

# Coexistence d'espèces en compétition pour une ressource dans un milieu hétérogène

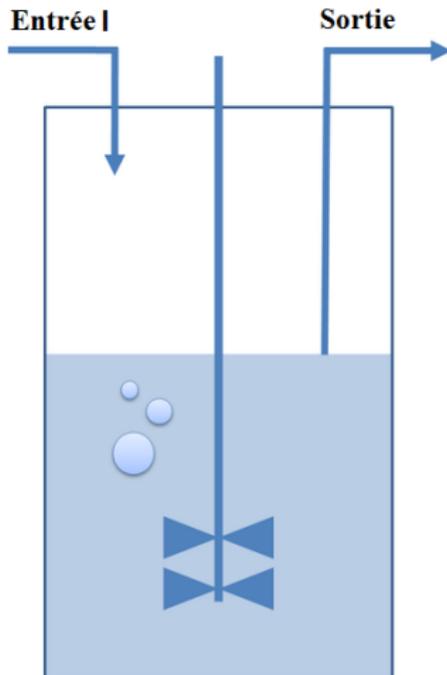
Sten Madec

Université de Rennes 1, IRMAR  
Journée d'équipe ANUM

# Plan

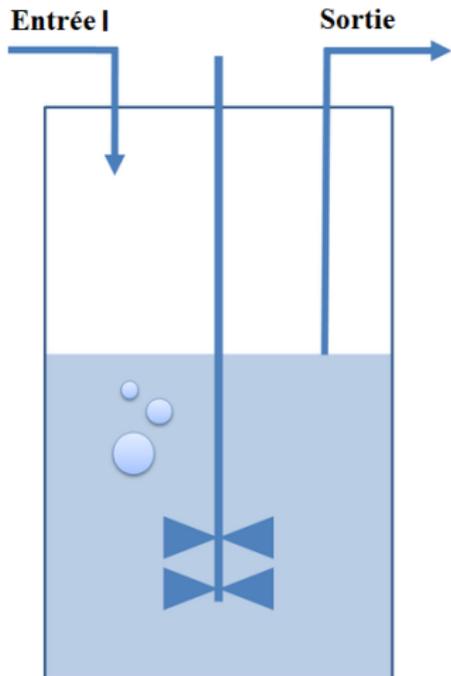
- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

## Le Chemostat



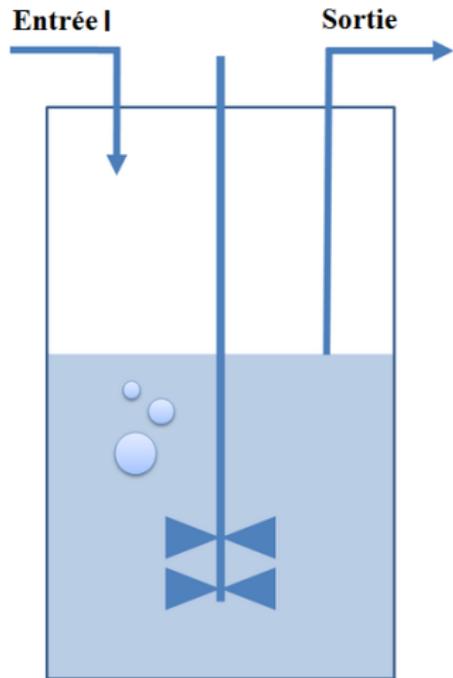
- $N$  espèces  $U_i$
- Une ressource  $R$

## Le Chemostat



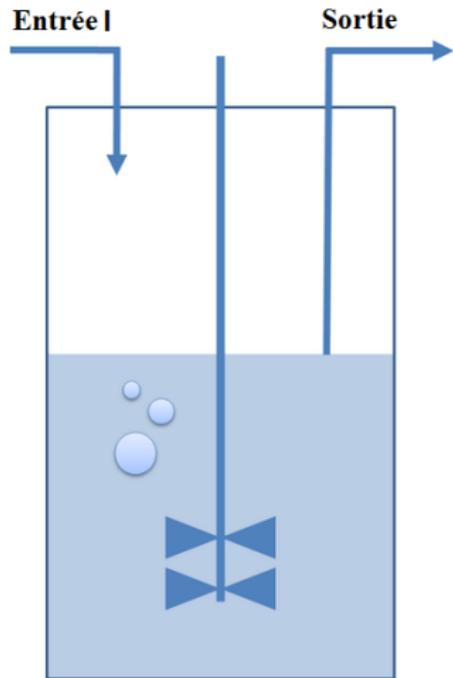
- $N$  espèces  $U_i$
- Une ressource  $R$
- Flux entrant de ressource  $I$

## Le Chemostat



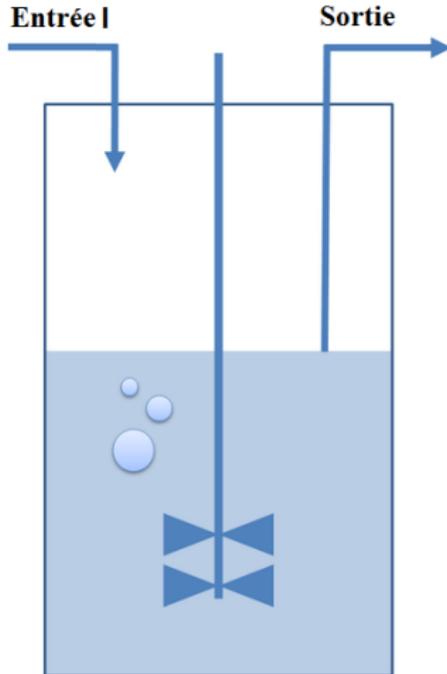
- $N$  espèces  $U_i$
- Une ressource  $R$
- Flux entrant de ressource  $I$
- Flux sortant  $\delta$

## Le Chemostat



- $N$  espèces  $U_i$
- Une ressource  $R$
- Flux entrant de ressource  $I$
- Flux sortant  $\delta$
- Taux de consommation  $f_i(R)$

## Le Chemostat



- $N$  espèces  $U_i$
- Une ressource  $R$
- Flux entrant de ressource  $I$
- Flux sortant  $\delta$
- Taux de consommation  $f_i(R)$
- Taux de croissance  $\lambda_i f_i(R)$

Équation du problème homogène :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} U_i(t) = (\lambda_i f_i(R(t)) - \delta) U_i(t), \quad i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt} R(t) = I - \delta R(t) - \sum_{i=1}^N U_i(t) f_i(R(t)) \\ U_i(0) = U_{i0} > 0, \quad i = 1, \dots, N \\ R(0) = R_0 \geq 0 \end{array} \right.$$

Équation du problème homogène :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} U_i(t) = (\lambda_i f_i(R(t)) - m_i) U_i(t), \quad i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt} R(t) = I - \delta R(t) - \sum_{i=1}^N U_i(t) f_i(R(t)) \\ U_i(0) = U_{i0} > 0, \quad i = 1, \dots, N \\ R(0) = R_0 \geq 0 \end{array} \right.$$

Équation du problème homogène :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} U_i(t) = (\lambda_i f_i(R(t)) - m_i) U_i(t), \quad i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt} R(t) = I - \delta R(t) - \sum_{i=1}^N U_i(t) f_i(R(t)) \\ U_i(0) = U_{i0} > 0, \quad i = 1, \dots, N \\ R(0) = R_0 \geq 0 \end{array} \right.$$

Plusieurs types classiques de fonctions de consommation

- $f_i(R) = C_i R$
- $f_i(R) = \frac{a_i R}{K_i + R}$

Équation du problème homogène :

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} U_i(t) = (\lambda_i C_i R(t) - m_i) U_i(t), & i = 1, \dots, N \\ \frac{d}{dt} R(t) = I - \delta R(t) - \sum_{i=1}^N U_i(t) C_i R(t) \\ U_i(0) = U_{i0} > 0, & i = 1, \dots, N \\ R(0) = R_0 \geq 0 \end{cases}$$

Plusieurs types classiques de fonctions de consommation

- $f_i(R) = C_i R$
- $f_i(R) = \frac{a_i R}{K_i + R}$

On se contentera du cas le plus simple

Problème stationnaire, de solution  $(U_i^{eq}, R^{eq})$  (*P. Waltman, 1977*)

- Grandeur caractéristique d'une espèce :  $R_i^* = \frac{m_i}{\lambda_i C_i}$

Problème stationnaire, de solution  $(U_i^{eq}, R^{eq})$  (*P. Waltman, 1977*)

- Grandeur caractéristique d'une espèce :  $R_i^* = \frac{m_i}{\lambda_i C_i}$
- Si les  $R_i^*$  sont tous différents,  $N+1$  états d'équilibres

