \quad m_{13} = \frac{f_2(\bar{S})}{y_2},$$

$$m_{21} = f_1'(\bar{S})\bar{X}_1, \quad m_{23} = q_1'(\bar{X}_2)\bar{X}_1, \quad m_{31} = f_2'(\bar{S})\bar{X}_2, \quad m_{33} = q_2'(\bar{X}_2)\bar{X}_2.$$

Le polynôme caractéristique est donné par

$$P_J(\lambda) = a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3$$

avec

$$a_0 = -1, \qquad a_1 = -(m_{33} + m_{11}), \qquad a_2 = -(m_{33}m_{11} + m_{12}m_{21} + m_{31}m_{13})$$

$$a_3 = m_{12}m_{31}m_{23} - m_{12}m_{21}m_{33}.$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, $\bar{E}$ est LAS si et seulement si on a

$$\begin{cases} a_i < 0, & i = 0 \cdots 3 \\ a_1a_2 - a_0a_3 > 0. \end{cases}$$

Ce qui est équivalent à

$$m_{31}m_{23} < m_{21}m_{33},$$

c'est à dire $f_2'(\bar{S})\bar{X}_2q_1'(\bar{X}_2)\bar{X}_1 < f_1'(\bar{S})\bar{X}_1q_2'(\bar{X}_2)\bar{X}_2$, soit $\xi_2'(\bar{S}) < \xi_1'(\bar{S})$. ■

Sur la Fig. 4, on voit qu'il y a deux points d'équilibre $\bar{E}_1$ et $\bar{E}_2$, car l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ possède deux solutions $\bar{S}_1$ et $\bar{S}_2$. Le point d'équilibre $\bar{E}_1$ est instable puisque $\xi_2'(\bar{S}_1) > \xi_1'(\bar{S}_1)$, tandis que le point d'équilibre $\bar{E}_2$ est LAS car $\xi_2'(\bar{S}_2) < \xi_1'(\bar{S}_2)$.

L'ajout des termes de compétition interspécifique $q_1(X_2)$ et intraspécifique $q_2(X_2)$, a pu faire apparaître au moins un point d'équilibre positif localement asymptotiquement stable, c'est à dire que pour $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$ et selon la condition initiale, les deux espèces peuvent coexister.

Dans la suite, on se propose d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (1), selon le nombre n de solutions de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ pour $0 < S < \hat{S}$. On se place dans le cas générique où les intersections sont transverses et on note $\bar{E}_i$ les points d'équilibre positifs pour $i = 1, \cdots, n$.

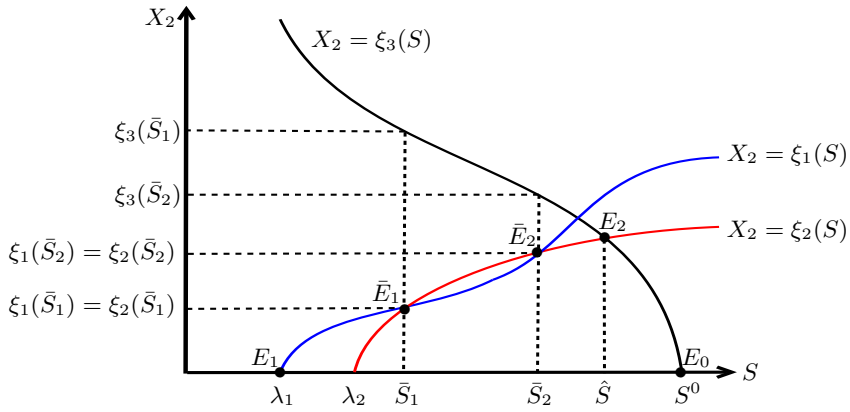

Figure 4. *Stabilité locale de $\bar{E}_2$ et instabilité de $\bar{E}_1$.*

Proposition 3.6 *On suppose $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, alors on a E_1 est stable et E_0 est instable. De plus,*

– *Si n=0, alors E_2 est instable*

– *Si n=2p, alors E_2 est instable*

– *Si n=2p+1, alors $\bar{E}_{2p+1}$ est instable et E_2 est stable*

avec $\bar{E}_{2i-1}$ sont instables et $\bar{E}_{2i}$ sont stables pour $1 \leqslant i \leqslant p$.

