

# 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 chémostat<sup>1</sup>, 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.

---

<sup>1</sup>En 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 fausse<sup>2</sup> toute modélisation. En effet, certaines espèces de micro-algues peuvent vivre, par exemple, en présence de certains composés chimiques s'avérant toxiques pour d'autres espèces. De même, certaines espèces sont plus performantes 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*<sup>3</sup>.

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

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

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

---

<sup>2</sup>D'avantage.

<sup>3</sup>Ou 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

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>9</b>
1.1	La distribution de la biomasse . . . . .	10
1.2	Absorption de la lumière . . . . .	11
1.3	Le bilan de carbone . . . . .	12
<b>2</b>	<b>Croissance en monoculture</b>	<b>12</b>
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
<b>3</b>	<b>Compétition en absence de différenciation spatiale</b>	<b>19</b>
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.

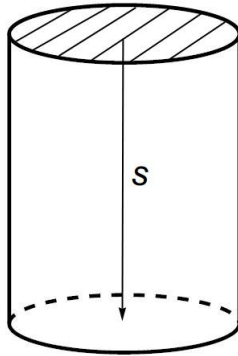


Figure 1: Schéma d'un bioréacteur

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 continue<sup>1</sup> 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:

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

---

<sup>1</sup>Ceci 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  $\kappa$ . 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,  $\kappa$  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 subtilement<sup>2</sup> que le cas de Beer-Lambert correspond bien à un flux de lumière unidirectionnel.

---

<sup>2</sup>L'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 carbone<sup>3</sup> 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:

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

---

<sup>3</sup>Ou 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.

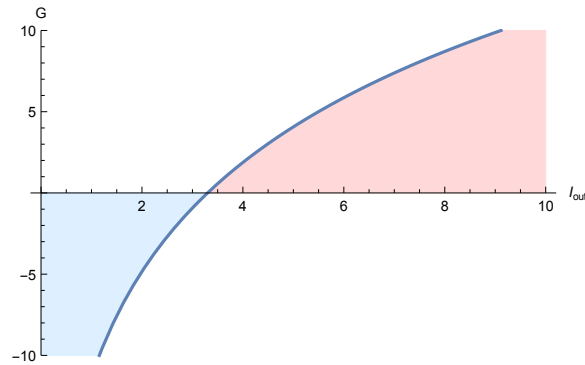


Figure 2: La fonction  $G(I_{out})$  dans le cas de Beer-Lambert.

## 2.2 Équations du système

Nous allons supposer<sup>4</sup> 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  $\psi$  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:

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

---

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



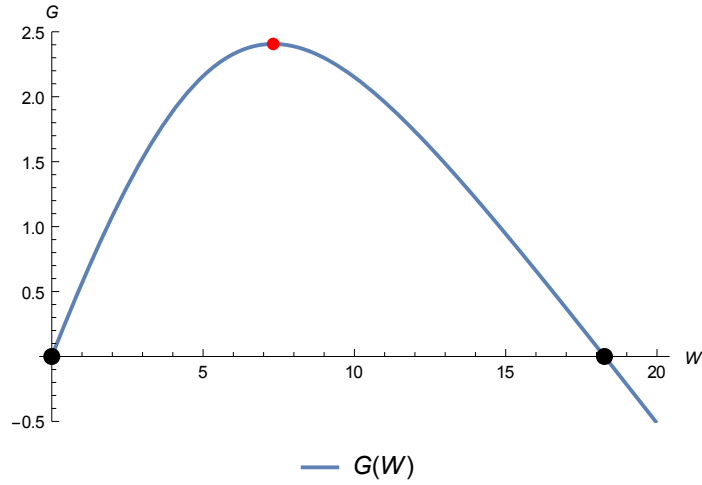


Figure 3: Fonction  $G$ , concave.

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  $\mu_{max}$  (maximum de la fonction de croissance), alors  $G$  est négatif, et puisque  $\dot{W} = G < 0$ , alors l'espèce va vers l'extinction<sup>5</sup>.