Problème stationnaire, de solution  $(U_i^{eq}, R^{eq})$  (*P. Waltman, 1977*)

- Grandeur caractéristique d'une espèce :  $R_i^* = \frac{m_i}{\lambda_i C_i}$
- Si les  $R_i^*$  sont tous différents,  $N+1$  états d'équilibres
- Un seul stable,  $R^{eq}$  minimum

Problème stationnaire, de solution  $(U_i^{eq}, R^{eq})$  (*P. Waltman, 1977*)

- Grandeur caractéristique d'une espèce :  $R_i^* = \frac{m_i}{\lambda_i C_i}$
- Si les  $R_i^*$  sont tous différents,  $N+1$  états d'équilibres
- Un seul stable,  $R^{eq}$  minimum
- Stabilité globale (fonction de Lyapunov)

Problème stationnaire, de solution  $(U_i^{eq}, R^{eq})$  (*P. Waltman, 1977*)

- Grandeur caractéristique d'une espèce :  $R_i^* = \frac{m_i}{\lambda_i C_i}$
- Si les  $R_i^*$  sont tous différents,  $N+1$  états d'équilibres
- Un seul stable,  $R^{eq}$  minimum
- Stabilité globale (fonction de Lyapunov)

## Proposition

**Chemostat homogène  $\Rightarrow$  Exclusion compétitive**

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - **Problème de réaction-diffusion**
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

$\Omega \subset \mathbb{R}^N$ ,  $N = 1, 2, 3$

$C_i, m_i, l, \delta : \Omega \rightarrow \mathbb{R}_+^*$  régulières.  $\lambda_i, a_i, b \in \mathbb{R}_+^*$

Pour  $t > 0$

$$(S_N) \left\{ \begin{array}{l} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i U_i - m_i) U_i + a_i \Delta U_i, \quad \text{dans } \Omega, \quad i = 1 \cdots N \\ \partial_t R = l - \left( \sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta \right) R + b \Delta R, \quad \text{dans } \Omega \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0, \quad \text{dans } \partial\Omega, \quad i = 1 \cdots N \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0, \quad \text{dans } \partial\Omega \\ \text{Conditions initiales} > 0 \end{array} \right.$$

## Proposition

*Pour tout  $T > 0$  le système  $(S_N)$  admet une unique solution classique positive.*

### Proposition

*Pour tout  $T > 0$  le système  $(S_N)$  admet une unique solution classique positive.*

### Proposition

*Les solutions de  $(S_N)$  sont bornées uniformément en temps.*

Voir *S.L. Hollis, R.H. Martin, et M. Pierre, 1987*

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

Petites diffusions :

$$(\mathcal{S}_\varepsilon) \left\{ \begin{array}{l} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \varepsilon a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = I - \left( \sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta \right) R + \varepsilon b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ \text{conditions initiales} > 0 \end{array} \right.$$

Petites diffusions :

$$(\mathcal{S}_\varepsilon) \left\{ \begin{array}{l} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \varepsilon a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = I - \left( \sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta \right) R + \varepsilon b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ \text{conditions initiales} > 0 \end{array} \right.$$

- Perturbation autour de la solution  $\varepsilon = 0$

Petites diffusions :

$$(\mathcal{S}_\varepsilon) \left\{ \begin{array}{l} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \varepsilon a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = I - \left( \sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta \right) R + \varepsilon b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ \text{conditions initiales} > 0 \end{array} \right.$$

- Perturbation autour de la solution  $\varepsilon = 0$
- Coexistence

Grandes diffusions :

$$\left( \mathcal{S}_{\frac{1}{\varepsilon}} \right) \begin{cases} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \frac{1}{\varepsilon} a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = l - (\sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta) R + \frac{1}{\varepsilon} b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ CI > 0 \end{cases}$$

Grandes diffusions :

$$\left( \mathcal{S}_{\frac{1}{\varepsilon}} \right) \begin{cases} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \frac{1}{\varepsilon} a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = l - (\sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta) R + \frac{1}{\varepsilon} b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ CI > 0 \end{cases}$$

Problème agrégé :

$$\left( \mathcal{S}_{ag} \right) \begin{cases} \partial_t u_i = (\lambda_i \tilde{C}_i r - \tilde{m}_i) u_i \\ \partial_t r = \tilde{l} - (\sum_{i=1}^N \tilde{C}_i u_i + \tilde{\delta}) r \\ \text{conditions initiales} > 0 \end{cases}$$

Grandes diffusions :

$$\left( \mathcal{S}_{\frac{1}{\varepsilon}} \right) \begin{cases} \partial_t U_i = (\lambda_i C_i R - m_i) U_i + \frac{1}{\varepsilon} a_i \Delta U_i \\ \partial_t R = I - (\sum_{i=1}^N C_i U_i + \delta) R + \frac{1}{\varepsilon} b \Delta R \\ \partial_\eta U_i(t, \cdot) = 0 \\ \partial_\eta R(t, \cdot) = 0 \\ CI > 0 \end{cases}$$

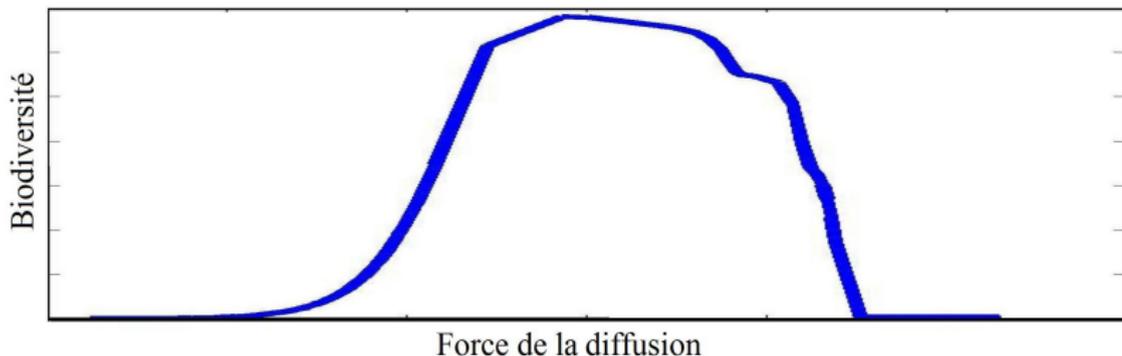
Problème agrégé :

$$\left( \mathcal{S}_{ag} \right) \begin{cases} \partial_t u_i = (\lambda_i \tilde{C}_i r - \tilde{m}_i) u_i \\ \partial_t r = \tilde{I} - (\sum_{i=1}^N \tilde{C}_i u_i + \tilde{\delta}) r \\ \text{conditions initiales} > 0 \end{cases}$$

- Variété centrale  $\Rightarrow$  Pas de coexistence

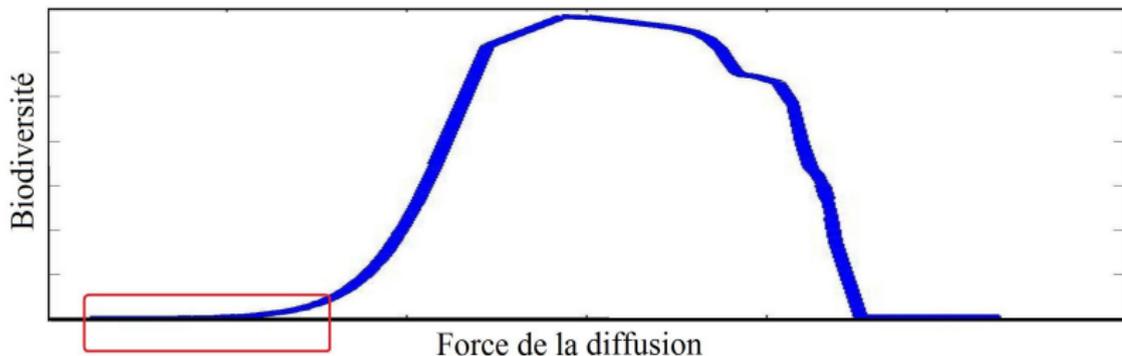
$$\text{Biomasse totale en } x : P(x) = \sum_{i=1}^N U_i(x)$$

$$\text{Fonction de biodiversité : } H = - \int_{\Omega} \sum_{i=1}^N \frac{U_i(x)}{P(x)} \ln \frac{U_i(x)}{P(x)}$$