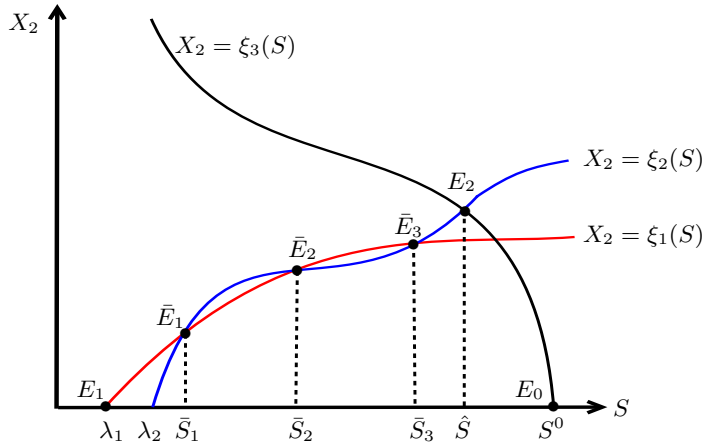

Figure 5. *Cas $n = 3$: Stabilité locale de $E_1, \bar{E}_2, E_2$ et instabilité de $\bar{E}_1, \bar{E}_3, E_0$.*

Preuve. On a toujours E_1 stable et E_0 instable, pour tout $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$. On suppose que l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ admet $n = 2p + 1$ solutions (voir Fig. 5)

$$\begin{array}{ll} \bar{S}_{2i-1}, & i = 1 \cdots p+1 \\ \bar{S}_{2j}, & j = 1 \cdots p. \end{array}$$

Comme les intersections sont transverses, alors

$$\xi_1'(\bar{S}_{2i-1}) < \xi_2'(\bar{S}_{2i-1}) \quad \text{et} \quad \xi_1'(\bar{S}_{2j}) > \xi_2'(\bar{S}_{2j}).$$

D'après la Proposition 3.5, on déduit que $\bar{E}_{2i-1}$ sont instables et $\bar{E}_{2j}$ sont LAS.
Si $n = 2p+1$, alors $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S})$ et d'après la Proposition 3.4, on déduit que E_2 est LAS. Si $n = 2p$, alors $\xi_1(\hat{S}) > \xi_2(\hat{S})$ et E_2 est instable. ■

Remarquons que si $\hat{S}$ est solution de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ alors E_2 est un noeud-col.
Le tableau suivant résume le résultat de la Proposition 3.6, où la lettre S signifie que l'équilibre est stable et la lettre I signifie que l'équilibre est instable.

Équilibre	E_1	$\bar{E}_1$	$\bar{E}_2$	$\cdots$	$\bar{E}_{n-1}$	$\bar{E}_n$	E_2	E_0
n impair	S	I	S		S	I	S	I
n paire	S	I	S		I	S	I	I

4. Simulations numériques

On considère le modèle (1) où on prend le terme de compétition interspécifique linéaire égal à d_1X_2 ainsi que le terme de compétition intraspécifique linéaire égal à d_2X_2. On considère, comme taux de croissance, les fonctions croissantes $f_i(S)$ de type Monod, c'est à dire

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{a_i + S}, \quad i = 1, 2$$

où m_i désigne le taux de croissance maximal, a_i est la constante de Monod et d_i est le facteur inhibition de X_i par X_2, pour $i = 1, 2$. Plus précisément, on se propose d'étudier le système

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S^0 - S) - \dfrac{1}{y_1} f_1(S)X_1 - \dfrac{1}{y_2} f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = X_1(f_1(S) - d_1X_2 - D_1) \\ \dot{X}_2 = X_2(f_2(S) - d_2X_2 - D_2). \end{cases} \qquad [5]$$

Proposition 4.1 *Dans le modèle (5), l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ admet au plus deux solutions.*

Preuve. Comme les taux de croissance f_i sont de type Monod et les termes de compétition q_i sont linéaires, l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ s'écrit

$$\frac{\frac{m_1}{d_1}S}{a_1 + S} - \frac{D_1}{d_1} = \frac{\frac{m_2}{d_2}S}{a_2 + S} - \frac{D_2}{d_2}.$$

