

Diversité et rendement dans les dynamiques transitoires

Illustrations sur quelques exemples
de modèles ressources-consommateurs

Alain Rapaport, UMR MISTEA, Montpellier

en collaboration avec J. Harmand (INRA LBE), T. Nidelet (UMR SPO),
F.-Z. Tani (UMR MISTEA), T. Bayen (Univ. Montpellier)
& S. El Aida (UMR MISTEA & SPO)

AG MIA
22 mai 2019

Etude de dynamiques de populations

$$\frac{d}{dt}R_1 = f_1(R, C)$$

$$\frac{d}{dt}R_2 = f_2(R, C)$$

⋮

$$\frac{d}{dt}C_1 = g_1(R, C)$$

$$\frac{d}{dt}C_2 = g_2(R, C)$$

⋮

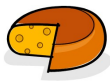
- ▶ équilibres
- ▶ sol. périodiques
- ▶ stabilité
- ▶ spectre

Cas "moins" classiques :

- ▶ continuum d'équilibres
- ▶ dynamiques non-autonomes ou contrôlées

Croissance en milieu fermé

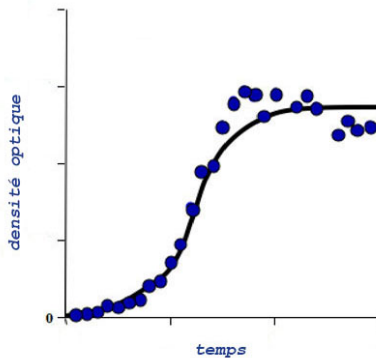
▶ procédés fermentaires



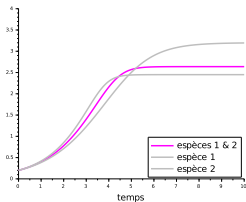
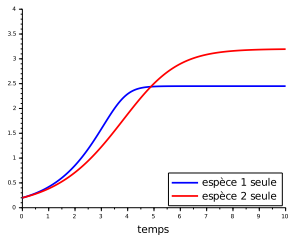
▶ micro-biologie



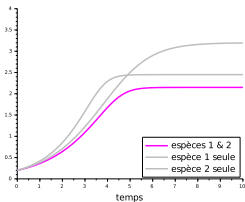
Observations à l'échelle populationnelle :



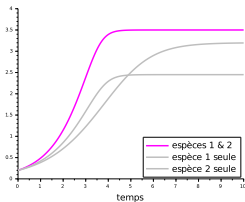
Croissance multi-souches



neutre



inhibition



facilitation

Modèles de croissance microbienne en batch

$$\text{Mono-spécifique : } \begin{cases} \dot{S} = -\frac{1}{Y} \mu(S) X & \textit{substrat} \\ \dot{X} = \mu(S) X & \textit{biomasse} \end{cases}$$

$$\text{Multi-spécifique} \\ \text{(sans interaction directe) : } \begin{cases} \dot{S} = -\sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \mu_i(S) X_i & \textit{substrat} \\ \dot{X}_i = \mu_i(S) X_i & \textit{biomasse } i \end{cases}$$

Rendement en biomasse

Notation : $\mathcal{S} := \{p \in \mathbb{R}_+^n; \sum_i p_i = 1\}$, $e_i := [\delta_{ij}]$ ($i = 1 \dots n$)

Définitions. Soient $S_0 > 0$ et $B_0 > 0$ fixés.

1. Pour $S(0) = S_0$ et $X(0) = p_0 B_0$ avec $p_0 \in \mathcal{S}$, on note

$$R(p_0) = B(\infty) - B_0 \quad \text{où} \quad B(t) = \sum_i^n X_i(t)$$

2. On dit qu'il y a **sur-rendement** lorsque

$$\max_{p_0 \in \mathcal{S}} R(p_0) > \max_i R(e_i)$$



Quels mécanismes pourraient expliquer un sur-rendement à l'échelle des populations ?

Sur-rendement dans le modèle classique ?

$$\begin{cases} \dot{S} &= - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \mu_i(S) X_i \\ \dot{X}_i &= \mu_i(S) X_i \end{cases}$$

Hypothèse H1. $S > 0 \Rightarrow \mu_i(S) > 0$ (et $\mu_i(0) = 0$) pour tout i .

Proposition. On a $R(e_i) = Y_i S_0$ et

$$\max_{p_0 \in \mathcal{S}} R(p_0) = \max_i R(e_i)$$

Pourquoi ?

i) $S(t)$ décroît vers S_∞ .

$$S_\infty > 0 \Rightarrow \mu_i(S_\infty) > 0 \Rightarrow \dot{S} > 0 \dots \text{donc } S_\infty = 0$$

ii) conservation de la masse totale :

$$\dot{S} + \sum_i^n \frac{1}{Y_i} \dot{X}_i = 0 \Rightarrow S_0 = \sum_i^n \frac{X_i(\infty) - X_i(0)}{Y_i} \Rightarrow R(e_i) = Y_i S_0$$

iii) Soit $q_i = \frac{X_i(\infty) - X_i(0)}{Y_i S_0} \geq 0$, on a $\sum_{i=1}^n q_i = 1$ et

$$B(\infty) - B_0 = \sum_i q_i Y_i S_0 = \sum_i q_i R(e_i)$$

Seuils de croissance

Hypothèse H1b. $\forall i, \exists \bar{S}_i > 0$ t.q. $\begin{cases} \mu(S) = 0, & S \in [0, \bar{S}_i] \\ \mu(S) > 0, & S > \bar{S}_i \end{cases}$

$$\Rightarrow R(e_i) = Y_i \max(0, S(0) - \underline{S}_i), \quad i = 1 \dots n$$

Proposition. Fixons $S_0 > 0$ et $B_0 > 0$.