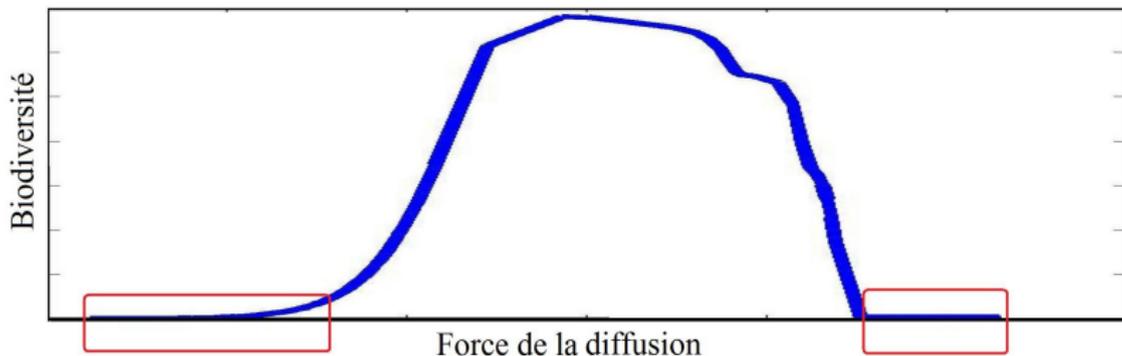
$$\text{Biomasse totale en } x : P(x) = \sum_{i=1}^N U_i(x)$$

$$\text{Fonction de biodiversité : } H = - \int_{\Omega} \sum_{i=1}^N \frac{U_i(x)}{P(x)} \ln \frac{U_i(x)}{P(x)}$$



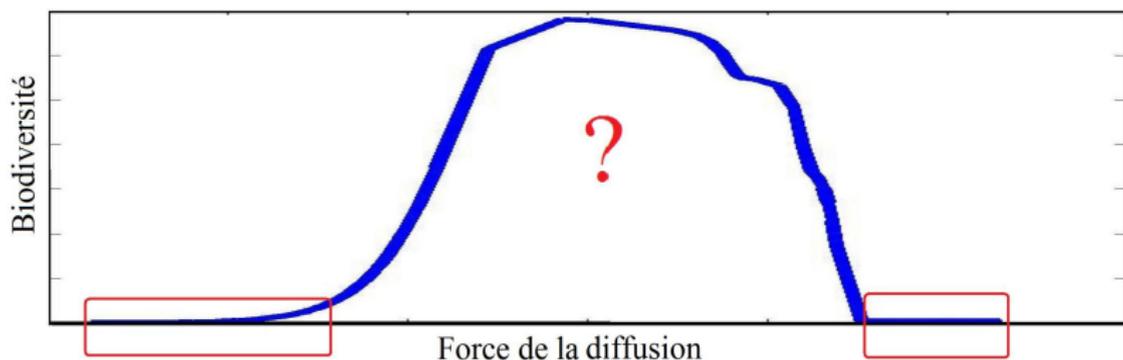
$$\text{Biomasse totale en } x : P(x) = \sum_{i=1}^N U_i(x)$$

$$\text{Fonction de biodiversité : } H = - \int_{\Omega} \sum_{i=1}^N \frac{U_i(x)}{P(x)} \ln \frac{U_i(x)}{P(x)}$$



$$\text{Biomasse totale en } x : P(x) = \sum_{i=1}^N U_i(x)$$

$$\text{Fonction de biodiversité : } H = - \int_{\Omega} \sum_{i=1}^N \frac{U_i(x)}{P(x)} \ln \frac{U_i(x)}{P(x)}$$



**Que se passe-t-il dans les cas intermédiaires ?**

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

Problème stationnaire :

$$(S_N) \begin{cases} A_i U_i - C_i R U_i = 0 & i = 1 \dots N \\ BR + \sum_{i=1}^N C_i U_i R = I \\ \partial_\eta U_i = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

Où  $A_i = m_i - a_i \Delta$  et  $B = \delta - b \Delta$

Problème stationnaire :

$$(S_N) \begin{cases} A_i U_i - C_i R U_i = 0 & i = 1 \dots N \\ BR + \sum_{i=1}^N C_i U_i R = I \\ \partial_\eta U_i = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

Où  $A_i = m_i - a_i \Delta$  et  $B = \delta - b \Delta$

Si  $A_i = B$  alors  $B \left( \sum_{i=1}^N U_i + R \right) = I$

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

- Élimination de l'équation sur  $R$

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

- Élimination de l'équation sur  $R$   
→ Problème à une espèce scalaire

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

- Élimination de l'équation sur  $R$ 
  - Problème à une espèce scalaire
  - Résolution du problème à 2 espèces par bifurcation

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

- Élimination de l'équation sur  $R$ 
  - Problème à une espèce scalaire
  - Résolution du problème à 2 espèces par bifurcation

## Cas général

(*J.V. Baxley et S.B. Robinson*, 1998)

- On pose  $C_i(x) = c_i Q_i(x)$
- $(c_i)_i \in \mathbb{R}^N =$  paramètre de bifurcation
- Par bifurcation locale, coexistence pour  $c_i^0 < c_i < c_i^0 + \varepsilon_i$

## Cas particulier $m_i/a_i = \delta/b$

(Dim 1, *P. Waltmann*, 1993. Dim qcq, *J.H. Wu*, 1998)

- Élimination de l'équation sur  $R$ 
  - Problème à une espèce scalaire
  - Résolution du problème à 2 espèces par bifurcation

## Cas général

(*J.V. Baxley et S.B. Robinson*, 1998)

- On pose  $C_i(x) = c_i Q_i(x)$
  - $(c_i)_i \in \mathbb{R}^N =$  paramètre de bifurcation
  - Par bifurcation locale, coexistence pour  $c_i^0 < c_i < c_i^0 + \varepsilon_i$
- **Étendre le résultat de Baxley et Robinson pour tout  $c_i$**   
→ **Mieux comprendre ces solutions**

## Bifurcation à partir d'une valeur propre simple (*Crandall et Rabinowitz, 1971*)

## Bifurcation à partir d'une valeur propre simple

(Crandall et Rabinowitz, 1971)

- 1 Problème de point fixe (dépendant de  $c \in \mathbb{R}$ ) :  $T(c, \mathbf{W}) = \mathbf{W}$

## Bifurcation à partir d'une valeur propre simple

(Crandall et Rabinowitz, 1971)

- 1 Problème de point fixe (dépendant de  $c \in \mathbb{R}$ ) :  $T(c, \mathbf{W}) = \mathbf{W}$
- 2  $\forall c \in \mathbb{R}, T(c, 0) = 0$

## Bifurcation à partir d'une valeur propre simple

(Crandall et Rabinowitz, 1971)

- 1 Problème de point fixe (dépendant de  $c \in \mathbb{R}$ ) :  $T(c, \mathbf{W}) = \mathbf{W}$
- 2  $\forall c \in \mathbb{R}, T(c, 0) = 0$
- 3  $T(c, \cdot) = \underbrace{\mathcal{K}(c)}_{\text{Linéaire compact}} + \underbrace{G(c, \cdot)}_{\text{Dérivée nulle en 0}}$

## Bifurcation à partir d'une valeur propre simple

(Crandall et Rabinowitz, 1971)

- 1 Problème de point fixe (dépendant de  $c \in \mathbb{R}$ ) :  $T(c, \mathbf{W}) = \mathbf{W}$
- 2  $\forall c \in \mathbb{R}, T(c, 0) = 0$
- 3  $T(c, \cdot) = \underbrace{\mathcal{K}(c)}_{\text{Linéaire compact}} + \underbrace{G(c, \cdot)}_{\text{Dérivée nulle en 0}}$

### Proposition

*S'il existe  $c_0$  telle que 0 soit valeur propre simple de  $I - \mathcal{K}(c_0)$  et  $\ker(I - \mathcal{K}(c_0))$  soit engendré par  $\phi_0$  alors on a une solution de bifurcation au voisinage de  $c_0$  de la forme  $\mathbf{W} = s(\phi_0 + \widetilde{\mathbf{W}}(s))$ .*

## Zéro espèce : la solution triviale

### Proposition

*Soit  $S = B^{-1}I$  (la solution du problème à 0 espèce). Alors  $(0, \dots, 0, S)$  est solution triviale de  $(S_N)$  et si  $(U_1, \dots, U_N, R)$  est une solution positive non triviale de  $(S_N)$ , alors  $R < S$ .*

## Zéro espèce : la solution triviale

### Proposition

*Soit  $S = B^{-1}I$  (la solution du problème à 0 espèce). Alors  $(0, \dots, 0, S)$  est solution triviale de  $(S_N)$  et si  $(U_1, \dots, U_N, R)$  est une solution positive non triviale de  $(S_N)$ , alors  $R < S$ .*