Cette équation équivaut à une équation du second degré en S qui admet au plus deux racines. ■

Dans toutes les simulations, on fixe les paramètres suivants

$$d_1 = 1, \quad d_2 = 1, \quad y_1 = 1, \quad y_2 = 1 \quad \text{et} \quad D = 1.$$

Dans le premier cas, on choisit les paramètres

$$m_1 = 2, \quad m_2 = 1.5, \quad a_1 = 2, \quad a_2 = 0.5, \quad D_1 = 0.5 \quad \text{et} \quad D_2 = 1$$

de manière à ce que l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ n'admet pas de solution (voir Fig. 6 à gauche), alors le point d'équilibre positif $\bar{E}$ n'existe pas. La solution de l'équation $\xi_2(S) = \xi_3(S)$, ainsi que les seuils de rentabilité, sont déterminés numériquement par les valeurs suivantes

$$\hat{S} = 1.796, \quad \lambda_1 = 0.666 \quad \text{et} \quad \lambda_2 = 1.$$

On considère la concentration du substrat à l'entrée du chémostat $S^0 = 2$. Les autres points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (2, 0, 0), \quad E_1 = (0.666, 2.666, 0) \quad \text{et} \quad E_2 = (1.796, 0, 0.173).$$

Comme $\xi_2(\hat{S}) < \xi_1(\hat{S})$, alors d'après la Proposition 3.4, le point d'équilibre E_2 est instable. De plus, on a $\lambda_1 < \lambda_2 < S^0$, alors le point d'équilibre E_1 est LAS et on a exclusion compétitive de la deuxième espèce par la première espèce (voir Fig. 6 à droite) pour les conditions initiales

$$S(0) = 2, \quad X_1(0) = 0.5 \quad \text{et} \quad X_2(0) = 1.$$

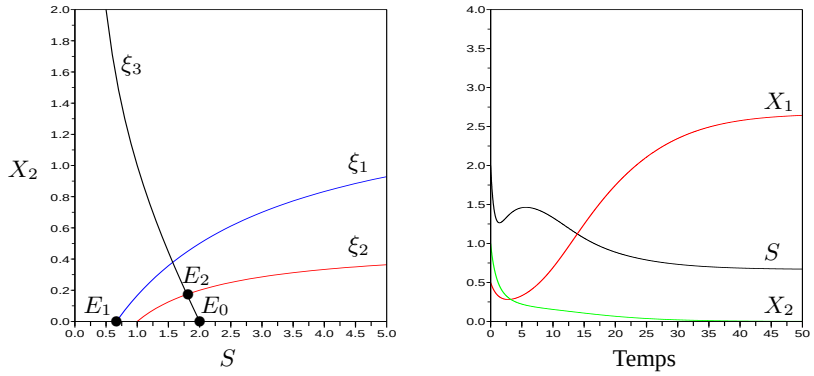

Figure 6. *Exclusion compétitive de la deuxième espèce par l'espèce la plus compétitive.*

Dans le deuxième cas, on modifie les paramètres

$$m_1 = 1, \quad m_2 = 2, \quad a_2 = 2.5 \quad \text{et} \quad S^0 = 4$$

tel qu'on a une seule solution de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ et la condition de stabilité locale de E_2 est vérifiée, c'est à dire $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S})$ (voir Fig. 7 à gauche).

Les valeurs numériques des seuils de rentabilité sont données par

$$\lambda_1 = 2 \quad \text{et} \quad \lambda_2 = 2.5.$$

Les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (4, 0, 0), \quad E_1 = (2, 4, 0), \quad E_2 = (3.75, 0, 0.201) \quad \text{et} \quad \bar{E} = (3.108, 1.267, 0.108).$$

