



HAL
open science

Etude mathématique et numérique de modèles dynamiques de croissance de micro-algues

Mario Veruete

► **To cite this version:**

Mario Veruete. Etude mathématique et numérique de modèles dynamiques de croissance de micro-algues. Biotechnologies. 2014. hal-02794155

HAL Id: hal-02794155

<https://hal.inrae.fr/hal-02794155>

Submitted on 5 Jun 2020

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.

MODEDMIC INRA-INRIA

Autour de quelques modèles de croissance de micro-algues

Analyse et simulation de la compétition



Mario Veruete

Valparaíso, Août 2014

Remerciements

Malgré la modeste portée de ce rapport, je me sens obligé de remercier un certain nombre de personnes, elles ont toutes contribué à faire de ce stage, une expérience de vie unique et enrichissante.

Je voudrais remercier en premier lieu, Alain **Rapaport**. Je le remercie non seulement de m'avoir offert la possibilité de pouvoir travailler au Chili, mais aussi pour ses conseils, son soutien et son amitié. Une amitié que sans doute Pedro **Gajardo** et Hector **Ramírez** connaissent bien, qu'ils se voient tous les deux ici remerciés. Pedro a veillé sur moi, tout au long de mon séjour, afin que je puisse travailler dans les meilleures conditions. On pourrait difficilement en souhaiter d'avantage!

Ce séjour à été financé par trois organismes: L'équipe Modemic (INRA-INRIA), le Centro de Modelamiento Matemático (CMM) et l'Universidad Técnica Federico Santa María (UTFSM), à travers les projets DYMECOS, REDES-130067 et Anillo APCA-10336, respectivement.

Je n'oublie pas les gens qui m'ont aidé à faire plus confortable les moments à l'Université, je pense à Viviana, Astrid, Paola, Don Augusto et Fabián, qui m'ont aidé indénombrables fois.

Finalement, je remercie les post-doc, doctorants et étudiants en master et licence pour leur amitié, leur aide et les bons moments. Merci donc à Alessandra Fariñas, Roberto Guglielmi, Patricio Guzmán, Freddy López, Nicole Martínez, Felipe Millar, Cesare Molinari, Viviana Rivera, Andrei Rodríguez, Alejandro Rojas, Diego Vicencio et Matthieu Sebbah.

Merci Matthieu pour tes conseils dans ma recherche, ton humour et tes idées ont été essentielles. Je n'oublie pas mes "cobureaux": Hoang, Laurent et Saúl, avec lesquels j'ai partagé les lieux clairs et sombres de cette recherche...

Je dédie ce rapport au port de Valparaíso et ses cerros, qui cachent le plus souvent l'essence poétique latino-américaine et la révèlent, seulement, à ceux qui la méritent.

Rapport Scientifique

Mario Veruete

30 août 2014

Sommaire

1 La dynamiques des micro-algues	7
1.1 L'intérêt des micro-algues	7
1.2 La culture des micro-algues	8
Compétition pour la lumière	9
1 Introduction	9
1.1 La distribution de la biomasse	10
1.2 Absorption de la lumière	11
1.3 Le bilan de carbone	12
2 Croissance en monoculture	12
2.1 Retour quantique	13
2.1.1 Le cas de Beer-Lambert	13
2.2 Équations du système	14
2.2.1 Points singuliers, stabilité	14
2.3 Simulations à lumière constante et variable	16
2.3.1 Lumière constante	16
2.3.2 Lumière périodique	17
3 Compétition en absence de différenciation spatiale	19
3.1 Compétition pour la lumière	19
3.1.1 Distributions en parallèle	19
3.1.2 Dérivation du système différentiel	19
3.1.3 Système différentiel	20
Compétition pour le substrat et la lumière	24
1 Introduction	24
1.1 Hypothèses du modèle	25
1.2 Monoculture: lumière et substrat	25
1.2.1 Propriétés des isoclines, équilibres	27
1.2.2 Stabilité de l'équilibre en monoculture	28

2	Compétition pour la lumière et le substrat	30
2.1	Le système pour n espèces	30
2.2	Équilibre de coexistence et stabilité	30
3	Simulations numériques pour le cas de deux espèces	30
3.1	Von Liebig v.s. Produit	30
3.1.1	Le cas d'une espèce	31
3.1.2	Le cas de deux espèces	32

Dynamique des population de micro-algues: Analyse et simulation de la compétition

1 La dynamiques des micro-algues

Nous considérons un bioréacteur dans lequel des micro-algues se développent. À travers des modèles déterministes, nous étudions la compétition entre espèces. Motivés par des observations empiriques, nous voulons construire et étudier des modèles décrivant la coexistence de plusieurs espèces de micro-algues cohabitant dans un milieu limité en nombre et densité de substrats. Le principe d'exclusion compétitive, pour le chémostat¹, affirme qu'on ne peut pas avoir de coexistence de n espèces, de plus, l'espèce avec la plus petite *break-even concentration* est la seule qui survie.

Ce travail constitue une synthèse des articles [HW94] et [HW95], ainsi que des petits apports en termes de simulations. Dans un premier temps, nous étudions un modèle portant sur l'évolution de la biomasse totale, ayant comme seul facteur limitant la lumière ambiante (pas de dynamique en substrat). Nous étendons ensuite ce modèle au cas de n espèces en compétition pour la lumière et finalement, au cas de n espèces en compétition pour le substrat *et* la lumière.

1.1 L'intérêt des micro-algues

Par le passé, les micro-algues avaient été considérées, dans le secteur énergétique, comme une alternative aux hydrocarbures fossiles. Cette voie réorienta les recherches dans le but d'extraire les lipides susceptibles d'être utilisés comme combustible. Les résultats on montré que le coût nécessaire pour extraire ces lipides est plus grand que l'énergie que l'on peut produire à partir des lipides récupérés. Malgré cette constatation, la recherche autour des micro-algues reste très active, notamment dans leur utilisation pour le traitement des eaux.

Nota Bene: l'auteur remercie chaleureusement Jérôme Harmand et Bruno Sialve pour la visite au laboratoire LBE de Narbonne. Cette visite m'a permis de découvrir des sujets plus concrets, ainsi que d'avoir pu voir des *vraies* micro-algues. Les photos des dispositifs apparaissant dans ce rapport ont été prises dans ce laboratoire.

¹En supposant le rendement constant car, dans le cas d'un rendement variable, la coexistence peut avoir lieu.



Figure 1: Bioréacteur contenant des micro-algues.

1.2 La culture des micro-algues

Parler de *micro-algues* signifie rentrer dans un univers très vaste, tout exposé est pas conséquent, sans doute, un peu vague. Commençons par dire qu'il existe un grand nombre d'espèces différentes de micro-algues. Cette diversité, aussi bien du point de vue biologique que du point de vue des applications, rend fausse² toute modélisation. En effet, certaines espèces de micro-algues peuvent vivre, par exemple, en présence des certains composées chimiques s'avérant toxiques pour d'autres espèces. De même, certaines espèces sont plus performantes que que d'autres dans la métabolisation des nitrites, nitrates, etc. Ces différences sont essentielles et toute modélisation fine devrait tenir compte de cette variabilité. Dans ce rapport nous ne nous soucierons pas de ces différences et nous ne considérons pas une espèce de micro-algue particulière.

Remarque: Les notations mathématiques que nous avons employé, sont pour la plupart usuelles. Un point au dessus d'une variable représente la dérivée par rapport au *temps*³.

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x}$$

De même, par souci de simplicité, nous avons adopté la sommation tensorielle d'Einstein.

$$\sum_{i,j} g_{i,j} A_{i,j} = g_{\mu\nu} A^{\mu\nu}$$

²D'avantage.

³Ou par rapport à la variable indépendante s'il n'y a pas de risque de confusion.

