HAL open science

# Modèles Mathématiques pour la compétition et la coexistence des espèces microbiennes dans un chémostat

Radhouane Fekih-Salem

**To cite this version:**

Radhouane Fekih-Salem. Modèles Mathématiques pour la compétition et la coexistence des espèces microbiennes dans un chémostat. Systèmes dynamiques [math.DS]. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2013. Français. NNT : . tel-00940100

**HAL Id: tel-00940100**

**https://theses.hal.science/tel-00940100v1**

Submitted on 31 Jan 2014

**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.

# THÈSE

Pour l'obtention du grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER 2, FRANCE**

ÉCOLE DOCTORALE INFORMATION STRUCTURES SYSTEMES - UMR MISTEA

ET

**L'UNIVERSITÉ DE TUNIS EL MANAR, TUNISIE**

ECOLE NATIONALE D'INGENIEURS DE TUNIS - LAMSIN

DOMAINE DE RECHERCHE : MATHEMATIQUES ET MODILISATION

Présentée par


## Radhouane FEKIH SALEM


# Modèles Mathématiques pour la compétition et la coexistence des espèces microbiennes dans un chémostat

Directeurs de thèse : en France : **M. RAPAPORT Alain, M. SARI Tewfik**

en Tunisie : **Mme ABDELLATIF Nahla, M. GMATI Nabil**

Soutenue le 27 Septembre 2013

Devant la Commission d'Examen

**JURY**

| | | |
|---|---|---|
| M. Patrick DE LEENHEER | Professeur de l'Université de Floride | Rapporteur |
| M. Jean-Luc GOUZÉ | Directeur de Recherche INRIA | Rapporteur |
| M. Terence BAYEN | Maître de Conférences UM2 | Examinateur |
| M. Slimane BEN MILED | Maître de Conférences UTM | Examinateur |

# Remerciements

J'exprime, en premier lieu, ma gratitude à mon directeur de thèse en France M. Tewfik SARI, professeur à l'Université de Haute Alsace et directeur de recherche à l'Irstea, pour sa veille à tout instant sur mes travaux, pour ses conseils avisés, son écoute et ses relectures, qui ont été prépondérants pour la bonne réussite de cette thèse. Son énergie et sa confiance ont été des éléments moteurs pour moi. J'ai pris un grand plaisir à travailler avec lui.

J'adresse mes chaleureux remerciements à mon directeur de thèse en France M. Alain RAPAPORT, directeur de recherche à l'INRA, dont les grandes qualités professionnelles, mais aussi humaines, m'ont aidé à aller au bout de ce travail dans la confiance et la reconnaissance.

J'adresse mes vifs remerciements à ma co-encadrante en Tunisie Mme Nahla ABDELLATIF, Maître Assistante à l'Université de Manouba, pour son aide, sa gentillesse et son soutien tout au long de ces années. Elle n'a jamais cessé de m'encourager, me conseiller, m'instruire et m'orienter afin d'arriver à mon but scientifique et moral.

Un grand merci à M. Nabil GMATI mon directeur de thèse en Tunisie et professeur à l'école nationale d'ingénieurs de Tunis et directeur du LAMSIN, pour m'avoir confié ce travail de recherche et accueilli dans son laboratoire au sein d'une équipe enthousiaste et passionnée.

Grâce à vous, j'ai pu réaliser mes travaux de doctorat dans d'excellentes conditions ! Je vous remercie du fond du coeur.

Ma reconnaissance va également à M. Patrick DE LEENHEER, professeur à l'Université de Floride aux États-Unis et M. Jean-Luc GOUZÉ, directeur de recherche à l'INRIA de Sophia Antipolis, France, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse.

J'associe à ces remerciements M. Térence BAYEN, Maître de Conférences à l'Université de Montpellier 2 et M. Slimane BEN MILED, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Tunis, l'Université de Tunis el Manar, pour avoir accepté d'examiner mon travail.

J'adresse mes sincères remerciements à l'équipe Modemic, UMR MISTEA de Montpellier pour son accueil plus que chaleureux tout au long de ces années. Je remercie M. Fabien CAMPILLO, directeur de recherche à l'INRIA et, je tiens à lui exprimer tous mes sentiments, mon profond respect et mes sincères gratitudes.

Je voudrais remercier M. Claude LOBRY, professeur émérite à l'INRIA de Sophia-Antipolis, France, pour ses précieux conseils lors de nos rencontres et de ses exposés formidables. Je tiens également à adresser de sincères remerciements à M. Jérôme HARMAND, directeur de recherche à l'INRA, pour sa sympathie, ses idées et ses conseils.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide financière et la confiance du programme Averroès, du projet Euromed 3+3 treasure, du projet PHC UTIQUE N° 28687SF, du projet COADVISE et du projet DISCO.

# Table des matières

**Table des figures** **vii**

**Liste des tableaux** **xiii**

**Introduction générale** **1**

**I Introduction à la théorie du chémostat** **5**

1 Introduction . . . . . 5

2 Le Principe d'Exclusion Compétitive . . . . . 8

3 La coexistence . . . . . 10

3.1 La compétition . . . . . 10

3.2 La floculation . . . . . 10

3.3 La densité-dépendance . . . . . 12

4 L'hydrolyse . . . . . 13

5 Conclusion . . . . . 14

**II La compétition inter et intra-spécifique** **15**

1 Introduction . . . . . 15

2 Modèle de compétition inter-spécifique de deux espèces . . . . . 17

2.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 17

2.2 Stabilité locale . . . . . 18

3 Modèle de compétition inter-spécifique et intra-spécifique de deux espèces . . . . . 20

3.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 20

3.2 Stabilité locale . . . . . 22

4 Modèle de compétition intra-spécifique linéaire de deux espèces . . . . . 26

4.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 26

4.2 Comportement asymptotique . . . . . 29
5 Extension du modèle de compétition intra-spécifique linéaire à $n$ espèces . . . . . 32
5.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 32
5.2 Stabilité locale . . . . . 35
6 Simulations numériques . . . . . 37
6.1 Modèle de compétition intra et inter-spécifique . . . . . 37
6.2 Modèle de compétition intra-spécifique . . . . . 40
7 Conclusion . . . . . 43

**III La floculation et la coexistence** **45**
1 Introduction . . . . . 45
2 Dynamiques à deux échelles de temps . . . . . 47
3 Étude du modèle réduit d'une espèce . . . . . 51
3.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 52
3.2 Stabilité des points d'équilibre . . . . . 55
4 Floculation avec plusieurs espèces . . . . . 57
5 Modèle de flocs de deux bactéries isolées . . . . . 60
5.1 Étude du modèle . . . . . 62
5.2 Système "lent-rapide" . . . . . 64
6 Étude du modèle avec des taux de croissance non monotones . . . . . 68
6.1 Étude du modèle avec une espèce . . . . . 69
6.2 Étude du modèle avec deux espèces . . . . . 74
6.3 Simulations numériques . . . . . 80
6.4 Dépendance du taux de croissance des bactéries isolées et des flocs . . . . . 86
7 Étude du modèle de floculation d'une espèce . . . . . 88
7.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 89
7.2 Stabilité des points d'équilibre . . . . . 98
7.3 Dynamique "lent-rapide" . . . . . 105
7.4 Simulations numériques . . . . . 113
8 Conclusion . . . . . 121

**IV Modèles densité-dépendants pour la coexistence** **123**
1 Introduction . . . . . 123
2 Étude du modèle densité-dépendant intra-spécifique de plusieurs espèces . . . . . 124
2.1 Le cas où $\lambda_{0i} < \lambda_{1i}$ . . . . . 124
2.2 Le cas où $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$ . . . . . 127
3 Densité-dépendance intra-spécifique . . . . . 130
3.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 132

3.2 Stabilité locale . . . . . 136
3.3 Stabilité globale . . . . . 136
4 Densité-dépendance intra et inter-spécifique . . . . . 137
4.1 Existence de l'équilibre strictement positif . . . . . 137
4.2 Comportement asymptotique . . . . . 142
4.3 Simulations numériques . . . . . 144
5 Conclusion . . . . . 146

**V Modèle de digestion anaérobie à trois étapes 147**
1 Introduction . . . . . 147
2 Modèle sans compartiment microbien hydrolytique . . . . . 148
3 Sous-modèle avec compartiment microbien hydrolytique . . . . . 149
3.1 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$ . . . . . 151
3.2 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}$ . . . . . 153
3.3 Stabilité locale . . . . . 155
3.4 Sous-modèle avec un taux de croissance $\mu_1$ non monotone . . . . . 156
3.5 Sous-modèle avec un taux de croissance densité-dépendant . . . . . 163
4 Étude du modèle complet à trois étapes . . . . . 170
4.1 Existence des points d'équilibre . . . . . 170
4.2 Stabilité locale . . . . . 172
5 Simulations numériques . . . . . 173
6 Conclusion . . . . . 177

**Conclusion générale et perspectives 179**

**Références bibliographiques 181**

# Table des figures


I.1 Chémostat. . . . . 6
I.2 Taux de croissance de type Monod (a) et de type Haldane (b). . . . . 7
I.3 Isoclines du système réduit (I.2) avec $n = 2$ dans le cas $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$. . . . . 9
I.4 (a) Attachement de deux bactéries isolées. (b) Attachement des bactéries isolées avec un floc. . . . . 11
I.5 (a) Détachement de deux bactéries isolées.(b) Détachement d'un floc. . . . . 11
I.6 Schéma réactionnel de la digestion anaérobie. . . . . 13

II.1 Projection des points d'équilibre $E_0$, $E_1$, $E_2$ et $E^*$ dans le plan $(S, X_2)$ et condition d'existence de l'équilibre strictement positif $E^*$. . . . . 18
II.2 Condition d'existence du point d'équilibre $E_2$. . . . . 21
II.3 Condition d'existence du point d'équilibre $E^*$. . . . . 22
II.4 Stabilité locale de $E_2^*$ et instabilité de $E_1^*$. . . . . 24
II.5 Cas $n = 3$ : Stabilité locale de $E_1, E_2^*, E_2$ et instabilité de $E_1^*, E_3^*, E_0$. . . . . 25
II.6 Caractéristique à l'équilibre : équilibres du système (II.5) selon la valeur de $S_{in}$. . . 29
II.7 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$. En rouge [bleu] la partie de la caractéristique qui correspond aux équilibres LES [resp. instables]. . . . . 34
II.8 Exclusion compétitive de $X_2$ par l'espèce la plus compétitive $X_1$. . . . . 38
II.9 Exclusion compétitive de $X_1$ par l'espèce la moins compétitive $X_2$. . . . . 39
II.10 Bistabilité et coexistence . . . . . 40
II.11 Coexistence des deux espèces et convergence globale vers l'équilibre strictement positif $E^*$. . . . . 41
II.12 Exclusion compétitive de $X_2$ pour plusieurs conditions initiales et convergence globale vers $E_1$. . . . . 41

II.13 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$. Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ GES pour $S_{in} > \bar{\lambda}_n$. . . . . 42
II.14 (a) Coexistence des trois espèces pour $S_{in} > \bar{\lambda}_3$. (b) Exclusion compétitive de la troisième espèce pour $\bar{\lambda}_2 < S_{in} < \bar{\lambda}_3$. (c) Exclusion compétitive de la troisième et la deuxième espèce pour $\lambda_1 < S_{in} < \bar{\lambda}_2$. . . . . 43

III.1 Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < \lambda_1$. Sur la droite, le cas $\lambda_1 < \lambda_0$. . . . . 52
III.2 Isoclines $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$ dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$. Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < S_{in}$ avec un unique point d'intersection. Sur la droite, le cas $\lambda_0 > S_{in}$ avec aucun point d'intersection. . . . . 54
III.3 Isoclines $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$ dans le cas $\lambda_0 > \lambda_1$. Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < S_{in}$ avec au moins un point d'intersection. Sur la droite, le cas $\lambda_0 > S_{in}$ avec aucun point d'intersection. Dans le deuxième cas, il est possible d'avoir deux points d'intersection (voir Fig. III.4). . . . . 54
III.4 Sur la gauche, les fonctions de croissance $f(\cdot)$ et $g(\cdot)$. Sur la droite, les isoclines correspondants $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$. . . . . 55
III.5 Bistabilité avec des fonctions de Monod. . . . . 57
III.6 Graphes des fonctions de croissance $f, g$ et $f_2$. . . . . 61
III.7 Taux de croissance $f$ de type Haldane et $g$ de type Monod dans les deux cas : $\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0$ et $\lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1$. . . . . 68
III.8 Intervalles d'existence de l'équilibre strictement positif. . . . . 69
III.9 Isoclines $x_1 = S_{in} - S$ et $x_1 = H(S)$ dans les deux cas. . . . . 71
III.10 Isoclines $x_1 = S_{in} - S$ et $x_1 = H(S)$ dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$. Sur la gauche $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et sur la droite $S_{in} > S_2^{Crit}$. . . . . 71
III.11 Cas 1 : $\lambda_1 < \mu_0$. Cas 1 - A : $\lambda_2 \in I$. . . . . 75
III.12 Cas 1 - B : $\lambda_2 \in J_b$. . . . . 76
III.13 Cas 2 : $\mu_0 < \lambda_1$. Cas 2 - A : $\lambda_2 \in I$. . . . . 76
III.14 Cas 2 - B : $\lambda_2 \in J_b$. . . . . 76
III.15 Cas A : $S_{in} \in ]\lambda_0, \mu_0[$ et $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}^{\lambda}[$. Cas B : $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}_{11}[$. . . . . 81
III.16 Cas C : $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et $\lambda_2 \in ]\bar{S}_{12}^{\lambda}, \mu_0[$ : changement de comportement asymptotique : $E^*$ est instable à gauche pour $\lambda_2 \simeq 2.045$ et stable à droite pour $\lambda_2 = 2.25$. . 81
III.17 Cas C : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $E^*$ en fonction de $m_2$. . . . . 82
III.18 Cas C : courbes des valeurs asymptotiques de $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$ qui montrent les cycles limites avec une bifurcation de Hopf super-critique et une bifurcation de Bogdanov-Takens. . . . . 83
III.19 Cas C : bifurcation de Hopf super-critique et bifurcation de Bogdanov-Takens : bistabilité, coexistence et cycle limite. . . . . 83

III.20 Cas D : $S_{in} > S_1^{Crit}$ et $\lambda_2 \in I$. Cycle limite avec coexistence. . . . . 84
III.21 Cas D : coexistence et convergence globale vers $E^*$. . . . . 84
III.22 Cas D : double bifurcation de Hopf super-critique : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $E^*$ en fonction de $m_2$. . . . . 85
III.23 Cas D : courbes des valeurs asymptotiques de $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$ qui montrent les cycles limites avec une double bifurcation de Hopf super-critique. . . . 85
III.24 Cas D : double bifurcation de Hopf super-critique avec cycle limite pour divers valeurs de $m_2$. . . . . 86
III.25 Cas 1 : $\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0 < \mu_1$ : $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$. . . . . 87
III.26 Cas 2 : $\lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1 < \mu_1$ : $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$. . . . . 87
III.27 Le cas $\lambda_0 < \min(\lambda_1, S_{in})$ : (a) Existence d'un unique équilibre strictement positif. (b) Existence de trois équilibres strictement positifs. . . . . 93
III.28 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0 < \lambda_b$ : Existence de deux points d'équilibre strictement positifs et bistabilité pour $S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$. . . . . 93
III.29 Le cas $S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$ : Il n'existe aucun points d'équilibre strictement positif (a). Le cas $S_{in} > \min(\lambda_0, \lambda_b)$ : Existence d'un (b) ou trois (c) équilibres strictement positifs. 94
III.30 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Sur la gauche, $U$ est strictement décroissante. Sur la droite, $V_1$ est strictement croissante. . . . . 95
III.31 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Sur la gauche, $U_1$ est strictement décroissante. Sur la droite, $V$ et $V_1$ sont strictement décroissantes. . . . . 96
III.32 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ avec $b = 0$ : Existence d'un ou deux équilibres strictement positifs. . 97
III.33 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et $S_{in} > \lambda_0$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ et convergence globale vers $E^*$. . . . . 113
III.34 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Existence de trois équilibres strictement positifs et bistabilité. . . . 114
III.35 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et $S_{in} < \lambda_b$ : Existence de deux équilibres strictement positifs et bistablité. . . . . 115
III.36 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et $S_{in} > \lambda_b$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ et convergence globale vers $E^*$. . . . . 115
III.37 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Existence de trois équilibres strictement positifs et bistabilité. . . . 116
III.38 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : $E_\varepsilon^*$ converge vers $\bar{E}$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro et vers $E_1$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Double bifurcation nœud-col et converge vers $E_2$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. . . . . 117
III.39 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Double bifurcation nœud-col. Convergence de $E_\varepsilon^*$ vers $E_1$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini et convergence de $E_\varepsilon^{***}$ vers $\bar{E}$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro. . . . . 118
III.40 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Existence de trois équilibres strictement positifs du modèle densité-dépendant. . . . . 118
III.41 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : convergence vers $E_1$ pour $\varepsilon$ assez grand. Convergence vers $E_0$ si $\lambda_0 < S_{in} < \lambda_1$ (a) ou vers $E_2$ si $S_{in} > \lambda_1$ (b) pour $\varepsilon$ assez petit. . . . . 119

III.42 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$ pour $\varepsilon$ assez petit. $E_\varepsilon^{**}$ converge vers $E_0$ (a), $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$ (b) et vers $E^* = (\lambda_b, u^*, v^*)$ (c) lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. . . . 119
III.43 Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : pour $\varepsilon$ assez petit, $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$. Pour $\varepsilon$ assez grand, si $\lambda_0 < S_{in} < \bar{S}_{in}$, alors $E_\varepsilon^*$ converge vers $E^*$ (a) et si $\bar{S}_{in} > \bar{S}_{in}$, alors $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$ (b). . . . . 120
III.44 Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : pour $\varepsilon$ assez grand, $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$. Pour $\varepsilon$ assez petit, $E_\varepsilon^{**}$ converge vers $E_0$ (a) et $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$ (b). . . . . 121

IV.1 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$ : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif. . . . . 126
IV.2 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif avec $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$, pour $i = 1, 2$. . . . . 128
IV.3 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Existence d'un nombre impair d'équilibres strictement positifs dans le cas $H(\bar{\lambda}_1) < 0$. . . . . 129
IV.4 Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Existence d'un nombre pair d'équilibres strictement positifs dans le cas $H(\bar{\lambda}_1) > 0$. . . . . 129
IV.5 Caractéristique à l'équilibre de (IV.10) : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif sous l'hypothèse **H12**. . . . . 131
IV.6 Condition d'existence et d'unicité de l'équilibre de coexistence : (a) $S_{in} - \lambda_1 > \tilde{x}_2$ et $S_{in} - \lambda_2 > \tilde{x}_1$, (b) $\mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) < D$ et $\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) < D$. . . . . 134
IV.7 Condition d'existence de l'équilibre $E^*$ non satisfaite : (a) $S_{in} - \lambda_1 < \tilde{x}_2$, (b) $\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) > D$. . . . . 135
IV.8 Caractéristique à l'équilibre de (IV.10) : Condition d'existence de l'équilibre $E^*$ : $\lambda_2 < \tilde{S}_1$. . . . . 135
IV.9 Existence des deux valeurs critiques dans le premier cas : $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$ et $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$. . . . . 140
IV.10 Les isoclines de (IV.16) selon le paramètre $\alpha$. . . . . 141
IV.11 Isoclines dans le cas $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$ : (a) $\alpha < 1$ , (b) $\alpha = 1$, (c) $\alpha > 1$. . . . . 142
IV.12 Isoclines du système (IV.16) et stabilité globale de $E^*$ pour $\alpha = 0.2$ . . . . . 145
IV.13 Isoclines du système (IV.16) et stabilité globale de $E_1$ pour $\alpha = 0.6$ . . . . . 145
IV.14 Isoclines du système (IV.16) et bistabilité pour $\alpha = 8$ . . . . . 145

V.1 Existence des points d'équilibre selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $S_{1in} > \lambda_1$. (b) $S_{1in} = \lambda_1$. (c) $S_{1in} < \lambda_1$. . . . . 152
V.2 Existence des points d'équilibre selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_1 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_1$. (c) $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$. . . . . 153
V.3 (d) $S_{1in} = \bar{S}_{1in}$. (e) $0 < S_{1in} < \max(0, \bar{S}_{1in})$. . . . . 154
V.4 Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $\lambda_1 < S_{1in} < \lambda_2$. (c) $S_{1in} < \lambda_1$. . . . . 157

V.5 Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_2$. (c) $\bar{S}^2_{1in} < S_{1in} < \lambda_2$. . . . . 158
V.6 (d) $S_{1in} = \bar{S}^2_{1in}$. (e) $\lambda_1 < S_{1in} < \bar{S}^2_{1in}$. (f) $S_{1in} = \lambda_1$. . . . . 158
V.7 (g) $\bar{S}^1_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$. (h) $S_{1in} = \bar{S}^1_{1in}$. (i) $S_{1in} < \bar{S}^1_{1in}$. . . . . 158
V.8 Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_2$. (c) $\lambda_1 < S_{1in} < \lambda_2$. . . . . 160
V.9 (d) $S_{1in} = \lambda_1$. (e) $\bar{S}^2_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$. (f) $S_{1in} = \bar{S}^2_{1in}$. . . . . 160
V.10 (g) $\bar{S}^1_{1in} < S_{1in} < \bar{S}^2_{1in}$. (h) $S_{1in} = \bar{S}^1_{1in}$. (i) $S_{1in} < \bar{S}^1_{1in}$. . . . . 160
V.11 Bifurcation de Hopf sous-critique : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $F_2^{**}$ en fonction de $S_{1in}$. . . . . 163
V.12 Convergence globale vers $F_1^*$ pour $S_{1in} = 0.8$. Bistabilité : Convergence soit vers $F_1^*$ soit vers $F_2^{**}$ pour $S_{1in} = 0.95$. . . . . 163
V.13 Isoclines $X_1 = F(X_0)$ et $X_1 = \delta(X_0)$ pour $S_{1in} > \lambda_1$. . . . . 165
V.14 Isoclines $X_1 = F(X_0)$ et $X_1 = \delta(X_0)$ pour $S_{1in} < \lambda_1$. . . . . 165
V.15 Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$ avec un taux de croissance de type Contois. . . . . 169
V.16 Le cas $0 < \bar{S}_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$ : Existence de deux équilibres strictement positifs et bistabilité. . . . . 174
V.17 Bistabilité en dimension trois. . . . . 175
V.18 Le cas $S_{1in} > \lambda_1$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $F^*$ GES. . . . 175
V.19 Le modèle à trois étapes (V.12) présente une quadri-stabilité. . . . . 176

# Liste des tableaux


I.1 Étapes réactionnelles de la digestion anaérobie. . . . . 14

II.1 Équilibres et leur nature dans le cas générique. . . . . 26

III.1 Intervalles d'existence de l'équilibre strictement positif selon le cas. . . . . 70
III.2 Approximations du système lent-rapide pour $\varepsilon$ assez petit ou assez grand. . . . . 112

