Effets paradoxaux des fluctuations de l'environnement sur la croissance des populations et la compétition entre espèces

Claude Lobry, Antoine Sciandra, Paul Nival

▶ **To cite this version:**

Claude Lobry, Antoine Sciandra, Paul Nival. Effets paradoxaux des fluctuations de l'environnement sur la croissance des populations et la compétition entre espèces. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série III, Sciences de la vie, 1994, 317, pp.102-107. hal-01894056

HAL Id: hal-01894056
https://hal.science/hal-01894056

Submitted on 18 Jan 2022

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.

C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences, 1994; 317 : 102-7
Écologie/Ecology

Effets paradoxaux des fluctuations de l'environnement sur la croissance des populations et la compétition entre espèces

CLAUDE LOBRY, ANTOINE SCIANDRA, PAUL NIVAL

Observatoire des Sciences de l'Univers, Station Zoologique URA CNRS 716, Université Paris-VI/INSU/CNRS, B.P. 28, 06230, Villefranche-sur-Mer, France.
Reprints : C. Lobry

Paradoxal effects on growth and competition induced by fluctuations in environment

RÉSUMÉ

Nous proposons une méthode géométrique simple permettant de reconsidérer sous l'angle d'un environnement variable la modélisation des dynamiques de populations et de peuplements par des systèmes d'équations différentielles. ▲

ABSTRACT

A simple geometrical method is used to reconsider classical differential models of the dynamics of populations in variable environments. ▲

***Mots clés** : fluctuation périodique, effets paradoxaux, équations différentielles, plancton, migration verticale, chémostats.*
Key words : periodic oscillation, paradoxal effects, differential equations, plankton communities, vertical migration, chemostat.

ABRIDGED VERSION

Introduction : we consider a system of differential equations of the form :

$$X'(t) = F(X(t), U) \quad (1)$$

which is supposed to be a model for the dynamics of some ecological system where the parameter U represents environmental parameters of the system. Since the pioneering work of Lotka and Volterra, a large number of papers have been devoted to the case where U is a constant parameter. The main questions where :

– is there an equilibrium, a periodic regime, a chaotic regime ?

– in case of competition or predation, are there extinctions ? Is the system persistent ?

But in many instances, the environment is not constant during the time scale considered, and, by the way, more recent mathematical papers are concerned with system (1) when U is a function of the time. Our approach supports systems (1) and is based on two mathematical phenomena.

– The first phenomenon, the Bang Bang theorem, comes from control theory. In the linear case it is a very classical result and is explained in text books. The technical literature contains extensions to the nonlinear case. Simply described, it says that everything one can achieve using a function $U(t)$ ranging through some set A is also achievable by functions ranging at the extremal points of the convex closure of A.

For instance, if U is a scalar such that $U_1 \leq U \leq U_2$, this theorem says that one can explore the possibilities of the system (1) under fluctuating U, just by commuting at different rates, regularly or not, between the two systems :

$$(1)\quad X'(t) = F(X(t), U_1) \qquad (2)\quad X'(t) = F(X(t), U_2)$$

The intermediate values of U are not essential in the understanding of the behaviour of the system.

The phenomenon comes from the recognition that, in many differential equations, one often, sees in the phase portrait pictures where all trajectories converge very fast to a particular one called the "river" (see *Fig. 1 a, 1 b*).

If we combine these two phenomena, we remark the following. Suppose that for the two values U_1 and U_2 our phase portraits are those depicted in *Figures 2 a* and *2 b*. It is trivial that, if one commutes fast enough from U_1 to U_2, the general direction will be just the opposite of the general direction of the two preceeding rivers as shown in *Figure 2 c*.

This tells us that there may exist systems (at least mathematical models of) such that :

– for two different environments, the long term ecological issue is the same (for instance extinction) ;

Note présentée par Michel Thellier.
Note remise le 9 septembre 1993, acceptée après révision le 10 janvier 1994.

– if the environment swiches at a sufficient rate between two extremes, the long term issue is qualitatively completely different (for instance growth).

We present three exemples.