**Objectif** : Bifurcations successives à partir de la solution triviale

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

On pose  $C_1(x) = cQ_1(x)$ .  $c \in \mathbb{R}^+$  est le paramètre de bifurcation.  
On s'intéresse aux solutions positives du problème :

$$(S_1^c) \begin{cases} A_1 U - cQ_1 R U = 0 \\ BR + cQ_1 U R = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta R = 0 \end{cases} \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

On pose  $C_1(x) = cQ_1(x)$ .  $c \in \mathbb{R}^+$  est le paramètre de bifurcation.  
On s'intéresse aux solutions positives du problème :

$$(S_1^c) \begin{cases} A_1 U - cQ_1 R U = 0 \\ BR + cQ_1 U R = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta R = 0 \end{cases} \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

On note  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de  $F_c$  en  $(0, S)$

On pose  $C_1(x) = cQ_1(x)$ .  $c \in \mathbb{R}^+$  est le paramètre de bifurcation.  
On s'intéresse aux solutions positives du problème :

$$(S_1^c) \begin{cases} A_1 U - cQ_1 R U = 0 \\ BR + cQ_1 U R = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta R = 0 \end{cases} \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

On note  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de  $F_c$  en  $(0, S)$

On se ramène à  $(0, 0)$  solution trivial :  $r = S - R$

On pose  $C_1(x) = cQ_1(x)$ .  $c \in \mathbb{R}^+$  est le paramètre de bifurcation.  
 On s'intéresse aux solutions positives du problème :

$$(S_1^c) \begin{cases} A_1 U - cQ_1 R U = 0 \\ BR + cQ_1 U R = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta R = 0 \end{cases} \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

On note  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de  $F_c$  en  $(0, S)$

On se ramène à  $(0, 0)$  solution trivial :  $r = S - R$

$(U, R) > 0$  solution de  $(S_1^c)$  équivaut à  $(U, r) > 0$  solution de :

$$(U, r) = \mathcal{K}(c)(U, r) + G(c, U, r) = T(c, (U, r))$$

$$\text{Ainsi } \mathcal{L}_c = \begin{bmatrix} A_1 & 0 \\ 0 & B \end{bmatrix} (I - \mathcal{K}(c))$$

## Théorème (de bifurcation locale)

$\exists c_0, \varepsilon > 0$ ,  $c : (-\varepsilon, \varepsilon) \rightarrow \mathbb{R}$  et  $\hat{u}, \hat{r} : (-\varepsilon, \varepsilon) \rightarrow C^1(\Omega)$  telles que l'unique solution de  $(S_1^c)$  pour  $|c - c_0| \ll 1$  est  $(c, U, R) = (c(s), s(\phi_0 + \hat{u}(s)), S - s(\psi_0 + \hat{r}(s)))$ .  
On note  $\mathcal{C}_\varepsilon = \{(c(s), U(s), R(s)), 0 < s < \varepsilon\}$   
De plus pour  $s > 0$ ,  $(U(s), R(s)) > 0$  et cette solution est linéairement stable.

**Démonstration :**  
Linéarisé en  $(0, 0)$ ,

$$(\phi, \rho) = \mathcal{K}(c)(\phi, \rho) \Leftrightarrow \begin{cases} A_1\phi - cQ_1S\phi = 0 \\ B\rho - cQ_1S\phi = 0 \end{cases}$$

**Démonstration :**Linéarisé en  $(0, 0)$ ,

$$(\phi, \rho) = \mathcal{K}(c)(\phi, \rho) \Leftrightarrow \begin{cases} A_1\phi - cQ_1S\phi = 0 \\ B\rho - cQ_1S\phi = 0 \end{cases}$$

- $A_1\phi - cQS\phi = 0 \rightarrow$  valeur propre principale  $c_0$  et fonction propre associée  $\phi_0 > 0$

**Démonstration :**Linéarisé en  $(0, 0)$ ,

$$(\phi, \rho) = \mathcal{K}(c)(\phi, \rho) \Leftrightarrow \begin{cases} A_1\phi - cQ_1S\phi = 0 \\ B\rho - cQ_1S\phi = 0 \end{cases}$$

- $A_1\phi - cQS\phi = 0 \rightarrow$  valeur propre principale  $c_0$  et fonction propre associée  $\phi_0 > 0$
- $\rho_0 = B^{-1}(c_0S\phi_0) > 0$  et  $\ker(\mathcal{L}_{c_0}) = \text{vect} \left( \begin{pmatrix} \phi_0 \\ \rho_0 \end{pmatrix} \right)$

**Démonstration :**Linéarisé en  $(0, 0)$ ,

$$(\phi, \rho) = \mathcal{K}(c)(\phi, \rho) \Leftrightarrow \begin{cases} A_1\phi - cQ_1S\phi = 0 \\ B\rho - cQ_1S\phi = 0 \end{cases}$$

- $A_1\phi - cQS\phi = 0 \rightarrow$  valeur propre principale  $c_0$  et fonction propre associée  $\phi_0 > 0$
- $\rho_0 = B^{-1}(c_0S\phi_0) > 0$  et  $\ker(\mathcal{L}_{c_0}) = \text{vect} \left( \begin{pmatrix} \phi_0 \\ \rho_0 \end{pmatrix} \right)$
- $R < S \Rightarrow c > c_0 \Rightarrow$  stabilité

Soit  $\mathcal{C}$  la courbe maximale contenant  $\mathcal{C}_\varepsilon$

### Théorème (de bifurcation globale)

*Pour tout  $c > c_0$ ,  $(\mathcal{S}_1^c)$  admet une solution positive non triviale  $(U, R)$  telle que  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$*

Soit  $\mathcal{C}$  la courbe maximale contenant  $\mathcal{C}_\varepsilon$

### Théorème (de bifurcation globale)

*Pour tout  $c > c_0$ ,  $(\mathcal{S}_1^c)$  admet une solution positive non triviale  $(U, R)$  telle que  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$*

- Théorème de bifurcation globale de Rabinowitz

Soit  $\mathcal{C}$  la courbe maximale contenant  $\mathcal{C}_\varepsilon$

### Théorème (de bifurcation globale)

*Pour tout  $c > c_0$ ,  $(\mathcal{S}_1^c)$  admet une solution positive non triviale  $(U, R)$  telle que  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$*

- Théorème de bifurcation globale de Rabinowitz
- Positivité (principe du maximum)

Soit  $\mathcal{C}$  la courbe maximale contenant  $\mathcal{C}_\varepsilon$

### Théorème (de bifurcation globale)

*Pour tout  $c > c_0$ ,  $(\mathcal{S}_1^c)$  admet une solution positive non triviale  $(U, R)$  telle que  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$*

- Théorème de bifurcation globale de Rabinowitz
- Positivité (principe du maximum)
- Non bornée en  $c$

$$(U, R) \text{ solution de } (\mathcal{S}_1^c) \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

### Proposition

*Soit  $c$  fixée, et  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$ . Soit  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de Fréchet de  $F_c$  en  $(U, R)$ .*

*0 n'est pas valeur propre de  $\mathcal{L}_c$ .*

$$(U, R) \text{ solution de } (\mathcal{S}_1^c) \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$$

### Proposition

*Soit  $c$  fixée, et  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$ . Soit  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de Fréchet de  $F_c$  en  $(U, R)$ .*

*0 n'est pas valeur propre de  $\mathcal{L}_c$ .*

Conséquences :

- Pas de bifurcation le long de  $\mathcal{C}$

$(U, R)$  solution de  $(S_1^c) \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$

### Proposition

*Soit  $c$  fixée, et  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$ . Soit  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de Fréchet de  $F_c$  en  $(U, R)$ .*

*0 n'est pas valeur propre de  $\mathcal{L}_c$ .*

Conséquences :

- Pas de bifurcation le long de  $\mathcal{C}$
- Pas de "point de rebroussement"

$(U, R)$  solution de  $(S_1^c) \Leftrightarrow F_c(U, R) = 0$

### Proposition

*Soit  $c$  fixée, et  $(c, U, R) \in \mathcal{C}$ . Soit  $\mathcal{L}_c$  la dérivée de Fréchet de  $F_c$  en  $(U, R)$ .*

*0 n'est pas valeur propre de  $\mathcal{L}_c$ .*

Conséquences :

- Pas de bifurcation le long de  $\mathcal{C}$
- Pas de "point de rebroussement"
- $\mathcal{L}_c$  inversible  $\Rightarrow$  Bifurcation pour le problème à deux espèces  $(S_2)$

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

Problème :

$$(S_2) \begin{cases} A_1 U - c_1 Q_1 R U = 0 \\ A_2 V - c_2 Q_2 R V = 0 \\ BR + c_1 Q_1 R U + c_2 Q_2 R V = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta V = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