Croissance et compétition dans un gradient de lumière

Mario Veruete

Sommaire

1	Introduction	9
1.1	La distribution de la biomasse	10
1.2	Absorption de la lumière	11
1.3	Le bilan de carbone	12
2	Croissance en monoculture	12
2.1	Retour quantique	13
2.1.1	Le cas de Beer-Lambert	13
2.2	Équations du système	14
2.2.1	Points singuliers, stabilité	14
2.3	Simulations à lumière constante et variable	16
2.3.1	Lumière constante	16
2.3.2	Lumière périodique	17
3	Compétition en absence de différenciation spatiale	19
3.1	Compétition pour la lumière	19
3.1.1	Distributions en parallèle	19
3.1.2	Dérivation du système différentiel	19
3.1.3	Système différentiel	20

1 Introduction

La structure et de la dynamique des communautés de plantes sont fortement déterminées par la lumière ambiante disponible. Ce phénomène a lieu aussi bien en milieu terrestre qu'en milieu aquatique. Des exemples importants de cette structuration sont les forêts et les océans; au sein de ces écosystèmes, on retrouve une diversité végétale importante, dont la structure spatiale dépend fortement de la quantité de lumière disponible à une profondeur donnée.

Dans l'étude de la compétition pour les ressources, un grand nombre des modèles on été développés. Néanmoins, les modèles existants possèdent des approches principalement orientées vers la limitation par le substrat, sans tenir compte du rôle prépondérant joué par de la lumière dans la dynamique.

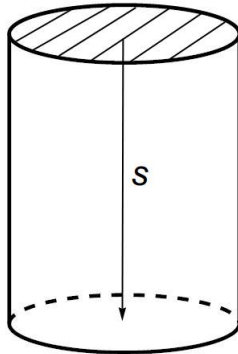


Figure 1: Schéma d'un bioréacteur

Remarquons qu'il existent deux différences fondamentales entre la lumière et le substrat:

- i)* La lumière ne peut pas être recyclée. De ce fait, un apport constant en lumière est nécessaire, afin de maintenir la croissance phototrophe.
- ii)* La lumière n'est jamais distribuée de manière homogène, mais elle forme un *gradient* à travers la biomasse.

Nous considérons un bio-réacteur cylindrique de section A et de hauteur L . Voir Figure 1. La *profondeur* s , est mesuré à partir de la partie supérieure du bio-réacteur. L'*intensité de lumière incidente* sera notée I_0 ou I_{in} . Dans la plupart du temps nous la considérerons constante.

1.1 La distribution de la biomasse

On suppose que la densité de biomasse, notée $\omega(s)$, est une fonction continue¹ de la profondeur. Nous introduisons la biomasse cumulée au dessus de la profondeur s , $w(s)$ définie par:

$$(1) \quad w(s) := \int_0^s \omega(\sigma) d\sigma$$

Ainsi, la biomasse totale, W , dans le bio-réacteur est donnée par la somme sur toute la profondeur de la biomasse cumulée:

$$W = w(L) = \int_0^L \omega(s) ds$$

¹Ceci permet d'exclure le cas où toute la biomasse est concentrée sur une zone très fine de la partie supérieure.

Nos modèles feront intervenir la plupart du temps la dynamique de la *biomasse totale*. De cette manière, l'étude fait intervenir des équations différentielles ordinaires, décrivant l'évolution de la biomasse au cours du temps.

1.2 Absorption de la lumière

On considère que l'absorption de la lumière est régie par la loi de Beer-Lambert. Ainsi, la valeur de l'intensité lumineuse, après avoir traversé une biomasse cumulée w , est donnée par:

$$(2) \quad I(w) = I_0 e^{-\kappa w}$$

Remarque: Rappelons que la loi de Beer-Lambert, stipule que la variation de l'intensité de lumière est proportionnelle à l'intensité elle-même, pondérée d'un coefficient d'absorption κ . Cela veut dire que l'intensité de lumière $I(w)$ est solution du problème de Cauchy:

$$\begin{cases} \frac{dI}{dw} = -\kappa I \\ I(0) = I_0 \end{cases}$$

De manière générale, nous considérons uniquement des flux de lumière *unidirectionnels*. On rappelle les notations suivantes: I_0 désigne l'intensité de lumière incidente, κ le coefficient d'absorption et w la biomasse cumulée.

Définition 1. On dit que I est un flux unidirectionnel si I est une fonction de classe \mathcal{C}^1 de deux variables:

$$(3) \quad I(w) = \phi(I_0, \kappa w)$$

qui de plus vérifie, pour tous u, v , la relation:

$$(4) \quad \phi(I_0, \kappa(u+v)) = \phi(\phi(I_0, \kappa u), \kappa v)$$

Remarque: Cette dernière relation traduit le fait que l'apport de lumière en v ne dépend que de l'intensité qui reste après avoir traversé u . Le lecteur pourra remarquer subtilement² que le cas de Beer-Lambert correspond bien à un flux de lumière unidirectionnel.

²L'exponentielle est un morphisme continu de groupes: $(\mathbb{R}, +) \rightarrow (\mathbb{R}^*, \times)$

1.3 Le bilan de carbone

Le taux de gain spécifique en carbone, noté g , est défini comme la différence entre le taux de consommation spécifique en carbone et le taux de pertes spécifique en carbone. La fonction g prend la plupart du temps la forme de type Monod en I :

$$(5) \quad g(I) = \mu_{max} \frac{I}{k_I + I} - \ell$$

Définition 2. On appelle point de compensation, noté I_C , l'intensité de lumière pour laquelle la consommation en carbone égale les pertes. C'est-à-dire la valeur pour laquelle on a:

$$g(I_C) = 0$$

Dans le cas particulier d'une production locale de type Monod, le point I_C peut être calculé explicitement:

$$I_C = \frac{\ell k_I}{\mu_{max} - \ell}$$

Remarquons que le point de compensation I_C est indépendant de I_0 , ceci vient du fait que g est, elle-même, indépendante de I_0 .

Définition 3. On appelle taux de gain global de carbone³ la quantité définie par:

$$(6) \quad G = \int_0^L (g \circ I \circ w)(s) \cdot \omega(s) ds$$

Le taux global constitue donc un bilan de tous les échanges en carbone réalisés par les micro-algues, aussi bien positifs (alimentation) que négatifs (pertes).

2 Croissance en monoculture

On considère le cas d'une seule espèce dans un bio-réacteur. Le taux global de carbone, G , a été défini en termes de la distribution de biomasse $\omega(s)$. Compte tenu de la relation $dw/ds = \omega(s)$ et de la relation (6), nous aboutissons à:

$$(7) \quad G = \int_0^W g(I(w)) dw$$

³Ou simplement gain global.

2.1 Retour quantique

Le *retour quantique*, est un concept physique introduit en [HW94], permettant de prouver plusieurs résultats mathématiques. Il est défini comme le gain de carbone par unité de biomasse, divisé par la quantité de lumière absorbée par unité de biomasse (par *quantum* d'énergie, d'où la terminologie).

L'expression du retour quantique est donc:

$$(8) \quad q := \frac{g(I)}{-\frac{dI}{dw}}$$

Remarquons que le gain total en carbone peut être obtenu en fonction du retour quantique, en effet:

$$\begin{aligned} G &= \int_0^W g(I(w)) dw \\ &= \int_0^Z \frac{g(I(w))}{\frac{dI}{dw}} \frac{dI}{dw} dw \\ &= \int_{I_{out}}^{I_{in}} q(I) dI \end{aligned}$$

2.1.1 Le cas de Beer-Lambert

Nous allons expliciter le calcul (élémentaire mais instructif) du gain total, dans le cas d'une absorption donnée par la loi de Beer-Lambert.

$$\begin{aligned} G &= \int_{I_{out}}^{I_{in}} \frac{g(I)}{\frac{dI}{dw}} dI \\ &= \int_{I_{out}}^{I_{in}} \frac{\mu_{max} \frac{I}{\kappa + I} - \ell}{-\kappa I} dI \\ &= -\frac{1}{\kappa} \left[\mu_{max} \ln \left(\frac{I_{in} + \kappa}{\kappa + I_{out}} \right) + \ell \ln \left(\frac{I_{out}}{I_{in}} \right) \right] \end{aligned}$$

Remarquons que le gain total en carbone peut alors être vue comme une fonction de l'intensité de lumière au fond du bio-réacteur $G(I_{out})$. La Figure 2 montre le graphe de cette fonction.