La Fig. 7 à droite montre que la deuxième espèce a pu gagner la compétition sur la première espèce, pour les conditions initiales

$$S(0) = 1, \quad X_1(0) = 2 \quad \text{et} \quad X_2(0) = 0.5.$$

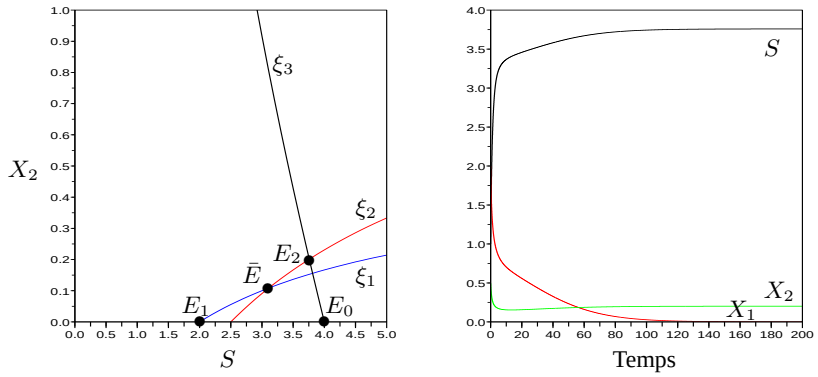

Figure 7. *Exclusion compétitive de la première espèce par l'espèce la moins compétitive.*

Dans ce cas, on a bistabilité avec deux bassins d'attraction où E_1 et E_2 sont LAS et $\bar{E}$ est instable.

Dans le troisième cas, on choisit les paramètres suivants

$$m_1 = 2, \quad m_2 = 1, \quad a_1 = 2, \quad a_2 = 0.5, \quad D_1 = 0.1, \quad D_2 = 0.2 \quad \text{et} \quad S^0 = 1$$

qui vérifient l'existence de deux solutions positives $\bar{S}_1$ et $\bar{S}_2$ de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$, ainsi $\xi_3(\bar{S}_2) > \xi_2(\bar{S}_2)$, pour que l'équilibre positif $\bar{E}_2$ existe et soit LAS.

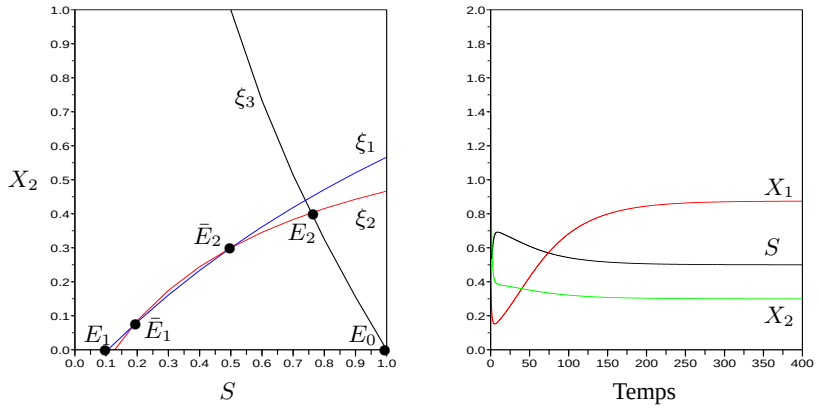

Figure 8. *Bistabilité et coexistence*

La Fig. 8 à gauche montre l'existence de deux points d'équilibre positifs et la figure à droite montre la coexistence entre les deux espèces pour les valeurs initiales suivantes

$$S(0) = 1, \quad X_1(0) = 0.5 \quad \text{et} \quad X_2(0) = 1.5.$$

Les valeurs numériques des seuils de rentabilité et les points d'équilibre stables sont

$$\lambda_1 = 0.105, \quad \lambda_2 = 0.125, \quad E_1 = (0.105, 8.947, 0) \quad \text{et} \quad \bar{E}_2 = (0.5, 0.87, 0.3).$$

Les points d'équilibre instables sont

$$\bar{E}_1 = (0.181, 4.802, 0.066), \quad E_2 = (0.757, 0, 0.402) \quad \text{et} \quad E_0 = (1, 0, 0).$$