IV.1 Équilibres et leur nature. . . . . 144

V.1 Équilibres et leur nature dans le cas $S_{1in} > \lambda_1$. . . . . 173
V.2 Équilibres et leur nature dans le cas $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$. . . . . 174

# Glossaire des notations

| | |
|---|---|
| $y_i$ | Coefficient de rendement |
| $k_i$ | Coefficient de rendement associés aux réactions biologiques |
| $x$ | Concentration de la biomasse |
| $x_i$ | Concentration de l'espèce $i$ |
| $S_2$ | Concentration des acides gras volatiles |
| $v$ | Concentration des bactéries en flocs |
| $u$ | Concentration des bactéries isolées |
| $X_2$ | Concentration des bactéries méthanogènes |
| $X_1$ | Concentration du consortium bactérien |
| $S$ | Concentration du substrat |
| $S_{in}$ | Concentration du substrat à l'entrée du chémostat |
| $S_1$ | Concentration du substrat facilement biodégradable |
| $S_{jin}$ | Concentration du substrat $j$ à l'entrée du chémostat |
| $X_{0in}$ | Concentration du substrat lentement biodégradable à l'entrée du chémostat |
| $X_0$ | Concentration du substrat lentement biodégradable |
| $K_S$ | Constante de Michaelis-Menten (ou de demi-saturation) |
| $K_I$ | Constante d'inhibition |
| $F_{in}$ | Débit d'entrée |
| $F_{out}$ | Débit de sortie |
| $CO_2$ | Dioxyde de carbone |

| | |
|---|---|
| GES | Globalement Exponentiellement Stable |
| GAS | Globalement Asymptotiquement Stable |
| LES | Localement Exponentiellement Stable |
| $CH_4$ | Méthane |
| $AM2$ | Modèle Acidogénèse, Méthanogénèse 2 étapes |
| $n$ | Nombre d'espèces |
| PEC | Principe d'Exclusion Compétitive |
| $Z$ | Quantité totale de matière dans le chémostat |
| $a$ | Taux d'attachement |
| $\mu_0$ | Taux de consommation de $X_0$ par $X_1$ |
| $f_i(S)$ | Taux de croissance de l'espèce $i$ |
| $\mu_i(S, x)$ | Taux de croissance densité-dépendant de l'espèce $i$ |
| $g(S)$ | Taux de croissance des bactéries en flocs |
| $f(S)$ | Taux de croissance des bactéries isolées |
| $m$ | Taux de croissance maximal |
| $\mu_i$ | Taux de croissance spécifique de $X_i$ sur $S_i$, $i = 1, 2$ |
| $b$ | Taux de détachement |
| $D$ | Taux de dilution |
| $d_i(x)$ | Taux de prélèvement de l'espèce $i$ |
| $D_1$ | Taux de prélèvement des bactéries en flocs |
| $D_0$ | Taux de prélèvement des bactéries isolées |
| $q_{ij}(X_j)$ | Terme de compétition inter-spécifique, $i \neq j$ |
| $q_{ii}(X_i)$ | Terme de compétition intra-spécifique |
| $\lambda$ | Seuil de rentabilité |
| $r_i$ | Vitesse de réaction |
| $V$ | Volume du bioréacteur |

# Introduction générale

Le traitement des eaux usées est un défi majeur dans une politique de gestion durable de l'environnement, qui constitue le premier enjeu de santé publique. La consommation du produit de ces eaux risque de provoquer des maladies comme le choléra, la diarrhée, la dysenterie, les infections oculaires, la gale... Trois millions d'africains en meurent chaque année. L'UNICEF indique qu'il y a environ deux milliards de cas de diarrhée chaque année dans le monde dont plus que 2 000 enfants de moins de cinq ans meurent chaque jour de diarrhées, liées à l'absence de traitement des eaux et au manque d'hygiène induit.

L'activité humaine entraîne un rejet dans les milieux récepteurs de quantités très importantes d'éléments chimiques, comme les phosphates et les nitrates... En outre, les ressources en eau diminuent de plus en plus face à une augmentation de la population mondiale. Ce qui mène la plupart des pays du monde, à mettre en place des stations d'épuration dans le cadre de la politique publique de préservation des milieux récepteurs, ainsi que la réutilisation des eaux traitées dans l'industrie et en agriculture.

Les contraintes économiques du traitement des eaux usées ont amené à la dépollution par voie biologique, qui consiste à transformer des matières nuisibles présentes dans les déchets, qui sont sous forme organique (carbone, azote et phosphore), à l'aide de micro-organismes (ou biomasse).

La recherche de modèles appropriés pour décrire et expliquer les phénomènes entrant en jeu et, destinés à être utilisés dans les problèmes de contrôle de procédés, est aujourd'hui une priorité importante dans la recherche. Ces modèles sont aussi utilisés pour optimiser les processus de traitement et résoudre des problèmes importants tels que le développement d'énergie renouvelable à partir des eaux usées et des déchets. Un procédé de traitement agit donc comme un concentrateur de la pollution qu'il faut contrôler et optimiser, à partir de modèles mathématiques appropriés.

L'un des modèles les plus connus dans la littérature est le modèle mathématique de compétition de $n$ espèces sur un seul nutriment dans un chémostat [61], où on démontre, génériquement, qu'une seule espèce persiste. En outre, le *Principe d'Exclusion Compétitive* (PEC) [26, 30, 31], affirme qu'une

seule espèce peut survivre à la compétition. Cependant, ce principe contredit la grande biodiversité qu'on trouve dans la nature ainsi que dans les bioréacteurs.

Le but du travail de la thèse est de modéliser des mécanismes de coexistence des espèces microbiennes en compétition pour une seule ressource et, de faire l'analyse mathématique des modèles développés, afin de comprendre la persistance stable des espèces. L'étude de ces modèles nous a permis de mieux comprendre la biodiversité des espèces microbiennes dans un chémostat. Le mémoire est structuré comme suit :

Dans le chapitre I, nous introduisons le modèle mathématique de $n$ espèces en compétition sur une seule ressource dans un chémostat. Le PEC y est rappelé et un état de l'art des travaux réalisés sur le modèle classique du chémostat est établi. Nous présentons, de même, des extensions de ce modèle à des modèles qui prennent en compte les divers mécanismes de coexistence. Enfin, nous présentons la digestion anaérobie à trois étapes avec dégradation enzymatique du substrat qui peut être sous forme particulaire.

Dans le chapitre II, nous considérons un modèle mathématique où deux espèces microbiennes sont en compétition pour une seule ressource dans un chémostat. Dans un premier temps, nous prenons en considération les interactions inter-spécifiques entre les deux populations de micro-organismes. Puis, nous généralisons notre étude à un modèle faisant intervenir à la fois des termes de compétition inter-spécifique et intra-spécifique entre les individus eux-mêmes. Dans ces modèles, les fonctions de croissance considérées sont strictement monotones et les taux de dilution sont distincts. Nous déterminons les points d'équilibre, ainsi que leur stabilité locale. Nous montrons l'existence d'un ou de plusieurs équilibres strictement positifs, où les deux espèces coexistent et ils sont Localement Exponentiellement Stables (LES). Selon la condition initiale, on observe soit l'exclusion compétitive d'une des deux espèces, soit la coexistence des deux espèces. Ensuite, nous étudions l'existence et la stabilité locale de tous les points d'équilibre d'un modèle de compétition intra-spécifique linéaire avec deux espèces qu'on généralisera à $n$ espèces. Nous utilisons la méthode de la caractéristique à l'équilibre [44, 45], pour trouver ces points d'équilibre du système. Si la concentration du substrat à l'entrée du chémostat est assez grande, nous montrons l'existence d'un unique équilibre de coexistence qui est LES, alors que tous les autres équilibres sont instables.

La floculation, comme mécanisme de coexistence des espèces microbiennes, fera l'objet du chapitre III. Nous présentons notre modèle général d'un bio-procédé avec trois compartiments composés par les densités du substrat, la biomasse planctonique et la biomasse attachée respectivement. Chaque compartiment de biomasse est caractérisé par ses propres taux de croissance spécifique et taux de prélèvement, ce qui généralise les modèles de biofilms (sans taux de dilution pour les bactéries attachées) ou les modèles de flocs parfaits (sans taux de croissance pour les individus agrégés). Nous analysons une classe de tels modèles avec les biomasses planctoniques et structurées, selon l'hypothèse que les

processus d'attachement et de détachement sont plus rapides par rapport à l'échelle biologique. Nous montrons que le modèle se réduit à un modèle densité-dépendant, dans lequel les fonctions de croissance et le taux de prélèvement dépendent de la densité de l'espèce. Nous étudions ce modèle réduit avec une seule espèce et nous analysons l'extension avec plusieurs espèces dans le chapitre IV.

Ensuite, nous intéressons au modèle de floculation de deux bactéries libres avec des taux de croissance monotones. Nous considérons que les flocs consomment moins de substrat que les bactéries isolées, car ces flocs ont un moins bon accès au substrat, étant donné que cet accès au substrat est proportionnel à leur surface extérieure. Ce mécanisme permet à l'espèce la plus compétitive d'inhiber sa propre croissance pour pouvoir coexister avec l'espèce la moins compétitive. Nous démontrons l'existence d'un unique équilibre de coexistence qui est LES.

L'étude du modèle où le taux de croissance des bactéries isolées est non monotone, avec une seule espèce, prouve l'existence d'au plus deux équilibres strictement positifs. Nous démontrons soit la convergence globale vers l'équilibre strictement positif ou l'équilibre de lessivage, soit la bistabilité avec deux bassins d'attraction, un vers l'équilibre strictement positif et l'autre vers l'équilibre de lessivage. L'analyse mathématique du même modèle avec deux espèces montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif qui peut être LES, alors que tous les autres points d'équilibre sont instables. Les simulations numériques illustrent la coexistence pour toute condition initiale strictement positive. Ensuite, nous étudions les bifurcations suivant la concentration à l'entrée du chémostat et le taux de croissance maximal de la deuxième espèce. Les simulations numériques montre l'existence d'un cycle limite par une bifurcation de Hopf super-critique et une bifurcation de Bogdanov-Takens, [39], avec convergence soit vers un équilibre de coexistence, soit vers un cycle limite.

Finalement, nous analysons notre modèle de floculation, où une bactérie isolée peut s'agréger avec une autre, ou un floc, pour former un nouveau floc. Nous montrons que ce modèle avec une seule espèce et des taux de croissance des bactéries isolées et des flocs monotones, peut présenter la bistabilité. L'étude de ce modèle montre aussi l'existence de trois équilibres strictement positifs avec bistabilité et, selon la condition initiale considérée, la biomasse libre et/ou attachée est favorisée. Nous étudions également ce modèle dans les cas limites où le taux d'attachement et/ou de détachement est nul. Nous montrons que les équilibres strictement positifs convergent vers les équilibres des systèmes limites correspondants, lorsque le taux d'attachement et/ou de détachement est assez petit ou assez grand.

Dans le chapitre IV, nous étudions tout d'abord le modèle densité-dépendant intra-spécifique avec $n$ espèces et des taux de prélèvement qui dépendent de la concentration de chaque espèce. Ce modèle est déduit du modèle de floculation, considéré dans le chapitre III, avec des taux de prélèvement distincts. En utilisant la technique de la caractéristique à l'équilibre, nous déterminons la condition d'existence de l'équilibre de coexistence et nous étudions son comportement asymptotique local.

Ensuite, nous analysons le modèle densité-dépendant intra-spécifique avec deux espèces et les mêmes taux de dilution par la méthode des isoclines pour l'appliquer dans l'étude du modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique. Nous déterminons la condition d'existence de l'unique équilibre

de coexistence et nous prouvons qu'il est Globalement Exponentiellement Stable (GES) pour toute condition initiale strictement positive.

Enfin, nous considérons les compétitions inter-spécifiques entre les deux espèces pour voir leurs effets sur la coexistence. Nous démontrons la persistance stable des deux espèces pour des termes de compétition inter-spécifique assez faibles et, pour des termes de compétition inter-spécifique assez grands, nous prouvons que le système présente la bistabilité et que selon la condition initiale, il y a exclusion compétitive d'une des deux espèces.

Dans le chapitre V, nous nous intéressons à l'analyse mathématique d'un modèle de dégradation enzymatique dans un chémostat d'un substrat, qui peut se trouver sous forme solide, [60]. L'étude du modèle à trois étapes est déduite à partir de celle d'un sous-modèle de plus faible dimension, puisque certaines variables peuvent être découplées des autres. Nous étudions l'existence et la stabilité des points d'équilibre du sous-modèle pour des taux de croissance monotones et des taux de dilution distincts. Nous montrons que le sous-modèle étudié peut présenter une bistabilité pour des taux de croissance monotones. Dans le cas où le taux de croissance de la première espèce est non monotone, nous démontrons que, selon la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, le sous-modèle admet au plus quatre équilibres strictement positifs. En outre, pour toute condition initiale strictement positive, la solution converge vers un des équilibres strictement positifs et, l'équilibre de lessivage est instable. Nous généralisons notre étude au cas où le taux de consommation du substrat lentement biodégradable par la première espèce est de densité-dépendance, si on considère qu'on travaille dans un environnement non homogène, [42]. Selon la concentration du substrat à l'entrée du chémostat, nous montrons que le sous-modèle présente soit la bistabilité, soit la stabilité globale de l'équilibre strictement positif ou de l'équilibre de lessivage.
Enfin, nous donnons une étude complète du modèle à trois étapes dans le cas où les taux de croissance sont monotones. Nous montrons l'existence d'au plus neuf points d'équilibre positifs dont quatre sont strictement positifs et l'un d'eux est LES. Ce modèle à trois étapes présente un comportement très riche avec soit bistabilité, tri-stabilité ou quadri-stabilité. De ce fait, selon la condition initiale considérée, il y a lessivage de deux ou d'une des espèces ou, pas de lessivage de ces derniers. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

En dernier lieu, nous présentons une conclusion générale sur les résultats obtenus ainsi que des perspectives et des extensions possibles de travail.

# Chapitre I

# Introduction à la théorie du chémostat

## 1 Introduction

Le chémostat est un appareil de laboratoire qui permet la culture et l'étude des espèces de micro-organismes ou de cellules végétales. La première introduction du chémostat date de 1950 par leur inventeurs Novick et Szilard [48] et Monod [47]. Nous trouvons dans la littérature plusieurs travaux relatifs au chémostat dans des revues de mathématiques et biologiques ainsi que dans des revues de génie chimique.

Dans un chémostat, les nutriments nécessaires à la croissance cellulaire alimentent en continu le récipient de culture par une pompe reliée au réservoir. Les micro-organismes à l'intérieur du chémostat croissent continuellement sur ces nutriments. Les nutriments résiduels et les micro-organismes sont retirés du chémostat à la même vitesse ce qui permet le maintien de la culture, dans le fermenteur, à un volume constant. Les chémostats de laboratoire contiennent généralement de 0.5 à 10 litres de culture, en revanche les cultures du chémostat industriel peuvent impliquer des volumes allant jusqu'à 1300 $m^3$ pour la production continue de la biomasse microbienne. Le chémostat est également utilisé comme un modèle de processus de traitement des eaux usées. En fait, il peut être utilisé pour cultiver des micro-organismes sur les éléments nutritifs très toxiques dans le but de réduire leurs concentrations. Le chémostat est d'une grande utilité dans des domaines tels que la physiologie, l'écologie et la génétique des micro-organismes. Dans sa forme commerciale, il joue un rôle important dans certains procédés de fermentation, en particulier dans la production commerciale de produits par des organismes génétiquement modifiés (par exemple, dans la production d'insuline). Trois modes de fonctionnement sont possibles dans un bioréacteur :

1. En discontinu ou "batch" en anglais : L'entrée et la sortie sont nulles. Les micro-organismes ont une croissance exponentielle.
2. En semi-continu ou "fed batch" en anglais : Seule la sortie est nulle. C'est le mode de fonctionnement qu'on préfère lorsque l'objectif est le contrôle de la population.
3. En continu : Le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée. Le volume est donc constant dans le réservoir.

Dans le cas du chémostat, c'est le troisième type de fonctionnement (en continu) qui est privilégié. Nous pouvons schématiser un chémostat de la façon suivante :

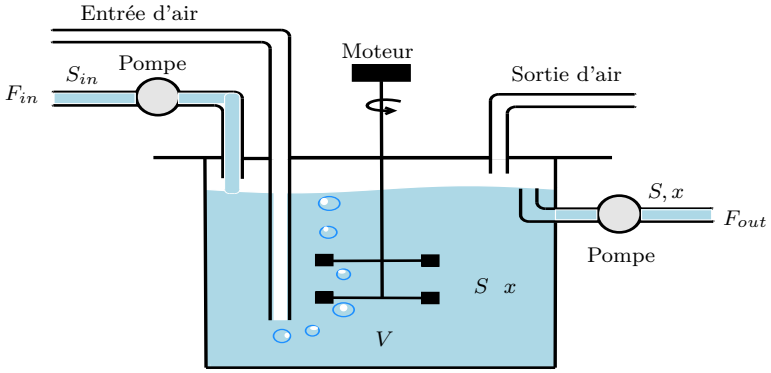


**Fig. I.1** – Chémostat.

$S(t)$ et $x(t)$ désignent les concentrations, à l'instant $t$, du substrat (nutriment) et de la biomasse qui sont mesurées en grammes par litre $(g/l)$ ; $S_{in}$ est la concentration du substrat à l'entrée du chémostat ; $V$ est le volume du bioréacteur mesuré en litre $(l)$ ; $F_{in}$ et $F_{out}$ représentent, respectivement, les débits d'entrée et de sortie mesurés en litre par heure $(l/h)$. Le taux de dilution est défini comme le débit de l'écoulement de fluide $F_{in}$ sur le volume de culture dans le bioréacteur $V$. Il s'exprime en $1/h$

$$D = \frac{F_{in}}{V}.$$

Notons que $1/D$ est le temps de séjour hydraulique qui définit le temps moyen mis par une molécule d'eau pour entrer et sortir du chémostat. Pour atteindre un état d'équilibre, d'autres paramètres autres que le taux de dilution et le volume de la culture doivent être maintenus constants (par exemple, la température et le pH). En utilisant la loi de Antoine Lavoisier : « Rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme » et en établissant le bilan de masse entre les instants $t$ et $t + dt$, nous obtenons le système

$$\begin{array}{rcrcrcrcl} VS|_{t+dt} & - & VS|_t & = & F_{in}S_{in}dt & - & F_{out}Sdt & - & \frac{1}{y}c(S,x)Vdt \\ Vx|_{t+dt} & - & Vx|_t & = & & - & F_{out}xdt & + & c(S,x)Vdt \\ V|_{t+dt} & - & V|_t & = & F_{in}dt & - & F_{out}dt, & & \end{array}$$

où $y$ est un coefficient de rendement et $c(S, x)$ représente le taux de croissance de l'espèce $x$. Comme, dans un chémostat, $F_{in} = F_{out}$ alors en divisant la troisième équation par $dt$ et les deux premières équations par $Vdt$, nous déduisons que

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{S} & = & D(S_{in} - S) - \frac{1}{y}c(S,x) \\ \dot{x} & = & c(S,x) - Dx \\ \dot{V} & = & 0. \end{array} \right.$$

Ainsi, le volume $V$ est constant. Plusieurs cinétiques dépendent de la concentration du nutriment et des paramètres environnementals comme le PH, la température, la pression... Cependant, la concentration du substrat joue un rôle dominant par rapport aux autres facteurs agissant sur la croissance. En faisant l'hypothèse,

**H0 :** Le taux de croissance spécifique $c(S, x)$ est linéaire en $x$,

c'est-à-dire tous les individus d'une même espèce ont un accès uniforme au substrat, nous pouvons écrire $c(S, x) = f(S)x$ où $f(S)$ est le taux de croissance de la biomasse qui ne dépend que de la concentration du substrat. Nous citons l'exemple d'un taux de croissance linéaire en $S$

$$f(S) = \alpha S$$

avec $\alpha$ un réel strictement positif. Plusieurs autres cinétiques sont utilisées dans la littérature et considèrent que la biomasse admet un taux de croissance maximal comme plusieurs êtres vivants, par exemple

- Loi de Monod :

$$f(S) = \frac{mS}{K_S + S}$$

  avec $m$ le taux de croissance maximal et $K_S$ est la constante de Michaelis-Menten (ou de demi-saturation). Cette loi permet de rendre compte des phénomènes de saturation et limitation (voir Fig. I.2 (a)).
- Loi de Haldane :

$$f(S) = \frac{mS}{K_S + S + S^2/K_I}$$

  avec $K_I$ est la constante d'inhibition (voir Fig. I.2 (b)). Cette loi permet de rendre compte des phénomènes de saturation et inhibition. Elle est utilisée lorsque certains composés peuvent inhiber une réaction si leur concentration est trop élevée.

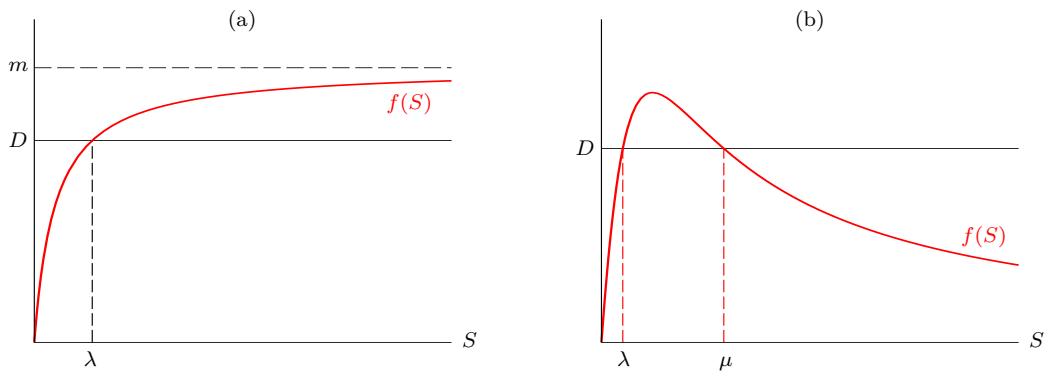


**Fig. I.2** – Taux de croissance de type Monod (a) et de type Haldane (b).

Si $f$ est de type Monod et l'équation $f(S) = D$ admet une solution, alors nous notons cette solution

par $\lambda$. C'est le seuil de rentabilité ou "break-even concentration" en anglais. Si $f$ est de type Haldane et l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions, alors nous notons ces solutions par $\lambda$ et $\mu$ où $\lambda < \mu$. (voir Fig. I.2).

## 2 Le Principe d'Exclusion Compétitive

Dans le modèle mathématique de compétition de $n$ espèces pour une ressource dans un chémostat, un résultat classique, connu sous le nom de *Principe d'Exclusion Compétitive* (PEC), affirme génériquement qu'une seule espèce peut survivre à la compétition [26, 30, 31, 54, 57, 61]. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \frac{1}{y_i} f_i(S) x_i, \\ \dot{x}_i &= [f_i(S) - D] x_i, \qquad\qquad i = 1, \ldots, n \end{cases} \tag{I.1}$$

où $x_i(t)$ désigne la concentration de l'espèce $i$ et $n$ est le nombre d'espèces. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce $i$ qu'on suppose strictement croissante. $y_i$ est un coefficient de rendement qui peut être égal à un, pour $i = 1, \ldots, n$, sans perte de généralité.