Problème :

$$(S_2) \begin{cases} A_1 U - c_1 Q_1 R U = 0 \\ A_2 V - c_2 Q_2 R V = 0 \\ BR + c_1 Q_1 R U + c_2 Q_2 R V = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta V = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

- Solution triviale  $(0, 0, S)$

Problème :

$$(S_2) \begin{cases} A_1 U - c_1 Q_1 R U = 0 \\ A_2 V - c_2 Q_2 R V = 0 \\ BR + c_1 Q_1 R U + c_2 Q_2 R V = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta V = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

- Solution triviale  $(0, 0, S)$
- Solutions semi-triviales
  - 1  $\mathcal{C}_1: c_1 > c_1^0 \Rightarrow (U^*, 0, R^*)$
  - 2  $\mathcal{C}_2: c_2 > c_2^0 \Rightarrow (0, V^{**}, R^{**})$

Problème :

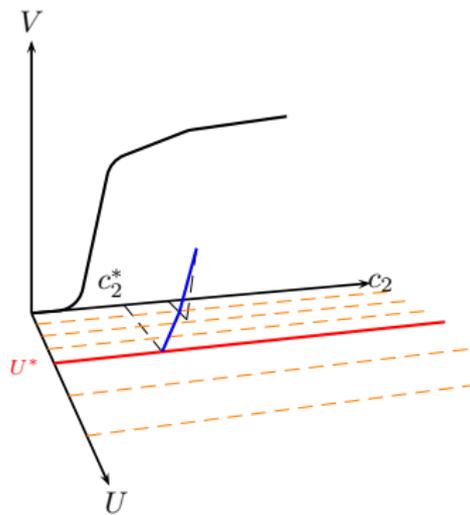
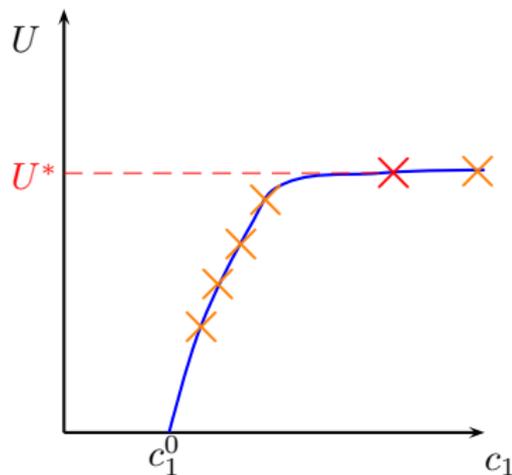
$$(S_2) \begin{cases} A_1 U - c_1 Q_1 R U = 0 \\ A_2 V - c_2 Q_2 R V = 0 \\ BR + c_1 Q_1 R U + c_2 Q_2 R V = I \\ \partial_\eta U = \partial_\eta V = \partial_\eta R = 0 \end{cases}$$

- Solution triviale  $(0, 0, S)$
- Solutions semi-triviales
  - ①  $\mathcal{C}_1: c_1 > c_1^0 \Rightarrow (U^*, 0, R^*)$
  - ②  $\mathcal{C}_2: c_2 > c_2^0 \Rightarrow (0, V^{**}, R^{**})$
- **Solution non triviale ?**

$c_1 > c_1^0$  fixe.  $(c_1, U^*, 0, R^*) \in \mathcal{C}_1$ .  $c_2$  paramètre de bifurcation

### Théorème (de bifurcation locale)

$\exists c_2^* > c_2^0$ ,  $|c_2 - c_2^*| \ll 1 \Rightarrow (U(s), V(s), R(s))$  unique solution non triviale de  $(S_2)$ .



**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} A_2 \psi - c_2 Q_2 R^* \psi = 0 \\ A_1 \phi - c_1 Q_1 R^* \phi - c_1 Q_1 U^* \rho = 0 \\ B \rho + c_1 Q_1 U^* \rho + c_1 Q_1 R^* \phi - c_2 Q_2 R^* \psi = 0 \end{cases}$$

**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \\ A_1\phi - c_1Q_1R^*\phi - c_1Q_1U^*\rho = 0 \\ B\rho + c_1Q_1U^*\rho + c_1Q_1R^*\phi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \end{cases}$$

**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \\ A_1\phi - c_1Q_1R^*\phi - c_1Q_1U^*\rho = 0 \\ B\rho + c_1Q_1U^*\rho + c_1Q_1R^*\phi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \end{cases}$$

- $A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \Rightarrow c_2^*$  et  $\psi_0 > 0$

**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \\ A_1\phi - c_1Q_1R^*\phi - c_1Q_1U^*\rho = 0 \\ B\rho + c_1Q_1U^*\rho + c_1Q_1R^*\phi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \end{cases}$$

- $A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \Rightarrow c_2^*$  et  $\psi_0 > 0$

- $\mathcal{L}_{(U^*, R^*)}^1 \begin{pmatrix} \phi \\ \rho \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ c_2^*Q_2R^*\psi_0 \end{pmatrix}$

**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \\ A_1\phi - c_1Q_1R^*\phi - c_1Q_1U^*\rho = 0 \\ B\rho + c_1Q_1U^*\rho + c_1Q_1R^*\phi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \end{cases}$$

- $A_2\psi - c_2Q_2R^*\psi = 0 \Rightarrow c_2^*$  et  $\psi_0 > 0$
- $\mathcal{L}_{(U^*, R^*)}^1 \begin{pmatrix} \phi \\ \rho \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ c_2^*Q_2R^*\psi_0 \end{pmatrix}$
- $\mathcal{L}_{(U^*, R^*)}^1$  inversible  $\Rightarrow \phi_0$  et  $\rho_0$  (non  $> 0$  a priori)

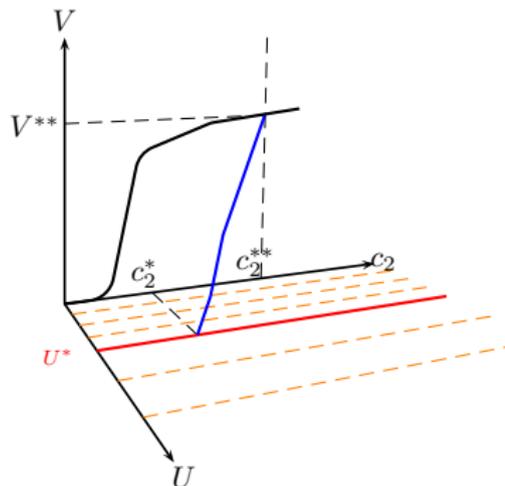
**Démonstration :**  $\mathcal{L}_{c_2}$  la dérivée en  $(U^*, 0, R^*)$

$$\mathcal{L}_{c_2} \begin{pmatrix} \phi \\ \psi \\ \rho \end{pmatrix} = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} A_2\psi - c_2 Q_2 R^* \psi = 0 \\ A_1\phi - c_1 Q_1 R^* \phi - c_1 Q_1 U^* \rho = 0 \\ B\rho + c_1 Q_1 U^* \rho + c_1 Q_1 R^* \phi - c_2 Q_2 R^* \psi = 0 \end{cases}$$

- $A_2\psi - c_2 Q_2 R^* \psi = 0 \Rightarrow c_2^*$  et  $\psi_0 > 0$
- $\mathcal{L}_{(U^*, R^*)}^1 \begin{pmatrix} \phi \\ \rho \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ c_2^* Q_2 R^* \psi_0 \end{pmatrix}$
- $\mathcal{L}_{(U^*, R^*)}^1$  inversible  $\Rightarrow \phi_0$  et  $\rho_0$  (non  $> 0$  a priori)
- $\ker(\mathcal{L}_{c_2}) = \text{vect}((\phi_0, \psi_0, \rho_0))$

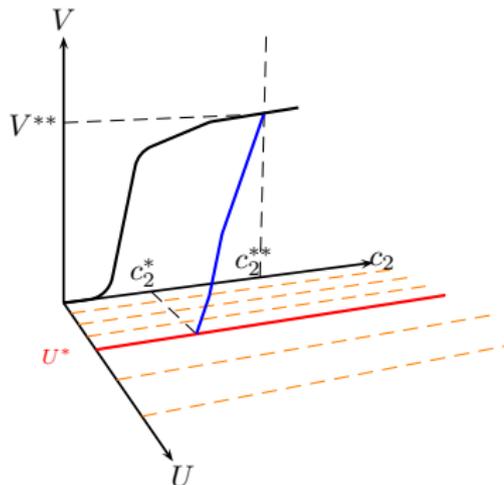
## Théorème (de bifurcation globale)

Il existe une courbe de bifurcation  $\mathcal{C}_{12}$  reliant le point  $(c_2^*, U^*, 0, R^*)$  à un point  $(c_2^{**}, 0, V^{**}, R^{**}) \in \mathcal{C}_2$ .