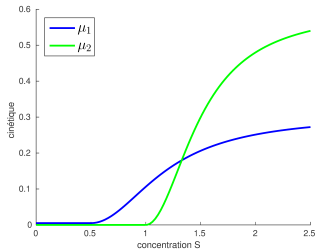
Soit i^* tel que

$$R(e_{i^*}) = \max_{i \in \{1 \dots n\}} R(e_i) > 0.$$

S'il existe $j \neq i^*$ tel que $Y_j > Y_{i^*}$ et $S_0 > \underline{S}_j$, alors

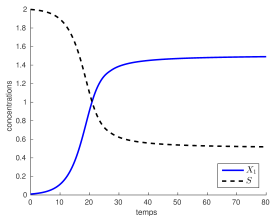
$$\begin{cases} p_{0,i} > 0, & i \in \{i^*, j\} \\ p_{0,i} = 0, & i \notin \{i^*, j\} \end{cases} \Rightarrow R(p_0) > R(e_{i^*})$$

Example

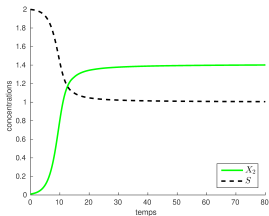


$$Y_1 = 1, R(e_1) = 1.5$$

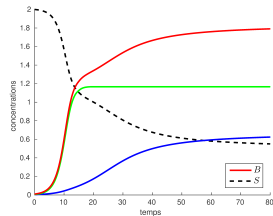
$$Y_2 = 1.4, R(e_2) = 1.4$$



culture pure

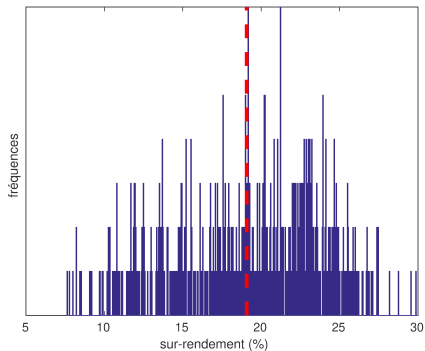


culture pure



en mélange

Etude de robustesse



*500 simulations aléatoires
avec des variations des paramètres allant jusqu'à 10%*

Mortalité

$$\begin{cases} \dot{S} &= - \sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \mu_i(S) X_i \\ \dot{X}_i &= \mu_i(S) X_i - k_i X_i \end{cases}$$

Proposition. En culture pure, on a $\lim_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) = 0$ et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = \underline{S}_i > 0 \text{ t.q. } \int_{\underline{S}_i}^{S_0} \left(\frac{k_i}{\mu_i(\sigma)} - 1 \right) d\sigma = \frac{X_i(0)}{Y_i}$$

► **Definition.** $R(p_0) = \max_t B(t) - B_0$

Mortalité et facilitation

Proposition.

i) Soit une souche i avec

$$\lim_{S \rightarrow +\infty} \mu_i(S) = 0 \text{ (effet d'inhibition)}$$

$$(B_0, S_0) \text{ tel que } \mu_i(\underline{S}_i) < k_i$$

alors $R(e_j) = 0$.

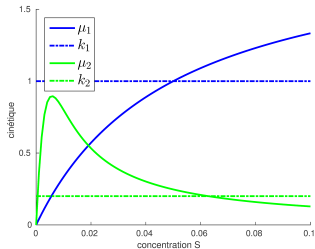
ii) Soit une autre souche j avec

$$S \mapsto \mu_j(S) \text{ croissant}$$

$$Y_i > Y_j$$

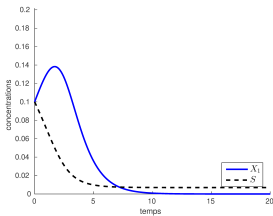
Alors on peut obtenir $R(p_0) > R(e_j)$ avec $p_{0,i} > 0$.

Example

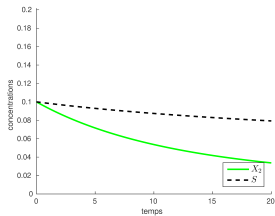


$$Y_1 = 1, R(e_1) = 1.5$$

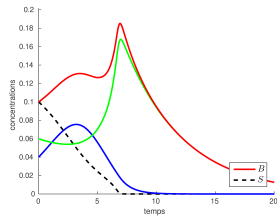
$$Y_2 = 1.4, R(e_2) = 0 \dots$$



culture pure

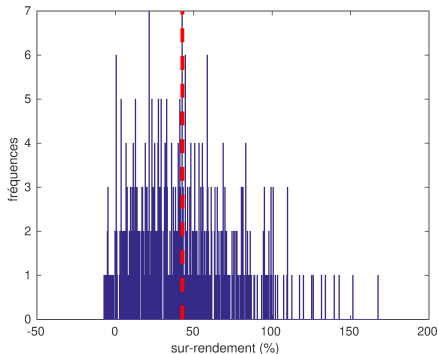


culture pure



en mélange

Etude de robustesse



*500 simulations aléatoires
avec des variations des paramètres allant jusqu'à 10%*