Si on suppose que $\lambda_1 < \lambda_j < S_{in}$, pour $j \geqslant 2$ où $\lambda_j := f_j^{-1}(D)$, alors toutes les solutions tendent vers l'équilibre GES, [61]

$$S = \lambda_1, \quad x_1 = S_{in} - \lambda_1, \qquad x_j = 0, \quad j \geqslant 2.$$

Plusieurs extensions de ce modèle ont été étudiés dans la littérature. Butler et Wolkowicz, [9], ont étudié le modèle (I.1) pour une classe générale de taux de croissance qui inclut les fonctions monotones mais aussi non monotones. Pour des seuils de rentabilité distincts, ils ont démontré l'exclusion compétitive où au plus un seul compétiteur évite l'extinction. Dans certains cas, l'espèce qui gagne la compétition dépend de la condition initiale.

Récemment, Sari et Mazenc, dans [57], ont pu construire une fonction de Lyapunov pour étudier l'attractivité globale du modèle (I.1) avec une classe générale de taux de croissance, des taux de mortalité différents pour chaque espèce et des taux de rendement variables en fonction de la concentration du substrat. Ils ont démontré qu'une seule espèce peut survivre à la compétition, c'est l'espèce qui a la plus petite valeur du seuil de rentabilité, c'est-à-dire l'espèce qui consomme moins de substrat pour atteindre son équilibre. Sari, dans [54, 55], a proposé une nouvelle fonction de Lyapunov, pour l'étude de la stabilité asymptotique globale du modèle (I.1), qui est une extension des fonctions de Lyapunov utilisées par Hsu [34] et par Wolkowicz et Zhiqi [70]. Le cas des taux de croissance $f_i$ strictement croissantes et des taux de dilution distincts reste un problème ouvert.

Nous considérons la quantité totale de matière dans le chémostat, $z = S + \sum_{j=1}^{n} x_j$. À partir de

(I.1), nous avons $\dot{z} = D(S_{in} - z)$. Ainsi,

$$z(t) = S_{in} + [z(0) - S_{in}]e^{-Dt} \quad \text{et} \quad \lim_{t \longrightarrow +\infty} z(t) = S_{in}.$$

On se place sur l'ensemble attracteur invariant

$$S + \sum_{j=1}^{n} x_j = S_{in}.$$

Nous pouvons vérifier que le système (I.1) se réduit au système limite

$$\dot{x}_i = \left[ f_i \left( S_{in} - \sum_{j=1}^{n} x_j \right) - D \right] x_i, \quad i = 1, \ldots, n. \tag{I.2}$$

Les points d'équilibre sont donnés par les intersections des isoclines

$$x_i = 0 \quad \text{ou} \quad S_{in} - \lambda_i = \sum_{j=1}^{n} x_j \quad \text{avec} \quad \lambda_i := f_i^{-1}(D).$$

Dans le cas de deux espèces, l'équilibre strictement positif est donné par l'intersection de deux isoclines d'équation

$$\begin{cases} x_2 &= \delta_1(x_1) = (S_{in} - \lambda_1) - x_1 \\ x_2 &= \delta_2(x_1) = (S_{in} - \lambda_2) - x_1. \end{cases}$$

Ainsi, les deux isoclines sont parallèles et par suite, il n'existe aucun équilibre strictement positif (voir Fig. I.3).

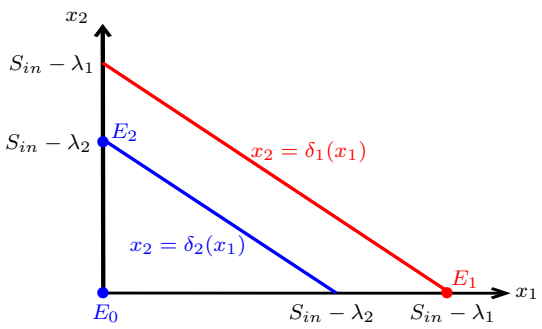


**Fig. I.3** – Isoclines du système réduit (I.2) avec $n = 2$ dans le cas $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$.

L'ajout des termes de compétition dans le modèle classique du chémostat (I.1), permet à ces isoclines de se croiser et par suite à faire apparaître un équilibre strictement positif de coexistence.

# 3 La coexistence

Le PEC contredit la biodiversité que l'on trouve, par exemple, dans les écosystèmes aquatiques où plusieurs espèces phytoplanctoniques en compétition sur quelques ressources peuvent coexister, voir [35, 58]. Cette biodiversité, que l'on retrouve aussi dans les bioréacteurs, avec un mélange incorporant au moins deux compétiteurs pour une seule ressource, voir [33, 59].

## 3.1 La compétition

L'ajout, dans le modèle (I.1), des termes de compétition inter-spécifique entre les populations de micro-organismes et/ou de compétition intra-spécifique entre les individus de la même espèce, conduit à un système où les espèces coexistent à l'équilibre, [71]. En effet, dans le cas de compétition intra-spécifique dans la dynamique de deux espèces, il existe un unique équilibre strictement positif de coexistence qui est LES. Dans le cas de compétition inter-spécifique dans la dynamique des deux espèces, il existe un unique équilibre strictement positif mais qui est instable [71]. Nous avons étudié le modèle de compétition intra et inter-spécifique où nous avons démontré que, selon la condition initiale, la solution converge soit vers l'exclusion d'une des deux espèces soit vers la coexistence des deux espèces.

Le modèle de compétition intra-spécifique linéaire a été étudié par De Leenheer et al., [40, 41], où ils ont démontré que si les termes de compétition intra-spécifique sont assez grands le système peut présenter la coexistence et l'équilibre strictement positif est globalement asymptotique stable (GAS) dans l'orthant strictement positif.

## 3.2 La floculation

Dans la culture de micro-organismes, l'attachement des individus microbiens se produit fréquemment et se manifeste soit par une fixation sur la paroi comme dans la croissance des biofilms ou simplement par une agrégation telle que la formation de flocs ou de granulés, [12, 65]. La formation de flocs ou de granules a un impact direct sur la dynamique de croissance, puisque l'accès au substrat est limité pour les micro-organismes à l'intérieur de telles structures. Les mécanismes d'attachement et de détachement résultent de couplage des conditions d'hydrodynamique et des propriétés biologiques, mais ne sont pas encore complètement compris au niveau des individus microbiens.

La Fig. I.4 illustre le mécanisme d'attachement des bactéries isolées (en rouge) pour former un floc (en blue) ou bien les bactéries isolées et les bactéries en flocs peuvent s'agréger ensemble et former un nouveau floc. La Fig. I.5 illustre le mécanisme de détachement des bactéries isolées à partir d'un floc ou bien la division d'un floc en deux.

Plusieurs modèles, utilisant des représentations individuelles, ont été proposés et sont encore pour la modélisation et la compréhension de ces phénomènes, [50, 53]. Au niveau macroscopique, la limitation de substrat peut être mesurée expérimentalement dans les biofilms ou les flocs, [8, 10, 67]. Une

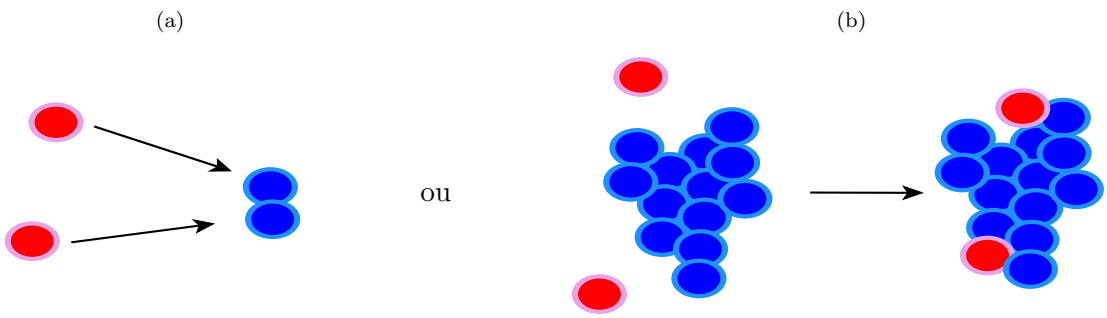


**Fig. I.4** – (a) Attachement de deux bactéries isolées. (b) Attachement des bactéries isolées avec un floc.

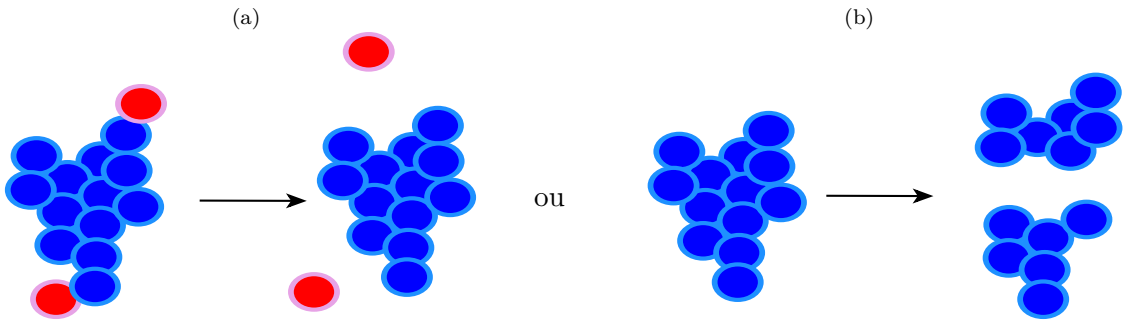


**Fig. I.5** – (a) Détachement de deux bactéries isolées.(b) Détachement d'un floc.

représentation grossière, adaptée au niveau macroscopique, consiste à diviser la biomasse totale en deux parties : une "biomasse planctonique", composée d'individus libres et une "biomasse attachée" composée d'individus qui sont attachés ensemble, [38]. Cette considération mène à un changement significatif sur les performances de prédiction des modèles, par rapport aux cultures purement planctoniques. Dans un chémostat, les cellules planctoniques consomment aisément les substrats nécessaires à leur croissance, mais sont plus facilement lessivées par l'écoulement. Au contraire, les cellules agrégées ou les biofilms ont un accès plus difficile aux ressources en fluide, mais sont plus résistants au détachement induit par les conditions hydrodynamiques. Par conséquent, les modèles mathématiques sont censés comprendre et prédire les solutions de ces compromis. Plusieurs extensions du modèle bien connu de chémostat, [61], qui considèrent deux compartiments de biomasse libre et attachée pour chaque espèce, ont été proposées et étudiées dans la littérature. Dans les modèles avec fixation sur la paroi, la biomasse attachée est supposée fixe tandis que les individus détachées retournent directement au compartiment planctonique, [51, 62]. Dans les modèles avec agrégation, les agrégats sont lessivés par l'écoulement mais les bactéries à l'intérieur des flocs sont supposées n'avoir aucun accès ou un accès limité aux ressources, [27, 28].

Ce mécanisme de floculation permet à l'espèce la plus compétitive d'inhiber sa propre croissance par la formation des flocs et de consommer moins de substrat pour pouvoir coexister avec les autres espèces les moins compétitives. Ainsi, la floculation est un autre mécanisme qui permet d'expliquer la

coexistence et qui a été proposé et étudié dans la littérature, voir [28, 56]. Haegeman et Rapaport, [28], ont proposé un modèle de compétition de deux espèces microbiennes sur un seul nutriment avec des taux de croissance monotones en supposant que l'espèce la plus compétitive inhibe sa propre croissance par la formation des flocs. Ils ont pu démontrer la coexistence des deux espèces, ce qui contredit le PEC où une seule espèce survit à la compétition, [31].

Dans la littérature, [13, 68], les échelles de temps de floculation sont de l'ordre de 1 à 10 minutes. Ils sont à comparer avec des temps de croissance bactérienne de 1 heure à 1 jour et des temps de rétention de quelques heures à quelques jours. Ainsi, en considérant que les processus d'attachement et de détachement peuvent être rapides par rapport au temps biologique, il est montré dans [28] que la dynamique réduite de tels systèmes revient à avoir un seul compartiment de biomasse pour chaque souche, mais avec un taux de croissance densité-dépendant.

### 3.3 La densité-dépendance

Ainsi, la floculation justifie la considération des fonctions de croissance densité-dépendantes dans le modèle du chémostat, comme déjà introduit dans la littérature dans le domaine de l'écologie mathématique, [1], ou du génie des procédés de traitement des eaux usées, [32]. Dans [41, 42, 44, 45], il a été démontré que cela pourrait conduire à la coexistence de plusieurs espèces en compétition sur une même ressource limitée, invalidant ainsi le PEC.

En fait, si les dynamiques de floculation et de défloculation sont plus rapides que la croissance des espèces, alors le modèle de floculation se réduit au modèle densité-dépendant où les taux de croissance ne dépendent pas seulement de la concentration en substrat, mais également des concentrations en micro-organismes, voir [42, 45]. Ce modèle permet de montrer l'existence d'un unique équilibre de coexistence qui est GES pour toute condition initiale strictement positive.

Lobry et al. [42–45] ont introduit une nouvelle classe de cinétiques qui dépendent de la concentration du nutriment et les concentrations des micro-organismes et ils ont pu démontrer la coexistence de plusieurs espèces en compétition sur un seul nutriment dans un chémostat. Le modèle densité-dépendant intra-spécifique de $n$ espèces a été considéré dans [44] lorsque les taux de dilution sont égaux et dans [43, 45] lorsque les taux de dilution sont distincts. Le modèle avec des taux de croissance densité-dépendants intra et inter-spécifique et les taux de dilution sont égaux, a été considéré dans [42]. Il a été démontré numériquement que si la compétition intra-spécifique est assez grande par rapport à la compétition inter-spécifique, alors il y a persistance stable des espèces microbiennes.

Différents mécanismes avec des considérations sur les taux de consommation pourraient également conduire à la coexistence des espèces, [2]. La considération des petites perturbations du taux de dilution pour lequel les seuils de rentabilité sont identiques, présente une dynamique lente-rapide et montre la coexistence en utilisant la théorie Fenichel, [29].

# 4 L'hydrolyse

La digestion anaérobie est un procédé biologique dans lequel la matière organique est transformée par des micro-organismes en méthane et dioxyde de carbone (biogaz) en l'absence d'oxygène. La recherche de modèles appropriés et destinés à être utilisés dans les problèmes de contrôle est aujourd'hui une priorité importante pour optimiser les processus de fermentation et résoudre des problèmes importants tels que le développement d'énergie renouvelable à partir des eaux usées et des déchets.

Du point de vue microbiologique, biochimique et technologique, la digestion anaérobie est généralement considérée comme composée de trois étapes : L'hydrolyse et la liquéfaction des molécules organiques de grande taille insolubles, par des enzymes extracellulaires ; une étape de production d'acides par un consortium microbien acidogène et une étape de production du méthane par un écosystème méthanogène. La Fig. I.6 illustre le schéma réactionnel de la digestion anaérobie à trois étapes où la lettre B. désigne les Bactéries.

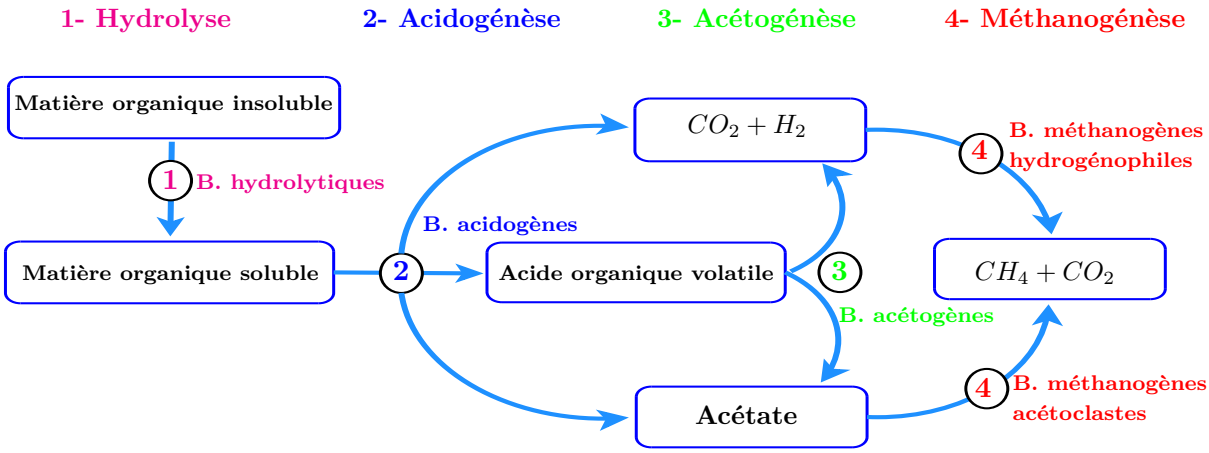


**Fig. I.6** – Schéma réactionnel de la digestion anaérobie.

Plusieurs modèles mathématiques liés à ces phénomènes ont été proposés dans la littérature. Ils sont cependant souvent très complexes et non appropriés pour le contrôle [4–6, 60]. La manière la plus appropriée pour modéliser l'hydrolyse fait encore débat. En pratique, deux visions dominent : on peut supposer qu'il s'agit d'un phénomène purement enzymatique ou alors considérer le rôle majeur des bactéries hydrolytiques et donc rajouter un compartiment microbien particulier au modèle. Cette étape réactionnelle peut donc être modélisée de différentes manières :

- On peut considérer que l'activité microbienne enzymatique est constante sans faire intervenir explicitement un compartiment microbien hydrolytique. La vitesse de réaction est alors $r_0 = k_{hyd} X_0$ où $k_{hyd}$ est une constante et où $X_0$ désigne la concentration du substrat lentement biodégradable.
- On peut diviser le compartiment du substrat en deux parties : le substrat lentement biodégradable $X_0$ et le substrat facilement biodégradable $S_1$. Pour avoir un modèle assez simple, on peut supposer

de plus que le même consortium bactérien $X_1$ dégrade ces deux substrats. La vitesse de réaction est alors $r_0 = \mu_0(X_0)X_1$ où $\mu_0$ désigne le taux de consommation de $X_0$ par $X_1$.
Le Tab. I.1 résume les différentes étapes réactionnelles de la digestion anaérobie.

| Étapes | Réactions biologiques |
|---|---|
| Hydrolyse | $X_0 \xrightarrow{r_0} k_0 S_1$ |
| Acidogénèse | $k_1 S_1 \xrightarrow{r_1} X_1 + k_2 S_2 + CO_2$ |
| Méthanogénèse | $k_3 S_2 \xrightarrow{r_2} X_2 + CO_2 + CH_4$ |

**Tab. I.1** – Étapes réactionnelles de la digestion anaérobie.

où $r_i = \mu_i(S_i)X_i, i = 1, 2$ désignent, respectivement, les vitesses de réaction et $\mu_i, i = 1, 2$, les taux de croissance spécifique de $X_i$ sur $S_i$ pour $i = 1, 2$, avec $S_2$ est la concentration en intermédiaires métaboliques qui sont les acides gras volatiles et $X_2(t)$ la concentration des bactéries méthanogènes. Finalement, $k_i, i = 0, \ldots, 3$, désignent les coefficients de rendement associés aux réactions biologiques.

## 5 Conclusion

Ce premier chapitre donne un aperçu sur les modèles mathématiques pour la compétition et la coexistence des espèces microbiennes dans un chémostat. Dans un premier temps, nous avons présenté le chémostat ainsi que le modèle mathématique de compétition d'une espèce pour une ressource dans un chémostat. Nous avons rappelé, ensuite, le PEC qui n'est pas en accord avec les observations et la grande diversité des espèces qu'on trouve dans la nature ainsi que dans les bioréacteurs. Enfin, nous avons présenté quelques mécanismes de coexistence ainsi que les extensions du modèle classique du chémostat (I.1), traitées dans la littérature, en vue de prouver la coexistence des espèces microbiennes.

La suite de la thèse consiste à examiner ces différents mécanismes de coexistence : La compétition inter et intra-spécifique que nous étudierons dans le chapitre II, la floculation dans le chapitre III et la densité-dépendance dans le chapitre IV. Dans le dernier chapitre V, nous étudions un modèle de digestion anaérobie à trois étapes avec dégradation enzymatique du substrat qui peut être sous forme particulaire.

# Chapitre II

# La compétition inter et intra-spécifique

## 1 Introduction

Nous étudions ici le modèle de compétition de deux espèces microbiennes pour une seule ressource en prenant en considération la compétition intra et inter-spécifique avec des taux de dilutions distincts. Le modèle s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{2} f_i(S)X_i, \\ \dot{X}_i &= [f_i(S) - \sum_{j=1}^{2} q_{ij}(X_j) - D_i]X_i, \qquad i = 1, 2 \end{aligned}$$

où $S(t)$ et $X_i(t)$ désignent les concentrations du substrat et de l'espèce $i$, $i = 1, 2$ ; $q_{ii}(X_i)$ désigne les termes de compétition intra-spécifique et $q_{ij}(X_j)$, $i \neq j$, désigne les termes de compétition inter-spécifique supplémentaires entre les espèces. La fonction $f_i(S)$ représente le taux de croissance de l'espèce $i$ que nous supposons strictement croissante. $D_i$ désigne le taux de prélèvement de l'espèce $i$ qui est égal à la somme du taux de mortalité de l'espèce $i$ et du taux de dilution.