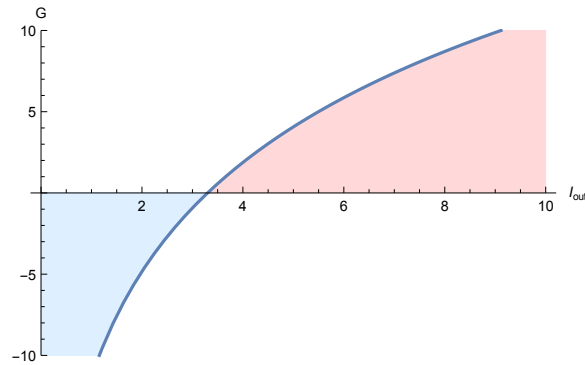


Figure 2: La fonction $G(I_{out})$ dans le cas de Beer-Lambert.

2.2 Équations du système

Nous allons supposer⁴ que la dynamique du système en biomasse totale est donnée par:

$$(9) \quad \dot{W} = G$$

C'est à dire, la variation en biomasse totale est proportionnelle au bilan global de carbone: plus le taux global en carbone est grand et plus la croissance en biomasse est importante.

Évidemment d'autres dynamiques peuvent être considérées, en général elle seront du type $\dot{W} = \psi(G)$ avec ψ une fonction strictement croissante et telle que $\psi(0) = 0$.

Ainsi, après intégration, la dynamique du système dans le cas $\psi = Id$, est donnée par l'équation:

$$(10) \quad \frac{dW}{dt} = \frac{\mu_{max}}{\kappa} \ln \left(\frac{k_I + I_0}{k_I e^{\kappa W} + I_0} \right) + (\mu_{max} - \ell)W$$

2.2.1 Points singuliers, stabilité

L'équation (10) décrit l'évolution de la biomasse totale dans le bio-réacteur. Cette dynamique est donnée par la fonction:

$$\Phi : W \mapsto \frac{\mu_{max}}{\kappa} \ln \left(\frac{k_I + I_0}{k_I e^{\kappa W} + I_0} \right) + (\mu_{max} - \ell)W$$

⁴Même si d'autres dynamiques de la forme $\dot{W} = F(G)$, avec F positive et croissante, sont envisageables.

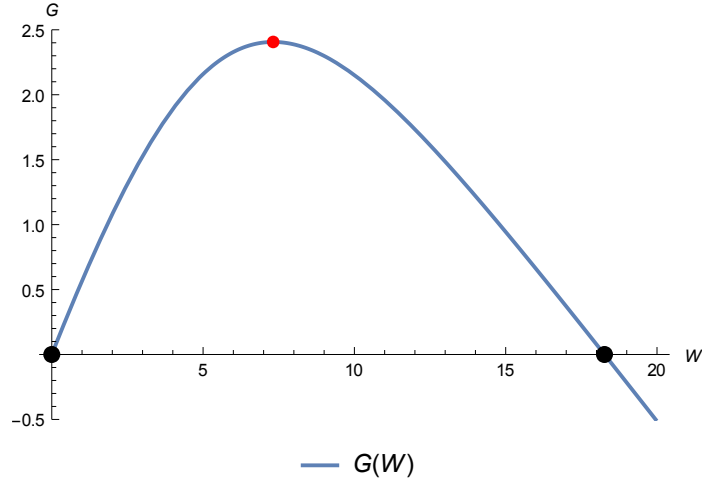


Figure 3: Fonction G , concave.

Commençons par remarquer que si $k_I = 0$, alors $\Phi(W) = (\mu_{max} - \ell)W$. Le gain global G varie dans ce cas de manière linéaire (et indépendamment de la valeur de I_0) par rapport à la biomasse totale W . De plus, si les pertes sont plus importantes que le μ_{max} (maximum de la fonction de croissance), alors G est négatif, et puisque $\dot{W} = G < 0$, alors l'espèce va vers l'extinction⁵.

Il est facile de remarquer que Φ est nulle à l'origine ($W = 0$), de plus, si nous dérivons deux fois par rapport à W , nous obtenons:

$$\Phi''(W) = -\frac{\mu_{max}\kappa k_I I_0 e^{\kappa W}}{(k_I e^{\kappa W} + I_0)^2} < 0$$

Par ailleurs, dans le cas où les pertes ne dépassent pas la production⁶, nous avons: $\lim_{W \rightarrow \infty} \Phi(W) = -\infty$. Donc Φ est une fonction concave, passant par 0. Ainsi, nous avons établi la:

Proposition 1. *La fonction Φ est concave, de plus $\Phi(0) = 0$ et il existe $W^* > 0$ tel que $\Phi(W^*) = 0$*

Remarque: De manière générale, le bilan global est une fonction concave de la biomasse totale. Voir Figure 2.2.

⁵ $\lim_{t \rightarrow +\infty} W(t) = 0$

⁶ Le cas intéressant en pratique.

2.3 Simulations à lumière constante et variable

Dans certains cas, la lumière apportée aux bio-réacteurs est la lumière du soleil. Celle ci varie de manière périodique, oscillant entre le jour et la nuit. Dans cette sous-section, on se propose d'étudier les différences entre un apport constant en lumière et un apport périodique. Pour les simulations de cette sous-section, nous avons choisit les valeurs de paramètres de la manière suivante:

$$\mu_{max} = 1, I_0 = 4, k_I = 0.5, \kappa = 0.4, l = 0.3$$

Avec ce choix de paramètres, nous avons deux points singuliers:

$$W = 0 \quad \text{et} \quad W \approx 18.265$$

2.3.1 Lumière constante

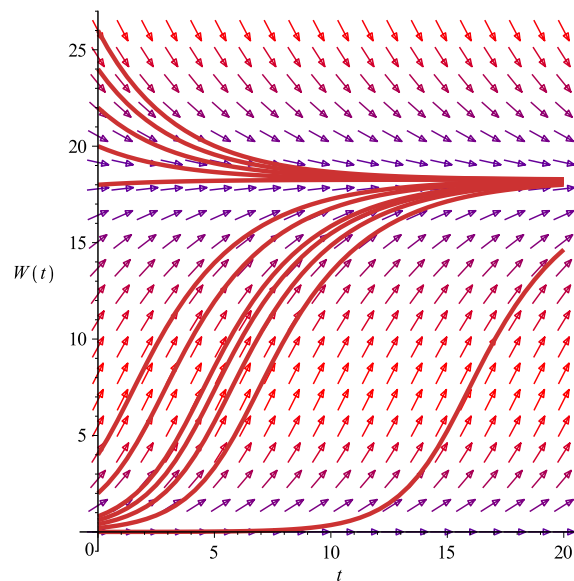


Figure 4: Graphique de $W(t)$, lumière constante et champ de vitesses.

À lumière constante, nous avons vu précédemment l'existence (dans les cas non dégénérés) de deux points singuliers de l'équation (10): l'origine, qui est instable et puis, un équilibre strictement positif W^* qui est globalement stable (pour tout $W > 0$, qui est le cas qui nous intéresse). Ainsi, on s'attend à que, étant donnée une condition initiale positive, en temps long, la courbe intégrale tends vers cet équilibre. La Figure 4 illustre ce cas.