Rendement variable

$$\text{Mono-spécifique : } \begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1}{y(s)}\mu(S)X \\ \dot{X} &= \mu(S)X \end{cases}$$

$$\Rightarrow X(\infty) - X(0) = \int_0^{S_0} y(s) ds$$

$$\text{Multi-spécifique} \quad \begin{cases} \dot{S} &= -\sum_{i=1}^n \frac{1}{y_i(S)}\mu_i(S)X_i \\ \dot{X}_i &= \mu_i(S)X_i \end{cases}$$

(sans interaction directe) :

$$\Rightarrow \dot{S} + \sum_{i=1}^n \frac{1}{y_i(S)} \dot{X}_i = 0 \dots$$

Proposition.

$$\int_0^{S_0} \min_i y_i(s) ds \leq R(p_0) \leq \int_0^{S_0} \max_i y_i(s) ds$$

Considération d'une maintenance

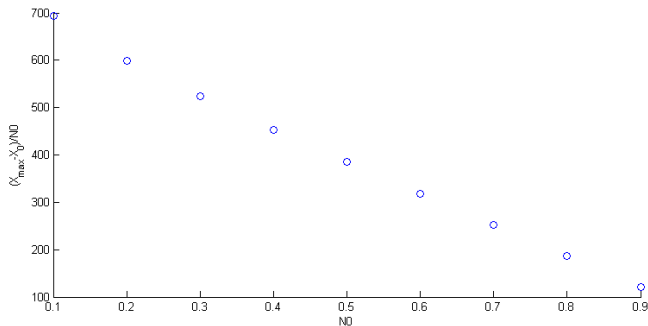
$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1}{Y}\mu(S)X - m(S)X \\ \dot{X} &= \mu(S)X \end{cases}$$

Posons $y(S) = \frac{Y}{1 + \alpha(S)Y}$ et $\alpha(S) = \frac{m(S)}{\mu(S)}$

$$\Rightarrow \begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1}{y(S)}\mu(S)X \\ \dot{X} &= \mu(S)X \end{cases}$$

- ▶ m constant $\Rightarrow y(\cdot)$ croissant
- ▶ $\alpha(\cdot)$ croissant $\Rightarrow y(\cdot)$ décroissant

Exemple de données en œnologie



$$\frac{X(\infty) - X_0}{S_0} = -aS_0 + b \Rightarrow y(s) = -2as + b$$

Rendement variable

Proposition. Soient i^*, j tels que

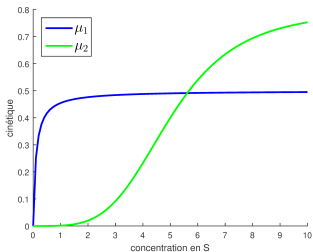
- (i) $R(e_{i^*}) = \max_{i \in \{1 \dots n\}} R(e_i)$ pour S_0 assez grand et $\lim_{S_0 \rightarrow +\infty} R(e_{i^*}) = +\infty$
- (ii) il existe $\tilde{S} \geq S^* > 0$ avec
 - (a) $S < S^* \Rightarrow y_{i^*}(S) > y_j(S)$
 - (b) $S > \tilde{S} \Rightarrow y_{i^*}(S) < y_j(S)$ et $\mu_j(S) \geq \mu_{i^*}(S)$

Alors pour tout $B_0 > 0$, on a

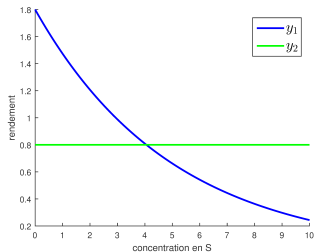
$$\begin{cases} p_{0,i} > 0, & i \in \{i^*, j\} \\ p_{0,i} = 0, & i \notin \{i^*, j\} \end{cases} \Rightarrow R(p_0) > R(e_{i^*})$$

pour S_0 assez grand.

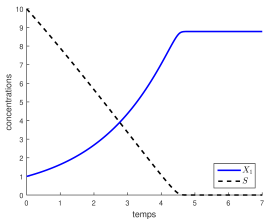
Example



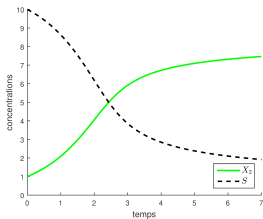
cinétiques



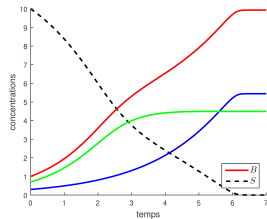
rendements



culture pure

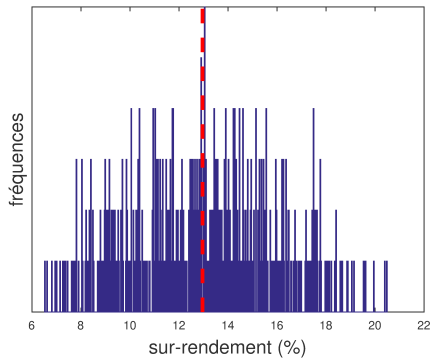


culture pure



en mélange

Etude de robustesse



*500 simulations aléatoires
avec des variations des paramètres allant jusqu'à 10%*

En résumé

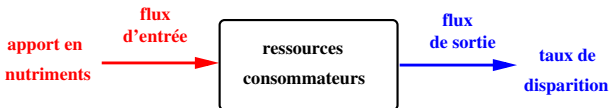
- ▶ plusieurs mécanismes reposant sur une **complémentarité dans l'utilisation des ressources**
- ▶ rôle des **transitoires** pour obtenir un sur-rendement
- ▶ **perspectives** : optimisation par ajout d'une espèce **en cours de fermentation**