Exemple 1 : a population is structured in two stages and is modeled by a linear system, for both environments U_1 and U_2, the population disappears *(see Fig. 3a, 3b)*. In a fluctuating environment, the population increases *(see Fig. 3c)*. We developped a mathematical proof that, in an oscillating environment, the population increases in the case of this linear model. It is not difficult to extend this result to some more realistic nonlinear models.

Exemple 2 : a Lotka-Volterra model of competition for two species A and B is considered. For two different environments, the model predicts extinction of A. It predicts extinction of B or coexistence under a fluctuating environment (see *Fig. 4a, 4b, 4c* where a caricature of the model is considered and *5a, 5b, 5c* where a computer simulation of an actual model is shown).

Exemple 3 : the same phenomenon is shown to be possible for competing species in certain chemostat models. We have taken the model of Monod where growth is directly related to the nutrient concentration. The two growth functions are shown in *Figure 6a*. In *Figure 6b*, one sees the issue of competition in a constant environment, while *Figure 6c* shows a permutation in the issue of the competition and *Figure 6d* the coexistence for a different fluctuation rate.

This example is very close to the models previously studied, where similar conclusions were obtained by different methods. Similar conclusions were also found in other papers after computer simulations. Our theory gives a general mathematical framework to deal with these kind of models.

Conclusion : we think that our method, by its simplicity, is a good tool to use to understand dynamic interactions between organisms. We will show in forthcoming papers that results obtained on this basis are robust to modification of the fluctuations of the environment and/or to errors in the model. We believe also that these methods apply also to the modelling of migrating plancton populations (the organism changes its own environment by migration). ▲

Le principe de l'exclusion compétitive (Gause, 1935) et les modèles de croissance dans un chémostat prédisent qu'à l'équilibre une seule de deux espèces en compétition pour une même ressource limitante peut subsister. La constatation que ce principe n'est pas respecté dans de nombreuses situations naturelles motive diverses recherches théoriques et expérimentales depuis plusieurs années. En particulier, il est connu sous le nom de « Paradoxe du Plancton » (Hutchinson, 1961) que plusieurs espèces de plancton coexistent dans la nature sur une même ressource limitante. Deux séries d'articles, Sommer [1-3] et Grover [4-6] montrent, sur la base d'expérimentations et d'arguments théoriques, que les fluctuations temporelles dans l'abondance de la ressource peuvent expliquer la coexistence.

Il est également connu que des espèces de plancton migrent entre la surface et le fond, changeant ainsi périodiquement d'environnement ; plusieurs avantages ont été invoqués pour justifier le coût de cette migration verticale (réduction de la mortalité par prédation, gain énergétique, augmentation du taux de croissance [7-9]).

Plusieurs auteurs (par exemple [8-10, 11, 12]) ont proposé des modèles mathématiques qui tendent à formaliser les théories évoquées plus haut. En particulier, Cushing a montré, sur le modèle de compétition de Lotka-Volterra, comment une prédation périodique peut être responsable du maintien des deux espèces. Toutefois ces articles sont basés sur un traitement mathématique sophistiqué et réservé au cas périodique. Le but de la présente note est de mettre en avant une méthode qualitative extrêmement simple qui permet d'analyser les effets de variations temporelles sur la croissance d'espèces en compétition ou non. Notre approche, qui est basée sur des considérations mathématiques simples issues de la théorie du contrôle [13, 14] et des équations différentielles [15, 16], peut donner des résultats, en particulier lorsque l'environnement est variable de façon non périodique, là où les approches précédentes semblent problématiques, en particulier lorsque l'environnement est variable de façon non périodique.