Il est facile de remarquer que  $\Phi$  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 production<sup>6</sup>, nous avons:  $\lim_{W \rightarrow \infty} \Phi(W) = -\infty$ . Donc  $\Phi$  est une fonction concave, passant par 0. Ainsi, nous avons établi la:

**Proposition 1.** *La fonction  $\Phi$  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.

<sup>5</sup>  $\lim_{t \rightarrow +\infty} W(t) = 0$

<sup>6</sup> 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 choisis 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

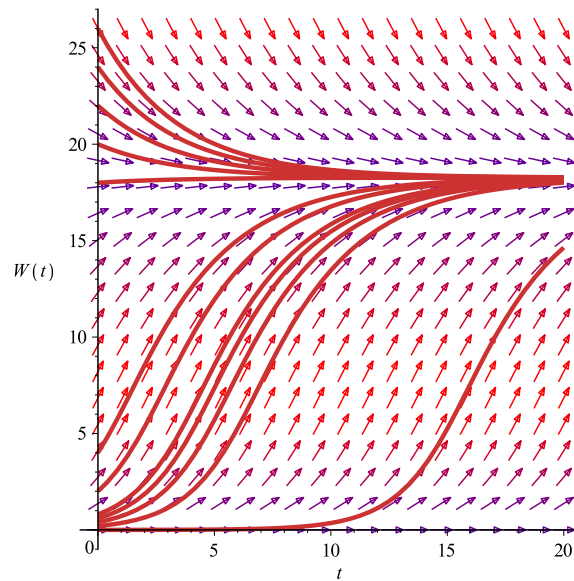


Figure 4: Graphique de  $W(t)$ , lumière constante et champ de vitesses.

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 ce que, étant donnée une condition initiale positive, en temps long, la courbe intégrale tende 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.

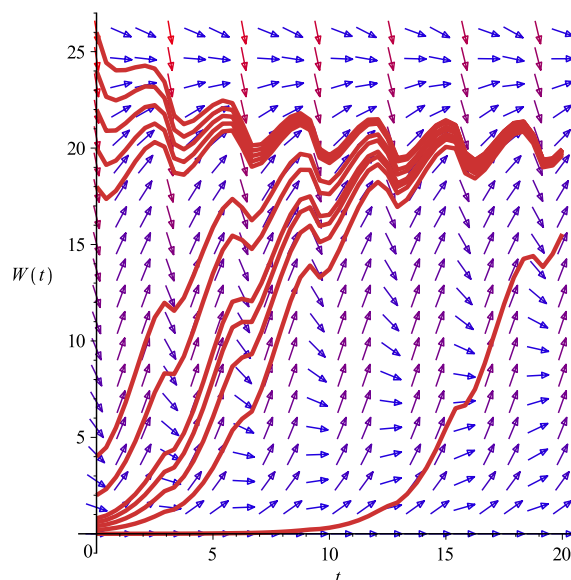


Figure 5: Graphique de  $W(t)$ , lumière périodique et champ de vitesses.

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.

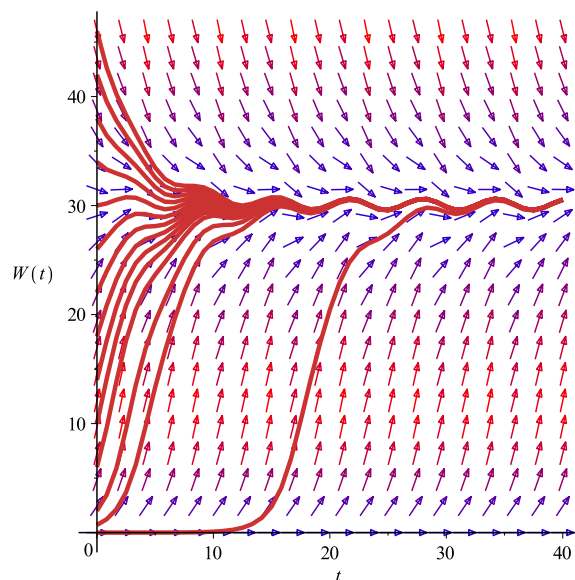


Figure 6: Graphique de  $W(t)$ , lumière périodique oscillant autour du point singulier.

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  $\omega_i$  et  $\omega_j$  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  $I_{out} > I_{out,i}^*$ .*

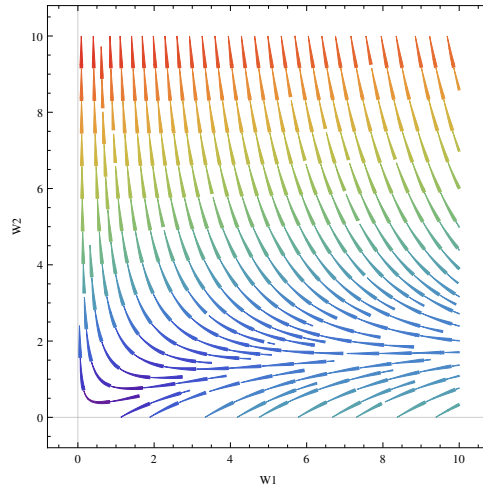


Figure 7: Portrait des phases du système (13)

**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.*