Croissance en milieu ouvert

► épuration des eaux



► biogéochimie



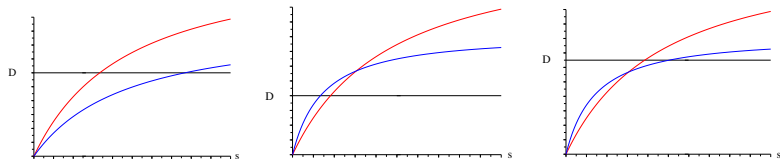
$$\begin{cases} \dot{S} &= -\frac{1}{Y}\mu(S)X + DS_{in} - DS \\ \dot{X} &= \mu(S)X - DX \end{cases}$$

Rendement de conversion (à l'équilibre) : $\rho = \frac{X^*}{S_{in}}$

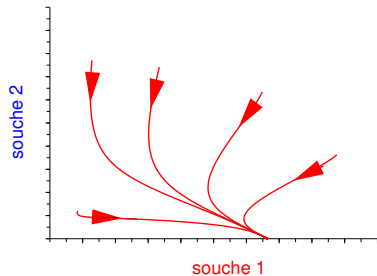
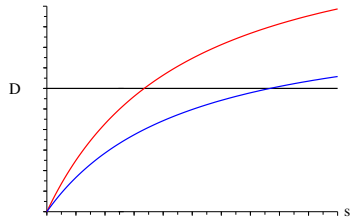
Croissance multi-spécifique

$$\begin{cases} \dot{S} &= -\sum_{i=1}^n \frac{1}{Y_i} \mu_i(S) X_i + DS_{in} - DS \\ \dot{X}_i &= \mu_i(S) X_i - DX_i \end{cases}$$

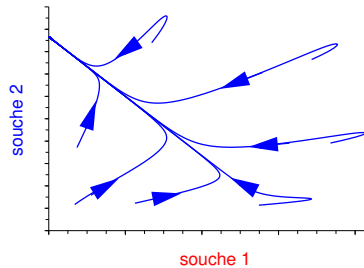
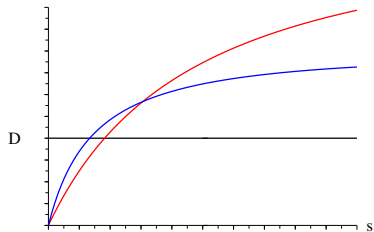
Exemples avec $n = 2$:



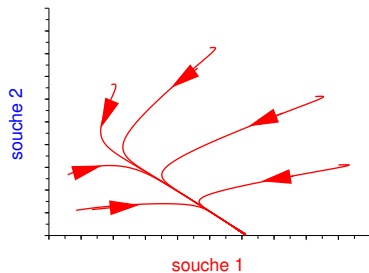
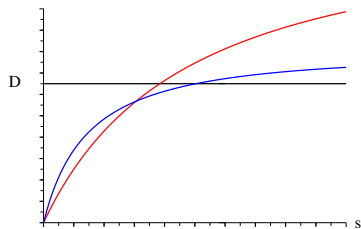
Le Principe d'exclusion compétitive



Le Principe d'exclusion compétitive



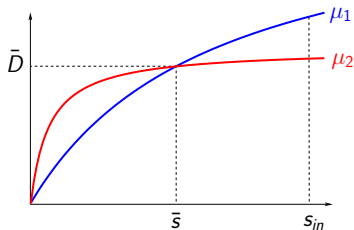
Le Principe d'exclusion compétitive



Problème d'invasion

Le système est à l'équilibre avec une espèce résidente $x_1 = x_1^*$

A $t = 0$, il y a invasion par une espèce "2" (avec $x_2(0)$ petit)



Si $D < \bar{D}$, l'espèce "2" peut s'installer...

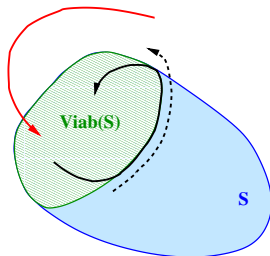
Question : peut-on retrouver $x_1 = x_1^*$ en faisant varier D ?

Viabilité

Soit un système contrôlé $\dot{x} = f(x, u)$ et un ensemble fermé S .

Définitions.

1. S is **viable** pour f is pour toute condition initiale dans S , **il existe** une commande $u(\cdot)$ telle que $x(t) \in S$ pour tout $t > 0$.
2. le **noyau de viabilité de** of S , noté $Viab(S)$, est le **plus grand** sous-ensemble K de S qui est viable pour f .



Viabilité

Système réduit :

$$(S) \begin{cases} \dot{x}_1 = (\mu_1(s_{in} - x_1 - x_2) - D)x_1 \\ \dot{x}_2 = (\mu_2(s_{in} - x_1 - x_2) - D)x_2 \end{cases} \quad D \in [D_m, D_M]$$

défini sur $\mathcal{S} = \{x \in \mathbb{R}_+^2, x_1 + x_2 \leq s_{in}\}$, avec $D_m < \bar{D} < D_M$.

$$\text{Soit } \mathcal{K} = \{x \in \mathcal{S}, x_1 \geq x_1^r, x_2 > 0\}$$

Lemme. Soit $\bar{x}_1 = s_{in} - \bar{s}$.

$$\begin{aligned} x_1^r \in (\bar{x}_1, s_{in} - \mu_1^{-1}(D_m)) &\Rightarrow \text{Viab}(\bar{\mathcal{K}}) = [x_1^r, s_{in}] \times \{0\} \\ x_1^r \geq s_{in} - \mu_1^{-1}(D_m) &\Rightarrow \text{Viab}(\bar{\mathcal{K}}) = \emptyset \end{aligned}$$

Résilience (faible)

Définition. (\mathcal{S}) est **faiblement résilient** pour \mathcal{K} si pour toute condition initiale dans \mathcal{K} , il existe une commande $D(\cdot)$ t.q.

$$\text{meas} \{t \geq 0, x(t) \in \mathcal{K}\} = +\infty$$

On appelle **contrôle faiblement résilient** un tel $D(\cdot)$.