Un modèle minimal d'environnement variable

Nous considérons un ensemble biologique de deux populations X et Y (deux espèces en compétition, ou deux stades d'une même espèce) dont l'abondance est représentée par deux variables x et y. Dans un environnement constant, dont les caractéristiques peuvent être représentées par un vecteur de paramètres U, nous supposons que l'évolution de l'ensemble que nous étudions peut être représentée par un système différentiel :

$$(1) \qquad \begin{cases} x'(t) = f(x(t), y(t), \mathrm{U}) \\ y'(t) = g(x(t), y(t), \mathrm{U}) \end{cases}$$

Si l'environnement évolue au cours du temps, le paramètre qui le représente devient une fonction dépendant du temps : $\mathrm{U}(t)$ et l'évolution de notre ensemble biologique peut être représentée par :

$$(2) \qquad \begin{cases} x'(t) = f(x(t), y(t), \mathrm{U}(t)) \\ y'(t) = g(x(t), y(t), \mathrm{U}(t)) \end{cases}$$

qui est un système différentiel non autonome, c'est-à-dire dépendant du temps.

Supposons que U_1 et U_2 représentent deux états extrêmes de l'environnement, par exemple l'été et l'hiver, ou le jour et la nuit, ou encore les couches profonde et superficielle de l'océan. C'est un fait connu dans la théorie du contrôle [13, 14] sous le nom de « principe Bang-Bang » que toute évolution qui peut être réalisée sous l'effet d'une variation $\mathrm{U}(t)$ du paramètre environnemental peut l'être en utilisant uniquement les valeurs extrêmes. Faute de la place nécessaire pour donner un énoncé mathématique

précis de ce principe, nous en retiendrons simplement que dans l'exploration des propriétés qualitatives du système (2) ci-dessus, on peut se restreindre, sans perte d'information, uniquement à des fonctions $U(t)$ qui sautent de façon discontinue entre les valeurs extrêmes U_1 et U_2. Cela permet de faire une étude géométrique comparative des deux régimes extrêmes et de mettre en évidence sur les figures l'issue d'une commutation périodique. Ces études géométriques permettent de définir un cadre pour des simulations sur ordinateur.

« Fleuves » des systèmes dynamiques

La représentation, dans un repère ox, oy, des grandeurs $x(t)$ et $y(t)$ solutions d'un système différentiel, pour plusieurs conditions initiales, s'appelle « portrait de phase » du système. Certains systèmes différentiels de dimension 2 produisent des portraits de phase présentant une analogie avec celui qui est présenté *Figure 1 a*. On y observe que toutes les trajectoires, issues de conditions initiales différentes, semblent rejoindre une trajectoire privilégiée comme des « rivières » semblent couler vers un « fleuve » ; pour cette raison, ce type de trajectoires a reçu le nom de « fleuve ». Des études théoriques récentes [16] permettent de prévoir l'existence de tels fleuves et d'analyser leur comportement. Si nous ne retenons d'un système dynamique que ses fleuves et la direction générale des rivières qui s'y jettent, nous obtenons la caricature de la *Figure 1 b*. Une telle caricature peut être obtenue comme le portrait de phase d'une équation différentielle « non standard » [16].

Faire couler les fleuves à l'envers

Prenons un système différentiel produisant un fleuve dans deux conditions de l'environnement U_1 et U_2, comme indiqué sur les *Figures 2 a* et *2 b*. Si l'environnement change rapidement de U_1 à U_2 et réciproquement, la trajectoire du système peut se situer uniquement dans les rivières. La résultante du mouvement sera alors dirigée dans une direction différente de celle de chacun des deux fleuves initiaux *(Fig. 2 c)*. Nous proposons d'exploiter ce fait géométrique de la manière suivante : nous utilisons notre connaissance *a priori* des portraits de phase correspondant à des modèles typiques (croissance, compétition, migration...) et nous cherchons ceux qui présentent des situations de « fleuve » qu''il est possible de faire « couler à l'envers ». Si nous réussissons, nous mettrons ainsi en évidence un comportement qualitatif différent en environnement variable, voire des effets paradoxaux. C'est de cette manière que nous avons obtenu les exemples qui suivent.

