

Compétition dans le chémostat avec inhibiteur externe

Mohamed Dellal⁽¹⁾, Tewfik Sari⁽²⁾ et Mustapha Lakrib⁽¹⁾

(1) Laboratoire de Mathématiques Université Djillali Liabès B.P. 89, Sidi Bel Abbès 22000, Algérie

(2) IRSTEA, UMR ITAP, 361 rue Jean-François Breton, 34196 Montpellier, France

Résumé. Dans ce travail, nous analysons un modèle mathématique pour la compétition entre deux populations de micro-organismes pour un seul substrat dans un chémostat, en présence d'un inhibiteur externe de l'une des deux populations. Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [2] dans le cas où les taux de croissance sont de Monod. Ici, nous considérons le cas où ces derniers sont plus généraux mais strictement croissants. Nous étudions l'existence et la stabilité globale des points d'équilibre du modèle.

1 Introduction

Nous considérons le modèle suivant:

$$\begin{aligned} S' &= (S^{(0)} - S)D - f_1(S)f(p)\frac{x}{\gamma_1} - f_2(S)\frac{y}{\gamma_2} \\ x' &= x(f_1(S)f(p) - D) \\ y' &= y(f_2(S) - D) \\ p' &= (p^{(0)} - p)D - g(p)y \end{aligned} \quad (1.1)$$

avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$. Ici $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant t (nutriment), $x(t)$, $y(t)$ sont les concentrations des compétiteurs et $p(t)$ est la concentration de l'inhibiteur. $S^{(0)}$ est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, $p^{(0)}$ est la concentration d'entrée de l'inhibiteur et D est le taux de dilution dans le chémostat. γ_i , $i = 1, 2$ sont les coefficients de rendement. $f(p)$ représente le degré d'inhibition de p sur le taux de croissance de x , avec $f(0) = 1$, $f(p) \geq 0$ et $f'(p) < 0$, pour $p > 0$. Les fonctions f_i , $i = 1, 2$, appelées aussi fonctions de réponse, représentent les taux de croissance des compétiteurs et la fonction g représente le taux d'absorption de l'inhibiteur par rapport à y .

Ce modèle a été étudié par Hsu et Waltman [2] dans le cas où les taux de croissance spécifiques f_1 , f_2 sont tous les deux de Monod, i.e.,

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

Dans ce travail, nous considérons des fonctions de réponse plus générales. Nous supposons ainsi que les fonctions f_i , $i = 1, 2$ et g satisfont les conditions suivantes:

(H1) Pour chaque $i = 1, 2$, $f_i(0) = 0$ et $f_i'(S) > 0$ pour $S \geq 0$.

(H2) $g(0) = 0$ et $g'(S) > 0$ pour $S \geq 0$.

Afin de réduire le nombre de paramètres, on pose:

$$\bar{S} = \frac{S}{S^{(0)}}, \quad \bar{x} = \frac{x}{\gamma_1 S^{(0)}}, \quad \bar{y} = \frac{y}{\gamma_2 S^{(0)}}, \quad \bar{p} = \frac{p}{p^{(0)}}, \quad \bar{t} = Dt,$$

puis, on introduit les fonctions $\bar{f}_i(\bar{S})$, $\bar{g}(\bar{p})$ et $\bar{f}(\bar{p})$, définies par

$$\bar{f}_i(\bar{S}) = \frac{f_i(S^{(0)}\bar{S})}{D}, \quad \bar{g}(\bar{p}) = g(p^{(0)}\bar{p})\frac{\gamma_2 S^{(0)}}{D p^{(0)}}, \quad \bar{f}(\bar{p}) = f(p^{(0)}\bar{p}).$$

Avec les nouvelles variables et fonctions, en omettant, sans risque de confusion, la notation avec les barres, le système (1.1) s'écrit alors

$$\begin{aligned} S' &= 1 - S - f_1(S)f(p)x - f_2(S)y \\ x' &= x(f_1(S)f(p) - 1) \\ y' &= y(f_2(S) - 1) \\ p' &= 1 - p - g(p)y \end{aligned} \quad (1.2)$$

avec $S(0) \geq 0$, $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ et $p(0) \geq 0$.