2.3.2 Lumière périodique

Nous considérons à présent le problème suivant:

$$(11) \quad \begin{cases} \frac{dW}{dt} = \frac{\mu_{max}}{\kappa} \ln \left(\frac{k_I + I_0(t)}{k_I e^{\kappa W} + I_0(t)} \right) + (\mu_{max} - \ell)W \\ W(0) = W_0 \text{ et } I_0(t) \text{ périodique} \end{cases}$$

Nous allons faire varier I_0 de manière périodique. Cette dépendance temporelle de I fait de l'équation (11) une équation non-autonome.

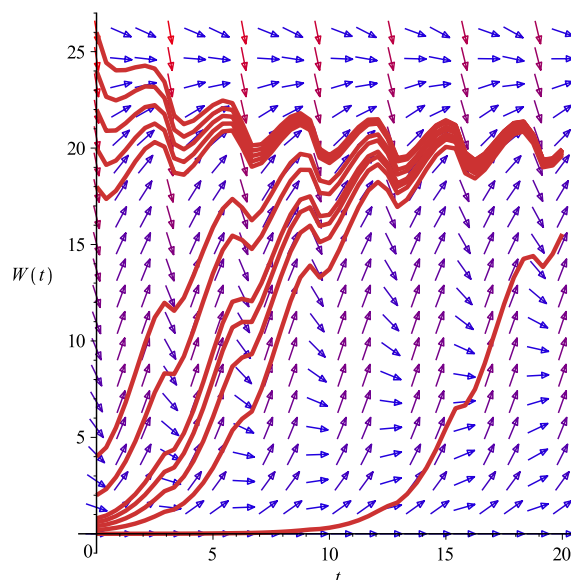


Figure 5: Graphique de $W(t)$, lumière périodique et champ de vitesses.

Dans cette première simulation (voir Figure 5), nous avons choisi

$$I_0 : t \mapsto |\sin(t)|$$

Dans ce cas, nous remarquons que le point d'équilibre positif est toujours globalement asymptotiquement stable. Par contre, la monotonie des solutions n'est pas préservée.

Nous n'avons pas observé un changement radical dans le comportement des solutions dans le cas $I_0 = |\sin(t)|$. On va maintenant perturber autour de la valeur du point singulier, pour cela on choisit maintenant

$$\tilde{I}_0(t) = 4 \sin(t) + W^*$$

Ainsi, I_0 et \tilde{I}_0 possèdent toutes les deux, même moyenne (à savoir 0).

Les simulations numériques de ce cas sont représentées dans la Figure 6. Nous voyons maintenant que les courbes intégrales sont asymptotiques vers une valeur proche de 30 et non 18.625 comme précédemment.

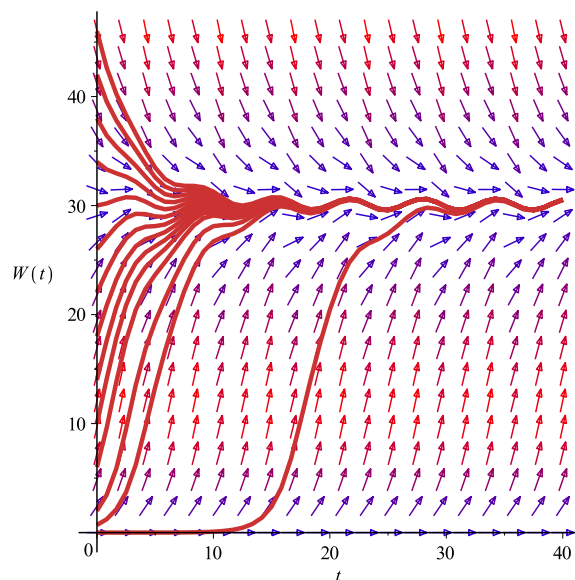


Figure 6: Graphique de $W(t)$, lumière périodique oscillant autour du point singulier.

Le monde non-autonome possède une géométrie plus riche, les comportements des solutions s'enrichissent de même. Nous n'approfondirons pas d'avantage sur cette direction, nous nous concentrerons désormais sur des modèles autonomes de compétition pour un substrat entre n espèces de micro-algues.

3 Compétition en absence de différenciation spatiale

3.1 Compétition pour la lumière

Dans le cas où deux espèces (ou plus) sont présentes dans le bio-réacteur, nous pouvons considérer que l'ombre produite par les deux espèces est en fait, l'ombre résultante d'une seule espèce avec des caractéristiques intermédiaires entre l'espèce i et l'espèce j . En introduisant l'hypothèse des *distributions en parallèle*, nous aboutissons à un système différentiel dans lequel nous pouvons étudier la possibilité de coexistence.

3.1.1 Distributions en parallèle

Considérons les distributions locales en biomasse ω_i et ω_j des espèces i et j respectivement.

Définition 4. *Nous dirons que deux espèces sont distribuées en parallèle si le quotient $\frac{\omega_i(s)}{\omega_j(s)}$ est constant quelque soit la profondeur.*

Remarque: Dans le cas de N espèces, les espèces doivent être deux à deux distribuées en parallèle.

En fin, nous parlons d'*absence de différenciation spatiale* si toutes les espèces sont distribuées en parallèle, ce qui revient à dire que leur distributions de biomasse relative sont identiques.

3.1.2 Dérivation du système différentiel

On définit la distribution commune relative par

$$(12) \quad \rho(s) = \frac{\omega_i(s)}{W_i}$$

En posant $\delta = \sum_j k_j W_j$ et $r(s) = \int_0^s \rho(\sigma) d\sigma = \frac{w_1(s)}{W_i}$, nous pouvons écrire I comme suit:

$$I = \varphi(I_0, \sum k_j w_j) = \varphi(I_0, \delta r)$$

Ainsi,

$$\begin{aligned}
\dot{W}_1 &= \alpha \int_0^L g(\varphi(I_{in}, \delta r)) \omega_1(s) ds \\
&= \alpha \int_0^L g(\varphi(I_{in}, \delta r)) \frac{dw_1}{ds} ds \\
&= \alpha \int_0^{W_1} g \left(I_0 \exp \left(\{k_1 W_1 + k_2 W_2\} \frac{w_1}{W_1} \right) \right) dw_1 \\
&= \alpha \int_0^{W_1} p_1 \frac{I_0 \exp(-k_1 w_1 - k_2 \frac{W_2}{W_1} w_1)}{H + I_0 \exp(-k_1 w_1 - k_2 \frac{W_2}{W_1} w_1)} - \ell dw_1
\end{aligned}$$

Soit finalement,

$$\dot{W}_1 = \frac{p_1 W_1}{k_1 W_1 + k_2 W_2} \left[\ln \left(\frac{H_1 + I_0}{H_1 e^{k_1 W_1 + k_2 W_2} + I_0} \right) + (k_1 W_1 + k_2 W_2) \right] + (p_1 - \ell_1) W_1$$

3.1.3 Système différentiel

Introduisons la fonction, $\Psi = \Psi(\alpha, \beta)$ donnée par:

$$\Psi(\alpha, \beta) = \frac{p_\alpha W_\alpha}{k_\alpha W_\alpha + k_\beta W_\beta} \left[\ln \left(\frac{H_\alpha + I_0}{H_\alpha e^{k_\alpha W_\alpha + k_\beta W_\beta} + I_0} \right) + (k_\alpha W_\alpha + k_\beta W_\beta) \right] + (p_\alpha - \ell_\alpha) W_\alpha$$

Remarquons l'importance de l'hypothèse des distributions en parallèle: elle permet de *factoriser* la somme pondérée de biomasses, de sorte à avoir une seule biomasse cumulée dans l'intégrand.

Nous pouvons à présent écrire les équations du système. Dans le cas particulier de deux espèces, i et j ; après intégration, nous aboutissons au système différentiel suivant:

$$(13) \quad \begin{cases} \dot{W}_1 = \Psi(1, 2) \\ \dot{W}_2 = \Psi(2, 1) \end{cases}$$

La Figure 7 montre le portrait des phases associé au système différentiel de deux espèces en compétition pour la lumière.