Croissance en milieu défavorable

Nous considérons un modèle de croissance linéaire d'une espèce structurée en deux stades, larves et adultes, dont l'abondance est représentée par les nombres x et y.

$$x'(t) = -x(t) + n\,y(t)$$
$$y'(t) = p\,x(t) - m\,y(t)$$

Le choix de l'unité de temps permet de fixer à -1 le coefficient devant x. Les coefficients n et m sont respectivement des taux de natalité et de mortalité, le paramètre p (plus petit que 1) est la proportion des larves qui deviennent adultes. Le calcul des valeurs propres et vecteurs propres permet de prévoir l'allure des trajectoires. Nous avons choisi le jeu de coefficients : ($n=0{,}1$; $p=1$; $m=0{,}2$) pour représenter le système dans les conditions environnementales U_1 et le jeu : ($n=2$; $p=0{,}2$; $m=0{,}5$) pour le représenter dans les conditions U_2.

On peut voir sur les *Figures 3 a* et *3 b* les deux types de trajectoires obtenues. Dans les deux cas, il y a extinction de la population (la non-extinction se traduit par le fait qu'une des deux valeurs propres doit être positive, ce qui équivaut à la condition $np > m$). On peut interpréter l'effet des conditions U_1 en disant qu'elles correspondent à une faible activité biologique : faible natalité, taux de transformation élevé des larves et en revanche, faible mortalité (peu de prédation), alors que les conditions U_2 traduisent une forte activité : natalité élevée, taux de transformation faible et mortalité élevée pour les larves ainsi que pour les adultes. On peut se rendre compte qu'une commutation rapide entre les deux conditions U_1 et U_2 conduira à une croissance de l'espèce. Cela est confirmé par la simulation *3c* pour laquelle 30 commutations ont lieu par unité de temps. Ce modèle présente donc la situation paradoxale de deux environnements qui sont chacun défavorables dans le long terme mais qui, en succession assez rapide (de manière à ne jamais atteindre l'équilibre de l'un ou l'autre), deviennent favorables. Une telle succession peut être le résultat d'un forçage extérieur (cycle jour, nuit, saisons, etc.) ou bien de migrations entre deux lieux également défavorables (migrations verticales du plancton, etc.).

On peut montrer, mathématiquement, qu'à la limite, une commutation « infiniment » rapide entre les deux systèmes revient à considérer le système linéaire dont les coefficients seraient la demi-somme des deux jeux de valeurs utilisées, soit : ($n=1{,}05$; $p=0{,}6$; $m=0{,}35$). On constate que la condition $np > m$ est réalisée et donc que la population est croissante.

Modification de l'issue d'une compétition

Nous supposons que deux espèces X et Y d'abondance x et y sont en compétition. En première approximation, nous supposons que la compétition est convenablement modélisée par des équations de type Lotka-Volterra lorsque l'environnement est stable. Nous choisissons les coefficients des deux situations environnementales extrêmes U_1 et U_2 de telle manière que les dynamiques correspondent aux *Figures 4 a* et *4 b*, ce que nous savons faire par l'étude des isoclines des systèmes :

$$U_1 \begin{cases} x'(t) = 5\,x(t)\,(1 - x(t)/2 - y(t)/2) \\ y'(t) = y(t)\,(1 - x(t)/3 - y(t)/3) \end{cases}$$

$$U_2 \begin{cases} x'(t) = x(t)\,(1 - 2\,x(t) - 2\,y(t)) \\ y'(t) = 5\,y(t)\,(1 - x(t) - y(t)) \end{cases}$$

où l'échange du 5 entre la première et la seconde ligne se traduit par des trajectoires transitoires à tendance horizontale dans le premier dessin, verticale dans le second. Ces deux systèmes conduisent à la disparition de l'espèce d'abondance x au profit de l'autre. Si l'on

