



Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chemostat

Radhouène Fekih-Salem, Tewfik Sari, Nahla Abdellatif

► **To cite this version:**

Radhouène Fekih-Salem, Tewfik Sari, Nahla Abdellatif. Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chemostat. CARI 2010, Oct 2010, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire. 2010.

HAL Id: inria-00505254

<https://hal.inria.fr/inria-00505254>

Submitted on 23 Jul 2010

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.

Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chemostat

Radhouane Fekih Salem ^{a*} — Tewfik Sari ^b — Nahla Abdellatif ^c

^a Laboratoire de Modélisation Mathématique et Numérique dans les Sciences de l'Ingénieur (LAMSIN), Ecole Nationale d'Ingénieurs de Tunis (ENIT), BP 37, Le Belvédère 1002 Tunis, Tunisie.
radhouene.fs@gmail.com

^b Laboratoire de Mathématiques, Informatique et Applications, Université de Haute Alsace, 4 rue des frères Lumière, 68093 Mulhouse, France & EPI MERE INRIA-INRA, UMR MISTEA, SupAgro Bât 21, 2, place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France.
teufik.sari@uha.fr

^c Ecole Nationale des Sciences de l'Informatique Campus Universitaire de Manouba, 2010, Manouba, Tunisie.
& LAMSIN, ENIT, BP 37, Le Belvédère 1002 Tunis, 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 alimentaire dans un chemostat, où on prend en considération les interactions interspécifiques entre les deux populations de micro-organisme et les interactions intraspécifiques entre les individus eux même, en utilisant des fonctions de croissance strictement monotones et des taux de dilution distincts. Nous déterminons des points d'équilibre, ainsi que leur stabilité locale.

ABSTRACT. In this paper, we consider the mathematical model of two species microbial competition on a single food resource in a chemostat, when one takes into account species interactions between the two populations of micro-organism and intraspecific interactions between individuals themselves, using growth functions strictly monotonic and dilution ratios distinct. We determine the equilibrium points, and their local stability.

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

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

1. Introduction

Le chemostat 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 chemostat, un résultat classique, connu sous le nom de *principe d'exclusion compétitive*, affirme qu'une seule espèce peut survivre à la compétition [3, 2]. Par exemple, dans le système

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

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

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

Dans ce système, $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $X_i(t)$ désigne la concentration de l'espèce i (biomasse), S^0 la concentration du substrat à l'entrée du chemostat et D le taux de dilution dans le chemostat. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce i et y_i est un coefficient de rendement.

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 proposés [1, 3, 4]. On se propose d'étudier ici le modèle suivant

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

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

Ce modèle a été proposé et étudié dans [4], dans le cas de la compétition interspécifique ($q_{11} = q_{22} = 0$), et dans le cas de la compétition intraspécifique ($q_{12} = q_{21} = 0$). Un modèle, pertinent pour les applications, et qui n'a pas été examiné dans la littérature, est celui 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 ($q_{21} = 0$). Plus précisément, on se propose d'étudier le système

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

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 $X > 0$, $q'_i(X) > 0$

Dans toute la suite, on suppose que $\lambda_1 < \lambda_2$, où $\lambda_i := f_i^{-1}(D_i)$ c'est à dire qu'en l'absence des termes de compétition $q_1(X_2)$ et $q_2(X_2)$, X_1 emporterait la compétition devant X_2 . Nous allons montrer que le système avec les termes $q_1(X_2)$ et $q_2(X_2)$ peut présenter de la coexistence, c'est à dire que pour X_2 , une stratégie pour rétablir la coexistence, consiste à inhiber la croissance de X_1 grace au terme $q_1(X_2)$. On montre que

Proposition 1.1 *Pour des valeurs initiales positives, les solutions de (1) restent positives au cours du temps et sont bornées quand $t \rightarrow +\infty$.*

2. Les points d'équilibre et leur stabilité

2.1. Existence des équilibres

Le point d'équilibre

$$E_0 = (S^0, 0, 0)$$

existe toujours et représente le lessivage. Un deuxième point est donné par

$$E_1 = \left(\lambda_1, \frac{Dy_1(S^0 - \lambda_1)}{D_1}, 0 \right)$$

qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S^0 \iff D_1 < f_1(S^0)$.

