

ARIMA

## Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chemostat

Radhouane Fekih Salem <sup>a\*</sup> — Tewfik Sari <sup>b</sup> — Nahla Abdellatif <sup>c</sup>

<sup>a</sup> 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

<sup>b</sup> 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

<sup>c</sup> 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  $X_1$  grâce 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

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

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

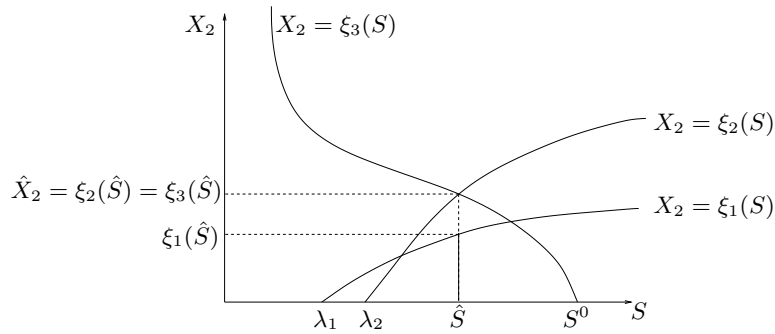
Un troisième point est donné par

$$E_2 = (\hat{S}, 0, \hat{X}_2)$$

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  $\xi_2$  est continue et strictement croissante sur  $[\lambda_2, S^0]$ , et  $\xi_3$  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 :

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

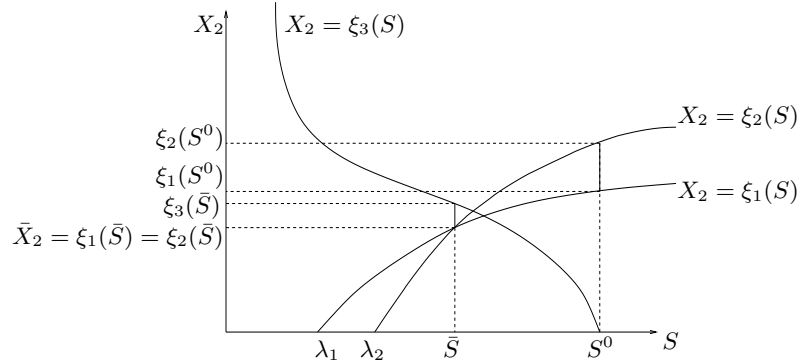
et  $\bar{X}_1 > 0$  donné par

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

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

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

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

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

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

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

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

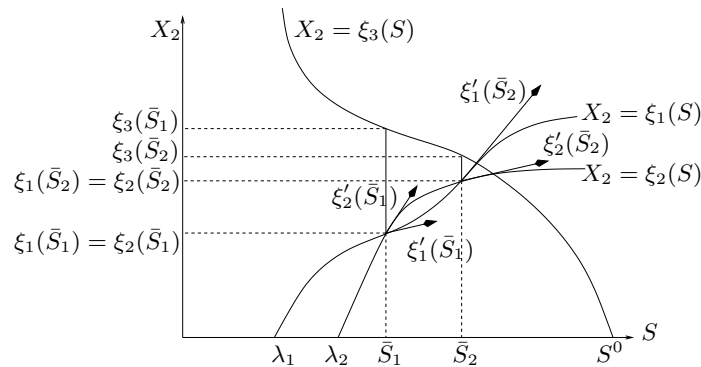
c'est à dire  $f'_2(\bar{S}) \bar{X}_2 q'_1(\bar{X}_2) \bar{X}_1 < f'_1(\bar{S}) \bar{X}_1 q'_2(\bar{X}_2) \bar{X}_2$ , soit  $\xi'_2(\bar{S}) < \xi'_1(\bar{S})$ . ■

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.