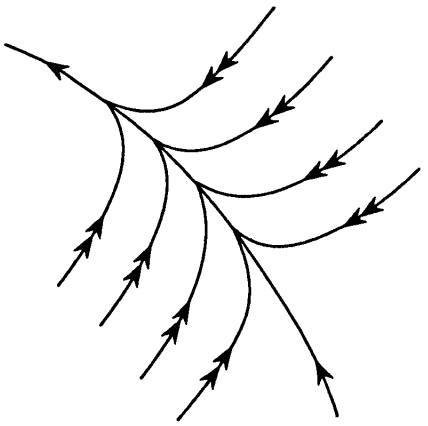

Figure 1 a. *Fleuve.*

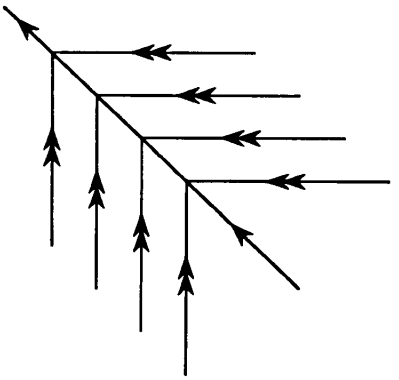

Figure 1 b. *Caricature de fleuve.*

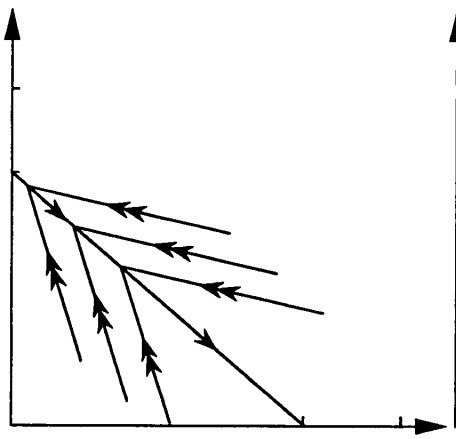

Figure 2 a. *Environnement* U_1.

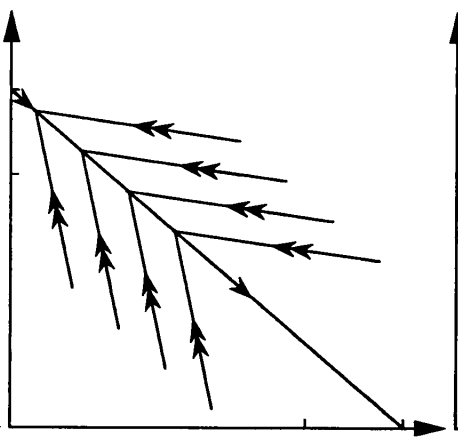

Figure 2 b. *Environnement* U_2.

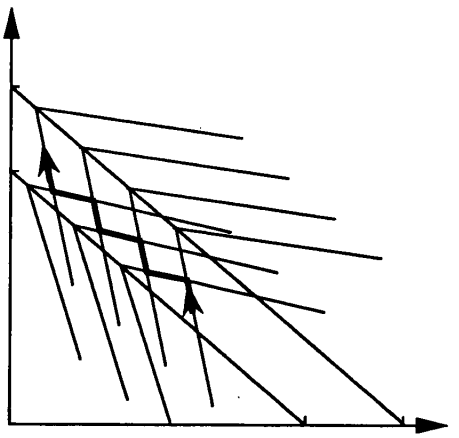

Figure 2 c. *Environnement variable.*

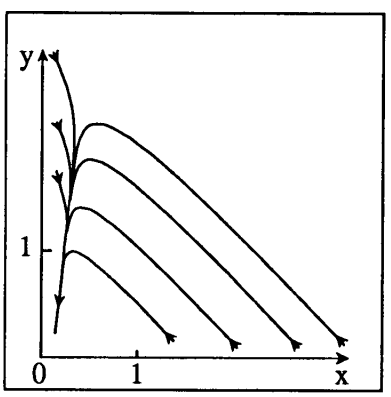

Figure 3 a.

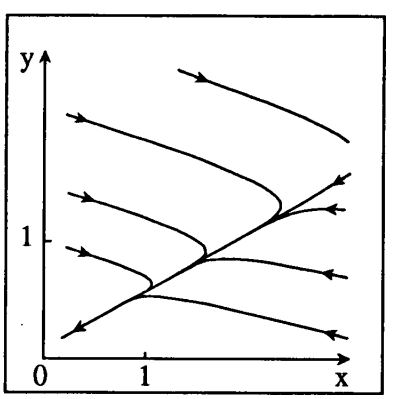

Figure 3 b.