Existence d'un contrôle faiblement résilient

Proposition. Soient $x_1^r \in (\bar{x}_1, s_{in})$ et D_m, D_M t.q.

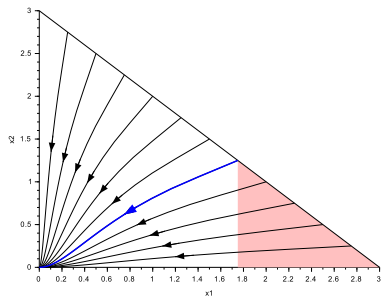
$$0 < D_m < \mu_1(s_{in} - x_1^r) \text{ and } D_M > \mu_1(s_{in}),$$

Pour toute condition initiale dans \mathcal{K} , il existe $t \mapsto D(t)$ qui alterne ses valeurs dans $\{D_m, D_M\}$ sur des intervalles $[T_i, T_{i+1}[$, $i \in \mathbb{N}$ avec

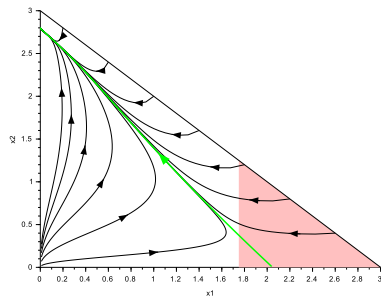
$$T_0 = 0 < T_1 < \dots < T_i < T_{i+1} < \dots \text{ and } \lim_{i \rightarrow \infty} T_i = +\infty$$

qui est faiblement résilient pour \mathcal{K} .

Portraits de phase



$$D = D_M$$



$$D = D_m$$

Construction d'un contrôle faiblement résilient

Soit $\mathcal{E} = \{x \in \mathcal{S}, x_1 \leq \bar{x}_1, x_2 \leq \varepsilon\}$ et $T > 0$,

1. si $x(T_i) \in \mathcal{E}$, $D^{bb}(t) = D_m$ pour $t \in [T_i, T_{i+1}[$ avec

$$T_{i+1} = \inf \{t > T + T_i \text{ s.t. } x(t) \notin \mathcal{K}\}$$

2. si $x(T_i) \notin \mathcal{E}$, $D^{bb}(t) = D_M$ for $t \in [T_i, T_{i+1}[$ avec

$$T_{i+1} = \inf \{t > T_i \text{ s.t. } x(t) \in \mathcal{E}\}$$

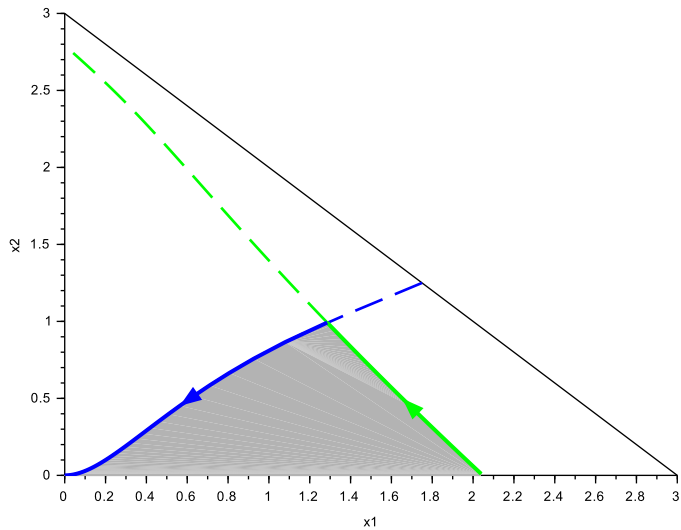
Construction d'un contrôle faiblement résilient

Proposition. Il existe $\varepsilon > 0$ and $T > 0$ tels que pour toute condition initiale dans \mathcal{K} , $D^{bb}(\cdot)$ alterne ses valeurs dans $\{D_m, D_M\}$ sur $[T_i, T_{i+1}[$ ($i \in \mathbb{N}$) avec

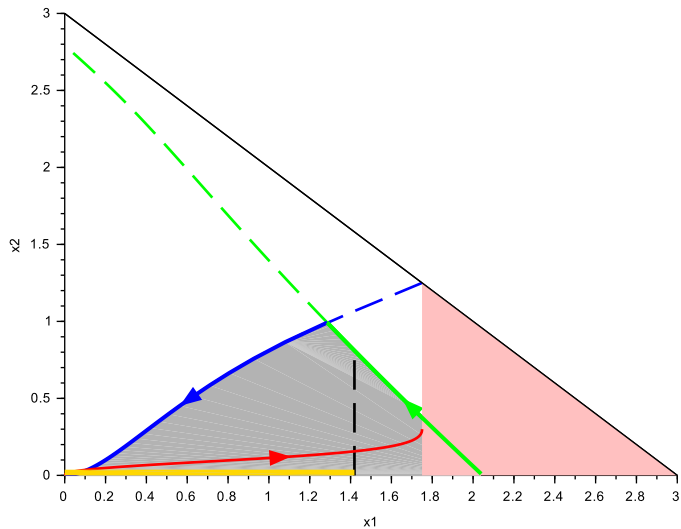
$$0 = T_0 < T_1 < \dots < T_i < T_{i+1} < \dots ; \lim_{i \rightarrow \infty} T_i = +\infty$$

et $D^{bb}(\cdot)$ est un contrôle faiblement résilient pour \mathcal{K} .