## Théorème (de bifurcation globale)

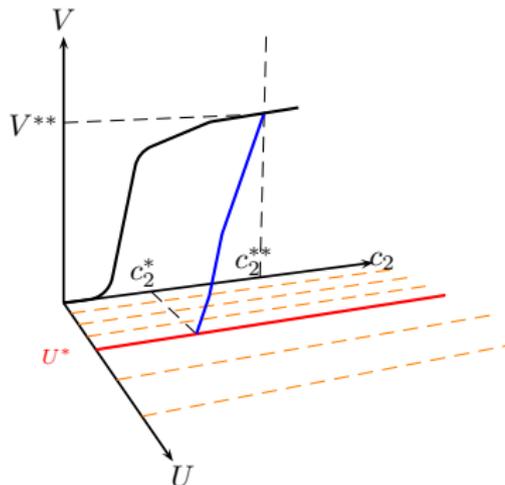
Il existe une courbe de bifurcation  $\mathcal{C}_{12}$  reliant le point  $(c_2^*, U^*, 0, R^*)$  à un point  $(c_2^{**}, 0, V^{**}, R^{**}) \in \mathcal{C}_2$ .



- Théorème de bifurcation globale. Positivité par principe du maximum

## Théorème (de bifurcation globale)

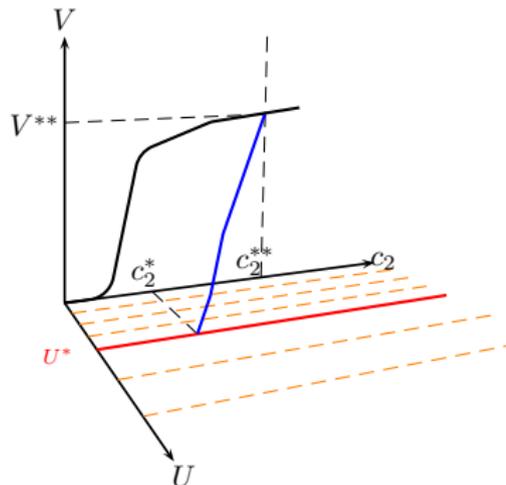
Il existe une courbe de bifurcation  $\mathcal{C}_{12}$  reliant le point  $(c_2^*, U^*, 0, R^*)$  à un point  $(c_2^{**}, 0, V^{**}, R^{**}) \in \mathcal{C}_2$ .



- Théorème de bifurcation globale. Positivité par principe du maximum
- Bornée

## Théorème (de bifurcation globale)

Il existe une courbe de bifurcation  $\mathcal{C}_{12}$  reliant le point  $(c_2^*, U^*, 0, R^*)$  à un point  $(c_2^{**}, 0, V^{**}, R^{**}) \in \mathcal{C}_2$ .



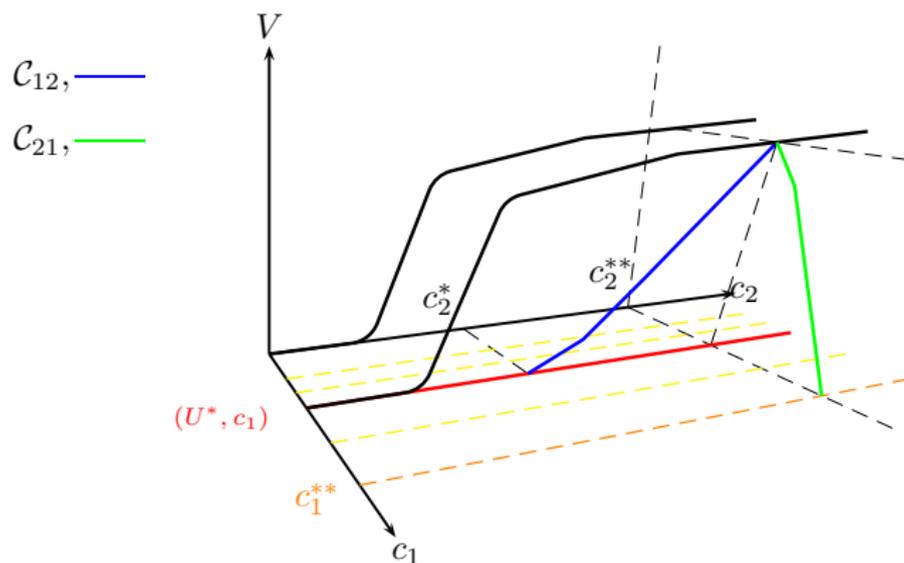
- Théorème de bifurcation globale. Positivité par principe du maximum
- Bornée
- Pas d'unicité  $\rightarrow$  calcul des indices

# Plan

- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

## Théorème ( $c_1$ paramètre de bifurcation)

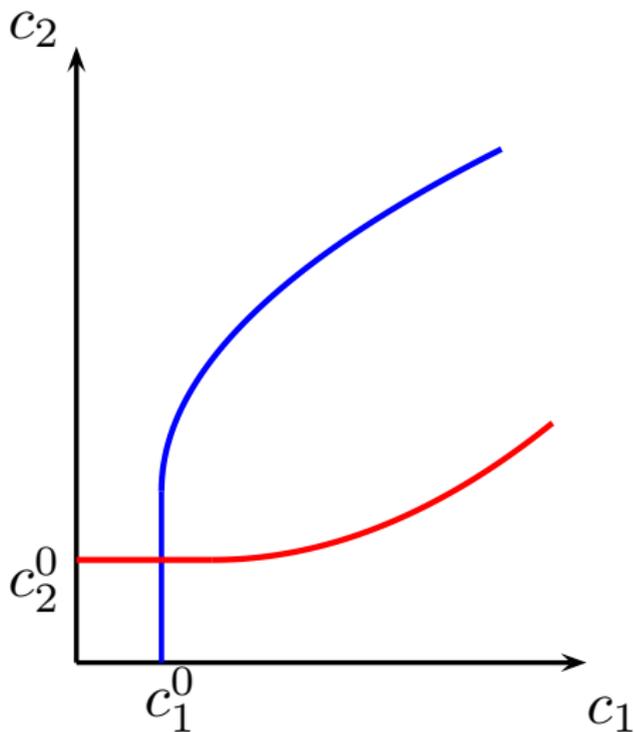
Il existe une courbe de bifurcation  $\mathcal{C}_{21}$  reliant le point  $(c_1^*, 0, V^*, R^*)$  à un point  $(c_1^{**}, U^{**}, 0, R^{**}) \in \mathcal{C}_1$ .



Ainsi  $c_2^{**}$  est définie par  $c_1^*(c_2^{**}) = c_1$

$$c_1 \rightarrow c_2^*(c_1) \text{ ————}$$

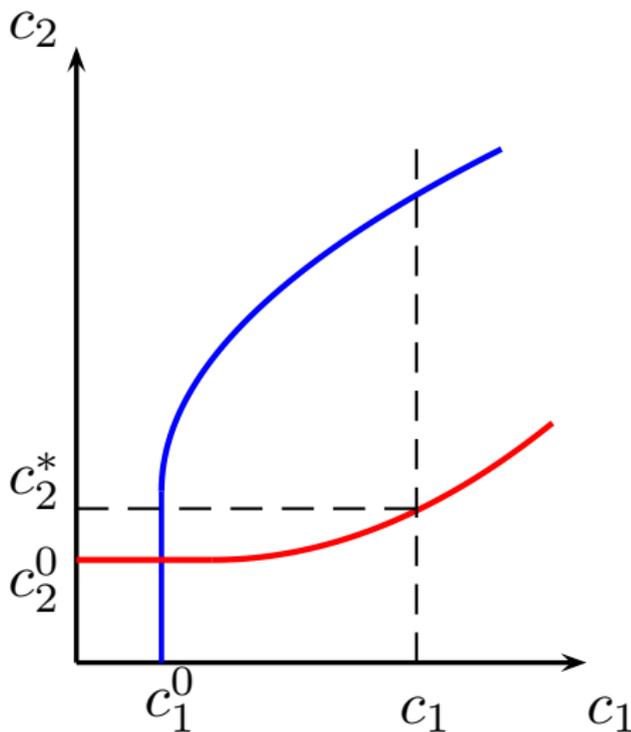
$$c_2 \rightarrow c_1^*(c_2) \text{ ————}$$