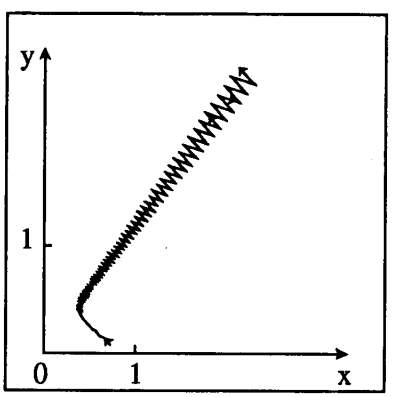

Figure 3 c.

commute rapidement (15 commutations par unité de temps) entre les deux systèmes, la caricature montre *(Fig. 4 c)* que la tendance sera inversée, ce que les simulations effectuées *(Fig. 5 a, 5 b, 5 c)* confirment. Notons qu'en faisant la demi-somme des deux systèmes, on a encore un système de Lotka-Volterra dont l'analyse montre que c'est l'espèce X qui sera vainqueur de la compétition. Donc, comme dans l'exemple précédent, une argumentation purement mathématique (indépendante des simulations) prouve l'effet paradoxal.

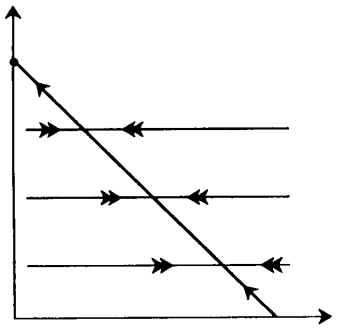

Figure 4 a.

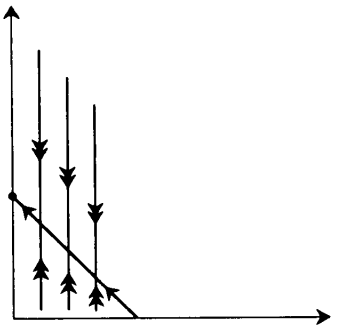

Figure 4 b.

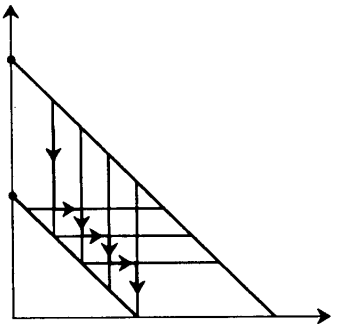

Figure 4 c.

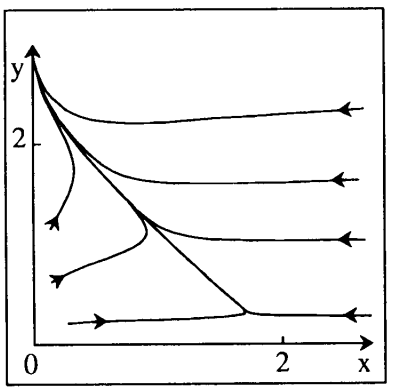

Figure 5 a.

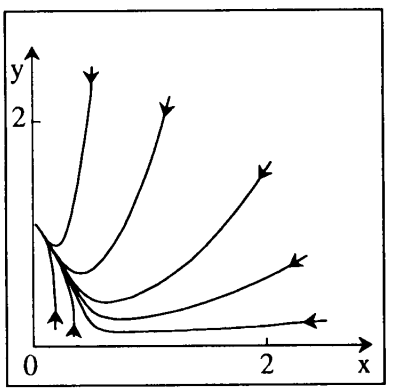

Figure 5 b.

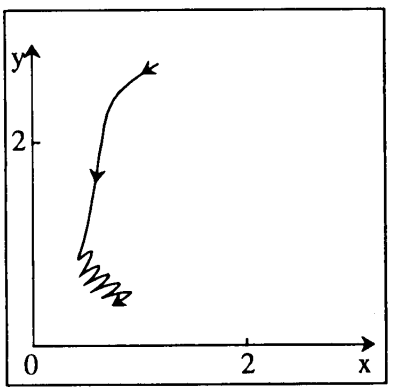

Figure 5 c.