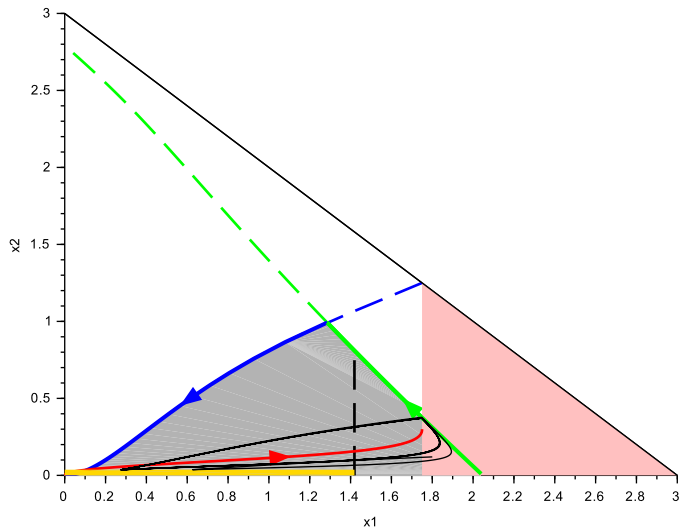
Comment choisir ε et T ?



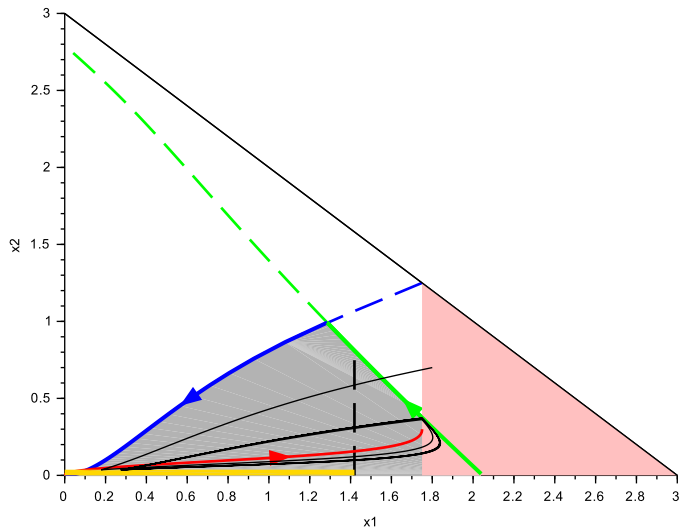
Comment choisir ε et T ?



Exemple de trajectoire



Exemple de trajectoire



Existence de solutions périodiques

$$P : \begin{array}{ccc} [\varepsilon, s_{in} - x_1^r] & \rightarrow & [\varepsilon, s_{in} - x_1^r] \\ x_{02} & \mapsto & x_2(T_2) \end{array}$$

Proposition. P admet un unique point fixe x_{02}^* et toute sol. vérifie

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} x(T_{2n}) = (x_1^r, x_{02}^*)$$

Soit $x^*(\cdot)$ la sol. périodique pour $x^*(0) = (x_1, x_{02}^*)$.

Convergence vers la solution périodique

On pose $x(t) = \tilde{x}(g(t))$ avec

$$g(t) = T_i^* + \frac{T_{i+1}^* - T_i^*}{T_{i+1} - T_i}(t - T_i), \quad t \in [T_i, T_{i+1})$$

$$\frac{d\tilde{x}}{d\tau}(\tau) = \tilde{F}(\tau, \tilde{x}) = \begin{cases} \frac{T_{2k+1} - T_{2k}}{T_{2k+1}^* - T_{2k}^*} f(\tilde{x}, D_M), & \tau \in [T_{2k}^*, T_{2k+1}^*) \\ \frac{T_{2k+2} - T_{2k+1}}{T_{2k+2}^* - T_{2k+1}^*} f(\tilde{x}, D_m), & \tau \in [T_{2k+1}^*, T_{2k+2}^*) \end{cases}$$

1. \tilde{F} est un système **asymptotiquement périodique** de limite

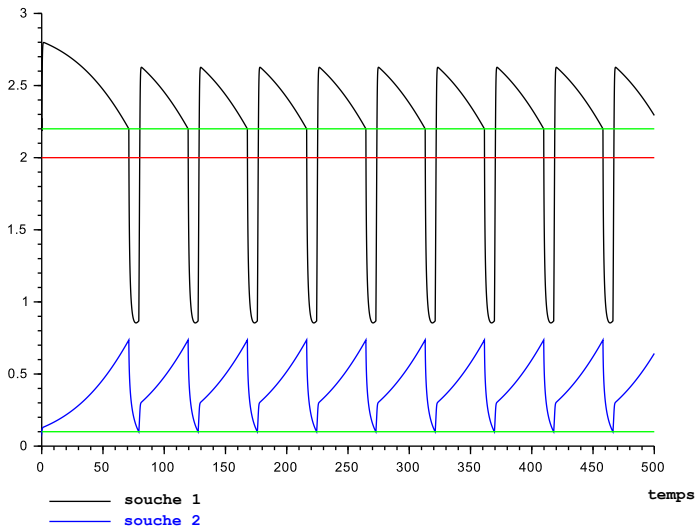
$$F^*(t, x) = \begin{cases} f(x, D_M), & t \in [T_{2k}^*, T_{2k+1}^*) \\ f(x, D_m), & t \in [T_{2k+1}^*, T_{2k+2}^*) \end{cases}$$