Proposition 2. *En absence de différenciation spatiale, la valeur de l'intensité de lumière critique de l'espèce i en monoculture détermine une condition de croissance pour l'espèce i en compétition, à savoir, l'espèce i croît si et seulement si $I_{out} > I_{out,i}^*$.*

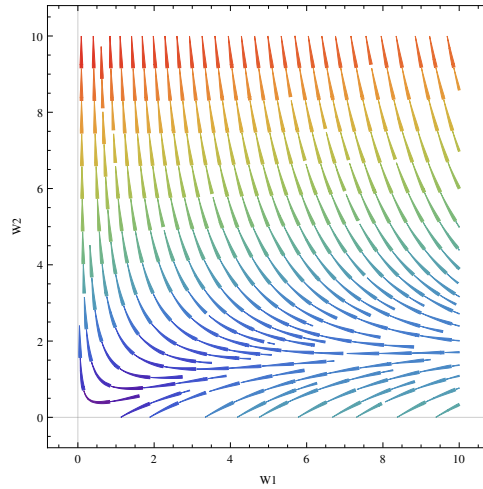


Figure 7: Portrait des phases du système (13)

Théorème 1. *Un équilibre de coexistence pour plusieurs espèces n'est possible que si elles possèdent toutes la même valeur de lumière critique.*

Proof. On considère $n \in \mathbb{N} \setminus \{0, 1\}$, espèces distribués en parallèle. On note $I_{out,i}^*$ la valeur d'intensité de lumière critique de l'espèce i . Sans perte de généralité, supposons que l'espèce 1 possède la plus petite intensité de lumière critique. On suppose de plus que la lumière ambiante permet à l'espèce 1 de se développer ($I_0 > I_{C,1}$). Par la Proposition 2, l'espèce 1 croît si $I_{out} > I_{out,1}$. Par ailleurs, $I_{out} \leq I_{out,1}^*$ donne $\dot{W}_1 > 0$. Par combinaison linéaire, nous avons:

$$(14) \quad I_{out} = \partial_{W_j} I_{out} \dot{W}^j \geq 0$$

Nous avons deux cas à étudier:

- $I_{out}(t) < I_{out,1}^*$: Dans ce cas, compte tenu de (14), $I_{out} \xrightarrow{\nearrow} I_{out,1}^*$, dans ce cas le système global tend vers l'équilibre de l'espèce 1.
- $I_{out} > I_{out,1}^*$: La fonction W_1 est une fonction de Lyapunov sur l'ensemble $I_{out} > I_{out,1}^*$ qui est invariant par la dynamique. Étant donné que $\dot{W}_1 > 0$, la biomasse tend vers l'équilibre de monoculture de l'espèce 1.

Dans tous les cas, nous avons convergence du système vers l'équilibre de monoculture de l'espèce 1 ainsi que l'exclusion de toutes les autres espèces. \square

Théorème 2. *En absence de différenciation spatiale, l'espèce possédant la plus petite intensité de lumière critique exclue compétitivement les autres espèces.*

Compétition pour le substrat et la lumière dans un bioréacteur

Sommaire

1	Introduction	24
1.1	Hypothèses du modèle	25
1.2	Monoculture: lumière et substrat	25
1.2.1	Propriétés des isoclines, équilibres	27
1.2.2	Stabilité de l'équilibre en monoculture	28
2	Compétition pour la lumière et le substrat	30
2.1	Le système pour n espèces	30
2.2	Équilibre de coexistence et stabilité	30
3	Simulations numériques pour le cas de deux espèces	30
3.1	Von Liebig v.s. Produit	30
3.1.1	Le cas d'une espèce	31
3.1.2	Le cas de deux espèces	32

1 Introduction

Les interactions entre la limitation par les ressources et la limitation par la lumière, sont des processus essentiels intervenant dans la dynamique et la structuration des communautés de plancton.

En 1961, Hutchinson [Hut61] postule son célèbre paradoxe qui traite sur la capacité des communautés de phytoplancton, constituées de plusieurs espèces différentes, à coexister malgré la compétition pour un petit nombre de substrats. Comment expliquer cette diversité? Comme pour les milieux terrestres (forêts, jungles), la lumière forme un gradient par dessus la biomasse. Ainsi, l'intensité de lumière n'est jamais homogène et ce gradient de lumière, est à l'origine d'une hétérogénéité spatiale. De plus, l'importance relative du substrat ou la lumière varie avec la profondeur. En effet, dans le cas de la compétition par un substrat et la lumière¹, nous pouvons espérer que la

¹Dans une colonne d'eau parfaitement mélangée

biomasse soit plutôt limitée, dans la partie supérieure du milieu, par le substrat; tandis que dans les profondeurs plus importantes le facteur limitant sera plutôt la lumière.

On étudie un modèle qui prédit le résultat de la compétition pour les ressources et pour la lumière dans une colonne d'eau, en fonction des caractéristiques de la dynamique en monoculture. La croissance en monoculture², aboutit à un état stationnaire dont l'équilibre associé est localement stable.

On montre que la compétition pour la lumière et les ressources peut être étudiée *via* une approche géométrique, classique en systèmes dynamiques.

1.1 Hypothèses du modèle

On suppose que la biomasse est uniformément distribuée. La densité locale est notée $\omega(s)$ et s la profondeur. Ainsi, la biomasse cumulée au dessus de s , notée w est donnée par $w = \int_0^s \omega(\sigma) d\sigma$ et $W = w(L)$ est la biomasse totale dans le bio-réacteur (de longueur L).

Nous considérons une production spécifique $p(I, R)$, dépendant de l'intensité de lumière I et de la concentration en substrat R .

Nous étudierons plus profondément le cas où

$$p(I, R) = p_{max} \frac{I}{k_I + I} \frac{R}{k_R + R} \quad \text{et} \quad p(I, R) := \min \left\{ p_I \frac{I}{k_I + I}, p_R \frac{R}{k_R + R} \right\}$$

1.2 Monoculture: lumière et substrat

Dans le cas d'une seule espèce et un substrat, le système différentiel s'écrit:

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{W} = \mathcal{P}(W, R) - \ell W \\ \dot{R} = D(R_{in} - R) - \frac{1}{L} \mathcal{P}(W, R) \end{cases}$$

Où le terme $\mathcal{P}(W, R)$ est appelé production totale et est défini par:

$$(2) \quad \mathcal{P}(W, R) := \int_0^W p(I(w), R), dw$$

²Lorsque une seule espèce est présente.

Si p prend la forme $p(I, R) = \frac{I}{k_I + I} \frac{R}{k_R + R}$, alors le système peut être écrit explicitement:

$$\begin{cases} \dot{W} = \frac{p_{max}R(t)}{k(M + R(t))} \left[\ln \left(\frac{H + I_0}{He^{kW} + I_0} \right) + kW \right] - \ell W \\ \dot{R} = D(R_{in} - R) - \frac{c}{L} \left[\frac{p_{max}R(t)}{k(m + R(t))} \left\{ \ln \left(\frac{H + I_0}{He^{kW} + I_0} \right) + kW \right\} \right] \end{cases}$$

Ce système bidimensionnel peut être étudié à l'aide des *nullclines*. Plus précisément, nous allons établir l'existence d'un équilibre positif localement stable. Cette méthode classique a l'avantage de pouvoir s'appliquer à des fonctions de croissance g plus générales. Son intérêt reste valable même si on veut étudier le cas particulier d'un produit des fonctions de Monod puisque, au vue la forte non-linéarité des équations, il est impossible de donner une formule explicite des points singulier du système.