Le système (1.2) est de dimension quatre. Il est asymptotique à un système de dimension trois. En effet, si on pose $\Sigma = 1 - S - x - y$, le système (1.2) se transforme en le système équivalent suivant:

$$\begin{aligned} \Sigma' &= -\Sigma \\ x' &= x(f_1(1 - \Sigma - x - y)f(p) - 1) \\ y' &= y(f_2(1 - \Sigma - x - y) - 1) \\ p' &= 1 - p - g(p)y \end{aligned} \quad (1.3)$$

avec $\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = 0$. Par conséquent, grâce à la théorie des systèmes asymptotiquement autonomes [5], on déduit que les trajectoires dans l'ensemble ω -limite de (1.3) vérifient le système suivant:

$$\begin{aligned} x' &= x(f_1(1 - x - y)f(p) - 1) \\ y' &= y(f_2(1 - x - y) - 1) \\ p' &= 1 - p - g(p)y \end{aligned} \quad (1.4)$$

avec $x(0) > 0$, $y(0) > 0$, $p(0) \geq 0$ et $x(0) + y(0) < 1$.

Proposition 1.1. L'ensemble $\Omega = \{(x, y, p) / x \geq 0, y \geq 0, x + y \leq 1, 0 \leq p \leq 1\}$ est attracteur positif invariant de toutes les solutions du système (1.4).

2 Existence des équilibres

On convient dans la suite des conditions et notations suivantes: Les fonctions f_1 et f_2 sont strictement croissantes, strictement positives pour tout $S > 0$ et vérifient $f_i(0) = 0$, $i = 0, 1$. Si les équations $f_1(S) = 1$, $f_2(S) = 1$ et $f_1(S) = 1/f(1)$ admettent des solutions, on pose:

$$\lambda_1 = f_1^{-1}(1), \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(1) \quad \text{et} \quad \lambda^+ = f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(1)}\right).$$

Sinon, on pose $\lambda_1 = +\infty$, $\lambda_2 = +\infty$ et $\lambda^+ = +\infty$. Dans le cas où $\lambda_2 < 1$ on note par p^* la racine de l'équation

$$g(p) = \frac{1-p}{1-\lambda_2}.$$

Si l'équation $f_1(S) = 1/f(p^*)$ admet une solution, alors on pose

$$\lambda^- = f_1^{-1}\left(\frac{1}{f(p^*)}\right).$$

Sinon, on prend $\lambda^- = +\infty$.

Les paramètres λ_1 , λ^+ et λ^- sont liés par la relation:

$$\lambda_1 < \lambda^- < \lambda^+. \quad (2.1)$$

Théorème 2.1. Soit $(x(t), y(t), p(t))$ une solution de (1.4).

(1) Si $\lambda_1 > 1$ alors $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

(2) Si $\lambda_2 > 1$ alors $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$.

Le résultat du Théorème 2.1 énonce le fait biologiquement intuitif suivant: si un compétiteur ne peut survivre dans le chémostat simple, il ne peut le faire dans le chémostat avec un inhibiteur.

Ainsi on peut supposer dans la suite que: $\lambda_1 < 1$ et $\lambda_2 < 1$.

Proposition 2.1. Les points d'équilibre de (1.4) sont donnés par:

- $E_0(0, 0, 1)$ qui existe toujours et représente le lessivage.

- $E_1(1 - \lambda^+, 0, 1)$ qui existe si et seulement si $\lambda^+ < 1$.

- $E_2(0, 1 - \lambda_2, p^*)$ qui existe toujours.

- $E_c(x_c, y_c, p_c)$ qui existe si et seulement si $\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$, avec $1 - x_c - y_c = \lambda_2$, $p_c = f^{-1}\left(\frac{1}{f_1(\lambda_2)}\right)$ et $y_c = \frac{1-p_c}{g(p_c)}$.

3 Stabilité locale des points d'équilibre

Dans la suite, nous supposons que tous les points d'équilibre de (1.4) sont hyperboliques. La stabilité locale des points d'équilibre est alors résumée dans le tableau suivant:

Point d'équilibre	Existence	L.A.S
E_0	toujours	Instable
E_1	$\lambda^+ < 1$	$\lambda^+ < \lambda_2$
E_2	toujours	$\lambda_2 < \lambda^-$
E_c	$\lambda^- < \lambda_2 < \lambda^+$	Routh-Hurwitz

Table 1: Stabilité locale des points d'équilibre

Proposition 3.1. L'équilibre positif E_c existe si et seulement si E_2 est instable et si E_1 existe, il est instable aussi.

4 Stabilité globale

Avec l'hypothèse que tous les points d'équilibre de (1.4) sont hyperboliques, d'après la Table 1 si E_c n'existe pas, alors soit E_2 est asymptotiquement stable, soit E_1 existe et est asymptotiquement stable aussi. Les résultats ci-après montrent que si E_1 ou E_2 est asymptotiquement stable alors il attire toutes les solutions (il est globalement asymptotiquement stable pour des conditions initiales positives). Par conséquent, si E_c n'existe pas, l'un des deux points d'équilibre E_1 ou E_2 attire toutes les solutions de (1.4).