2. \mathcal{O} contractif \Rightarrow il existe $\delta = \lim_{t \rightarrow +\infty} t - g(t)$

Conclusion : $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) - x^*(t + \delta) = 0.$

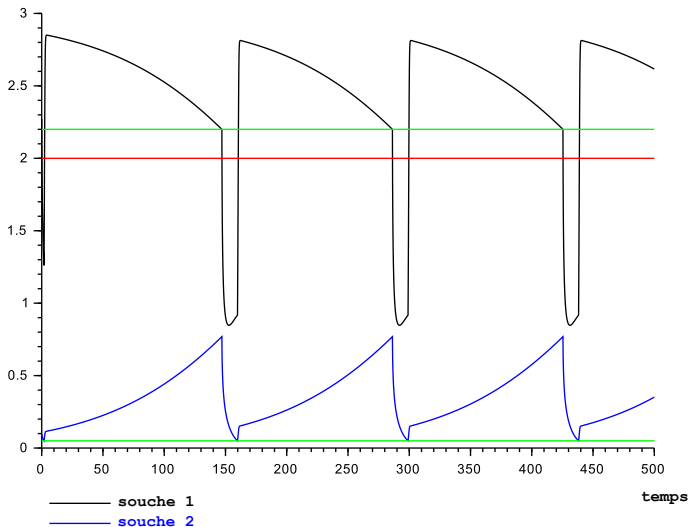
Simulation

$D_M = 0.10$, $D_m = 1.5$, $x_1^r = 2.2$, $\varepsilon = 0.100$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^r\} = 84$



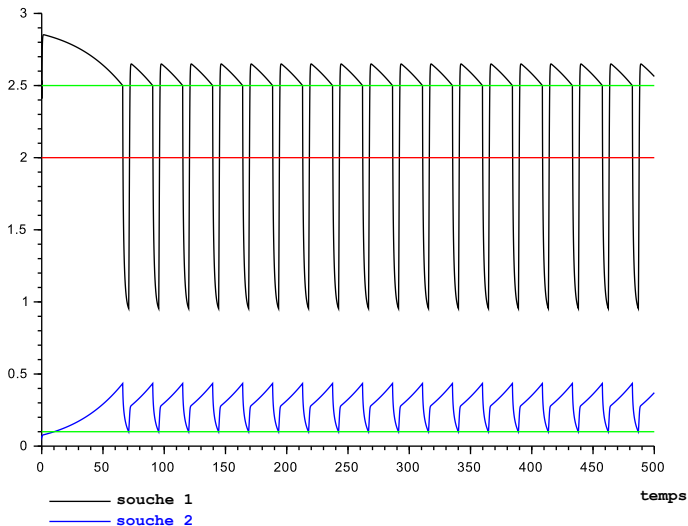
Simulation

$D_M = 0.05$, $D_m = 1.5$, $x_1^r = 2.2$, $\varepsilon = 0.050$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^r\} = 91$



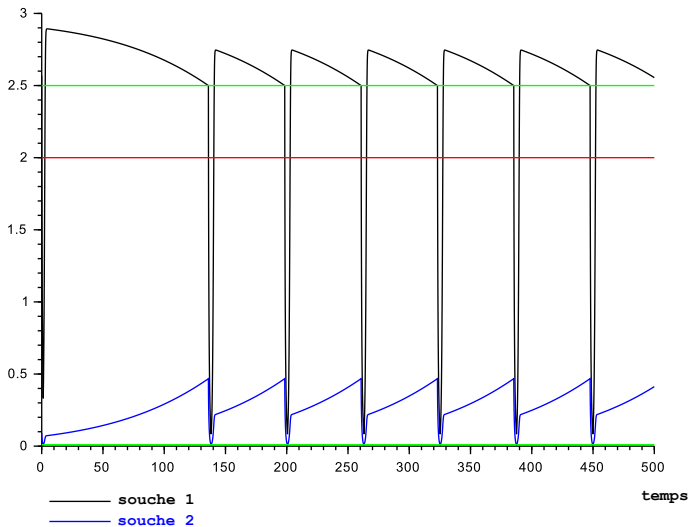
Simulation

$$D_M = 0.10, D_m = 1.5, x_1^r = 2.5, \varepsilon = 0.100, \% \{t; x_1(t) > x_1^r\} = 78$$



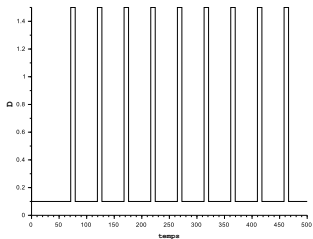
Simulation

$D_M = 0.05$, $D_m = 3.0$, $x_1^r = 2.5$, $\varepsilon = 0.010$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^r\} = 94$