Nous considérons les courbes contenues dans le plan (RW) définies par les équations $\dot{W} = 0$ et $\dot{R} = 0$. Commençons par l'analyse de la première équation. La différentiation implicite de cette équation s'écrit:

$$(3) \quad \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial R} + \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial W} - \ell \frac{dW}{dR} = 0$$

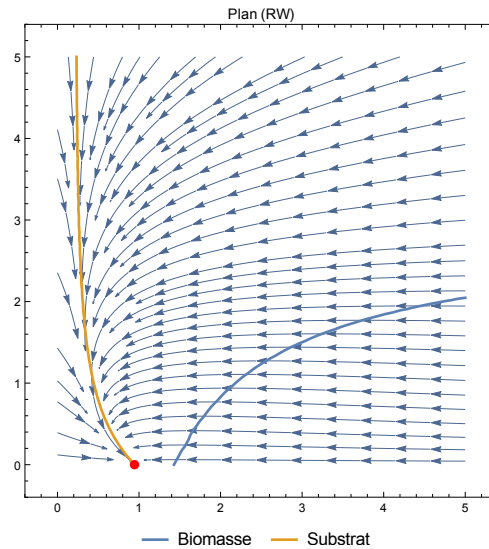


Figure 1: Le cas $R_{in} < R_c$. Portrait des phases et nullclines.

Or, rappelons que $\frac{\partial \mathcal{P}}{\partial W} = p(I(W), R) = p(I_{out}, R)$, nous pouvons donc écrire que

$$(4) \quad \frac{dW}{dR} = -\frac{1}{g(I_{out}, R)} \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial R}$$

Précédemment, nous avons vu que le terme $g(I_{out}, R)$ est négatif, de plus,

$$0 < \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial R} = \int_0^W \frac{\partial p}{\partial R}(I(w), R) dw$$

Donc l'isocline $\dot{W} = 0$ est croissante. Nous pouvons faire la même analyse avec l'isocline en substrat. On différencie implicitement par rapport à W :

$$-D \frac{dR}{dW} - \frac{c}{L} \left(\frac{\partial \mathcal{P}}{\partial R} \frac{dR}{dW} + \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial W} \right) = 0$$

Soit finalement

$$\frac{dR}{dW} = -\frac{c p(I_{out}, R)}{DL + c \frac{\partial \mathcal{P}}{\partial R}} < 0$$

On en déduit que l'isocline est décroissante.

1.2.1 Propriétés des isoclines, équilibres

Nous avons établi précédemment, des propriétés concernant la monotonie des isoclines, celles ci possèdent une interprétation biologique:

- La croissance de l'isocline en biomasse résulte du fait qu'une concentration plus élevée en substrat permet d'alimenter une quantité plus grande de biomasse. De plus, cette isocline intersecte l'axe (OR) puisque la croissance ne peut être assurée que si la concentration en substrat est supérieure à un certain seuil R_c , défini par $p(I_0, R_c) = \ell$.
- La décroissance de l'isocline en substrat vient du fait qu'une quantité importante de biomasse entraîne en même temps une forte consommation du substrat. À différence de l'isocline en biomasse et étant donné que $\dot{R} > 0$ pour $R = 0$, l'isocline en substrat ne rencontre pas l'axe (OW). Par contre, elle rencontre l'axe (OR) en $R = R_{in}$.

Par ce qui précède, nous devons considérer deux cas:

- Si $R_{in} < R_c$, les deux isoclines ne s'intersectent pas et le système possède un unique équilibre $(R_{in}, 0)$ qui de plus est instable. C'est le cas où la concentration en substrat est trop faible pour permettre à la biomasse d'augmenter. Voir Figure 1.

- ii) Dans le cas $R_{in} > R_c$, l'équilibre $(R_{in}, 0)$ est toujours présent, de plus, les deux isoclines s'intersectent en un équilibre positif non trivial (R^*, W^*) . Voir Figure 2.

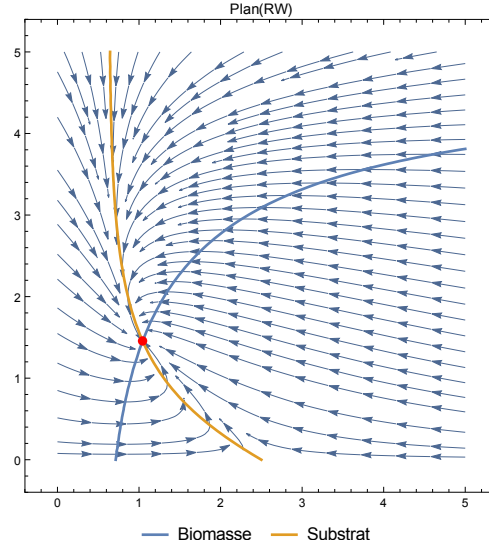


Figure 2: Le cas $R_{in} > R_c$. Portrait des phases et nullclines.

Remarque: Le portrait de phase³ 2, montre un équilibre globalement asymptotiquement stable, dans lequel la valeur du substrat à l'équilibre n'est pas nulle. La Figure 3, montre les solutions du système pour des conditions initiales $W(0) = R(0) = 0.5$, dans le cas $R_{in} > R_c$.

1.2.2 Stabilité de l'équilibre en monoculture

Nous allons déterminer la stabilité de l'équilibre de coexistence en étudiant le système linéarisé associé.

Considérons la matrice jacobienne, $\mathcal{J} = [\mathcal{J}_{ij}] \in \mathcal{M}_2(\mathbb{R})$, du système (1).

Même s'il serait en pratique possible d'explicitier l'expression de \mathcal{J} , nous allons plutôt raisonner avec les expressions formelles. On décrit \mathcal{J} composante par composante:

³ $I_0 = 2, \kappa = 1, k_I = 0.5, k_R = 1, l = 1, \mu_{max} = 3, R_{in} = 2.5, D = 1, L = 1, c = 1.$

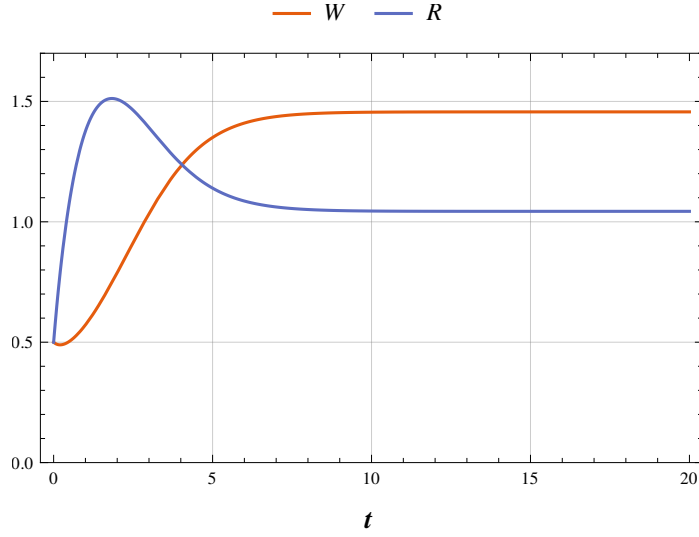


Figure 3: Solutions du système (1) dans le cas $R_{in} > R_c$.

$$\mathcal{J}_{1,1} = \frac{\partial}{\partial W} \dot{W}(R^*, W^*) = g(I_{out}, R^*) < 0$$

$$\mathcal{J}_{2,1} = \frac{\partial}{\partial R} \dot{R}(R^*, W^*) = -\frac{c}{L} p(I_{out}, R^*) < 0$$

$$\mathcal{J}_{1,2} = \frac{\partial}{\partial R} \dot{W}(R^*, W^*) = \int_0^{W^*} \frac{\partial}{\partial R} p(I(w), R^*) dw > 0$$

$$\mathcal{J}_{2,2} = \frac{\partial}{\partial R} (R^*, W^*) = -D - \frac{c}{L} \int_0^{W^*} \frac{\partial}{\partial R} p(I(w), R^*) dw < 0$$

On remarque donc que $\text{Tr}(\mathcal{J}) < 0$ et que $\det(\mathcal{J}) > 0$, donc par le théorème de Routh-Hurwitz, on conclut que cet équilibre est stable. Nous avons prouvé le:

Théorème 3. *Dans le cas $R_{in} > R_c$, le système (1) possède un équilibre strictement positif stable.*

2 Compétition pour la lumière et le substrat

2.1 Le système pour n espèces

On considère à présent le cas général. Nous avons $n \in \mathbb{N} \setminus \{0, 1\}$ espèces de micro-algues⁴ en compétition pour un substrat⁵ et la lumière. Les équations du système s'écrivent à présent:

$$(5) \quad \begin{cases} \dot{R} = D(R_{in} - R) - \frac{1}{L} \sum_{j=1}^n c_j \mathcal{P}_j \\ \dot{W}_i = \mathcal{P}_i - \ell_i W_i \end{cases}$$

Remarque: Ce système pour n espèces, présuppose que la dynamique du système de compétition repose sur les mêmes principes associés à la monoculture.