Ainsi  $c_2^{**}$  est définie par  $c_1^*(c_2^{**}) = c_1$

$$c_1 \rightarrow c_2^*(c_1) \text{ ——— red line ———}$$

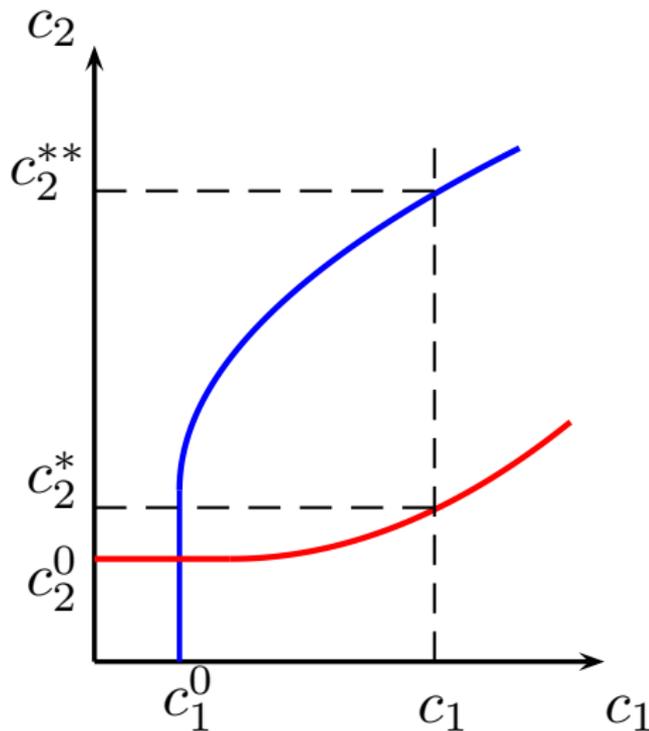
$$c_2 \rightarrow c_1^*(c_2) \text{ ——— blue line ———}$$



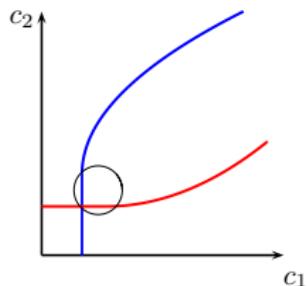
Ainsi  $c_2^{**}$  est définie par  $c_1^*(c_2^{**}) = c_1$

$$c_1 \rightarrow c_2^*(c_1) \text{ ———— (red line)}$$

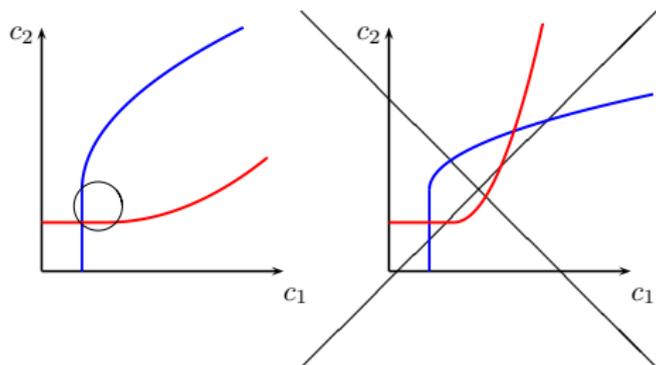
$$c_2 \rightarrow c_1^*(c_2) \text{ ———— (blue line)}$$



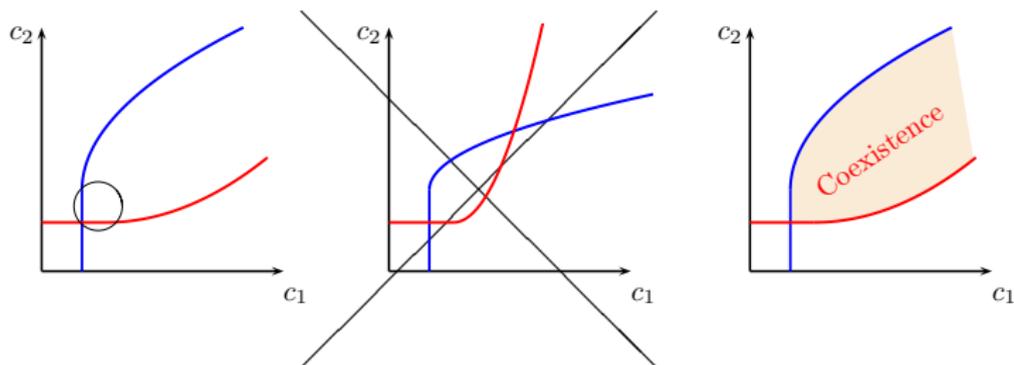
- Baxley et Robinson → résultat local



- Baxley et Robinson  $\rightarrow$  résultat local
- Croisement seulement en  $(c_1^0, c_2^0) \Rightarrow c_2^* < c_2^{**}$



- Baxley et Robinson  $\rightarrow$  résultat local
- Croisement seulement en  $(c_1^0, c_2^0) \Rightarrow c_2^* < c_2^{**}$
- Coexistence pour  $c_2^* < c_2 < c_2^{**}$

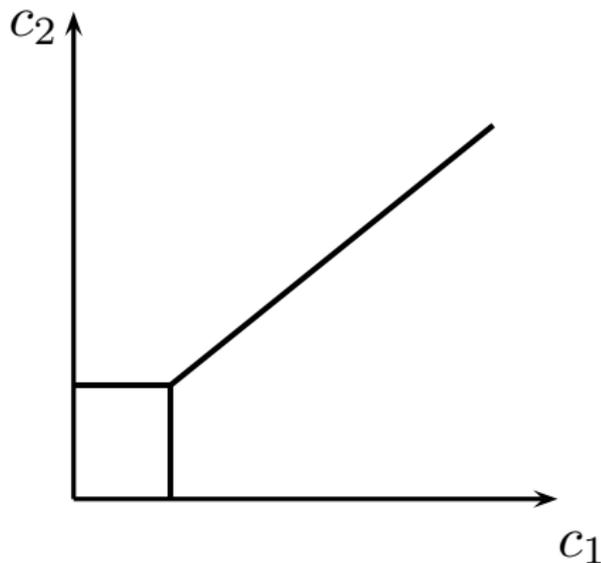


# Plan

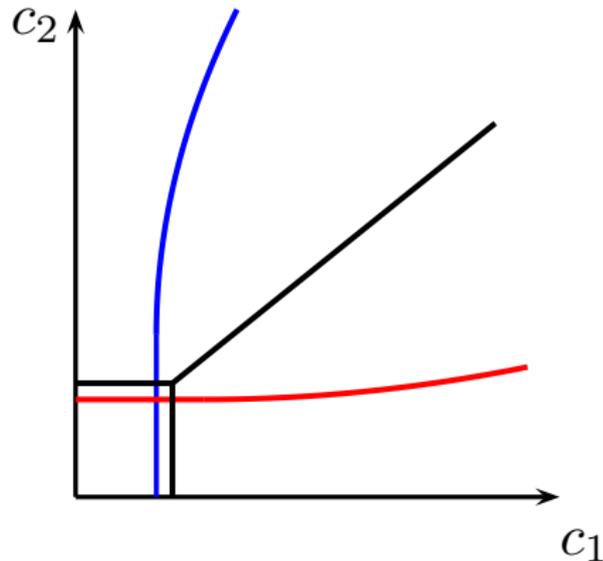
- 1 Modélisation et premiers résultats
  - Problème homogène
  - Problème de réaction-diffusion
  - Premiers résultats et problématique
- 2 Construction des solutions du problème stationnaire
  - Préliminaire
  - Une espèce
  - Deux espèces
- 3 Étude qualitative et interprétation
  - Comportement de  $c_1^*$  et  $c_2^*$
  - Retour à la variation de la diffusion
- 4 Conclusion

- Diffusion tendant vers  $+\infty$  Problème agrégé (stationnaire)