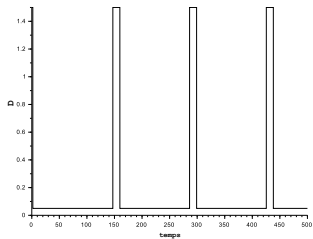


Exemples de chroniques du taux de dilution

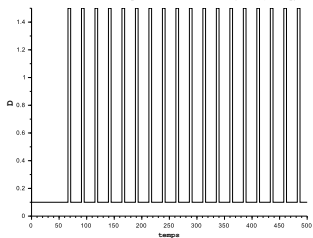
$D_M = 0.10$, $D_m = 1.5$, $x_1^* = 2.2$, $\varepsilon = 0.100$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^*\} = 84$



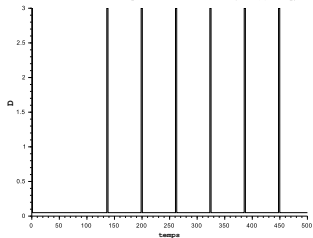
$D_M = 0.05$, $D_m = 1.5$, $x_1^* = 2.2$, $\varepsilon = 0.050$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^*\} = 91$



$D_M = 0.10$, $D_m = 1.5$, $x_1^* = 2.5$, $\varepsilon = 0.100$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^*\} = 78$

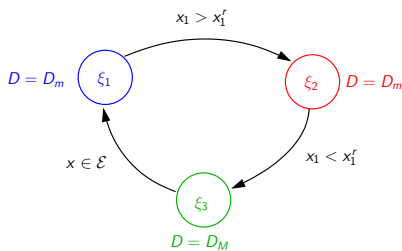


$D_M = 0.05$, $D_m = 3.0$, $x_1^* = 2.5$, $\varepsilon = 0.010$, $\% \{t; x_1(t) > x_1^*\} = 94$



Synthèse à l'aide d'un contrôle hybride

dynamique discrète :



$$\sigma(t) = \begin{cases} \xi_2 & \text{si } \sigma(t_-) = \xi_1 \text{ et } x(t) \in \mathcal{K} \\ \xi_3 & \text{si } \sigma(t_-) = \xi_2 \text{ et } x(t) \notin \mathcal{K} \\ \xi_1 & \text{si } \sigma(t_-) = \xi_3 \text{ et } x(t) \in \mathcal{E} \\ \sigma(t_-) & \text{sinon} \end{cases}$$

$$\sigma(0) = \begin{cases} \xi_1 & \text{si } x(0) \in \mathcal{E} \\ \xi_3 & \text{si } x(0) \notin \mathcal{E} \end{cases}$$

σ -rétroaction :

$$D(\sigma) = \begin{cases} D_m & \text{si } \sigma \in \{\xi_1, \xi_2\} \\ D_M & \text{si } \sigma = \xi_3 \end{cases}$$

Conclusions et perspectives

- ▶ exemple (théorique) où la diversité est favorable au rendement d'un écosystème
- ▶ exemple (théorique) où la diversité est pénalisant pour le rendement d'un écosystème
- ▶ interactions directes ou indirectes ?
- ▶ expériences de validation ?
- ▶ outils méthodologiques pour explorer les transitoires ?

Temps de crise

Soient

- une dynamique $\dot{x} = f(x, u)$, $x(0) = x_0$,
- un ensemble K fermé d'intérieur non vide.

On dit qu'il y a **crise** quand $x(t) \notin K$.



$$\mathcal{P}(x_0) : \inf_{u \in \mathcal{U}} \int_0^{+\infty} \mathbb{1}_{K^c}(x_u(t)) dt$$

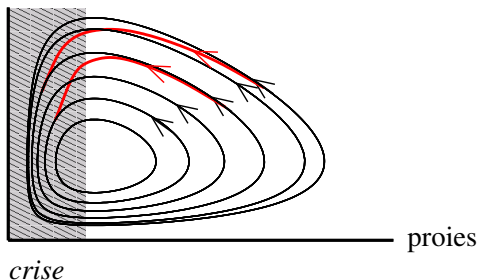
$$\text{avec } \mathbb{1}_{K^c}(x) := \begin{cases} 0, & x \in K, \\ 1, & x \notin K \end{cases}$$

Exemple

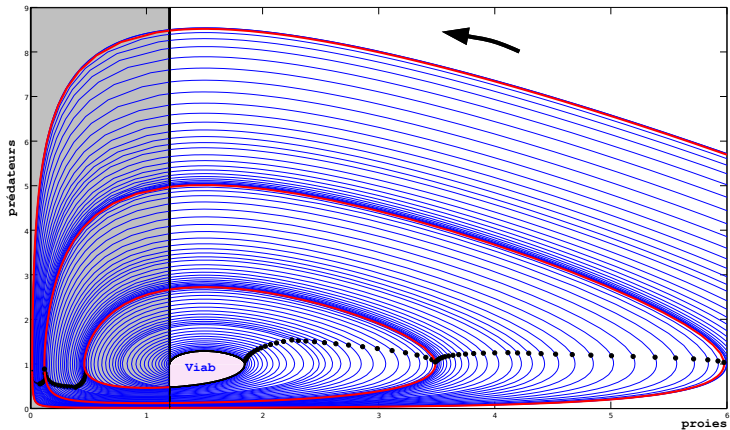
Modèle proies-prédateurs de Lotka Volterra

$$\begin{cases} \dot{x} = rx - xy & \text{proies} \\ \dot{y} = -my + xy - uy & \text{prédateurs} \end{cases} \quad u \in [0, \bar{u}]$$

prédateurs



Temps de crise minimum



Temps minimum pour rejoindre le noyau