Ce modèle a été proposé et étudié dans [71], dans le cas de la compétition inter-spécifique ($q_{11} = q_{22} = 0$), et dans le cas de la compétition intra-spécifique ($q_{12} = q_{21} = 0$). Le cas, où nous considérons une compétition inter-spécifique dans la dynamique de l'espèce $X_1$ ($q_{11} = 0$) et une compétition intra-spécifique dans la dynamique de l'espèce $X_2$ ($q_{21} = 0$) n'a pas été considéré dans [71]. Ce cas semble aussi pertinent pour les applications car il présente une certaine analogie avec le modèle où il y a coexistence de deux espèces grâce à la production d'un métabolite [14, 59] :

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = [f_1(S) + g_1(R) - d_1R - D]X_1 \\ \dot{X}_2 = [f_2(S) - d_2R - D]X_2 \\ \dot{R} = f_2(S)X_2 - bg_1(R)X_1 - DR \end{cases}$$

Dans ce modèle, l'espèce $X_2$ produit un métabolite $R$ qui inhibe sa propre croissance et vient activer et inhiber à la fois la croissance de l'espèce $X_1$. Le but est de comprendre le mécanisme de coexistence

dans ce type de modèle et de voir par exemple si dans le modèle simplifié du type suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = [f_1(S) - q_1(X_2) - D_1]X_1 \\ \dot{X}_2 = [f_2(S) - q_2(X_2) - D_2]X_2. \end{cases} \tag{II.1}$$

où l'espèce $X_2$ inhibe sa propre croissance, ainsi que celle de $X_1$, il peut y avoir coexistence des espèces. Nous supposons dans ce modèle pour $i, j = 1, 2$

**H1 :** $f_i(0) = 0$ et pour tout $S > 0$, $f_i'(S) > 0$,

**H2 :** $q_j(0) = 0$ et pour tout $X > 0$, $q_j'(X) > 0$.

Si l'équation $f_i(S) = D_i$ admet une solution, on note

$$\lambda_i = f_i^{-1}(D_i), \quad i = 1, 2.$$

Sinon, on pose $\lambda_i = +\infty$. Nous montrons le résultat suivant :

**Proposition II.1.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (II.1) restent positives et bornées pour tout $t \geqslant 0$.*

**Preuve.** Pour toute condition initiale $S(0)$ positive, dès qu'il existe un premier temps $t_0 \geqslant 0$ tel que $S(t_0) = 0$, nous avons $\dot{S}(t_0) = DS_{in} > 0$. D'où $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. D'autre part, pour toute condition initiale $X_i(t_0)$, positive, dès qu'il existe un premier temps $t_0 \geqslant 0$ tel que $X_i(t_0) = 0$, nous avons $\dot{X}_i(t_0) = 0$, c'est-à-dire que $X_i(t)$ reste identiquement nulle, ce qui prouve la positivité. Pour montrer que toutes les solutions sont bornées, nous considérons la quantité totale de matière dans le chémostat, $Z = S + X_1 + X_2$. Ainsi,

$$\dot{Z} = D(S_{in} - S) - D_1X_1 - D_2X_2 - q_1(X_2)X_1 - q_2(X_2)X_2.$$

Posons $D^* = \min(D, D_1, D_2)$. Par majoration, nous obtenons

$$\dot{Z} \leqslant DS_{in} - D^*Z = D^*\left[\frac{D}{D^*}S_{in} - Z\right].$$

Posons $V = Z - \dfrac{D}{D^*}S_{in}$, alors $\dot{V} \leqslant -D^*V$. D'après le lemme de Gronwall, nous avons

$$Z(t) \leqslant \frac{D}{D^*}S_{in} + \Big(Z(0) - \frac{D}{D^*}S_{in}\Big)e^{-D^*t} \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Nous en déduisons que

$$Z(t) \leqslant \max\Big(Z(0), \frac{D}{D^*}S_{in}\Big) \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Par conséquent, les solutions sont bornées. ■

# 2 Modèle de compétition inter-spécifique de deux espèces

Nous nous proposons, dans un premier temps, d'étudier le modèle de compétition inter-spécifique entre $X_1$ et $X_2$ avec des termes de compétition intra-spécifique nuls ($q_2 = 0$). Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = [f_1(S) - q_1(X_2) - D_1]X_1 \\ \dot{X}_2 = [f_2(S) - D_2]X_2. \end{cases} \tag{II.2}$$

## 2.1 Existence des points d'équilibre

Nous étudions, dans la suite, l'existence des points d'équilibre positifs du système (II.2) sous les hypothèses **H1** et **H2** pour $j = 1$. Nous calculons les isoclines nulles. Nous obtenons

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) = f_1(S)X_1 + f_2(S)X_2 \\ X_1 = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(S) - D_1 = q_1(X_2) \\ X_2 = 0 \quad \text{ou} \quad S = \lambda_2 \end{cases} \tag{II.3}$$

Comme la fonction $q_1$ est strictement croissante, alors nous définissons les fonctions suivantes, pour $i = 1, 2$, par

$$\xi_i(S) = q_i^{-1}(f_i(S) - D_i) \quad \text{et} \quad \xi_3(S) = \frac{D(S_{in} - S)}{f_2(S)}.$$

En réalité, nous considérons ces notations pour l'étude des systèmes (II.1) et (II.2).

**Proposition II.2.** *Les points d'équilibre du système (II.2) sont donnés par*

- $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ *qui existe toujours et représente le lessivage.*
- $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ *qui existe si et seulement si* $S_{in} > \lambda_1$, *avec*

$$\hat{X}_1 = \frac{D(S_{in} - \lambda_1)}{D_1}.$$

- $E_2 = (\lambda_2, 0, \hat{X}_2)$ *qui existe si et seulement si* $S_{in} > \lambda_2$, *avec*

$$\hat{X}_2 = \frac{D(S_{in} - \lambda_2)}{D_2} = \xi_3(\lambda_2).$$

- $E^* = (\lambda_2, X_1^*, X_2^*)$ *qui existe si et seulement si* $\lambda_1 < \lambda_2$ *et* $\xi_1(\lambda_2) < \xi_3(\lambda_2)$, *avec*

$$X_2^* = \xi_1(\lambda_2) \quad \textit{et} \quad X_1^* = \frac{D_2}{f_1(\lambda_2)}[\xi_3(\lambda_2) - \xi_1(\lambda_2)].$$

**Preuve.** On peut facilement vérifier l'existence des points d'équilibre $E_0, E_1$ et $E_2$. Le point d'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ avec $S^* > 0$ et $X_i^* > 0$, pour $i = 1, 2$, représente la coexistence

entre les deux espèces. De la deuxième et la troisième équation de (II.3), nous déduisons que :

$$S^* = \lambda_2 \quad \text{et} \quad X_2^* = q_1^{-1}(f_1(\lambda_2) - D_1) = \xi_1(\lambda_2)$$

d'où $X_2^* > 0$ si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$ (voir Fig. II.1). De la première équation du système (II.3),

$$X_1^* = \frac{1}{f_1(\lambda_2)}\left[D(S_{in} - \lambda_2) - f_2(\lambda_2)X_2^*\right] = \frac{D_2}{f_1(\lambda_2)}[\xi_3(\lambda_2) - X_2^*]$$

donc $X_1^* > 0$ si et seulement si $X_2^* < \xi_3(\lambda_2)$, ce qui achève la preuve de la proposition. ■

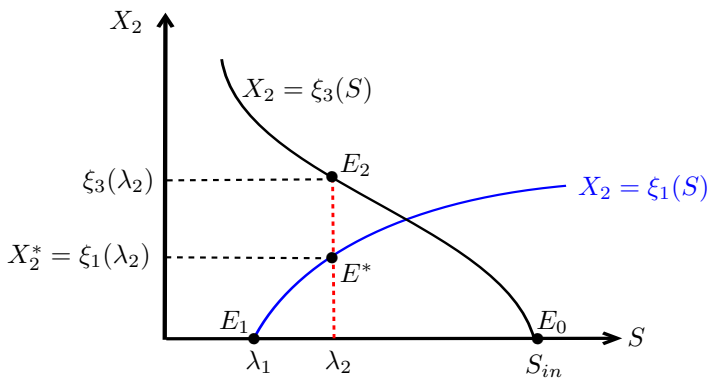


**Fig. II.1** – Projection des points d'équilibre $E_0$, $E_1$, $E_2$ et $E^*$ dans le plan $(S, X_2)$ et condition d'existence de l'équilibre strictement positif $E^*$.

## 2.2 Stabilité locale

Dans la suite, nous étudions la stabilité locale des points d'équilibre du système (II.2).

**Proposition II.3.** *Nous supposons que $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$.*

- *Si $\xi_1(\lambda_2) < \xi_3(\lambda_2)$ alors $E^*$ est instable, $E_1$ et $E_2$ sont LES. Il y a donc bistabilité avec deux bassins d'attraction.*
- *Si $\xi_3(\lambda_2) < \xi_1(\lambda_2)$ alors $E^*$ n'existe pas, $E_2$ est instable et $E_1$ est LES.*

**Preuve.** Nous savons que $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ existe si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$. La matrice Jacobienne en $E_1$ du système (II.2) est

$$\mathbf{J_1} = \begin{bmatrix} -D - f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 & -D_1 & -f_2(\lambda_1) \\ f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 & 0 & -q_1'(0)\hat{X}_1 \\ 0 & 0 & f_2(\lambda_1) - D_2 \end{bmatrix}.$$

Donc $f_2(\lambda_1) - D_2$ est une valeur propre de $\mathbf{J_1}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si

$\lambda_1 < \lambda_2$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_1}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - f'(\lambda_1)\hat{X}_1 & -D_1 \\ f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 & 0 \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det A = D_1 f_1'(\lambda_1)\hat{X}_1 > 0, \qquad \mathrm{tr} A = -D - f'(\lambda_1)\hat{X}_1 < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative. Nous déduisons que $E_1$ est LES si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$. La matrice jacobienne en $E_2$ du système (II.2) est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{bmatrix} -D - f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & -f_1(\lambda_2) & -D_2 \\ 0 & f_1(\lambda_2) - q_1(\hat{X}_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Donc $f_1(\lambda_2) - q_1(\hat{X}_2) - D_1$ est une valeur propre de $\mathbf{J_2}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si $f_1(\lambda_2) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$, c'est-à-dire que $\xi_1(\lambda_2) < \hat{X}_2 = \xi_3(\lambda_2)$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_2}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & -D_2 \\ f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 & 0 \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det A = D_2 f_2'(\lambda_2)\hat{X}_2 > 0, \qquad \mathrm{tr} A = -D - f'(\lambda_2)\hat{X}_2 < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative. $E_2$ est donc LES si et seulement si $\xi_1(\lambda_2) < \xi_3(\lambda_2)$. La matrice jacobienne en $E^*$ du système (II.2) est égale à

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & 0 & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + f_1'(\lambda_2)X_1^* + f_2'(\lambda_2)X_2^*, \quad m_{12} = f_1(\lambda_2), \quad m_{13} = D_2,$$

$$m_{21} = f_1'(\lambda_2)X_1^*, \quad m_{23} = q_1'(X_2^*)X_1^*, \quad m_{31} = f_2'(\lambda_2)X_2^*.$$

Le polynôme caractéristique de $J_{E^*}$ est donné par

$$P_{J_{E^*}}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

avec

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -m_{11}, \quad c_2 = -(m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31}), \quad c_3 = m_{12}m_{31}m_{23}.$$

Comme les coefficients $c_i$ ne gardent pas un signe constant, alors d'après le critère de Routh-Hurwitz, $E^*$ est instable. ■

L'ajout du terme de compétition inter-spécifique $q_1(X_2)$ pour inhiber la croissance de $X_1$ par $X_2$, a pu faire apparaître un équilibre strictement positif $E^*$ instable qui sépare deux bassins d'attraction où $E_1$ et $E_2$ sont LES.

Dans la suite, nous nous proposons d'ajouter un terme de compétition intra-spécifique $q_2(X_2)$ entre les individus de la deuxième espèce, pour espérer avoir la coexistence entre les deux espèces. Le modèle obtenu est alors le modèle (II.1).

# 3 Modèle de compétition inter-spécifique et intra-spécifique de deux espèces

Nous nous proposons, dans un premier temps, d'étudier l'existence des points d'équilibre du système (II.1). Nous étudions, ensuite, leur stabilité quand ils existent.

## 3.1 Existence des points d'équilibre

Nous avons le résultat suivant :

**Proposition II.4.** *Les points d'équilibre du système (II.1) sont donnés par*

- $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ *qui existe toujours.*
- $E_1 = (\lambda_1, \hat{X}_1, 0)$ *qui existe si et seulement si* $\lambda_1 < S_{in}$ *avec*

$$\hat{X}_1 = \frac{D(S_{in} - \lambda_1)}{D_1}.$$

- $E_2 = (\hat{S}, 0, \hat{X}_2)$ *qui existe si et seulement si* $\lambda_2 < S_{in}$, *avec* $\hat{S}$ *est solution de l'équation*

$$\xi_2(S) = \xi_3(S) \quad et \quad \hat{X}_2 = \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S}).$$

- $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ *qui existe si* $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$, $\xi_2(S_{in}) > \xi_1(S_{in})$ *et* $\xi_3(S^*) > \xi_2(S^*)$, *avec* $S^*$ *est solution de l'équation*

$$\xi_1(S) = \xi_2(S), \quad X_2^* = \xi_1(S^*) = \xi_2(S^*) \quad et \quad X_1^* = \frac{f_2(S^*)}{f_1(S^*)}\left[\xi_3(S^*) - X_2^*\right].$$

**Preuve.** Nous pouvons facilement vérifier l'existence des points d'équilibre $E_0$ et $E_1$. Le troisième point est donné par $E_2 = (\hat{S}, 0, \hat{X}_2)$ avec $\hat{S} \neq 0$, $\hat{X}_2 \neq 0$, et tels que

$$\begin{cases} \hat{X}_2 &= \dfrac{D(S_{in} - \hat{S})}{f_2(\hat{S})} &= \xi_3(\hat{S}) \\ \hat{X}_2 &= q_2^{-1}(f_2(\hat{S}) - D_2) &= \xi_2(\hat{S}). \end{cases}$$

Nous considérons la fonction $\xi$ définie par $\xi(S) = \xi_2(S) - \xi_3(S)$. $\xi$ est de classe $C^1$ et $\xi'(S) > 0$. Si $S_{in} < \lambda_2$, alors nous avons

$$\xi(S_{in}) = \xi_2(S_{in}) < 0 \quad \text{et} \quad \xi(\lambda_2) = -\xi_3(\lambda_2) > 0.$$

Par suite, d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe une solution

$$\hat{S} \in ]S_{in}, \lambda_2[ \quad \text{telle que} \quad \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S}) = \hat{X}_2 < 0,$$

c'est-à-dire que $E_2$ n'est pas un point d'équilibre positif. Si $\lambda_2 < S_{in}$, alors nous avons

$$\xi(\lambda_2) = -\xi_3(\lambda_2) < 0 \quad \text{et} \quad \xi(S_{in}) = \xi_2(S_{in}) > 0,$$

l'application du théorème des valeurs intermédiaires, permet de montrer qu'il existe

$$\hat{S} \in ]\lambda_2, S_{in}[ \quad \text{telle que} \quad \xi_3(\hat{S}) = \xi_2(\hat{S}) = \hat{X}_2 > 0.$$

Comme $\xi(S)$ est strictement croissante sur $[\lambda_2, S_{in}]$, nous concluons donc que $E_2$ existe si et seulement si $\lambda_2 < S_{in}$ (voir Fig. II.2).

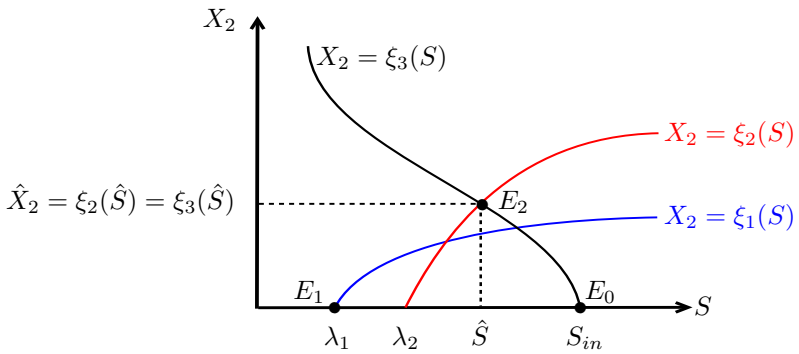


**Fig. II.2** – Condition d'existence du point d'équilibre $E_2$.

Le dernier point d'équilibre est donné par $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ avec $S^*$ et $X_2^*$ sont les solutions du système :

$$\begin{cases} X_2^* = q_1^{-1}(f_1(S^*) - D_1) = \xi_1(S^*) \\ X_2^* = q_2^{-1}(f_2(S^*) - D_2) = \xi_2(S^*) \end{cases} \tag{II.4}$$

et $X_1^*$ donné par

$$D(S_{in} - S^*) = f_1(S^*)X_1^* + f_2(S^*)X_2^*.$$

Pour avoir $X_2^* > 0$, il faut que $\lambda_i < S^*$, pour $i = 1, 2$. De plus, pour que $X_1^* > 0$, il faut que $S^* < S_{in}$. Une condition suffisante mais non nécessaire d'existence de $E^*$ est que $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$,

$\xi_1(S_{in}) < \xi_2(S_{in})$ et de plus $X_1^* > 0$. En effet, dans ce cas, nous considérons la fonction $\bar{\xi}$ définie par $\bar{\xi}(S) = \xi_2(S) - \xi_1(S)$. $\bar{\xi}$ est continue sur $[\lambda_2, S_{in}]$ avec

$$\bar{\xi}(\lambda_2) < 0 \quad \text{et} \quad \bar{\xi}(S_{in}) > 0,$$

alors d'après le théorème des valeurs intermédiaires, il existe au moins $S^* \in ]\lambda_2, S_{in}[$ tel que

$$\xi_1(S^*) = \xi_2(S^*) = X_2^*.$$

Notons que

$$X_1^* = \frac{1}{f_1(S^*)}\left[D(S_{in} - S^*) - f_2(S^*)X_2^*\right] = \frac{f_2(S^*)}{f_1(S^*)}\left[\xi_3(S^*) - X_2^*\right].$$

D'où $X_1^* > 0$ si et seulement si $X_2^* < \xi_3(S^*)$. Nous pouvons conclure que l'équilibre $E^*$ existe si $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$, $\xi_1(S_{in}) < \xi_2(S_{in})$ et $X_2^* < \xi_3(S^*)$ (voir Fig. II.3). ■

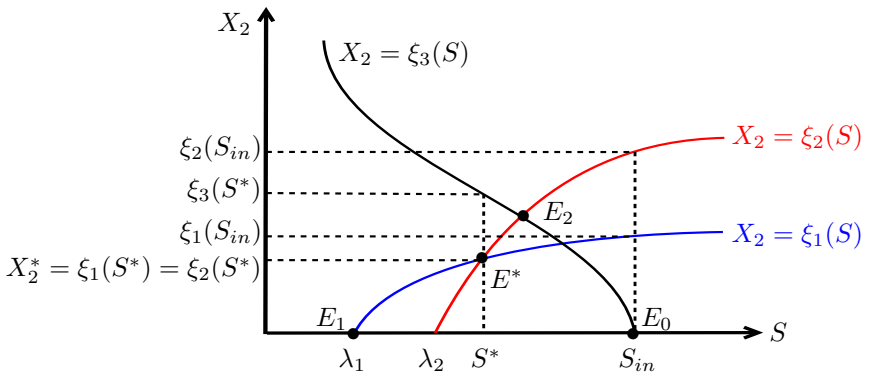


**Fig. II.3** – Condition d'existence du point d'équilibre $E^*$.

## 3.2 Stabilité locale

Nous nous proposons, à présent de déterminer sous quelles conditions les équilibres du système (II.1) sont LES. La matrice jacobienne en $(S, X_1, X_2)$ est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & m_{22} & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & -m_{33} \end{bmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + f_1'(S)X_1 + f_2'(S)X_2, \quad m_{12} = f_1(S), \quad m_{13} = f_2(S),$$

$$m_{21} = f_1'(S)X_1, \quad m_{22} = f_1(S) - q_1(X_2) - D_1, \quad m_{23} = q_1'(X_2)X_1,$$

$$m_{31} = f_2'(S)X_2, \quad m_{33} = q_2'(X_2)X_2 - [f_2(S) - q_2(X_2) - D_2].$$

**Proposition II.5.** *$E_0$ est LES si et seulement si $S_{in} < \lambda_i$ pour $i = 1, 2$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_0$ est égale à

$$\mathbf{J_0} = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S_{in}) & -f_2(S_{in}) \\ 0 & f_1(S_{in}) - D_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S_{in}) - D_2 \end{bmatrix}.$$

Donc $E_0$ est LES si et seulement si $f_1(S_{in}) < D_1$ et $f_2(S_{in}) < D_2$. ■

Remarquons que si $E_0$ est LES, alors nous ne pouvons avoir l'existence ni de $E_1$ ni de $E_2$ ni de $E^*$.

**Proposition II.6.**

1. *$E_1$ est LES si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_2$ et $\lambda_1 < S_{in}$.*
2. *$E_2$ est LES si et seulement si $\lambda_2 < S_{in}$ et $f_1(\hat{S}) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$ c'est-à-dire $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S}) = \xi_3(\hat{S})$.*

**Preuve.**

1. Nous savons que $E_1$ existe si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$. La matrice jacobienne du système (II.1) en $E_1$ est la même que celle du système (II.2). D'où le résultat.
2. La matrice jacobienne en $E_2$ est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{bmatrix} -D - f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & -f_1(\hat{S}) & -f_2(\hat{S}) \\ 0 & f_1(\hat{S}) - q_1(\hat{X}_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & 0 & -q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2 \end{bmatrix}.$$

Donc $f_1(\hat{S}) - q_1(\hat{X}_2) - D_1$ est une valeur propre de $\mathbf{J_2}$. Cette valeur propre est négative si et seulement si $f_1(\hat{S}) - D_1 < q_1(\hat{X}_2)$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_2}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & -f_2(\hat{S}) \\ f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 & -q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2 \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det A = q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2(D + f_2'(\hat{S})\hat{X}_2) + f_2(\hat{S})f_2'(\hat{S})\hat{X}_2 > 0,$$

$$\mathrm{tr} A = -(D + f'(\hat{S})\hat{X}_2 + q_2'(\hat{X}_2)\hat{X}_2) < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative.

■

**Proposition II.7.** *Si $E^*$ existe, alors il est LES si et seulement si $\xi_2'(S^*) < \xi_1'(S^*)$.*

**Preuve.** Supposons que l'équilibre $E^*$ existe. La matrice jacobienne en $E^*$ est égale à

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & 0 & -m_{23} \\ m_{31} & 0 & -m_{33} \end{bmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + f_1'(S^*)X_1^* + f_2'(S^*)X_2^*, \quad m_{12} = f_1(S^*), \quad m_{13} = f_2(S^*),$$

$$m_{21} = f_1'(S^*)X_1^*, \quad m_{23} = q_1'(X_2^*)X_1^*, \quad m_{31} = f_2'(S^*)X_2^*, \quad m_{33} = q_2'(X_2^*)X_2^*.$$

Le polynôme caractéristique de $J_{E^*}$ est donné par

$$P_{J_{E^*}}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

avec

$$c_0 = -1, \qquad c_1 = -(m_{33} + m_{11}), \qquad c_2 = -(m_{33}m_{11} + m_{12}m_{21} + m_{31}m_{13})$$

$$c_3 = m_{12}m_{31}m_{23} - m_{12}m_{21}m_{33}.$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, $E^*$ est LES si et seulement si nous avons

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \ldots, 3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

Ce qui est équivalent à

$$m_{31}m_{23} < m_{21}m_{33},$$

c'est-à-dire $f_2'(S^*)X_2^*q_1'(X_2^*)X_1^* < f_1'(S^*)X_1^*q_2'(X_2^*)X_2^*$, soit $\xi_2'(S^*) < \xi_1'(S^*)$. ■

Sur la Fig. II.4, nous voyons qu'il y a deux équilibres strictement positifs $E_1^*$ et $E_2^*$, car l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ possède deux solutions $S_1^*$ et $S_2^*$. L'équilibre $E_1^*$ est instable puisque $\xi_2'(S_1^*) > \xi_1'(S_1^*)$, tandis que l'équilibre $E_2^*$ est LES car $\xi_2'(S_2^*) < \xi_1'(S_2^*)$.