Un 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

$$\begin{cases} \hat{X}_2 &= \frac{Dy_2(S^0 - \hat{S})}{f_2(\hat{S})} \\ \hat{X}_2 &= q_2^{-1}(f_2(\hat{S}) - D_2) \end{cases}$$

Notons $\xi_i(S) = q_i^{-1}(f_i(S) - D_i)$, avec $i = 1, 2$, $\xi_3(S) = \frac{Dy_2(S^0 - S)}{f_2(S)}$. Si $\lambda_2 < S^0$, alors ξ_2 est continue et strictement croissante sur $[\lambda_2, S^0]$, et ξ_3 est continue et strictement décroissante. Par suite, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe une unique solution $\hat{S} \in]\lambda_2, S^0[$ telle que $\xi_3(\hat{S}) = \xi_2(\hat{S})$ (voir Fig. 1). On conclut donc que E_2

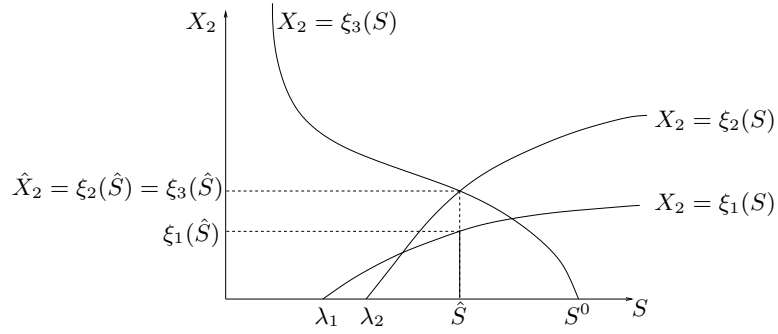


Figure 1. Condition d'existence du point d'équilibre E_2 .

existe et est unique si et seulement si $\lambda_2 < S^0$.
Le dernier point d'équilibre est donné par

$$\bar{E} = (\bar{S}, \bar{X}_1, \bar{X}_2)$$

avec $\bar{S} > 0$ et $\bar{X}_2 > 0$ les solutions du système :

$$\begin{cases} \bar{X}_2 = q_1^{-1}(f_1(\bar{S}) - D_1) = \xi_1(\bar{S}) \\ \bar{X}_2 = q_2^{-1}(f_2(\bar{S}) - D_2) = \xi_2(\bar{S}) \end{cases} \quad [2]$$

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 $\xi_1(S^0) < \xi_2(S^0)$ et de plus $\bar{X}_1 > 0$. En effet, dans ce cas, d'après le théorème des valeurs intermédiaire, 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 $\xi_i(\bar{S}) < \xi_3(\bar{S})$ pour $i = 1, 2$. On peut conclure que l'équilibre \bar{E} existe si $\lambda_i < S^0$, $\xi_1(S^0) < \xi_2(S^0)$ et $\xi_2(\bar{S}) < \xi_3(\bar{S})$ (voir Figure 2).

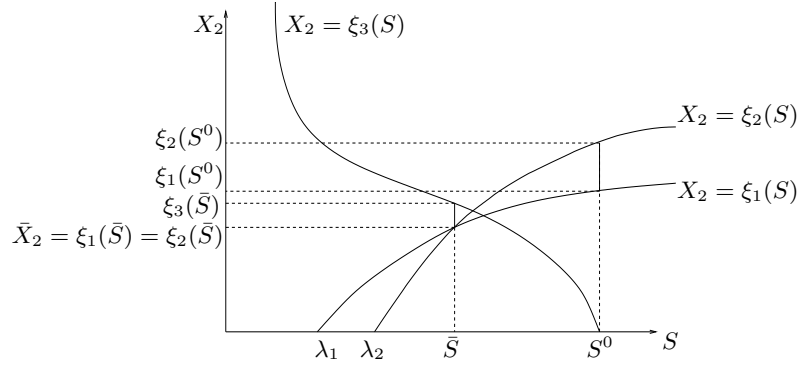


Figure 2. Condition d'existence du point d'équilibre \bar{E} .