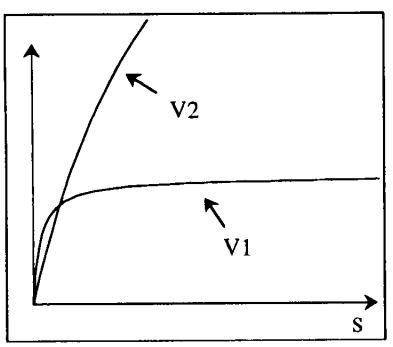

Figure 6 a.

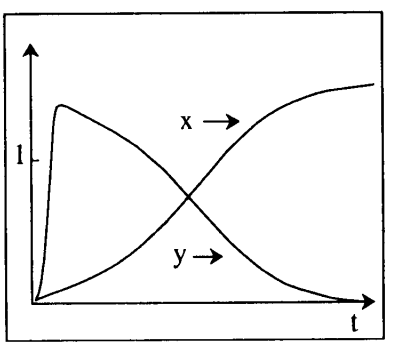

Figure 6 b.

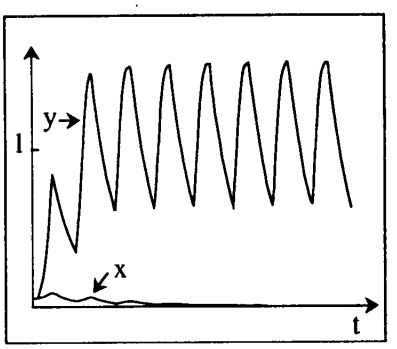

Figure 6 c.

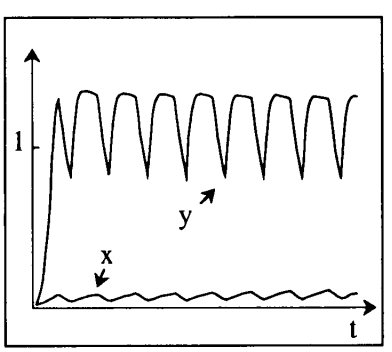

Figure 6 d.

Croissance dans un chémostat

Des conditions en tout point analogues à celles que nous venons de développer nous ont permis de montrer sur des simulations que, si deux espèces X et Y en compétition dans un chémostat sont représentées par un modèle minimal (une variable par espèce et une pour le substrat) dont les vitesses spécifiques de croissance à l'équilibre en fonction du substrat sont données par des courbes du type Monod comme sur la *Figure 6 a*, alors, en environnement fixe, l'espèce X gagne la compétition *(Fig. 6 b)*. Simulons un cycle jour-nuit en supprimant la croissance pendant la nuit. Pour des variations rapides, c'est Y qui remporte la compétition *(Fig. 6 c)*, et pour des variations moins rapides, il peut y avoir coexistence *(Fig. 6 d)*. Nous retrouvons ici un résultat déjà proposé par Stewart et Levin [17]. Cet effet n'est possible que pour des courbes de croissance spécifique qui se recoupent comme indiqué sur la *Figure 6 a*. Pour des espèces dont les courbes de croissance spécifique ne se recoupent pas, ce modèle de compétition en environnement variable prévoit l'extinction d'une espèce, quelle que soit la fréquence du cycle jour-nuit. Toutefois, les modèles pour lesquels la croissance spécifique est directement fonction du substrat représentent mal les transitoires [4, 5, 18] ; c'est pourquoi, il serait souhaitable d'examiner des modèles plus complexes à compartiments supplémentaires.

Conclusion

Nous avons exposé une méthode géométrique simple pour aborder les effets des fluctuations de l'environnement sur des équations différentielles représentant la dynamique de populations ou de peuplements. Cette méthode nous a permis de mettre en évidence des phénomènes paradoxaux qui étaient connus pour les modèles discrets [19], mais que nous n'avons jamais rencontrés dans la littérature dans le cas des modèles continus (à l'exception de [8, 16]) qui nous ont inspirés en partie. Notre méthode nous paraît complémentaire des méthodes classiques de construction de diagrammes de bifurcation par des arguments théoriques [11, 12] ou à l'aide de logiciels spécialisés [10]. En particulier, des simulations numériques, que nous n'avons pas présentées ici faute de place, montrent que les mêmes phénomènes sont observés lorsque les fluctuations ne sont pas strictement périodiques mais aléatoires. Enfin, notre méthode, simple et efficace dans le cas de systèmes de dimension 2, devient problématique au-delà, comme les méthodes classiques. En effet, nous sommes limités, en particulier quand il s'agit de systèmes différentiels non linéaires, par la difficulté de représentation des formes géométriques de dimension élevée.