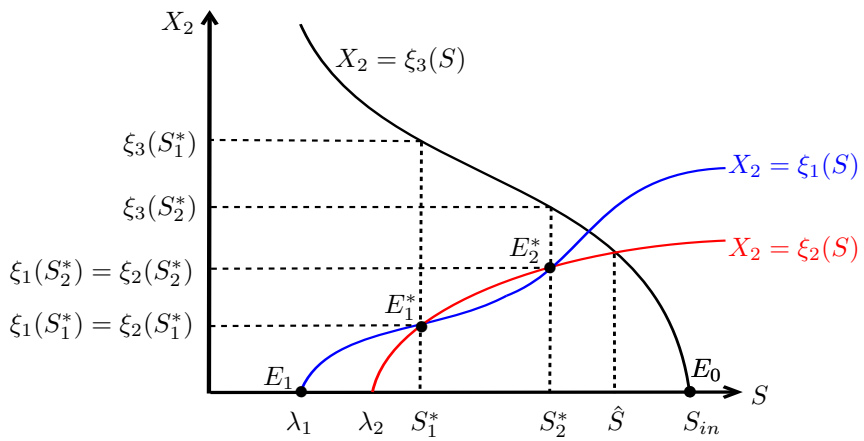


**Fig. II.4** – Stabilité locale de $E_2^*$ et instabilité de $E_1^*$.

L'ajout des termes de compétition inter-spécifique $q_1(X_2)$ et intra-spécifique $q_2(X_2)$, a pu faire apparaître au moins un équilibre strictement positif LES. En effet, pour $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$ et selon la condition initiale, les deux espèces peuvent coexister.

Dans la suite, nous proposons d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (II.1), selon le nombre $n$ de solutions de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ pour $0 < S < \hat{S}$. Nous nous plaçons dans le cas générique où les intersections sont transverses et nous notons $E_i^*$ les équilibres strictement positifs pour $i = 1, \ldots, n$.

**Proposition II.8.** *Si on suppose que $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$, alors $E_1$ est stable et $E_0$ est instable. De plus,*

- *Si $n = 2p$, $p \in \mathbb{N}$, alors $E_2$ est instable*
- *Si $n = 2p+1$, $p \in \mathbb{N}$, alors $E_{2p+1}^*$ est instable et $E_2$ est stable*

*avec $E_{2i-1}^*$ sont instables et $E_{2i}^*$ sont stables pour $1 \leqslant i \leqslant p$.*

**Preuve.** $E_1$ est toujours stable et $E_0$ instable, pour tout $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$. Nous supposons que l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ admet $n = 2p+1$ solutions (voir Fig. II.5)

$$\begin{array}{ll} S_{2i-1}^*, & i = 1, \ldots, p+1 \quad \text{et} \\ S_{2j}^*, & j = 1, \ldots, p. \end{array}$$

Comme les intersections sont transverses, alors

$$\xi_1'(S_{2i-1}^*) < \xi_2'(S_{2i-1}^*) \quad \text{et} \quad \xi_1'(S_{2j}^*) > \xi_2'(S_{2j}^*).$$

D'après la Prop. II.7, nous déduisons que $E_{2i-1}^*$ sont instables et $E_{2j}^*$ sont LES.
Si $n = 2p+1$, alors $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S})$ et d'après la Prop. II.6, nous déduisons que $E_2$ est LES. Si $n = 2p$, alors $\xi_1(\hat{S}) > \xi_2(\hat{S})$ et $E_2$ est instable. ■

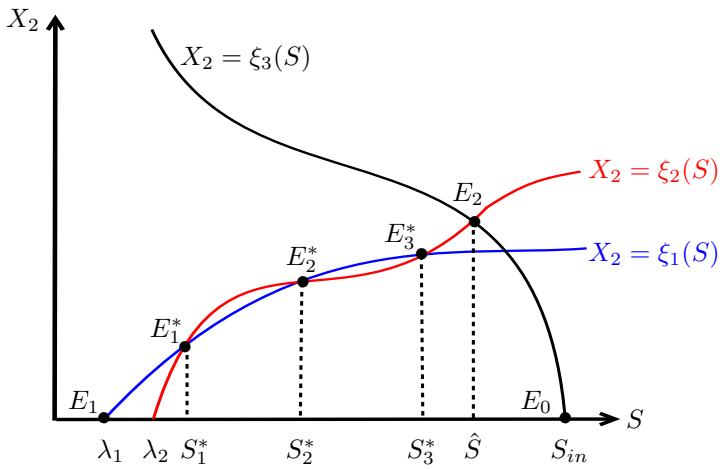


**Fig. II.5** – Cas $n = 3$ : Stabilité locale de $E_1, E_2^*, E_2$ et instabilité de $E_1^*, E_3^*, E_0$.

Remarquons que si $\hat{S}$ est solution de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ alors $E_2$ est un nœud-col.
Le Tab. II.1 résume le résultat de la Prop. II.8, où la lettre S signifie que l'équilibre est stable et la lettre I signifie que l'équilibre est instable.

| Parité de $n$ | Équilibres et comportement | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $E_1$ | $E_1^*$ | $E_2^*$ | $\cdots$ | $E_{2i-1}^*$ | $E_{2i}^*$ | $\cdots$ | $E_{n-1}^*$ | $E_n^*$ | $E_2$ | $E_0$ |
| $n$ impair | S | I | S | $\cdots$ | I | S | $\cdots$ | S | I | S | I |
| $n$ pair | S | I | S | $\cdots$ | I | S | $\cdots$ | I | S | I | I |

**Tab. II.1** – Équilibres et leur nature dans le cas générique.

# 4 Modèle de compétition intra-spécifique linéaire de deux espèces

Dans cette section, nous étudions un modèle de compétition de deux espèces sur un seul nutriment en considérant des termes de compétitions intra-spécifiques linéaires. Nous étudions le cas particulier avec deux espèces pour expliquer l'étude dans le cas général avec $n$ espèces dans la section suivante. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 &= [f_1(S) - a_1X_1 - D_1]X_1, \\ \dot{X}_2 &= [f_2(S) - a_2X_2 - D_2]X_2, \end{cases} \tag{II.5}$$

où $a_i$, $i = 1, 2$, est un paramètre strictement positif qui donne lieu à un taux de mortalité $a_iX_i$ qui est dû à l'effet de compétition. Ce modèle a été étudié dans [41, 71]. Nous étudions l'existence et le comportement asymptotique global des points d'équilibre, en utilisant la méthode de la caractéristique à l'équilibre [44, 45], pour trouver ces points d'équilibre du système. Pour cela, nous supposons que les taux de croissance satisfont l'hypothèse **H1** pour $i = 1, 2$. Si l'équation $f_i(S) = D_i$ admet une solution, alors on prend

$$\lambda_i = f_i^{-1}(D_i).$$

Sinon, on prend $\lambda_i = +\infty$. Nous supposons que les $X_i$ sont numérotés de telle sorte que $\lambda_1 < \lambda_2$. Nous commençons par énoncer le résultat suivant :

**Proposition II.9.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (II.5) restent positives et bornées pour tout $t \geqslant 0$.*

Ce résultat est montré en utilisant des arguments similaires à ceux de la Prop. II.1.

## 4.1 Existence des points d'équilibre

Pour étudier l'existence des points d'équilibre du système (II.5), nous définissons pour $i = 1, 2$, les fonctions suivantes :

$$h_i(S) = \frac{f_i(S) - D_i}{a_i} f_i(S), \quad H_i(S) = D(S_{in} - S) - h_i(S) \quad \text{et} \quad H(S) = D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{2} h_i(S).$$

Nous définissons aussi le paramètre strictement positif $\bar{\lambda}_2$ par

$$\bar{\lambda}_2 = \lambda_2 + \frac{h_1(\lambda_2)}{D}.$$

Nous démontrons le résultat suivant pour tout $a_i > 0$, $i = 1, 2$.

**Proposition II.10.** *Le système (II.5) admet les points d'équilibre suivants :*

1. *le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ qui existe toujours,*
2. *l'équilibre d'extinction de $X_2$, $E_1 = (S_1, \bar{X}_1, 0)$, où $S_1$ est solution de l'équation*

$$D(S_{in} - S) = h_1(S) \quad et \quad \bar{X}_1 = \frac{f_1(S_1) - D_1}{a_1},$$

   *qui existe si et seulement si $S_{in} > \lambda_1$,*
3. *l'équilibre d'extinction de $X_1$, $E_2 = (S_2, 0, \bar{X}_2)$, où $S_2$ est solution de l'équation*

$$D(S_{in} - S) = h_2(S) \quad et \quad \bar{X}_2 = \frac{f_2(S_2) - D_2}{a_2},$$

   *qui existe si et seulement si $S_{in} > \lambda_2$,*
4. *l'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ où $S^*$ est solution de l'équation*

$$D(S_{in} - S) = \sum_{i=1}^{2} h_i(S) \quad et \quad X_i^* = \frac{f_i(S^*) - D_i}{a_i}, \quad i = 1, 2,$$

   *qui existe si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$.*

**Preuve.** Pour étudier l'existence des points d'équilibre, nous devons résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} 0 &= D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ 0 &= [f_1(S) - a_1X_1 - D_1]X_1 \\ 0 &= [f_2(S) - a_2X_2 - D_2]X_2 \end{cases} \tag{II.6}$$

1. Si $X_1 = X_2 = 0$, alors de la première équation de (II.6), nous déduisons que $S = S_{in}$.
2. Si $X_2 = 0$ et $X_1 \neq 0$, alors de la deuxième équation, nous déduisons que

$$X_1 = \frac{f_1(S) - D_1}{a_1},$$

   qui est strictement positif si et seulement si $S > \lambda_1$. De la première équation, nous déduisons qu'alors $H_1(S) = 0$. Nous montrons que cette équation admet une unique solution $S_1$ telle que $S_1 > \lambda_1$ si et seulement si $S_{in} > \lambda_1$. En effet, dans le cas où $S_{in} \leqslant \lambda_1$, la fonction $h_1$ s'annule en $\lambda_1$ et est strictement croissance sur $[\lambda_1, +\infty[$, d'où $H_1$ est strictement décroissante sur $[\lambda_1, +\infty[$

et $H_1(\lambda_1) = D(S_{in} - \lambda_1) \leqslant 0$, c'est-à-dire que l'équation $H_1(S) = 0$ n'admet pas de solution telle que $S > \lambda_1$.
Dans le cas où $\lambda_1 < S_{in}$, $H_1$ est strictement décroissante sur $[\lambda_1, S_{in}]$ et $H_1(S_{in}) = -h_1(S_{in}) < 0$. Il existe donc une unique solution $S_1 \in ]\lambda_1, S_{in}[$ de l'équation $H_1(S) = 0$ si et seulement si $H_1(\lambda_1) = D(S_{in} - \lambda_1) > 0$, c'est-à-dire si et seulement si $S_{in} > \lambda_1$.

3. De même, si $X_1 = 0$ et $X_2 \neq 0$, alors nous démontrons qu'il existe une unique solution $S_2$ de l'équation $H_2(S) = 0$ telle que $S_2 > \lambda_2$ si et seulement si $S_{in} > \lambda_2$.

4. Si $X_1 \neq 0$ et $X_2 \neq 0$, alors de la deuxième et troisième équation de (II.6), nous obtenons

$$X_i = \frac{f_i(S) - D_i}{a_i}, \quad i = 1, 2,$$

qui est strictement positif si et seulement si $S > \lambda_i$, pour $i = 1, 2$. De la première équation, nous déduisons qu'alors $H(S) = 0$. Nous montrons que cette équation admet une unique solution $S^*$ telle que $S^* > \lambda_2$ si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$. En effet, dans le cas où $S_{in} \leqslant \lambda_2$, la fonction $H$ est strictement décroissante sur $[\lambda_2, +\infty[$ et $H(\lambda_2) = D(S_{in} - \lambda_2) - h_1(\lambda_2) < 0$, c'est-à-dire que l'équation $H(S) = 0$ n'admet pas de solution telle que $S > \lambda_2$.
Dans le cas où $\lambda_2 < S_{in}$, $H$ est strictement décroissante sur $[\lambda_2, S_{in}]$ et

$$H(S_{in}) = -\sum_{i=1}^{2} h_i(S_{in}) < 0.$$

il existe donc une unique solution $S^* \in ]\lambda_2, S_{in}[$ de l'équation $H(S) = 0$ si et seulement si $H(\lambda_2) > 0$, c'est-à-dire si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$.

■

***Remarque*** II.1. Lorsque $S_{1in} = \lambda_1$, $E_0$ bifurque avec $E_1$. Lorsque $S_{1in} = \lambda_2$, $E_0$ bifurque avec $E_2$. Lorsque $S_{1in} = \bar{\lambda}_2$, $E_1$ bifurque avec $E^*$.

La Fig. II.6 montre clairement le nombre de points d'équilibre en fonction de $S_{in}$. Ils sont donnés par l'intersection de la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$ et de la caractéristique à l'équilibre (voir Définition II.1) qui est dans le cas $n = 2$ considéré ici la réunion des graphes des fonction $h_2$ et $h_{12} = h_1 + h_2$ définies pour $S > \lambda_2$, du graphe de la fonction $h_1$, définie pour $S > \lambda_1$, et de la droite $y = 0$.

Dans le cas où $S_{in} > \bar{\lambda}_2$, l'intersection de la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$ et du graphe de la fonction $h_{12}$ représente la solution $S^*$ de l'équation $H(S) = 0$ vérifiant $S^* > \lambda_2$. Par suite, $X_1^*$ et $X_2^*$ sont strictement positifs, c'est-à-dire qu'il existe un unique point d'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$. Nous avons choisi la couleur rouge pour le point d'équilibre LES, la couleur bleue pour le point d'équilibre instable et la couleur verte pour le point d'équilibre nœud-col. La partie de la caractéristique en rouge [bleu] correspond aux équilibres LES [resp. instables].

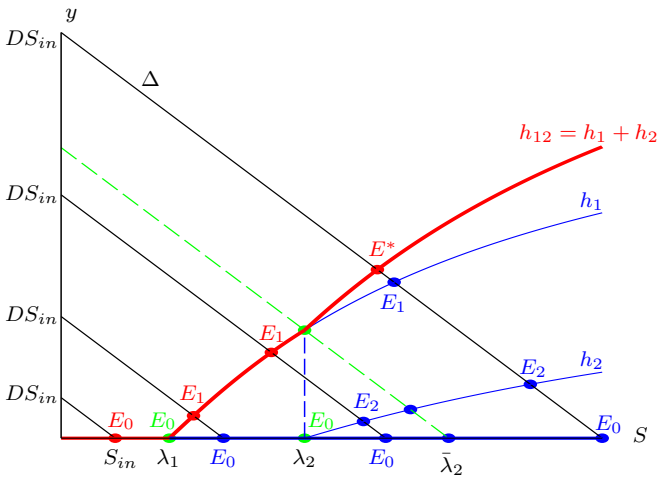


**Fig. II.6** – Caractéristique à l'équilibre : équilibres du système (II.5) selon la valeur de $S_{in}$.

## 4.2 Comportement asymptotique

Dans la suite, nous étudions le comportement asymptotique local des points d'équilibre du système (II.5). La matrice jacobienne en $(S, X_1, X_2)$ est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -D - f_1'(S)X_1 - f_2'(S)X_2 & -f_1(S) & -f_2(S) \\ f_1'(S)X_1 & f_1(S) - 2a_1X_1 - D_1 & 0 \\ f_2'(S)X_2 & 0 & f_2(S) - 2a_2X_2 - D_2 \end{bmatrix}.$$

Nous déduisons alors les résultats suivants :

**Proposition II.11.** *$E_0$ est LES si et seulement si $S_{in} < \lambda_i$, pour $i = 1, 2$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ est

$$\mathbf{J_{E_0}} = \begin{bmatrix} -D & -f_1(S_{in}) & -f_2(S_{in}) \\ 0 & f_1(S_{in}) - D_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S_{in}) - D_2 \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $-D$, $f_1(S_{in}) - D_1$ et $f_2(S_{in}) - D_2$. Ces valeurs propres sont strictement négatives si et seulement si $S_{in} < \lambda_i$, pour $i = 1, 2$. ■

**Proposition II.12.** *$E_1$ est LES si et seulement si $S_1 < \lambda_2$ et $\lambda_1 < S_{in}$.*

**Preuve.** D'après la Prop. II.10, $E_1 = (S_1, \bar{X}_1, 0)$ existe si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$. La matrice

jacobienne en $E_1$ est

$$\mathbf{J_{E_1}} = \begin{bmatrix} -D - f_1'(S_1)\bar{X}_1 & -f_1(S_1) & -f_2(S_1) \\ f_1'(S_1)\bar{X}_1 & -a_1\bar{X}_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(S_1) - D_2 \end{bmatrix}.$$

Donc $f_2(S_1) - D_2$ est une valeur propre de $\mathbf{J_{E_1}}$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_{E_1}}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A_1 = \begin{bmatrix} -D - f_1'(S_1)\bar{X}_1 & -f_1(S_1) \\ f_1'(S_1)\bar{X}_1 & -a_1\bar{X}_1 \end{bmatrix}.$$

Comme $\det A_1 > 0$ et $\mathrm{tr} A_1 < 0$, alors les deux valeurs propres de $A_1$ sont à partie réelle strictement négative. Par conséquent, $E_1$ est LES si et seulement si $f_2(S_1) < D_2$. ■

**Proposition II.13.** *$E_2$ est LES si et seulement si $S_2 < \lambda_1$ et $\lambda_2 < S_{in}$.*

**Preuve.** D'après la Prop. II.10, $E_2 = (S_2, 0, \bar{X}_2)$ existe si et seulement si $\lambda_2 < S_{in}$. La matrice jacobienne en $E_2$ est

$$\mathbf{J_{E_2}} = \begin{bmatrix} -D - f_2'(S_2)\bar{X}_2 & -f_1(S_2) & -f_2(S_2) \\ 0 & f_1(S_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(S_2)\bar{X}_2 & 0 & -a_2\bar{X}_2 \end{bmatrix}.$$

Donc $f_1(S_2) - D_1$ est une valeur propre de $\mathbf{J_{E_2}}$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_{E_2}}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A_2 = \begin{bmatrix} -D - f_2'(S_2)\bar{X}_2 & -f_2(S_2) \\ f_2'(S_2)\bar{X}_2 & -a_2\bar{X}_2 \end{bmatrix}.$$

Comme $\det A_2 > 0$ et $\mathrm{tr} A_2 < 0$, alors les deux valeurs propres de $A_2$ sont à partie réelle strictement négative. Par conséquent, $E_2$ est LES si et seulement si $f_1(S_2) < D_1$. ■

**Proposition II.14.** *$E^*$ est LES si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$.*

**Preuve.** D'après la Prop. II.10, $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ existe si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$. La matrice jacobienne en $E^*$ est égale à

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & 0 \\ m_{31} & 0 & -m_{33} \end{bmatrix}$$

avec

$$m_{11} = D + f_1'(S^*)X_1^* + f_2'(S^*)X_2^*, \quad m_{12} = f_1(S^*), \quad m_{13} = f_2(S^*),$$

$$m_{21} = f_1'(S^*)X_1^*, \quad m_{22} = a_1X_1^*, \quad m_{31} = f_2'(S^*)X_2^*, \quad m_{33} = a_2X_2^*.$$

Le polynôme caractéristique de $J_{E^*}$ est donné par

$$P_{J_{E^*}}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

où $c_0 = -1$, $c_1 = -(m_{11} + m_{22} + m_{33})$, $c_2 = -(m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31} + m_{11}m_{22} + m_{11}m_{33} + m_{22}m_{33})$,

$$c_3 = -m_{22}m_{13}m_{31} - m_{11}m_{22}m_{33} - m_{12}m_{21}m_{33}.$$

Comme $m_{ij} > 0$, pour tout $i, j = 1, \ldots, 3$, nous pouvons facilement vérifier que :

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \ldots, 3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

Par conséquent, d'après le critère de Routh-Hurwitz, $E^*$ est LES. ■

Nous nous intéressons, à présent, au comportement asymptotique global des points d'équilibre. Sous l'hypothèse **H1** et pour tout $a_i > 0$, $i = 1, 2$, nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition II.15.**

1. *Si $S_{in} < \lambda_1$, alors il existe un unique équilibre de lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ qui est GES.*
2. *Si $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_2$, alors il existe deux points d'équilibre : $E_0$ qui est instable et $E_1 = (S_1, \bar{X}_1, 0)$ qui est GES.*
3. *Si $\lambda_2 < S_{in} < \bar{\lambda}_2$, alors il existe trois équilibres : $E_0, E_2 = (S_2, 0, \bar{X}_2)$ qui sont instables et $E_1$ qui est LES. Si de plus, il existe une constante $\alpha > 0$ qui vérifie*

$$\max_{0<S<S_1} g(S) \leqslant \alpha \leqslant \min_{\lambda_2<S<S_{in}} g(S) \quad \text{où} \quad g(S) = \frac{f_2(S)}{f_1(S_1)} \frac{f_1(S) - f_1(S_1)}{f_2(S) - D_2} \frac{S_{in} - S_1}{S_{in} - S},$$

   *alors $E_1$ est GES.*
4. *Si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$, alors il existe quatre points d'équilibre : $E_0, E_1, E_2$ qui sont instables et l'équilibre $E^* = (S^*, X_1^*, X_2^*)$ qui est LES.*

**Preuve.**

1. Si $S_{in} < \lambda_1$, alors d'après le Lemme 1.1 dans [71], $E_0$ est GES.
2. Si $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_2$, alors, d'après la Prop. II.11, $E_0$ est un point col car la matrice jacobienne en $E_0$ admet une valeur propre à partie réelle strictement négative et une valeur propre à partie réelle strictement positive. D'après [71], Théorème 2.2 (4), $E_1$ est GES.
3. Si $\lambda_2 < S_{in} < \bar{\lambda}_2$, alors nous pouvons utiliser la même fonction de Lyapunov que [71], Théorème 2.2 (5),

$$V(S, X_1, X_2) = \frac{S_{in} - S_1}{f_1(S_1)} \int_{S_1}^{S} \frac{f_1(\xi) - f_1(S_1)}{S_{in} - \xi} d\xi + \int_{\bar{X}_1}^{X_1} \frac{X - \bar{X}_1}{X} dX + \alpha X_2,$$

pour démontrer que $E_1 = (S_1, \bar{X}_1, 0)$ est GES pour toute condition initiale positive telle que $X_1(0) > 0$. En effet, on a $V(S_1, \bar{X}_1, 0) = 0$, $V$ est définie positive et $\dot{V}$ est définie négative puisque $S_1 < \lambda_2$ (voir Fig. II.6). Comme $S_2 > \lambda_2 > \lambda_1$, alors d'après la Prop. II.13, dès que $E_2$ existe, il est instable.

4. Si $S_{in} > \bar{\lambda}_2$, alors $E_0$ est instable puisque $S_{in} > \lambda_2$. De plus, dans ce cas $S_1 > \lambda_2$ et $S_2 > \lambda_1$ (voir Fig. II.6), donc $E_1$ et $E_2$ sont instables. La stabilité locale du point d'équilibre de coexistence $E^*$ est montrée dans la Prop. II.14.