Théorème 4.1. Si $\lambda^+ < \lambda_2$, alors E_1 attire toutes les solutions du système (1.4) avec $x(0) > 0$. c'est-à-dire qu'on a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 1 - \lambda^+, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = 1.$$

Théorème 4.2. Si $\lambda^- > \lambda_2$, alors E_2 attire toutes les solutions du système (1.4) avec $y(0) > 0$. c'est-à-dire qu'on a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 1 - \lambda_2, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = p^*.$$

4.1 Compétition: cas d'un équilibre intérieur

Comme le système (1.4) est compétitif, nous utilisons le résultat suivant.

Théorème 4.3. (Voir [6], Thm. 2.2). Soit L un ensemble ω -limite compact d'un système compétitif irréductible dans \mathbb{R}^3 . Si L ne contient pas d'équilibre, alors L est une orbite fermée.

En complément au résultat de la Proposition 3.1, le résultat ci-dessus montre que si E_c existe, l'ensemble ω -limite de chaque solution pour laquelle $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$ reste à l'intérieur du cône positif.

Théorème 4.4. [1] Supposons que E_c existe. Soit $(x(t), y(t), p(t))$ une solution de (1.4) avec $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$. Alors

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) > 0, \quad \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) > 0.$$

(i.e., L'ensemble ω -limite de toute trajectoire se trouve à l'intérieur du cône positif).

Le résultat du Théorème 4.4 garantit la coexistence des deux populations x et y lorsque E_c existe. Cependant, il ne permet pas de déduire le comportement asymptotique global. Cela demande une analyse plus approfondie. Les résultats qui suivent montrent que si le système (1.4) n'admet pas de cycles limites, alors E_c est globalement asymptotiquement stable. Inversement, si E_c est instable, alors il y a existence de cycles limites.

Théorème 4.5. [2] Supposons que le système (1.4) n'admet pas de cycles limites. Alors E_c est globalement asymptotiquement stable.

Théorème 4.6. [1] Supposons que E_c est instable et hyperbolique. Soit $(x(t), y(t), p(t))$ une solution de (1.4) satisfaisant $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$. Si $q = (x(0), y(0), p(0)) \notin M^+(E_c)$, la variété stable de E_c , alors $\omega(q)$ est une orbite périodique.

5 Simulations numériques

Dans le système (1.4) on prend $f(p) = e^{-\eta p}$ comme représentant l'effet de l'inhibiteur sur le taux de croissance de x . On considère comme taux de croissance, les fonctions strictement croissantes f_i , $i = 1, 2$ et g de type Monod, définies par

$$f_1(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S}, \quad f_2(S) = \frac{m_2 S}{a_2 + S}, \quad g(p) = \frac{\delta p}{K + p}.$$

On choisit les paramètres $m_1 = 5$, $a_1 = 0.5$, $m_2 = 6$, $a_2 = 3.5$, $\delta = 5$, $K = 0.1$, $\eta = 5$. La Figure 1 montre la coexistence des deux espèces pour des conditions initiales strictement positives et la convergence vers l'équilibre strictement positif E_c qui est localement asymptotiquement stable (LAS) alors que tous les autres points d'équilibre sont instables.