2.2. Stabilité locale

On se propose de déterminer si les équilibres du système sont localement asymptotiquement stables (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

$$\begin{aligned} m_{11} &= D + \frac{f_1'(S)}{y_1} X_1 + \frac{f_2'(S)}{y_2} X_2, & m_{12} &= \frac{f_1(S)}{y_1}, & m_{13} &= \frac{f_2(S)}{y_2}, \\ m_{21} &= f_1'(S) X_1, & m_{22} &= f_1(S) - q_1(X_2) - D_1, & m_{23} &= q_1'(X_2) X_1, \\ m_{31} &= f_2'(S) X_2, & m_{33} &= q_2'(X_2) X_2 - [f_2(S) - q_2(X_2) - D_2]. \end{aligned}$$

Proposition 2.1 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 2.2 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 en E_1 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

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

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

Proposition 2.3 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

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

$$\text{tr} A = -\left(D + \frac{f'_2(\hat{S})}{y_2} \hat{X}_2 \right) - q'_2(\hat{X}_2) \hat{X}_2 < 0.$$

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

Proposition 2.4 \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

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

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

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

$$\begin{cases} a_i < 0, & i = 0 \dots 3 \\ a_1 a_2 - a_0 a_3 > 0 \end{cases}$$

Ce qui est équivalent à

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

c'est à dire $f'_2(\bar{S}) \bar{X}_2 q'_1(\bar{X}_2) \bar{X}_1 < f'_1(\bar{S}) \bar{X}_1 q'_2(\bar{X}_2) \bar{X}_2$, soit $\xi'_2(\bar{S}) < \xi'_1(\bar{S})$. ■

Sur la Fig. 3 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 $\xi'_2(\bar{S}_2) < \xi'_1(\bar{S}_2)$.

3. Conclusion

Dans ce travail, nous avons étudié le modèle mathématique (1) de deux espèces microbiennes en compétition dans un chemostat 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 spécifique nuls. Dans ce cas le point d'équilibre E_1

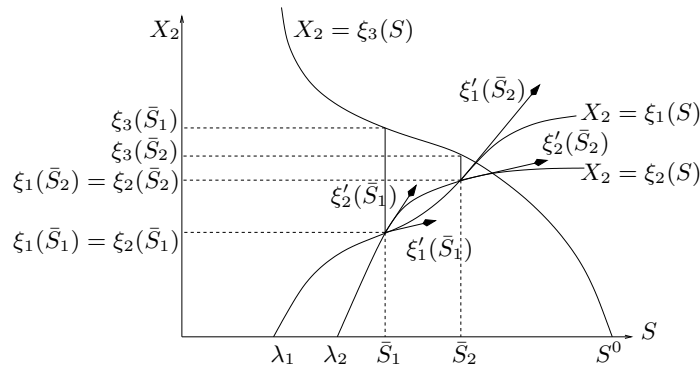


Figure 3. Condition de stabilité locale des points d'équilibres \bar{E}_1 et \bar{E}_2 .

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 [3]. L'ajout de termes de compétitions inter et intra spécifiques entre les deux espèces, c'est à dire l'ajout des termes $q_1(X_2)$ et $q_2(X_2)$ non nuls, dans les équations, conduit à un système où 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 peut aussi faire apparaître un équilibre de coexistence \bar{E} stable localement. 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.

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.

4. Bibliographie

- [1] 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, 556–584, 2006.
- [2] T. SARI, F. MAZENC, « Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields », *submitted*, 2009, <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00418676/fr/>
- [3] H.L. SMITH, P. WALTMAN, « The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition », *Cambridge University Press*, 1995.
- [4] G.S.K. WOLKOWICZ, L. ZHIQI, « Direct interference on competition in a chemostat », *J. Biomath.*, vol. 13, n° 3, 282–291, 1998.