■

# 5 Extension du modèle de compétition intra-spécifique linéaire à $n$ espèces

Dans la suite, nous proposons d'étendre le modèle de deux espèces (II.5) à un nombre $n$ quelconque d'espèces en considérant des termes de compétition intra-spécifique linéaires. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} f_i(S)X_i \\ \dot{X}_i &= [f_i(S) - a_i X_i - D_i]X_i, \qquad i = 1, \ldots, n. \end{cases} \tag{II.7}$$

Nous supposons que les taux de croissance satisfont l'hypothèse **H1** pour $i = 1, \ldots, n$. Si l'équation $f_i(S) = D_i$ admet une solution, alors on prend

$$\lambda_i = f_i^{-1}(D_i).$$

Sinon, on prend $\lambda_i = +\infty$. Nous supposons que les $X_i$ sont numérotés de telle sorte que

$$\lambda_1 < \lambda_2 < \cdots < \lambda_n.$$

Le modèle (II.7) a été étudié par De Leenheer et al. [41] où il a été démontré que si les $a_i$ sont assez grands, le système possède un équilibre strictement positif qui est GAS, dans l'orthant strictement positif. Dans la suite, nous nous proposons d'étudier l'existence et la stabilité locale de tous les points d'équilibre du modèle (II.7). Nous utilisons la méthode de la caractéristique à l'équilibre [44, 45], pour trouver ces points d'équilibre du système et montrer que si $S_{in}$ est assez grand le système possède un unique équilibre strictement positif qui est stable, alors que tous les autres équilibres sont instables.

## 5.1 Existence des points d'équilibre

Dans la suite, nous étudions l'existence des points d'équilibre du système (II.7) pour tout $a_i > 0$, $i = 1, \ldots, n$. Le point d'équilibre $E_0 = (S_{in}, 0, \ldots, 0)$ existe toujours et représente le lessivage. Pour

étudier l'existence des points d'équilibre strictement positifs, nous devons résoudre le système suivant :

$$\begin{cases} 0 &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} f_i(S)X_i \\ 0 &= f_i(S) - a_i X_i - D_i \qquad\qquad i = 1, \dots, n. \end{cases} \tag{II.8}$$

Nous déduisons de la deuxième équation que

$$X_i = \frac{f_i(S) - D_i}{a_i}, \qquad i = 1, \dots, n$$

et de la première équation, nous pouvons écrire que

$$D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} h_i(S) = 0 \tag{II.9}$$

où $h_i(S) = \frac{f_i(S)-D_i}{a_i} f_i(S)$, $i = 1, \dots, n$. Le problème revient à trouver une racine $S^*$ de l'équation (II.9) vérifiant

$$f_i(S^*) > D_i \qquad i = 1, \dots, n. \tag{II.10}$$

Définissons le paramètre $\bar{\lambda}_n$ par

$$\bar{\lambda}_n = \lambda_n + \frac{1}{D} \sum_{k=1}^{n-1} h_k(\lambda_n).$$

Nous montrons alors le résultat suivant :

**Proposition II.16.** *Il existe un équilibre strictement positif $E^*$ si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$. S'il existe, cet équilibre est unique.*

**Preuve**. Si $X_i \neq 0$, $i = 1, \dots, n$, alors nous obtenons

$$X_i = \frac{f_i(S) - D_i}{a_i},$$

qui est strictement positif si et seulement si $S > \lambda_i$, $i = 1, \dots, n$. De (II.9), nous déduisons que $H(S) = 0$. Nous montrons que cette équation admet une unique solution $S^*$ telle que $S^* > \lambda_n$ si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$. En effet, dans le cas où $S_{in} \leqslant \lambda_n$, la fonction $H$ est strictement décroissante sur $[\lambda_n, +\infty[$ et

$$H(\lambda_n) = D(S_{in} - \lambda_n) - \sum_{i=1}^{n} h_i(\lambda_n) < 0,$$

c'est-à-dire que l'équation $H(S) = 0$ n'admet pas de solution telle que $S > \lambda_n$. Dans le cas où $\lambda_n < S_{in}$, $H$ est strictement décroissante sur $[\lambda_n, S_{in}]$ et

$$H(S_{in}) = -\sum_{i=1}^{n} h_i(S_{in}) < 0,$$

il existe donc une unique solution $S^* \in ]\lambda_n, S_{in}[$ de l'équation $H(S) = 0$ si et seulement si $H(\lambda_n) > 0$, c'est-à-dire si et seulement si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$. ■

**Définition II.1.** *On appelle caractéristique à l'équilibre, l'ensemble des graphes de la fonction $y = 0$ et des fonctions $y = h_J(S)$ où*

$$h_J = \sum_{i \in J} h_i,$$

*avec $J$ un sous ensemble de $\{1, \ldots, n\}$, définie pour $S \geqslant \max\{\lambda_j : j \in J\}$.*

Pour chaque $S_{in}$ fixé, les équilibres s'obtiennent en prenant les intersections de la droite $\Delta$ d'équation $y = D(S_{in} - S)$ avec la caractéristique à l'équilibre (voir Fig. II.7). Nous démontrons, dans la suite, que le point d'intersection le plus à gauche est LES et tous les autres sont instables.

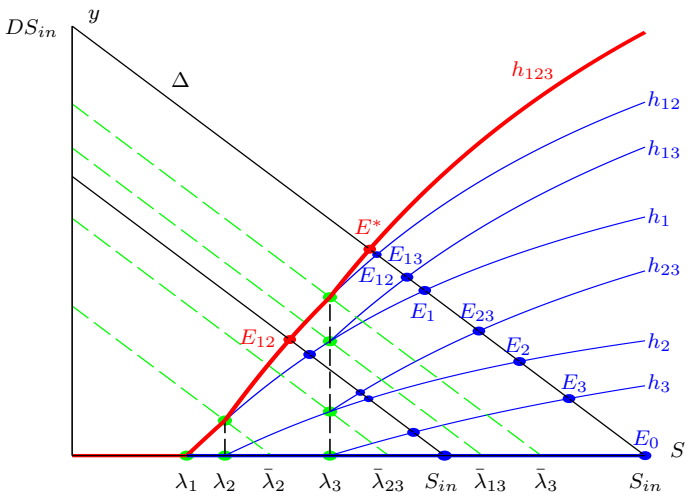


**Fig. II.7** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$. En rouge [bleu] la partie de la caractéristique qui correspond aux équilibres LES [resp. instables].

La Fig. II.7 illustre le nombre de points d'équilibre de (II.7) selon le paramètre $S_{in}$ dans le cas $n = 3$ où $h_{123} = \sum_{i=1}^{3} h_i$.

- Si $S_{in} > \bar{\lambda}_3$, il existe $2^3$ points d'équilibre :
  1. un équilibre de lessivage $E_0$ instable,
  2. un équilibre strictement positif $E^*$ LES, qui est donné par l'intersection entre la droite $\Delta$ et le graphe de la fonction $h_{123}$,
  3. trois points d'équilibre $E_1, E_2$ et $E_3$, respectivement, où une seule espèce survit, qui sont donnés par l'intersection entre la droite $\Delta$ et les graphes des fonctions $h_i, i = 1, \ldots, 3$,
  4. trois points d'équilibre $E_{12}$, $E_{13}$ et $E_{23}$, respectivement, où deux espèces coexistent et l'autre espèce est exclue, qui sont donnés par l'intersection entre la droite $\Delta$ et les graphes des fonctions $h_{ij} = h_i + h_j, \quad i, j = 1, \ldots, 3, \quad i < j$.

– Si $\bar{\lambda}_{13} < S_{in} < \bar{\lambda}_3$, alors il existe sept points d'équilibre : $E_0, E_1, E_2, E_3, E_{12}, E_{13}$ et $E_{23}$ avec

$$\bar{\lambda}_{13} = \lambda_3 + \frac{h_1(\lambda_3)}{D}.$$

– Si $\bar{\lambda}_{23} < S_{in} < \bar{\lambda}_{13}$, alors il existe six points d'équilibre : $E_0, E_1, E_2, E_3, E_{12}$ et $E_{23}$ avec

$$\bar{\lambda}_{23} = \lambda_3 + \frac{h_2(\lambda_3)}{D}.$$

– Si $\lambda_3 < S_{in} < \bar{\lambda}_{23}$, alors il existe cinq points d'équilibre : $E_0, E_1, E_2, E_3$ et $E_{12}$.
– Si $\bar{\lambda}_2 < S_{in} < \lambda_3$, alors il existe quatre points d'équilibre : $E_0, E_1, E_2$ et $E_{12}$.
– Si $\lambda_2 < S_{in} < \bar{\lambda}_2$, alors il existe trois points d'équilibre : $E_0, E_1$ et $E_2$.
– Si $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_2$, alors il existe deux points d'équilibre $E_0$ et $E_1$.
– Si $S_{in} < \lambda_1$, alors il existe un unique point d'équilibre $E_0$.

***Remarque*** II.2. D'après la Prop. II.16, si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $E^*$. De plus, il existe $2^n - 1$ points d'équilibre qui admettent au moins une composante non nulle. En effet, il existe $C_n^1$ points d'équilibre de la forme

$$E_i = (S_i, 0, \ldots, 0, \bar{X}_i, 0, \ldots, 0) \qquad i = 1, \ldots, n$$

où une seule espèce survit à la compétition et $C_n^2$ points d'équilibre de la forme

$$E_{ij} = (S_{ij}, 0, \ldots, 0, \bar{X}_i, 0, \ldots, 0, \bar{X}_j, 0, \ldots, 0) \qquad i, j = 1, \ldots, n \quad i \neq j$$

où seulement deux espèces survivent et $n - 2$ espèces sont exclues. Avec le même raisonnement, nous montrons qu'il existe $C_n^m$ points d'équilibre où $m$ espèces coexistent avec $1 \leqslant m \leqslant n$ quelconque. Le nombre total de points d'équilibre est égal à $\sum_{k=0}^{n} C_n^k = 2^n$.

## 5.2 Stabilité locale

Dans la suite, nous étudions le comportement asymptotique des points d'équilibre du système (II.7). Nous démontrons le résultat suivant :

**Lemme II.1.** *Nous considérons la matrice*

$$A = \begin{bmatrix} -D - \sum_{i=1}^{n} \alpha_i & c_1 & c_2 & \cdots & c_n \\ \alpha_1 & -b_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \alpha_2 & 0 & -b_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \alpha_n & 0 & 0 & \cdots & -b_n \end{bmatrix}. \tag{II.11}$$

*Nous supposons que $D > 0$ et pour $i = 1, \ldots, n$, $\alpha_i \geqslant 0$, $b_i > 0$ et $c_i \leqslant b_i$. Alors, toutes les valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative.*

**Preuve**. Soit $\lambda$ une valeur propre de $A$ et $V = (v_0, v_1, \ldots, v_n) \neq 0$ le vecteur propre correspondant. Alors, on a

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \left(-D - \sum_{i=1}^{n} \alpha_i\right) v_0 + \sum_{i=1}^{n} c_i v_i & = & \lambda v_0 \\ \alpha_i v_0 - b_i v_i & = & \lambda v_i, \qquad i = 1, \ldots, n. \end{array} \right. \tag{II.12}$$

Nous supposons que $\lambda = \alpha + \mathrm{i}\beta$ avec $\alpha = \mathrm{Re}(\lambda) \geqslant 0$. Comme $b_i > 0$, alors $\lambda + b_i \neq 0$. Par suite,

$$v_i = \frac{\alpha_i v_0}{\lambda + b_i} \qquad \text{pour } i = 1, \ldots, n.$$

Si $v_0 = 0$ alors $v_i = 0$ pour $i = 1, \ldots, n$, et par suite $V = 0$ qui est impossible. D'où $v_0 \neq 0$ et à partir de la première équation de (II.12), nous déduisons, après simplification par $v_0$ que

$$-D - \sum_{i=1}^{n} \alpha_i + \sum_{i=1}^{n} \alpha_i \frac{c_i}{\lambda + b_i} = \lambda.$$

En écrivant les parties réelles des deux côtés de l'égalité précédente, nous obtenons

$$\alpha = -D - \sum_{i=1}^{n} \alpha_i + \sum_{i=1}^{n} \alpha_i \frac{c_i(b_i + \alpha)}{(b_i + \alpha)^2 + \beta^2}.$$

Comme $c_i \leqslant b_i$ et $b_i + \alpha > 0$ alors

$$\frac{c_i(b_i + \alpha)}{(b_i + \alpha)^2 + \beta^2} \leqslant \frac{b_i(b_i + \alpha)}{(b_i + \alpha)^2 + \beta^2} \leqslant \frac{b_i(b_i + \alpha)}{(b_i + \alpha)^2} = \frac{b_i}{b_i + \alpha} \leqslant 1.$$

Comme $\alpha_i \geqslant 0$ alors

$$\alpha_i \frac{c_i(b_i + \alpha)}{(b_i + \alpha)^2 + \beta^2} \leqslant \alpha_i, \qquad \text{pour } i = 1, \ldots, n.$$

D'où

$$\alpha \leqslant -D - \sum_{i=1}^{n} \alpha_i + \sum_{i=1}^{n} \alpha_i < 0$$

ce qui contredit le fait que $\alpha \geqslant 0$. ■

**Proposition II.17.** *Il y a un équilibre LES (celui qui est le plus à gauche sur la droite $\Delta$ d'équation $y = D(S_{in} - S)$). Tous les autres équilibres sont instables.*

**Preuve**. La matrice jacobienne en $(S, X_1, \ldots, X_n)$ est de la forme (II.11) avec

$$\alpha_i = f_i'(S) X_i, \quad b_i = -(f_i(S) - 2a_i X_i - D_i) \quad \text{et} \quad c_i = -f_i(S).$$

Si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$, alors l'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, X_1^*, \ldots, X_n^*)$ vérifie $f_i(S^*) - a_i X_i^* - D_i = 0$. La matrice jacobienne en $E^*$ est de la forme (II.11) avec

$$\alpha_i = f_i'(S^*)X_i^*, \quad b_i = a_i X_i^* \quad \text{et} \quad c_i = -f_i(S^*).$$

D'après **H1**, $\alpha_i > 0$ et comme $a_i > 0$ alors $b_i > 0$ et $c_i < b_i$. D'après le Lemme. II.1, nous déduisons que $E^*$ est LES.

Notons à présent par $\bar{E} = (\bar{S}, X_1, \ldots, X_n)$ le point d'équilibre qui admet au moins une composante $X_k = 0$, pour $k = 1, \ldots, n$. La matrice jacobienne en $\bar{E}$ est de la forme (II.11) avec

$$\alpha_k = f_k'(\bar{S})X_k = 0, \quad b_k = D_k - f_k(\bar{S}).$$

Alors $f_k(\bar{S}) - D_k$ est une valeur propre de la matrice jacobienne en $\bar{E}$. Si $S_{in} > \bar{\lambda}_n$, alors $\lambda_k \leqslant \lambda_n < \bar{S}$ (voir Fig. II.13). D'où la valeur propre $f_k(\bar{S}) - D_k$ est strictement positive et par suite tous les points d'équilibre qui admettent au moins une composante nulle sont instables. La preuve s'étend au $S_{in}$ quelconque. ■

# 6 Simulations numériques

Dans cette section, nous illustrons les résultats mathématiques démontrées sur l'existence et le comportement asymptotique des points d'équilibre du modèle de compétition intra et inter-spécifique ensuite du modèle de compétition intra-spécifique à deux et trois espèces.

## 6.1 Modèle de compétition intra et inter-spécifique

Nous considérons le modèle (II.1) où les termes de compétition intra et inter-spécifique sont linéaires et égaux, respectivement, à $d_1X_2$ et $d_2X_2$, où $d_i$ est le facteur d'inhibition de $X_i$ par $X_2$, pour $i = 1, 2$. Nous considérons, comme taux de croissance, des fonctions croissantes de type Monod définies par :

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{b_i + S}, \quad i = 1, 2,$$

où $m_i$ désigne le taux de croissance maximal, $b_i$ est la constante de demi-saturation. Plus précisément, nous nous proposons d'étudier le système

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f_1(S)X_1 - f_2(S)X_2 \\ \dot{X}_1 = [f_1(S) - d_1X_2 - D_1]X_1 \\ \dot{X}_2 = [f_2(S) - d_2X_2 - D_2]X_2. \end{cases} \tag{II.13}$$

**Proposition II.18.** *Dans le modèle (II.13), l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ admet au plus deux solutions.*

**Preuve.** Comme $\xi_i(S) = q_i^{-1}(f_i(S) - D_i)$, pour $i = 1, 2$, l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ s'écrit

$$\frac{\frac{m_1}{d_1}S}{b_1 + S} - \frac{D_1}{d_1} = \frac{\frac{m_2}{d_2}S}{b_2 + S} - \frac{D_2}{d_2}.$$

Cette équation équivaut à une équation du second degré en $S$ qui admet au plus deux racines. ■

Dans toutes les simulations de cette section, nous fixons les paramètres suivants :

$$d_1 = 1, \quad d_2 = 1, \quad \text{et} \quad D = 1.$$

Dans le premier cas, nous choisissons les paramètres

$$m_1 = 2, \quad m_2 = 1.5, \quad b_1 = 2, \quad b_2 = 0.5, \quad D_1 = 0.5 \quad \text{et} \quad D_2 = 1$$

de manière à ce que l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ n'admet pas de solution (voir Fig. II.8 à gauche), alors que l'équilibre strictement positif $E^*$ n'existe pas.

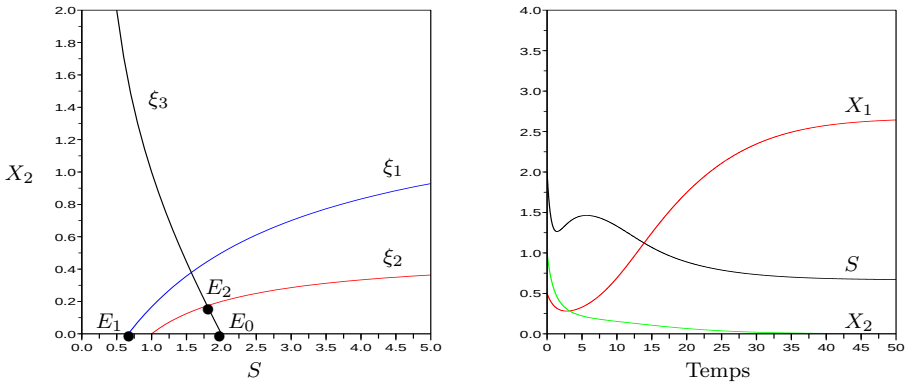


**Fig. II.8** – Exclusion compétitive de $X_2$ par l'espèce la plus compétitive $X_1$.

La solution de l'équation $\xi_2(S) = \xi_3(S)$, ainsi que les seuils de rentabilité, sont déterminés numériquement par les valeurs suivantes :

$$\hat{S} \simeq 1.796, \quad \lambda_1 \simeq 0.666 \quad \text{et} \quad \lambda_2 = 1.$$

Nous considérons que la concentration du substrat à l'entrée du chémostat vaut $S_{in} = 2$. Les autres points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (2, 0, 0), \quad E_1 \simeq (0.666, 2.666, 0) \quad \text{et} \quad E_2 \simeq (1.796, 0, 0.173).$$

Comme $\xi_2(\hat{S}) < \xi_1(\hat{S})$, alors d'après la Prop. II.6, le point d'équilibre $E_2$ est instable. De plus, nous avons $\lambda_1 < \lambda_2 < S_{in}$, alors le point d'équilibre $E_1$ est LES. Il y a exclusion compétitive de la deuxième

espèce par la première espèce, voir Fig. II.8 à droite, les conditions initiales étant :

$$S(0) = 2, \quad X_1(0) = 0.5 \quad \text{et} \quad X_2(0) = 1.$$

Dans le deuxième cas, nous modifions les paramètres

$$m_1 = 1, \quad m_2 = 2, \quad b_2 = 2.5 \quad \text{et} \quad S_{in} = 4$$

de sorte que l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$ admette une solution unique et que la condition de stabilité locale de $E_2$ soit vérifiée, c'est-à-dire que $\xi_1(\hat{S}) < \xi_2(\hat{S})$, voir Fig. II.9 à gauche. Les valeurs numériques des seuils de rentabilité sont données par $\lambda_1 = 2$ et $\lambda_2 = 2.5$. Les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (4, 0, 0), \quad E_1 = (2, 4, 0), \quad E_2 \simeq (3.75, 0, 0.201) \quad \text{et} \quad E^* \simeq (3.108, 1.267, 0.108).$$

La Fig. II.9 à droite montre que la deuxième espèce a pu gagner la compétition sur la première espèce, en prenant les conditions initiales suivantes :

$$S(0) = 1, \quad X_1(0) = 2 \quad \text{et} \quad X_2(0) = 0.5.$$

Dans ce cas, il y a bistabilité avec deux bassins d'attraction où $E_1$ et $E_2$ sont LES et $E^*$ est instable.