2.2 Équilibre de coexistence et stabilité

Une question naturelle concernant le système (5), est celle de savoir si dans tous les cas, on peut trouver un équilibre de coexistence. En raisonnant sur les intersections des variétés définies par les nulleclines, nous allons voir que, de manière générique, une intersection des variétés n'est pas possible et par conséquent, un tel équilibre n'existe pas (de manière générique) dès lors que $N \geq 3$. Cf. [HW95]

3 Simulations numériques pour le cas de deux espèces

Dans cette section, on expose plusieurs simulations numériques du système différentiel des micro-algues en compétition pour un substrat et la lumière.

3.1 Von Liebig v.s. Produit

Dans la littérature, en fonction du type de limitation, on peut retrouver des fonctions de croissance de type “*min*” ou de type “produit”. Le premier cas, permet de décrire le changement de ressource limitant, tandis que le deuxième permet de tenir compte d'un effet combiné des ressources par rapport à la limitation. Nous voulons essayer de comprendre si le fait de choisir l'une ou l'autre des fonctions de croissance entraîne des différences significatives dans le comportement des solutions ou bien, si au contraire, nous pouvons considérer dans un certain sens, ces deux fonctions comme équivalentes.

⁴Dont les densités totales sont notées $\{W_1, \dots, W_N\}$

⁵Dont la densité est toujours notée R .

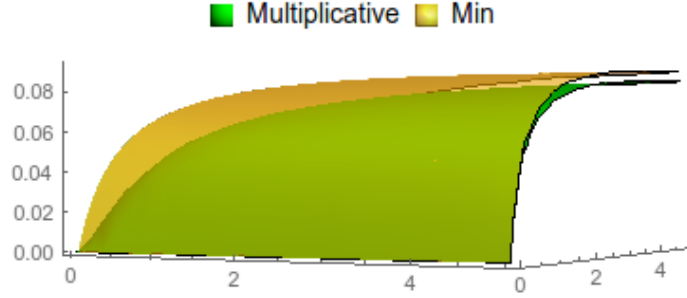


Figure 4: Fonctions de croissance de type *min* et *produit*

Rappelons que la dynamique pour le cas d'une seule espèce et un substrat est donnée par:

$$(6) \quad \begin{cases} \dot{W} = \int_0^W p(I(w), R), dw - \ell W \\ \dot{R} = D(R_{in} - R) - \frac{1}{L} \int_0^W p(I(w), R), dw \end{cases}$$

Dans la Figure 4, le lecteur peut voir un graphique des surfaces correspondant à ces deux fonctions et remarquer qu'elles sont, "assez similaires" pour des valeurs grandes de R et I . En effet, les deux fonctions sont asymptotiques à 1 suivant toute direction (Suivant les axes R ou I en particulier).

Plus précisément, nous voulons étudier les différences sur la dynamique, lorsque nous prenons comme expression de p (la fonction de production) un des deux cas suivants:

$$(7) \quad \min \left\{ \frac{I}{k_I + I}, \frac{R}{k_R + R} \right\} \quad \text{ou} \quad \frac{I}{k_I + I} \frac{R}{k_R + R}$$

3.1.1 Le cas d'une espèce

Comme précédemment, nous nous intéressons au système différentiel (1). Nous cherchons à établir s'il existe une différence substantielle entre les fonctions de croissance suivantes:

$$\mathcal{M}_1(I, R) = \min \left\{ \frac{p_1 I}{k_I + I}, \frac{p_2 R}{k_R + R} \right\} \quad \mathcal{M}_2(I, R) = \frac{p_1 I}{k_I + I} \frac{p_2 R}{k_R + R}$$

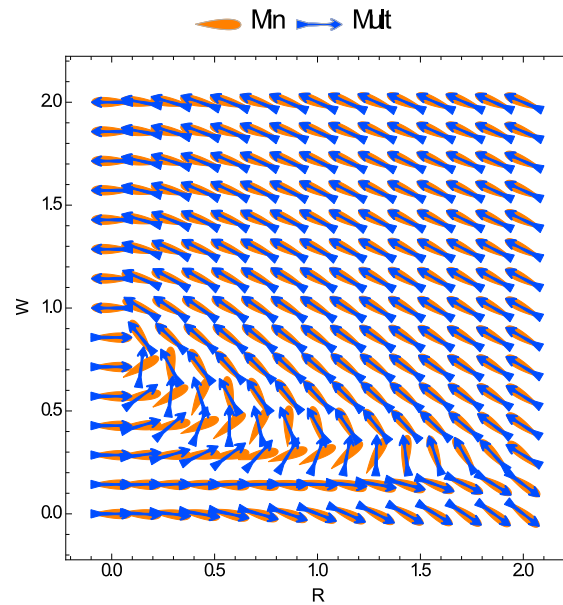


Figure 5: Portrait de phases des systèmes à 1 espèce. Comparaison entre les fonctions min et multiplicative.

Si on arrive à prouver, par exemple, que les deux systèmes considérés sont *topologiquement équivalents*⁶, alors il n'y a pas vraiment de choix particulier à faire entre l'une ou l'autre des limitations.

Remarquons que la loi de Von Liebig fait intervenir des fonctions qui ne sont pas différentiables en certains points. Par ailleurs, le fait d'avoir une fonction “*min*” ne permettra pas d'écrire le système différentiel de manière explicite, en effet, il ne sera plus possible de factoriser par la proportion relative, donnée par l'hypothèse des distributions en parallèle.

3.1.2 Le cas de deux espèces

Dans la suite, les simulations ont été réalisées avec les valeurs des paramètres suivantes:

⁶Il existe un homéomorphisme envoyant les orbites du premier système dans les orbites du deuxième.

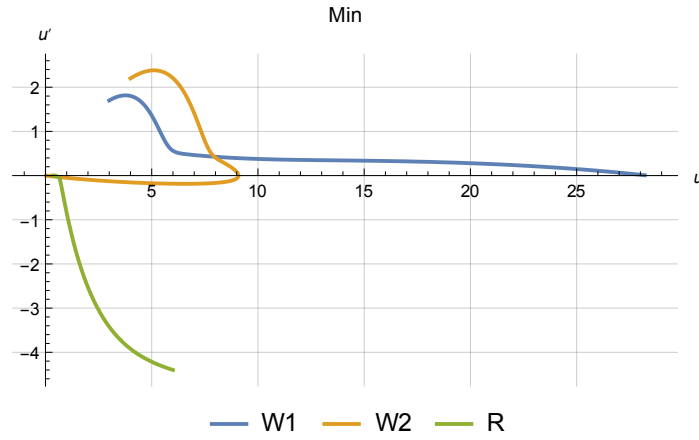


Figure 6: Portrait des phases pour le système "Min".

d	0.5	p_2	2
R_{in}	6	k_{I_1}	1
L	1	k_{I_2}	0.5
c_1	1	k_{R_1}	3
c_2	0.8	k_{R_2}	2
I_0	6	l_1	0.1
a	0.15	l_2	0.2
p_1	1		

L'intérêt principal de cette simulation numérique est celui d'exhiber une différence *importante* entre la dynamique associée à une fonction de croissance de type *min* et celle de type *multiplicative*.