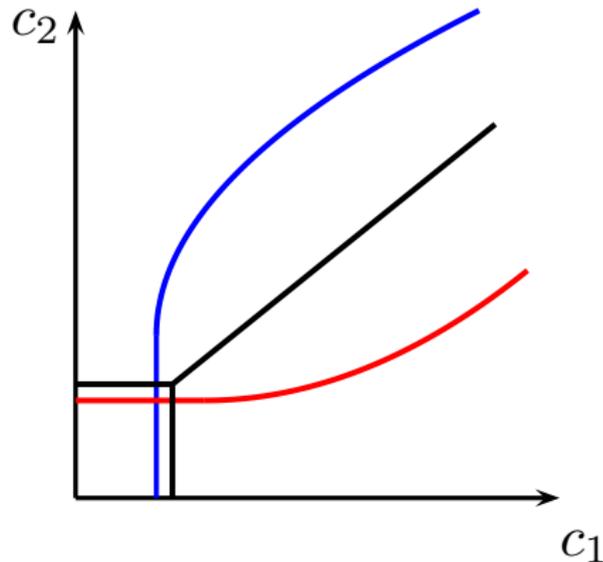
$$\rightarrow c_1^* = \alpha c_2^*$$



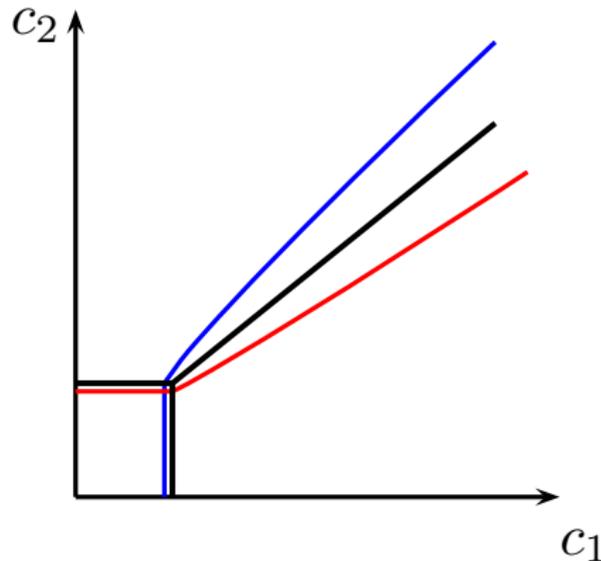
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
→  $c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite



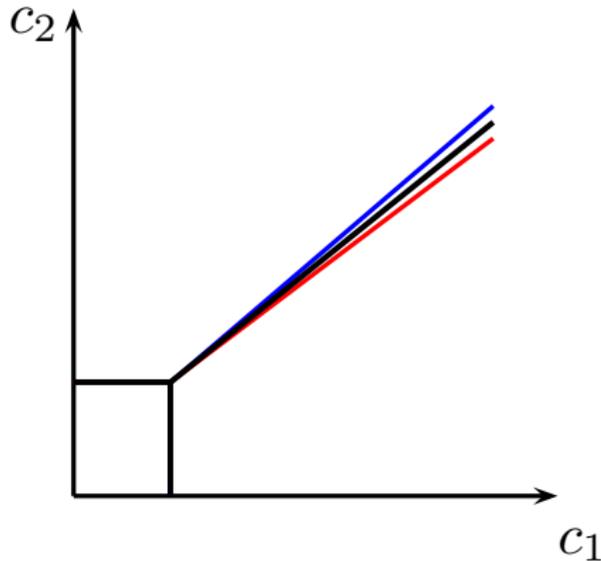
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
→  $c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite



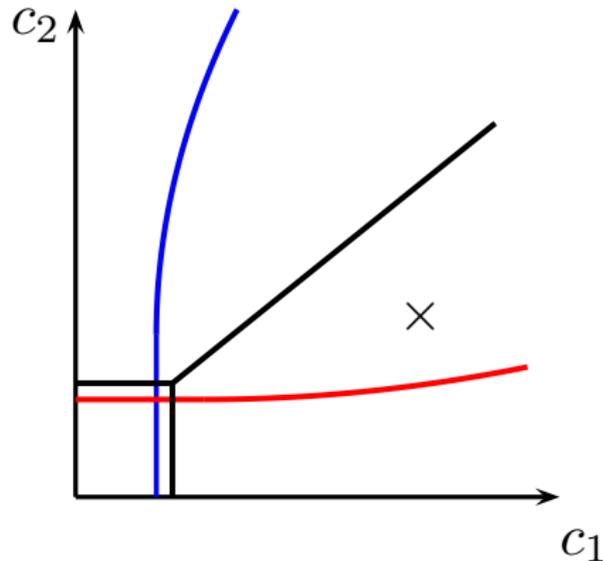
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
→  $c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite



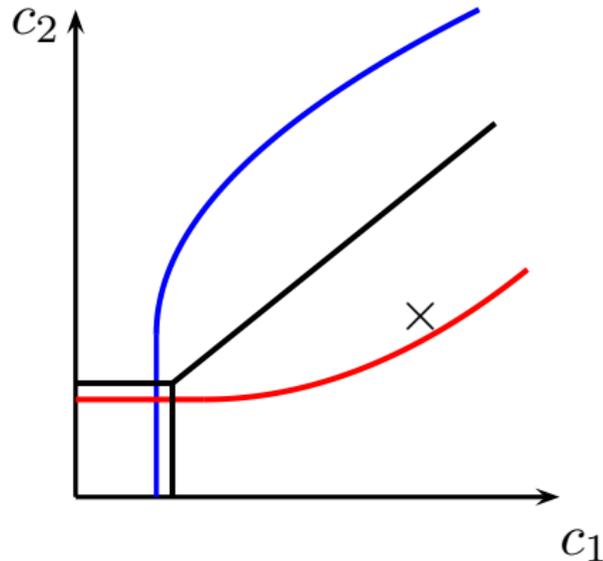
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
→  $c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite



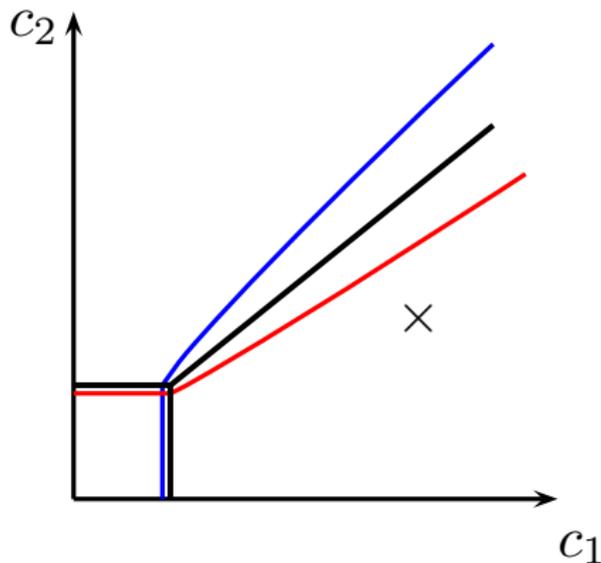
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
→  $c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite
- $(c_1, c_2)$  fixé → seuil limite de diffusion



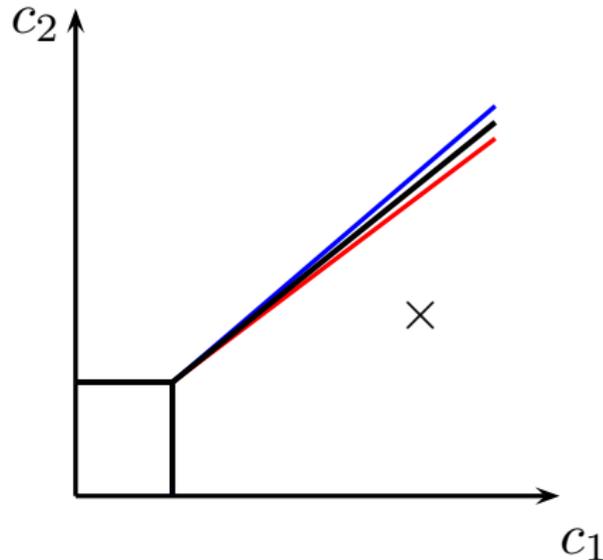
- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
 $\rightarrow c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite
- $(c_1, c_2)$  fixé  $\rightarrow$  seuil limite de diffusion



- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
 $\rightarrow c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite
- $(c_1, c_2)$  fixé  $\rightarrow$  seuil limite de diffusion



- **Diffusion tendant vers  $+\infty$**  Problème agrégé (stationnaire)  
 $\rightarrow c_1^* = \alpha c_2^*$
- Convergence du domaine vers cette droite
- $(c_1, c_2)$  fixé  $\rightarrow$  seuil limite de diffusion



## Résultats

- Obtention de solutions positives de coexistence dans le Chemostat non homogène
- Construction valable pour  $N$  espèces
- Obtention de seuils critiques calculables numériquement caractérisant la possibilité de coexistence

## Résultats

- Obtention de solutions positives de coexistence dans le Chemostat non homogène
- Construction valable pour  $N$  espèces
- Obtention de seuils critiques calculables numériquement caractérisant la possibilité de coexistence

## Perspectives

- Simulations de scénarii biologiquement réalistes et interprétation des résultats (influence des différents paramètres et de la géométrie)
- Unicité ?
- Liens avec le système d'évolution (stabilité, convergence vers cette solution ...)

**Merci de votre attention**