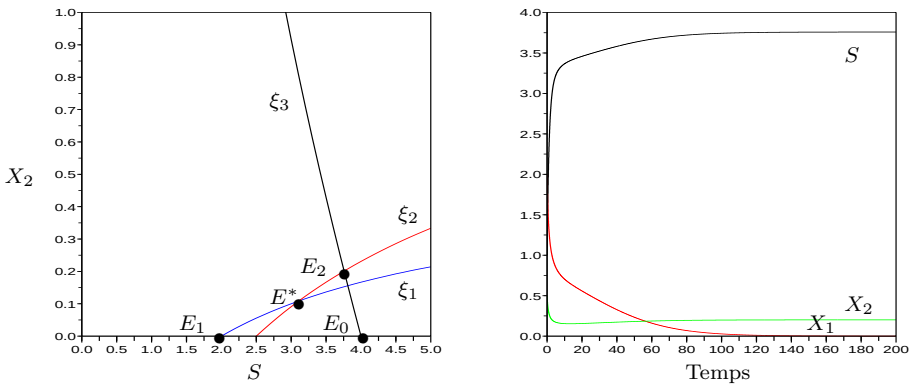


**Fig. II.9** – Exclusion compétitive de $X_1$ par l'espèce la moins compétitive $X_2$.

Dans le troisième cas, nous choisissons les paramètres suivants :

$$m_1 = 2, \quad m_2 = 1, \quad b_1 = 2, \quad b_2 = 0.5, \quad D_1 = 0.1, \quad D_2 = 0.2 \quad \text{et} \quad S_{in} = 1$$

qui vérifient l'existence de deux solutions positives $S_1^*$ et $S_2^*$ de l'équation $\xi_1(S) = \xi_2(S)$, ainsi que la condition $\xi_3(S_2^*) > \xi_2(S_2^*)$, qui assure que l'équilibre strictement positif $E_2^*$ existe et est LES. La Fig. II.10 à gauche montre l'existence de deux équilibres strictement positifs et celle de droite montre la

coexistence entre les deux espèces pour les valeurs initiales suivantes :

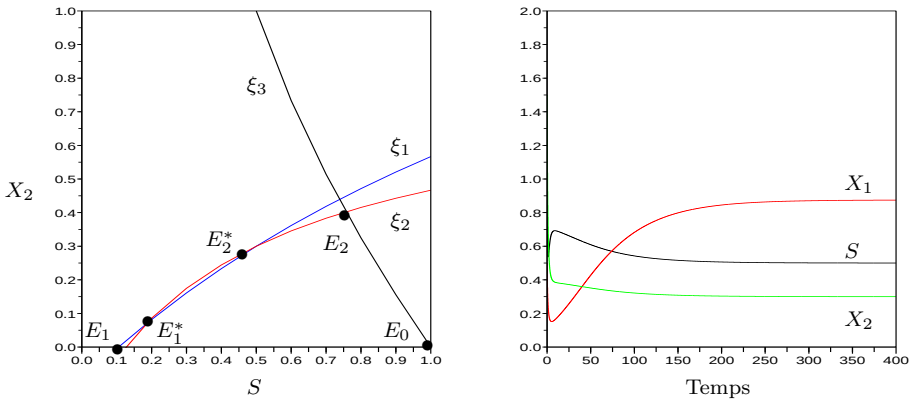


**Fig. II.10** – Bistabilité et coexistence

Les valeurs numériques des seuils de rentabilité et des points d'équilibre stables sont :

$$\lambda_1 \simeq 0.105, \quad \lambda_2 = 0.125, \quad E_1 \simeq (0.105, 8.947, 0) \quad \text{et} \quad E_2^* \simeq (0.5, 0.87, 0.3).$$

Les points d'équilibre instables sont

$$E_1^* \simeq (0.181, 4.802, 0.066), \quad E_2 \simeq (0.757, 0, 0.402) \quad \text{et} \quad E_0 = (1, 0, 0).$$

## 6.2 Modèle de compétition intra-spécifique

### 6.2.1 Modèle à deux espèces

Nous considérons le modèle (II.5) où nous prenons, comme taux de croissance, les fonctions monotones $f_i(.), i = 1, 2$, de type Monod, définies par :

$$f_i(S) = \frac{m_i S}{b_i + S}, \quad i = 1, 2.$$

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres :

$$m_1 = 2, \quad b_1 = 2, \quad m_2 = 2.5, \quad b_2 = 3, \quad D = 1, \quad D_1 = 1, \quad D_2 = 1.5, \quad a_1 = 0.2, \quad \text{et} \quad a_2 = 0.5.$$

Le calcul du seuil de rentabilité donne $\lambda_1 = 2$ et $\lambda_2 = 4.5$. Nous illustrons le cas de coexistence, voir Fig. II.11, pour $S_{in} = 10 > \bar{\lambda}_2 \simeq 7.162$. Dans ce cas, les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 \simeq (10, 0, 0), \quad E_1 \simeq (6.154, 2.547, 0), \quad E_2 \simeq (8.672, 0, 0.714) \quad \text{et} \quad E^* \simeq (5.845, 2.450, 0.304).$$

La Fig. II.11 à gauche montre la coexistence des deux espèces pour plusieurs conditions initiales

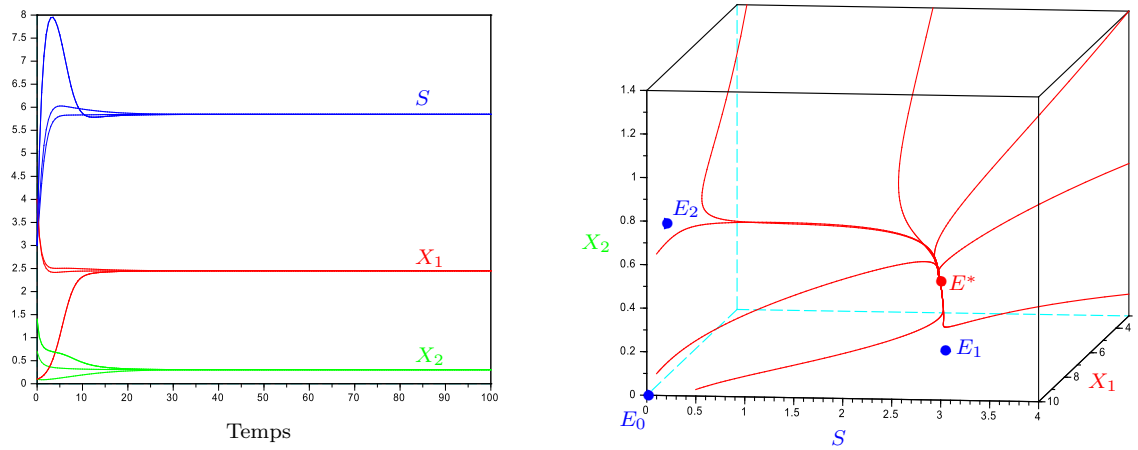


**Fig. II.11** – Coexistence des deux espèces et convergence globale vers l'équilibre strictement positif $E^*$.

strictement positives et la convergence vers l'équilibre strictement positif $E^*$ qui est LES alors que tous les autres points d'équilibre sont instables. La Fig. II.11 à droite montre la stabilité globale de l'équilibre strictement positif $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive. La Fig. II.12 à gauche montre l'exclusion compétitive de la deuxième espèce dans le cas où $S_{in} = 6 < \bar{\lambda}_2$ pour plusieurs conditions initiales strictement positives.

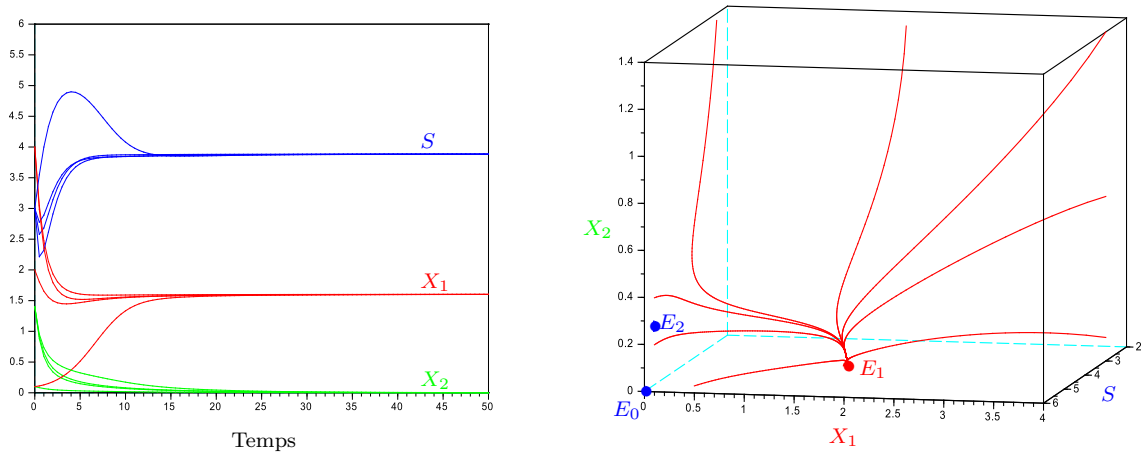


**Fig. II.12** – Exclusion compétitive de $X_2$ pour plusieurs conditions initiales et convergence globale vers $E_1$.

Dans ce cas, les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (6, 0, 0), \quad E_1 \simeq (3.885, 1.601, 0) \quad \text{et} \quad E_2 \simeq (5.587, 0, 0.253)$$

avec $E_1$ est LES et tous les autres points d'équilibre sont instables. La Fig. II.12 à droite montre la stabilité globale du point d'équilibre $E_1$ pour toute condition initiale strictement positive.

### 6.2.2 Modèle à trois espèces

Nous considérons le modèle (II.7) avec $n = 3$. La Fig. II.13 illustre le nombre de points d'équilibre dans le cas $S_{in} > \bar{\lambda}_n$. En fait, le système (II.7) admet $2^3$ points d'équilibre :

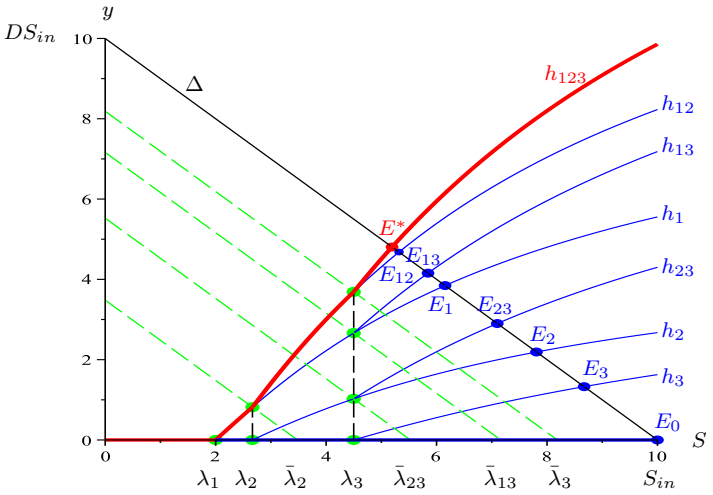


**Fig. II.13** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$. Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ GES pour $S_{in} > \bar{\lambda}_n$.

1. un équilibre de lessivage $E_0 = (10, 0, 0, 0)$, qui est instable,
2. un équilibre strictement positif de coexistence $E^* \simeq (5.194, 2.219, 0.526, 0.169)$, qui est LES,
3. trois points d'équilibre où une seule espèce survit, qui sont instables

$$E_1 \simeq (6.154, 3.846, 0, 0), \quad E_2 \simeq (7.808, 0, 2.192, 0) \quad \text{et} \quad E_3 \simeq (8.672, 0, 0, 1.328)$$

4. trois points d'équilibre où deux espèces coexistent et l'autre espèce est exclue, qui sont instables

$$E_{12} \simeq (5.320, 2.267, 0.543, 0), \quad E_{13} \simeq (5.845, 2.450, 0, 0.304) \quad \text{et} \quad E_{23} \simeq (7.099, 0, 0.730, 0.514).$$

La Fig. II.14 (a) illustre la coexistence des trois espèces pour $S_{in} = 10 > \bar{\lambda}_3 = 8.187$ et la convergence vers l'équilibre strictement positif $E^*$ pour plusieurs conditions initiales strictement positives. La Fig. II.14 (b) montre l'exclusion compétitive de la troisième espèce pour la valeur de $\bar{\lambda}_2 \simeq 3.482 < S_{in} = 7.5 < \bar{\lambda}_3$ et la convergence vers le point d'équilibre $E_{12} \simeq (4.206, 1.777, 0.372, 0)$ pour les mêmes conditions initiales. La Fig. II.14 (c) montre l'exclusion compétitive de la troisième et de la deuxième espèce pour $\lambda_1 < S_{in} = 3 < \bar{\lambda}_2$ et la convergence vers le point d'équilibre $E_1$ donné par $E_1 \simeq (2.446, 0.553, 0, 0)$ pour les mêmes conditions initiales.

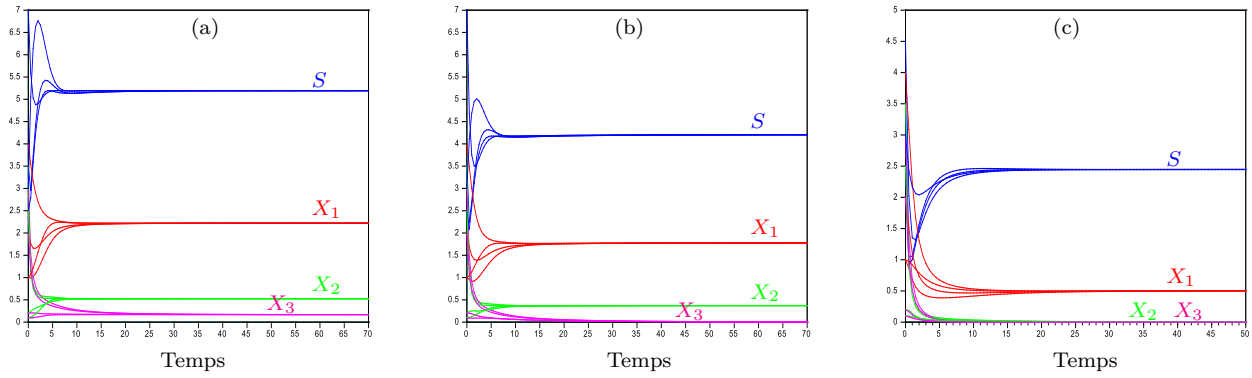


**Fig. II.14** – (a) Coexistence des trois espèces pour $S_{in} > \bar{\lambda}_3$. (b) Exclusion compétitive de la troisième espèce pour $\bar{\lambda}_2 < S_{in} < \bar{\lambda}_3$. (c) Exclusion compétitive de la troisième et la deuxième espèce pour $\lambda_1 < S_{in} < \bar{\lambda}_2$.

# 7 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié dans la première partie le modèle mathématique de compétition deux espèces microbiennes pour une seule ressource dans un chémostat. En supposant que $\lambda_1 < \lambda_2$, c'est-à-dire que la première espèce remporte la compétition sur la deuxième espèce pour des termes de compétition spécifiques nuls, l'équilibre d'extinction de la deuxième espèce $E_1$ est GES : c'est le PEC [54, 57, 61]. L'ajout du terme de compétition inter-spécifique $q_1(X_2)$ pour inhiber la croissance de $X_1$ par $X_2$, a pu faire apparaître un équilibre strictement positif $E^*$, où les deux espèces coexistent, mais qui est instable. Ensuite, nous avons ajouté un terme de compétition intra-spécifique $q_2(X_2)$ entre les individus de la deuxième espèce et nous avons montré que l'équilibre d'extinction de la première espèce $E_2$ peut gagner de la stabilité locale. Nous avons montré aussi l'existence d'un ou plusieurs équilibres strictement positifs LES.
Notons que $E_1$ reste toujours LES même lorsque les équilibres $E_2$ et $E^*$ sont stables. Donc $E_2$ et $E^*$ ne peuvent jamais être GAS. Selon la condition initiale, la solution converge soit vers $E_1$ soit vers $E_2$ ou $E^*$ selon le cas.

Dans la deuxième partie, nous avons étudié un modèle du chémostat avec $n$ espèces en compétition sur un seul nutriment en prenant en considération les termes de compétition intra-spécifiques linéaires entre les individus de la même espèce. Nous supposons que les taux de croissance sont strictement croissantes et que les taux de dilution sont distincts. Nous avons utilisé la méthode de la caractéristique à l'équilibre [44, 45], pour étudier l'existence de tous les points d'équilibre du modèle selon la concentration à l'entrée du chémostat $S_{in}$. Si cette dernière est assez grande, nous démontrons l'existence d'un unique équilibre strictement positif de coexistence qui est LES, là où tous les autres points d'équilibre sont instables. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

Les résultats de ce chapitre ont été publiés en partie dans [21–23].

# Chapitre III

## La floculation et la coexistence

### 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons un modèle du chémostat dans lequel une population de micro-organismes est en compétition sur un seul nutriment (I.1) et nous supposons que l'espèce est présente sous deux formes : des bactéries isolées ou planctoniques, de densité $u$, et des bactéries attachées ou en flocs, de densité $v$. Les bactéries isolées et en flocs peuvent s'agréger pour former de nouveaux flocs, avec un taux $\alpha(\cdot)u$, et les flocs peuvent se diviser et libérer des bactéries, avec un taux $\beta(\cdot)v$ :

$$u \xrightarrow{\alpha(\cdot)u} v, \qquad u \xleftarrow{\beta(\cdot)v} v.$$

Dans [28], les agrégats sont supposés n'avoir aucune croissance biologique (c'est-à-dire que le processus d'attachement est la seule source de croissance de la biomasse attachée). Les agrégats sont également supposés être lessivés avec le même taux de dilution que les cellules planctoniques. Par contre, dans les modèles où la biomasse est fixée sur la paroi, la biomasse attachée ne peut être lessivée. Nous croyons que ces deux cas opposés (même taux de dilution que la biomasse planctonique ou pas de taux de dilution) ne sont pas tout à fait réalistes. Dans ce chapitre, nous supposons que chaque biomasse a ses propres taux de croissance et taux de dilution. Ce qui généralise ces deux derniers modèles. Le modèle que nous considérons s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - \alpha(\cdot)u + \beta(\cdot)v \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + \alpha(\cdot)u - \beta(\cdot)v \end{cases} \tag{III.1}$$

où $S(t)$ désigne la concentration du substrat à l'instant $t$ ; $u(t)$ et $v(t)$ désignent, respectivement, la concentration de la population de micro-organismes planctoniques et des bactéries en flocs à l'instant $t$ ; $f(S)$ et $g(S)$ représentent, respectivement, les taux de croissance des bactéries isolées et des flocs ; $D$ et $S_{in}$ sont, respectivement, le taux de dilution et la concentration à l'entrée du chémostat ; $D_0$ et $D_1$ représentent, respectivement, le taux de prélèvement des micro-organismes planctoniques et des

bactéries en flocs. Le point dans le taux d'attachement $\alpha(\cdot)$ et le taux de détachement $\beta(\cdot)$ signifie que ces taux peuvent dépendre des variables d'état, de telle sorte que le système (III.1) inclut plusieurs modèles qui ont été considérés dans la littérature. On peut citer, par exemple, le modèle avec des taux de consommation adaptatifs, considéré dans [63], où $u$ désigne les cellules à faible croissance et $v$ désigne les cellules à croissance rapide et où les taux d'attachement et de détachement ne dépendent que de $S$ :

$$\alpha(\cdot) = \alpha(S), \qquad \beta(\cdot) = \beta(S).$$

On cite, aussi, le modèle de croissance sur la paroi, où $u$ désigne la densité des bactéries planctoniques, et $v$ est la densité des bactéries attachées sur la paroi, considéré par Pilyugin et Waltman [51], est obtenu avec des taux constants

$$\alpha(\cdot) = a, \qquad \beta(\cdot) = b.$$

Un autre modèle, qu'on trouve dans [25, 36], est le modèle de Freter donné par :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - a(1-W)u + bv + g(S)[1 - G(W)]v \\ \dot{v} &= [g(S)G(W) - D_1 - b]v + a(1-W)u \end{cases} \tag{III.2}$$

où $W = v/v_{\max}$ et $G(\cdot)$ est décroissante. Ce modèle est un cas particulier du modèle (III.1) avec

$$\alpha(\cdot) = a(1-W), \quad \beta(\cdot) = b + g(S)[1 - G(W)] \ .$$

Notons que si $v_{\max} = \infty$, alors $W = 0$ et si $G(0) = 1$, alors $\alpha(\cdot) = a$, $\beta(\cdot) = b$. Ainsi, le modèle (III.2) est simplement le modèle de Pilyugin et Waltman [51].

Un modèle pertinent où on considère des flocs avec deux bactéries, a été étudié dans [28] :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D]u - au^2 + bv \\ \dot{v} &= [g(S) - D]v + au^2 - bv. \end{cases} \tag{III.3}$$

C'est un cas particulier du modèle (III.1) obtenu avec

$$\alpha(\cdot) = au, \qquad \beta(\cdot) = b \qquad \text{et} \qquad D = D_0 = D_1.$$

Ce modèle a été étudié par Haegeman et Rapaport [28] dans le cas où $g(\cdot) = 0$, où les bactéries en flocs sont supposées ne pas consommer de substrat.

Dans ce chapitre, nous étudions ce modèle dans un cas plus général où $0 \leqslant g(\cdot) \leqslant f(\cdot)$, ce qui veut dire que les bactéries en flocs consomment moins de substrat que les bactéries isolées. Ce modèle a, aussi, été étendu au cas des flocs avec un nombre arbitraire de bactéries dans [27].

Dans la suite, nous ne considérons pas la taille ou le nombre de bactéries en flocs dans notre modèle. Nous distinguons simplement la biomasse en flocs et la biomasse isolée. La biomasse des bactéries isolées est notée par $u$ et la biomasse en flocs est notée $v$. Ainsi, les bactéries isolées et les bactéries isolées ou en flocs peuvent s'associer pour former de nouveaux flocs avec un taux $a(u+v)u$, où $a$ est une constante, proportionnelle à la fois, à la densité des bactéries isolées $u$ et à la densité de la biomasse totale $u+v$. Par ailleurs, les flocs peuvent se diviser et libérer des bactéries isolées avec le taux $bv$, où $b$ est une constante, proportionnelle à leur densité $v$. Ainsi, en prenant

$$\alpha(\cdot) = a(u+v), \qquad \beta(\cdot) = b$$

dans le modèle (III.1), nous obtenons le système dynamique suivant

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} = [f(S) - D_0]u - a(u+v)u + bv \\ \dot{v} = [g(S) - D_1]v + a(u+v)u - bv \end{cases} \tag{III.4}$$

Nous étudions, dans la suite, le système (III.4) ainsi que ses extensions à des populations de plusieurs espèces.

Nous commençons, dans la section 2, par construire le modèle réduit du système (III.1) avec une seule espèce en considérant que la dynamique de floculation est plus rapide que la croissance des micro-organismes. Dans la section 3, nous étudions ce modèle réduit dans lequel le taux de croissance et le taux de prélèvement dépendent da la densité de la biomasse. Dans la section 4, nous construisons le modèle réduit à partir du modèle de floculation avec plusieurs espèces. Dans la section 5, nous étudions le modèle (III.3), en considérant une seconde espèce en compétition sur un seul nutriment, avec des taux de croissance monotones et nous construisons le modèle réduit correspondant. Dans la section 6, nous étendons l'étude au cas où les taux de croissance sont non monotones, avec une seule espèce, dans un premier temps, et avec deux espèces, ensuite. À la suite de cette étude, nous nous intéressons au modèle avec deux espèces et où le taux de croissance des bactéries en flocs dépend de celui des bactéries isolées. Dans la section 7, nous étudions le comportement qualitatif du modèle (III.4) avec des taux de croissance monotones et nous faisons le lien avec l'étude du modèle réduit obtenu par la théorie de tikhonov.