Ayant montré l'effet qualitatif de l'oscillation entre deux environnements agissant sur le même ensemble biologique, il resterait à examiner l'effet de la fréquence dans le cas d'un environnement strictement périodique, de la persistance de ces effets dans le cas quasi périodique ou aléatoire. Enfin, il sera nécessaire d'étudier la stabilité structurelle, c'est-à-dire la robustesse des phénomènes mis en évidence, à des perturbations supplémentaires du modèle.

En conclusion, nous croyons que la méthode exposée ici ouvre la voie à des recherches intéressantes à la fois en écologie théorique, grâce à la simplicité mathématique de sa mise en œuvre initiale, et peut être en mathématiques, par la mise en évidence de questions nouvelles. ▼

Références

1. Sommer U. 1983. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.* 96: 399-416.

2. Sommer U. 1984. The paradox of the plankton : fluctuations of phosphorous availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnol. Oceanogr.* 29: 633-6.

3. Sommer U. 1985. Comparison between steady and non-steady state competition : experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 30: 335-46.

4. Grover J. P. 1990. Resource competition in a variable environment. Phytoplankton growing according to Monod's model. *Amer. Naturalist* 136: 771-89.

5. Grover J. P. 1991. Resource competition in a variable environment. Phytoplankton growing according to the variable-internal-stores model. *Amer. Naturalist* 138: 811-35.

6. Grover J. P. 1991. Non-steady state dynamics of algal population growth-Experiments with 2 chlorophytes. *J. Phycol.* 27: 70-9.

7. Cushing D. 1951. The vertical migration of planktonic crustacea. *Biol. Rev.* 26: 158-92.

8. Cushing D. 1980. Two species competition in a periodic environment. *J. Math. Biol.* 10: 385-400.

9. Nival P., Malara G., Charra R., Palazzoli I., Nival S. 1974. Étude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15: 231-60.

10. Doveri F., Scheffer M., Rinaldi S., Muratori S., Kuznetsov Y. 1993. Seasonality and chaos in a plankton-fish model. *Theor. Pop. Biol.* 43: 159-83.

11. Rao N. S., Roxin E. 1990. Controlled growth of competiting species. *Siam J. Appl. Math.* 50: 853-64.

12. Smith H. 1981. Competitive coexistence in an oscillating chemostat. *Siam J. Appl. Math.* 40: 498-522.

13. Brunovsky P., Lobry C. 1975. Contrôlabilité Bang-Bang, contrôlabilité différentiable et perturbation des systèmes non linéaires. *Annali Matematica Pura Applicata* 50: 93-119.

14. Lee E. B., Markus L. W. 1967. Foundations of optimal control theory. New York : Wiley Inc.

15. Diener M., Lobry C. 1985. Analyse non standard et représentation du réel. Paris : CNRS et Alger : OPV.

16. Diener F., Diener M. 1989. Fleuves 1-2-3 : mode d'emploi. In : Diener M., Wallet G., eds. *Mathématiques finitaires et analyse non standard,* Université Paris-VII, 109-216.

17. Stewart F.M., Levin B.R. 1973. Partitionning of ressources and the outcome of interspecific competition : a model and some general consideration. *Amer. Naturalist* 107: 171-8.

18. Sciandra A. 1991. Coupling and uncoupling between nitrate uptake and growth rate in Prorocentrum minimum (Dinophyceae) under different frequencies of pulsed nitrate supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 261-9.

19. Tuljapurkar S. 1990. Population dynamics in variable environments. In : Levins S., ed. *Lecture notes in Biomathematics.* New York : Springer Verlag.