5. Conclusion

Dans ce travail, nous avons étudié le modèle mathématique de deux espèces microbiennes en compétition dans un chémostat pour une seule ressource. On a supposé que $\lambda_1 < \lambda_2$ c'est à dire que la première espèce remporte la compétition sur la deuxième espèce pour des termes de compétition spécifiques nuls. Dans ce cas, le point d'équilibre E_1 correspondant à la concentration de la première espèce non nulle et la deuxième espèce nulle, est globalement asymptotiquement stable : c'est le *Principe d'Exclusion Compétitive* [11, 12, 13]. L'ajout du terme de compétition interspécifique $q_1(X_2)$ pour inhiber la croissance de X_1 par X_2, a pu faire apparaître un équilibre positif $\bar{E}$, où les deux espèces coexistent, mais qui est instable. Ensuite, on a ajouté un terme de compétition intraspécifique $q_2(X_2)$ entre les individus de la deuxième espèce et on a montré que le point d'équilibre E_2, correspondant à la concentration de la première espèce nulle et la deuxième espèce non nulle, peut gagner de la stabilité locale. On a montré aussi l'existence d'un ou plusieurs points d'équilibre positifs localement asymptotiquement stables.

Noter que E_1 reste toujours LAS même lorsque les équilibres E_2 et $\bar{E}$ sont stables. Donc E_2 et $\bar{E}$ ne peuvent jamais être globalement asymptotiquement stables. Selon la condition initiale, la solution converge soit vers E_1 soit vers E_2 ou $\bar{E}$ selon le cas. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

Remerciements : Les auteurs remercient les projets TREASURE (INRIA Euromed 3+3 project, http ://www.treasure.fr) et COADVISE (project FP7-PEOPLE-IRSES-2008 No. 230833) pour leur soutien.

6. Bibliographie

[1] P. DE LEENHEER, D. ANGELI, E.D SONTAG, « A feedback perspective for chemostat models with crowding effects », in *Lecture Notes in Control and Inform Sci.*, Springer, vol. 294 (2003), 167–174.

[2] P. DE LEENHEER, D. ANGELI, E.D SONTAG, « Crowding effects promote coexistence in the chemostat », *J. Math. Anal. Appl.*, vol. 319 (2006), 48–60.

[3] J. HESSELER, J.K. SCHMIDT, U. REICHL, D. FLOCKERZI, « Coexistence in the chemostat as a result of metabolic by-products », *J. Math. Biol*, vol. 53, n° 4 (2006), 556–584.

[4] J.K. SCHMIDT, B. KÖNIG, U. REICHL, « Characterization of a Three Bacteria Mixed Culture in a Chemostat : Evaluation and Application of a Quantitative Terminal-Restriction Fragment Lenght Polymorphism (T-RFLP) Analysis for Absolute and Species Cell Enumeration », *Biotechnology and Bioengineering*, vol. 96, n° 4 (2007), 738–756.

[5] B. HAEGEMAN, C. LOBRY, J. HARMAND, « Modelling Bacteria Flocculation as Density-Dependent Growth », *AIChE*, vol. 53, n° 2 (2007), 535–539.

[6] B. HAEGEMAN, A. RAPAPORT, « How flocculation can explain coexistence in the chemostat », *J. Biol. Dyn.*, vol. 2, n° 1 (2008), 1–13.

[7] C. LOBRY, J. HARMAND, « A new hypothesis to explain the coexistence of n species in the presence of a single resource », *C. R. Biologies*, vol. 329 (2006), 40–46.

[8] C. LOBRY, F. MAZENC, « Effect on persistence of intra-specific competition in competition models », *Electron. J. Differential Equations*, n° 125 (2007), 1–10.

[9] C. LOBRY, F. MAZENC, A. RAPAPORT, « Persistence in ecological models of competition for a single ressource », *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I*, vol. 340 (2005), 199–204.

[10] A. RAPAPORT, J. HARMAND, « Biological control of the chemostat with nonmonotone response and different removal rates », *Math. Biosci. Eng.*, vol. 5, n° 3 (2008), 539–547.

[11] T. SARI, « A Lyapunov function for the chemostat with variable yields », *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, vol. 348, 13-14 (2010), 747–751.

[12] T. SARI, F. MAZENC, « Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields », *Math. Biosci. Eng.*vol. 8, n° 3 (2011), 827–840.

[13] H.L. SMITH, P. WALTMAN, « The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition », *Cambridge University Press*, 1995.

[14] G.S.K. WOLKOWICZ, L. ZHIQI, « Direct interference on competition in a chemostat », *J. Biomath*, vol. 13, n° 3 (1998), 282–291.