Nous allons voir comment, pour les mêmes conditions initiales et mêmes valeurs des paramètres, une dynamique multiplicative conduit à un équilibre de coexistence tandis que dans le cas du minimum, une seule des espèces survit. Dans les deux cas, nous avons tracé:

1. La courbe paramétrée $t \mapsto (R(t), R'(t))$ et la fonction $t \mapsto R(t)$, les deux sont tracées en couleur verte. *Cf* Figure 6 et Figure 7
2. La courbe paramétrée $t \mapsto (W_1(t), W_1'(t))$ et la fonction $t \mapsto W_1(t)$, les deux sont tracées en couleur bleu.
3. La courbe paramétrée $t \mapsto (W_2(t), W_2'(t))$ et la fonction $t \mapsto W_2(t)$, les deux sont tracées en couleur jaune.
4. Finalement, nous avons tracé les courbes intégrales dans l'espace des phases pour les deux systèmes, c'est-à-dire, les courbes paramétrées

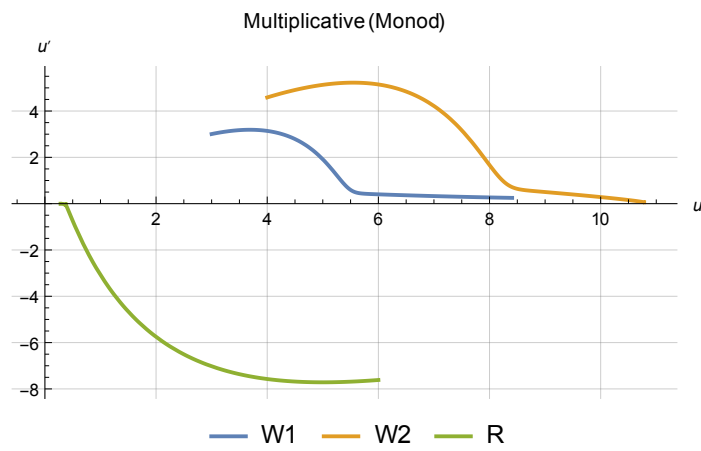


Figure 7: Portrait des phases pour le système "Monod multiplicative".

définies par:

$$t \mapsto (R(t), W_1(T), W_2(T))$$

Les courbes des Figures 6 et 7, partent d'un point aillant pour abscisse la condition initiale. Pour les simulations de cette sous-section nous avons choisit:

$$W_1(0) = 3, W_2(0) = 4, R(0) = 6$$

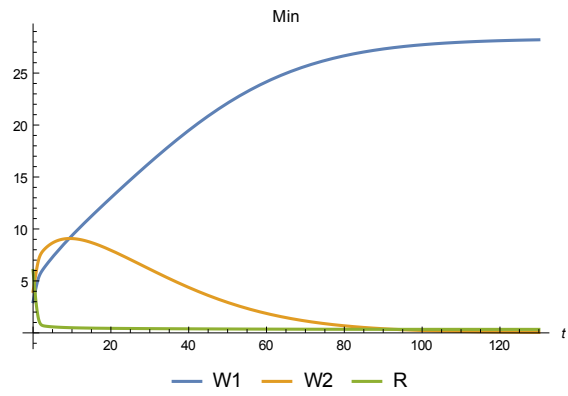


Figure 8: Solutions pour le système "Min".

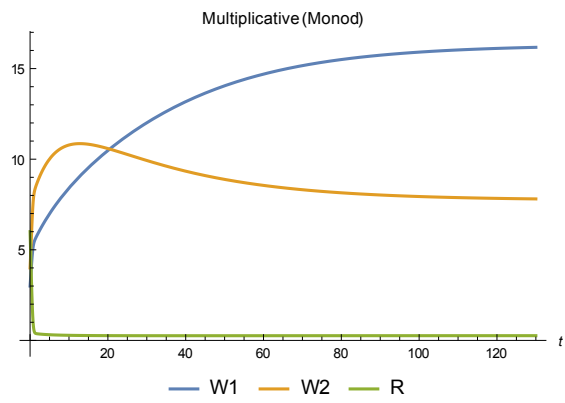


Figure 9: Solutions pour le système "Monod multiplicative".

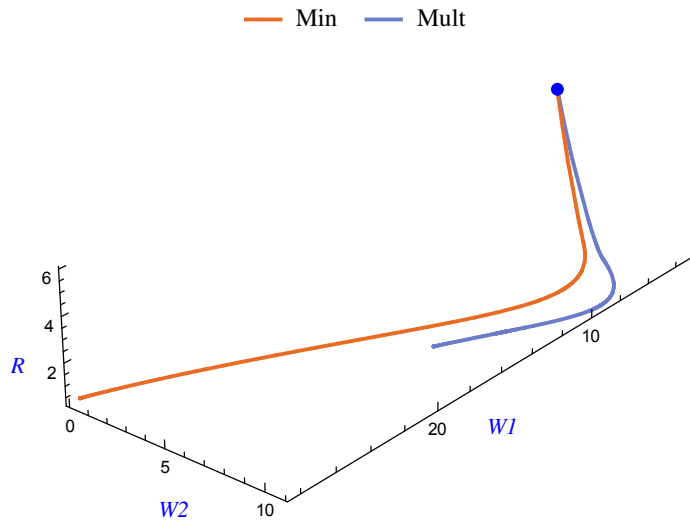


Figure 10: Courbe intégrale des systèmes avec deux espèces.

La Figure 10 montre bien cette différence. Pour la courbe bleu, correspondante au cas multiplicatif, nous voyons bien l'état stationnaire vers lequel le système se dirige de manière asymptotique. Dans le cas du minimum, on voit la courbe intégrale tendre vers un point où W_1 est stationnaire (pour une valeur strictement positive). En fin, W_2 et R , tendent vers 0.

Signalons en fin, une différence *quantitative* entre les deux systèmes: Dans le cas multiplicatif, nous avons une production "finale" de biomasse globale plus importante (9 unités de biomasse pour l'espèce 2 et 15 pour l'espèce 1), tandis que dans le cas du minimum, seule l'espèce 1 survie, mais avec une production bien plus importante (autour de 26 unités dans la simulation).

Overture

Des extensions envisagées de ce travail sont:

- Considérer le cas des micro-algues susceptibles de s'auto-inhiber lorsque l'intensité de lumière est trop importante.
- Considérer des modèles avec «rendement variable», ce qui pourrait rendre possible la coexistence de plusieurs espèces ($n \geq 3$).
- Étudier le cas d'une dynamique avec lumière périodique, ainsi que l'introduction de plusieurs substrats.

References

- [BSH12] V. Brauer, M Stomp, and J. Huisman, *The nutrient-load hypothesis: patterns of resource limitation and community structure driven by competition for nutrients and light*, The University Chicago Press **179** (2012), 721–740.
- [Hut61] G. E. Hutchinson, *The paradox of the plankton*, American Naturalist **95** (1961), 137–145.
- [HW94] J. Huisman and F. Weissing, *Growth and competition in a light gradient*, Journal of theoretical biology **168** (1994), 323–336.
- [HW95] J Huisman and F. Weissing, *Competition for nutrients and light in a mixed water column: a theoretical analysis*, The University Chicago Press **146** (1995), no. 4, 536–564.
- [HZC07] Xuncheng Huang, Leming Zhu, and Edward H.C. Chang, *Limit cycles in a chemostat with general variable yields and growth rates*, Nonlinear Analysis: Real World Applications **8** (2007), no. 1, 165 – 173.
- [LH06] C. Lobry and J. Harmand, *A new hypothesis to explain the coexistence of n species in the presence of a single resource.*, Comptes Rendus Biologies (2006), no. 329, 40–46.
- [LMR05] Claude Lobry, Frédéric Mazenc, and Alain Rapaport, *Persistence in ecological models of competition for a single resource*, Comptes Rendus Mathématique **340** (2005), no. 3, 199 – 204.