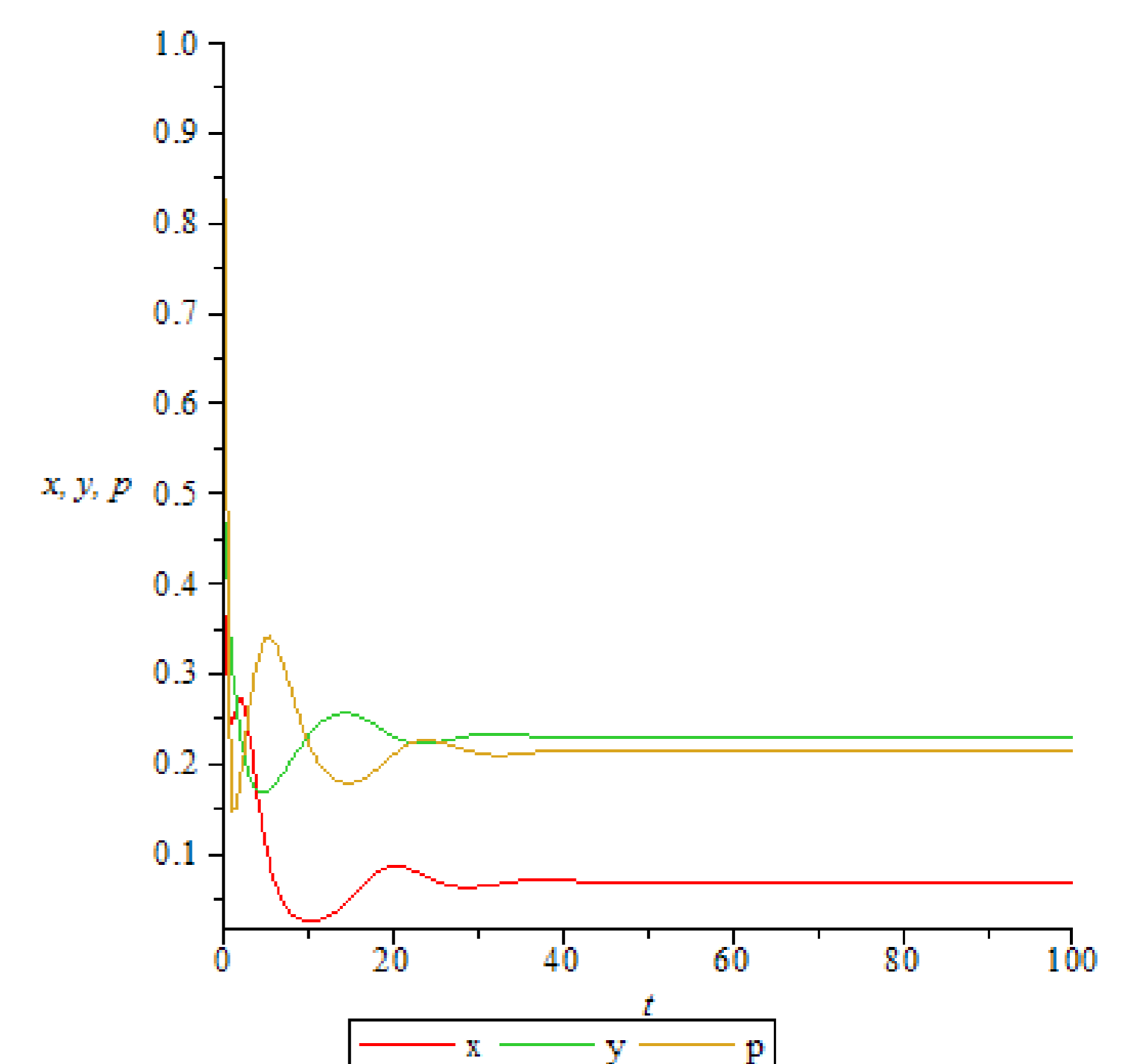


Figure 1: Coexistence des deux espèces.

6 Conclusion

Dans ce travail, nous avons fait l'étude d'un système d'équations différentielles modélisant la compétition entre deux espèces microbiennes dans un chémostat en présence d'une seule ressource (substrat) et d'un inhibiteur externe de l'une des deux espèces. Nous avons supposé que les taux de croissance sont strictement croissants. L'intérêt de cette étude réside dans l'existence d'un unique équilibre strictement positif entraînant la coexistence des deux espèces. Lorsque l'équilibre intérieur E_c existe, l'équilibre E_2 est instable et si E_1 existe, il est, lui aussi, instable. Dans ce cas, l'ensemble ω -limite de chaque solution pour laquelle $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$ reste à l'intérieur du cône positif. De plus, nous avons vu que si le système (1.4) n'a pas de cycles limites, alors E_c est globalement asymptotiquement stable. Inversement si E_c est instable, il y a existence de cycles limites. Si E_c n'existe pas, alors soit E_2 est globalement asymptotiquement stable, soit E_1 existe et est, lui aussi, globalement asymptotiquement stable. Notre résultat ne contient pas d'informations sur la stabilité des solutions périodiques. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

References

- [1] P. Waltman and H.L. Smith, *The theory of the chemostat: Dynamics of microbial competition*, Cambridge University Press, 1995.
- [2] S. B. Hsu and P. Waltman, Analysis of a model of two competitors in a chemostat with an external inhibitor, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **52** (1992), pp. 528-40.
- [3] S.B. Hsu and P. Waltman, A survey of mathematical models of competition with an inhibitor, *Mathematical Biosciences*, **187** (2004), pp. 53-91
- [4] R. E. Lenski and S. Hattings, Coexistence of two competitors on one resource and one inhibitor: A chemostat model based on bacteria and antibiotics, *Journal of Theoretical Biology*, **122** (1986), pp. 83-93.
- [5] H.R. Thieme, Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations, *Journal of Mathematical Biology*, **30** (1992), pp. 755-763.
- [6] H.R. Thieme, Periodic orbits of competitive and cooperative systems, *Journal of Differential Equations*, **65** (1986), pp. 362-373.