## 2 Dynamiques à deux échelles de temps

Le modèle général de la floculation est

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - \alpha(S,u,v)u + \beta(S,u,v)v \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + \alpha(S,u,v)u - \beta(S,u,v)v. \end{cases}$$

Si nous supposons que la dynamique de floculation et de défloculation est beaucoup plus rapide que la croissance des espèces, nous pouvons écrire le modèle de la façon suivante

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - \dfrac{\alpha(S,u,v)}{\varepsilon}u + \dfrac{\beta(S,u,v)}{\varepsilon}v \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + \dfrac{\alpha(S,u,v)}{\varepsilon}u - \dfrac{\beta(S,u,v)}{\varepsilon}v \end{cases} \tag{III.5}$$

où $\varepsilon$ est un nombre positif assez petit. Notons que la dynamique de la biomasse totale $x = u + v$ est donnée par l'équation

$$\dot{x} = [f(S) - D_0]u + [g(S) - D_1]v.$$

Ainsi, $u$ et $v$ sont des variables rapides, tandis que $S$ et $x$ sont des variables lentes. La dynamique rapide est donnée par

$$u' = -\alpha(S,u,v)u + \beta(S,u,v)v \ ,$$

et la variété lente est définie par les solutions strictement positives du système

$$\alpha(S,u,v)u = \beta(S,u,v)v \quad \text{avec} \quad u + v = x \ .$$

Par conséquent,

$$u = p(S,x)x, \qquad v = [1 - p(S,x)]x.$$

En supposant que cette variété lente est asymptotiquement stable pour l'équation rapide, la réduction au système lent donne une approximation des solutions de (III.5) pour $\varepsilon$ arbitrairement petit, selon les théories de perturbations singulières [3, 49, 52]. Le modèle réduit est obtenu en remplaçant les variables rapides $u$ et $v$ dans les équations de $S$ et $x$ :

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - \mu(S,x)x \\ \dot{x} = [\mu(S,x) - d(S,x)]\, x \end{cases} \tag{III.6}$$

où

$$\mu(S,x) = p(S,x)f(S) + [1 - p(S,x)]g(S),$$

$$d(S,x) = p(S,x)D_0 + [1 - p(S,x)]D_1.$$

Notons que $p(\cdot)$ dépend des fonctions $\alpha(\cdot)$ et $\beta(\cdot)$. Par conséquent, la fonction $\mu(\cdot)$ est un taux de croissance densité-dépendant, comme dans les modèles étudiés dans [42, 44, 45]. Mais, ici, le taux de prélèvement est remplacé par une fonction $d(\cdot)$ qui dépend également des fonctions $\alpha(\cdot)$ et $\beta(\cdot)$. Cette propriété donne lieu à une nouvelle classe de modèles.

Pour le cas lent-rapide de (III.3) on a, voir [28]

$$\frac{\alpha(\cdot)}{\varepsilon} = \frac{A}{\varepsilon}u, \quad \frac{\beta(\cdot)}{\varepsilon} = \frac{B}{\varepsilon} \quad \text{et} \quad p(x) = \frac{2}{1+\sqrt{1+4\frac{A}{B}x}}.$$

Le cas lent-rapide de (III.4) est donné par

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} = [f(S) - D_0]u - \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u + \dfrac{B}{\varepsilon}v \\ \dot{v} = [g(S) - D_1]v + \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u - \dfrac{B}{\varepsilon}v. \end{cases} \tag{III.7}$$

La variété lente est définie par les solutions strictement positives du système

$$A(u+v)u = Bv \quad \text{avec} \quad u+v = x\ .$$

Par conséquent, on a

$$u = p(x)x, \quad v = [1-p(x)]x, \qquad \text{où} \quad p(x) = \frac{B}{B+Ax}.$$

Ainsi, le modèle réduit correspondant à (III.7) est donné par

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - \mu(S,x)x \\ \dot{x} = [\mu(S,x) - d(x)]\,x \end{cases} \tag{III.8}$$

où

$$\mu(S,x) = \frac{Bf(S) + Axg(S)}{B+Ax}, \qquad d(x) = \frac{BD_0 + AxD_1}{B+Ax}. \tag{III.9}$$

Dans ce qui suit, nous utilisons la théorie de Tikhonov [46, 66, 69], (voir aussi [37]), pour justifier que les solutions de (III.7) sont approchées par les solutions du modèle réduit (III.8)-(III.9).

**Théorème III.1.** *Soit $(S(t,\varepsilon), u(t,\varepsilon), v(t,\varepsilon))$ une solution de (III.7) avec la condition initiale $(S_0, u_0, v_0)$ vérifiant $S_0 \geqslant 0$, $u_0 > 0$, et $v_0 \geqslant 0$. Soit $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ une solution du problème réduit (III.8) de condition initiale*

$$\overline{S}(0) = S_0, \quad \overline{x}(0) = u_0 + v_0.$$

*Alors lorsque $\varepsilon \to 0$, on a*

$$S(t,\varepsilon) = \overline{S}(t) + o(1), \qquad x(t,\varepsilon) = \overline{x}(t) + o(1) \tag{III.10}$$

*uniformément pour $t \in [0, T]$, et*

$$u(t,\varepsilon) = \frac{B}{B + A\overline{x}(t)}\overline{x}(t) + o(1), \qquad v(t,\varepsilon) = \frac{A\overline{x}(t)}{B + A\overline{x}(t)}\overline{x}(t) + o(1) \tag{III.11}$$

*uniformément pour $t \in [t_0, T]$, où $0 < t_0 < T$ sont arbitraires mais fixes et indépendants de $\varepsilon$. Si la solution $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ du problème réduit converge vers un équilibre asymptotiquement stable, alors les approximations (III.10) et (III.11) restent valables pour $T = +\infty$.*

**Preuve**. Dans les variables $S$, $x = u + v$ et $u$, le système (III.7) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)(x - u) \\ \dot{x} = f(S)u + g(S)(x - u) - D_0 u - D_1(x - u) \\ \dot{u} = [f(S) - D_0]u - \dfrac{A}{\varepsilon}xu + \dfrac{B}{\varepsilon}(x - u). \end{cases} \tag{III.12}$$

C'est un système lent-rapide avec deux variables lentes $S$ et $x$ et une variable rapide, $u$. L'équation rapide est

$$u' = -Axu + B(x - u) = Bx - (Ax + B)u. \tag{III.13}$$

La variété lente (ou l'état quasi-stationnaire) est donnée par

$$u = xp(x), \qquad \text{où} \qquad p(x) = \frac{B}{B + Ax}.$$

Puisque $Ax + B > 0$, alors cette variété lente est GAS. Ainsi, le théorème de Tikhonov [46, 66, 69] s'applique et affirme qu'après une transition rapide vers la variété lente, les solutions sont approchées par une solution du modèle réduit, obtenue en remplaçant la variable rapide $u$ dans (III.74) par l'état quasi-stationnaire $u = xp(x)$. Ce système réduit est

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - [f(S)p(x) + g(S)(1 - p(x))]\, x \\ \dot{x} = [f(S)p(x) + g(S)(1 - p(x)) - D_0 p(x) - D_1(1 - p(x))]\, x. \end{cases}$$

C'est le système (III.8,III.9). Les approximations (III.10) et (III.11) sont obtenues à partir du théorème de Tikhonov. Rappelons que lorsque le problème réduit admet un équilibre asymptotiquement stable, alors ces approximations restent vraies pour tout $t > 0$ et pas seulement sur un intervalle compact $[0, T]$. Rappelons également qu'il existe une couche limite pour les variables rapides $u$ et $v$, telles que les approximations (III.11) restent vraies pour $t \geqslant t_0$ où $t_0 > 0$ peut être arbitrairement petit mais fixe. Par conséquent, très rapidement, la densité $v(t)$ des flocs tend vers

$$\frac{A[\overline{x}(0)]^2}{B + A\overline{x}(0)},$$

et la densité $u(t)$ des bactéries planctoniques tend vers

$$\frac{B\overline{x}(0)}{B + A\overline{x}(0)}.$$

Ces valeurs ne dépendent que de la biomasse totale initiale $\overline{x}(0) = u_0 + v_0$, et le rapport $A/B$ entre le taux de floculation et de défloculation. Après cette couche limite, on a une variation lente de la densité des flocs et des bactéries isolées selon le modèle réduit densité-dépendant (III.8,III.9).

## 3 Étude du modèle réduit d'une espèce

Nous considérons, dans cette section, l'analyse mathématique du modèle réduit (III.8). Nous supposons que les fonctions $\mu(S, x)$ et $d(x)$ sont plus générales que celles définies par (III.9) et vérifient les hypothèses suivantes :

**H0 :** $\mu(0, x) = 0$ et $\mu(S, x) > 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x \geqslant 0$.

**H1 :** $\dfrac{\partial \mu}{\partial S} > 0$ et $\dfrac{\partial \mu}{\partial x} < 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x \geqslant 0$.

**H2 :** $d(0) = D_0$, $d(+\infty) = D_1 < D_0 \leqslant D$, $d(x) > 0$, $d'(x) < 0$ et $[xd(x)]' > 0$ pour tout $x \geqslant 0$.

Notons

$$f(S) = \mu(S, 0) \text{ et } g(S) = \mu(S, +\infty).$$

Les fonctions $f(\cdot)$ et $g(\cdot)$ sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. Si les équations $f(S) = D_0$ et $g(S) = D_1$ admettent des solutions, on peut prendre

$$\lambda_0 = f^{-1}(D_0) \text{ et } \lambda_1 = g^{-1}(D_1).$$

Sinon, on peut prendre $\lambda_k = +\infty$, $k = 0, 1$. Nous ajoutons les hypothèses suivantes :

**H3 :** Si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors pour tout $S \in [\lambda_0, \lambda_1[$ et $x \geqslant 0$ on a $d'(x) > \dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S, x)$.

**H4 :** Si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors pour tout $S \in ]\lambda_1, \lambda_0]$ et $x \geqslant 0$ on a $d'(x) < \dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S, x)$.

**Lemme III.1.** *Les hypothèses* **H0-H4** *sont satisfaites dans le cas*

$$\mu(S, x) = f(S)p(x) + g(S)[1 - p(x)], \quad d(x) = D_0 p(x) + D_1[1 - p(x)]$$

*où $f(\cdot) > g(\cdot)$ sont des fonctions strictement croissantes et $p(x)$ est une fonction strictement décroissante telle que $p(0) = 1$, $p(+\infty) = 0$ avec $[xp(x)]' > 0$.*

**Preuve.** Puisque $p'(x) < 0$ et $f(S) > g(S)$ pour tout $S > 0$, on a

$$\frac{\partial \mu}{\partial S} = f'(S)p(x) + g'(S)[1 - p(x)] > 0,$$
$$\frac{\partial \mu}{\partial x} = [f(S) - g(S)]p'(x) < 0.$$

Ainsi **H1** est satisfaite. D'autre part, $d(x) > 0$ et

$$d'(x) = (D_0 - D_1)p'(x) < 0, \qquad [xd(x)]' = D_1 + (D_0 - D_1)[xp(x)]' > 0$$

puisque $p'(x) < 0$, $[xp(x)]' > 0$ et $D_0 > D_1$. Ainsi **H2** est satisfaite. En outre,

$$\frac{\partial \mu}{\partial x}(S, x) - d'(x) = [f(S) - D_0 + D_1 - g(S)]p'(x) < 0$$

pour tout $S \in [\lambda_0, \lambda_1[$ et $x \geqslant 0$, car $p'(x) < 0$ et $f(S) \geqslant D_0$, $D_1 > g(S)$ pour $\lambda_0 \leqslant S < \lambda_1$ (voir Fig. III.1). Ainsi l'hypothèse **H3** est également satisfaite.

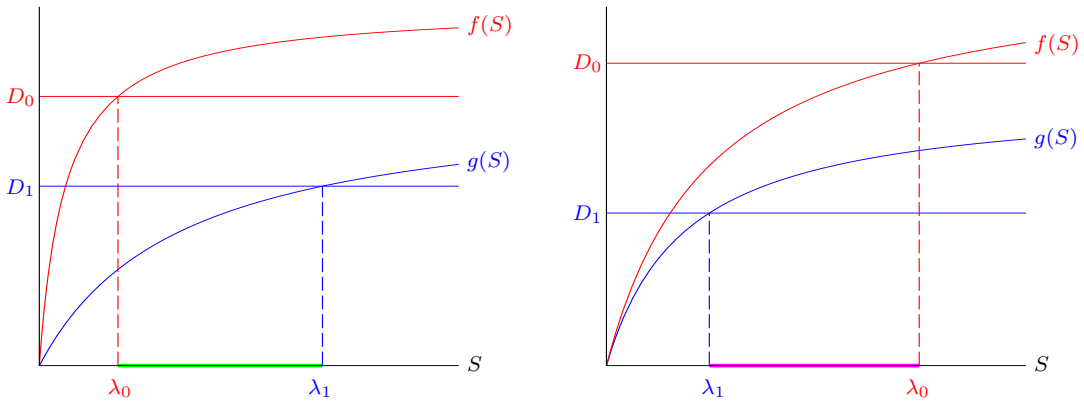


**Fig. III.1** – Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < \lambda_1$. Sur la droite, le cas $\lambda_1 < \lambda_0$.

De même, on a

$$\frac{\partial \mu}{\partial x}(S, x) - d'(x) > 0$$

pour tout $S \in ]\lambda_1, \lambda_0]$ et $x \geqslant 0$, puisque $p'(x) < 0$ et $f(S) \leqslant D_0$, $D_1 < g(S)$ pour $\lambda_1 < S \leqslant \lambda_0$, (voir Fig. III.1). Ainsi l'hypothèse **H4** est satisfaite. ■

Notons que, si $p(x) = \frac{B}{B+Ax}$, alors les propriétés de $p(\cdot)$ indiquées dans le lemme sont satisfaites. En effet,

$$p'(x) = \frac{-AB}{(B + Ax)^2}, \qquad [xp(x)]' = \frac{B^2}{(B + Ax)^2}$$

avec $A$ et $B$ sont strictement positifs. Ainsi, les hypothèses **H0-H4** sont satisfaites dans le cas $\mu(S, x)$ et $d(x)$ sont de la forme particulière (III.9).

## 3.1 Existence des points d'équilibre

Les points d'équilibre du système (III.8) sont les solutions de l'ensemble des équations

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) - \mu(S, x)x = 0 \\ [\mu(S, x) - d(x)]\, x = 0. \end{cases}$$

La deuxième équation est équivalente à $x = 0$ ou $\mu(S, x) = d(x)$. Si $x = 0$ alors de la première équation on a $S = S_{in}$. C'est l'équilibre de lessivage

$$E_0 = (S_{in}, 0).$$

Si $\mu(S, x) = d(x)$, la première équation donne $D(S_{in} - S) = xd(x)$. Par conséquent,

$$S = \gamma(x) := S_{in} - \frac{xd(x)}{D}.$$

Puisque

$$\gamma(0) = S_{in} \quad \text{et} \quad \gamma'(x) = -\frac{[xd(x)]'}{D} < 0$$

alors la fonction $\gamma(\cdot)$ est strictement décroissante. Ainsi, pour trouver la solution on doit résoudre l'équation

$$\mu(S, x) = d(x). \tag{III.14}$$

Comme $\frac{\partial \mu}{\partial S}(S, x) > 0$, pour tout $S > 0$ et tout $x \geqslant 0$, alors d'après le théorème des fonctions implicites, cette équation définit une fonction

$$S = \phi(x), \quad \text{telle que} \quad \lambda_0 = \phi(0),$$

et

$$\phi'(x) = \frac{d'(x) - \dfrac{\partial \mu}{\partial x}(\phi(x), x)}{\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(\phi(x), x)}.$$

Le signe de $\phi'(\cdot)$ est donné par les hypothèses **H1**, **H3** et **H4**. Les cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et $\lambda_0 > \lambda_1$ doivent être distingués.

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, la fonction $S = \phi(x)$ est définie pour tout $x \geqslant 0$ et vérifie

$$\lambda_0 = \phi(0), \qquad \lambda_1 = \phi(+\infty), \qquad \phi'(x) > 0.$$

Les points d'équilibre sont les points d'intersection des graphes de fonctions

$$S = \phi(x) \quad \text{et} \quad S = \gamma(x).$$

Puisque la première fonction est strictement croissante et la deuxième est strictement décroissante, alors il existe une unique solution si $\lambda_0 < S_{in}$ et aucune solution si $\lambda_0 > S_{in}$ (voir Fig. III.2). Nous pouvons, alors, énoncer le résultat suivant :

**Proposition III.1.** *Si $\lambda_0 < \min(\lambda_1, S_{in})$, alors il existe un unique équilibre strictement positif. Si $S_{in} < \lambda_0 < \lambda_1$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif.*

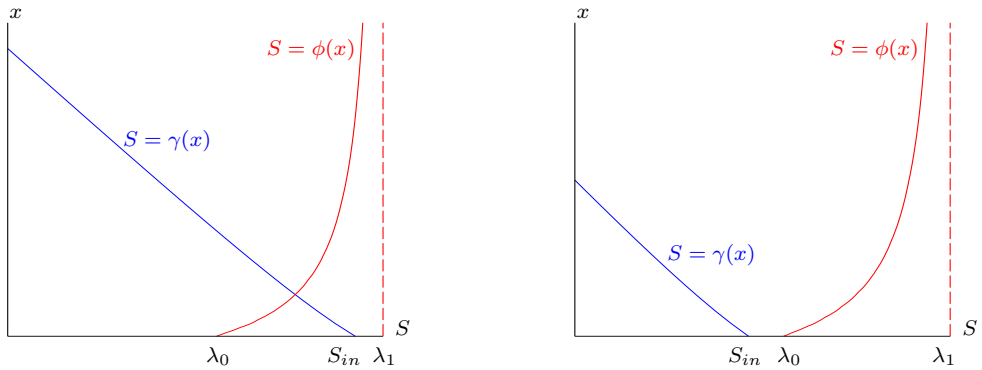


**Fig. III.2** – Isoclines $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$ dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$. Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < S_{in}$ avec un unique point d'intersection. Sur la droite, le cas $\lambda_0 > S_{in}$ avec aucun point d'intersection.

Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, la fonction $S = \phi(x)$ est définie pour tout $x \geqslant 0$ et vérifie

$$\lambda_0 = \phi(0), \qquad \lambda_1 = \phi(+\infty), \qquad \phi'(x) < 0.$$

Les deux fonctions $\phi(\cdot)$ et $\gamma(\cdot)$ sont strictement décroissantes et vérifient

$$\phi(0) = \lambda_0, \qquad S_{in} = \gamma(0).$$

Par conséquent, si $\lambda_0 < S_{in}$ alors les graphes de ces deux fonctions se coupent en au moins un point strictement positif (voir Fig. III.3). Si $\lambda_0 > S_{in}$, alors les graphes des fonctions $\phi(\cdot)$ et $\gamma(\cdot)$ peuvent avoir une ou pas d'intersection (voir Figs. III.3 et III.4). Nous avons alors :

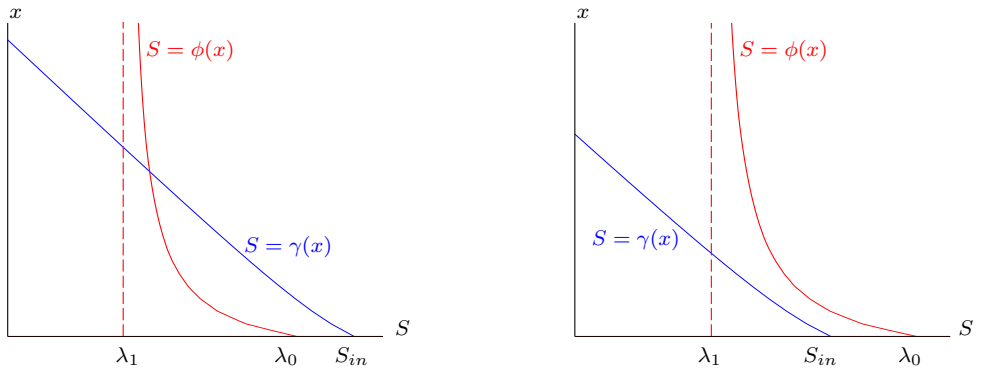


**Fig. III.3** – Isoclines $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$ dans le cas $\lambda_0 > \lambda_1$. Sur la gauche, le cas $\lambda_0 < S_{in}$ avec au moins un point d'intersection. Sur la droite, le cas $\lambda_0 > S_{in}$ avec aucun point d'intersection. Dans le deuxième cas, il est possible d'avoir deux points d'intersection (voir Fig. III.4).

**Proposition III.2.** *Si $\lambda_1 < \lambda_0 < S_{in}$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif. Génériquement, il y a un nombre impair d'équilibres strictement positifs. Si $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_0$, alors soit il n'existe aucun équilibre strictement positif, soit il existe génériquement un nombre pair d'équilibres strictement positifs.*

Les simulations présentées dans les Figs. III.4 et III.5 sont obtenues pour (III.8,III.9), avec les fonctions définies par

$$f(S) = \frac{2\,S}{1+S}, \qquad g(S) = \frac{1.5\,S}{0.8+S} \tag{III.15}$$

et les valeurs suivantes des paramètres

$$D_0 = D = 1, \quad D_1 = 0.5, \quad A = 4, \quad B = 1, \quad S_{in} = 0.9\ . \tag{III.16}$$

La Fig. III.4 à droite, montre l'existence de deux équilibres strictement positifs dans le cas où $\lambda_0 > S_{in}$.

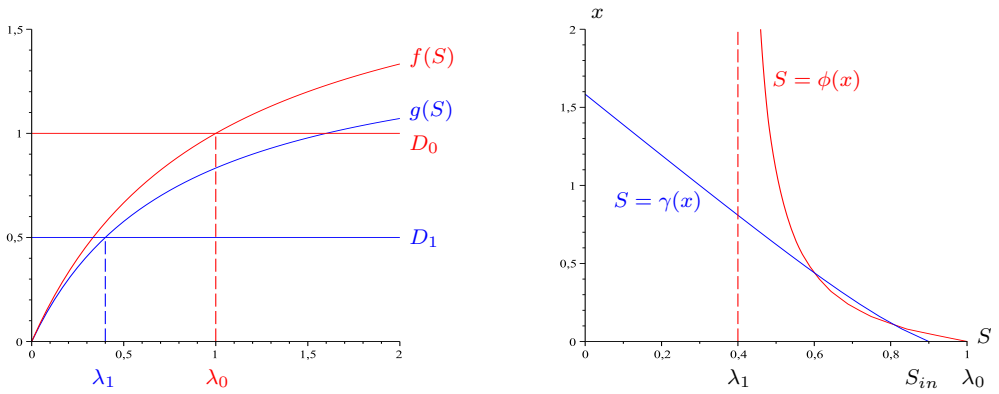


**Fig. III.4** – Sur la gauche, les fonctions de croissance $f(\cdot)$ et $g(\cdot)$. Sur la droite, les isoclines correspondants $S = \phi(x)$ et $S = \gamma(x)$.

## 3.2 Stabilité des points d'équilibre

La matrice jacobienne de (III.8) est donnée par

$$J = \begin{bmatrix} -D - x\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) & -x\dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - \mu(S,x) \\ x\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) & \mu(S,x) - d(x) + x\dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - xd'(x) \end{bmatrix}.$$

À l'équilibre de lessivage $E_0 = (S_{in}, 0)$ cette matrice s'écrit

$$J_0 = \begin{bmatrix} -D & -f(S_{in}) \\ 0 & f(S_{in}) - D_0 \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $-D$ et $f(S_{in}) - D_0$. Ainsi, nous avons le résultat suivant :

**Proposition III.3.** *Si $\lambda_0 < S_{in}$, alors $E_0$ est instable (point col). Si $\lambda_0 > S_{in}$, alors $E_0$ est LES (nœud stable).*

À l'équilibre strictement positif $E_1 = (S, x)$, on a nécessairement $\mu(S, x) = d(x)$ et la matrice jacobienne est

$$J_1 = \begin{bmatrix} -D - x\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) & -x\dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - \mu(S,x) \\ x\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) & x\dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - xd'(x) \end{bmatrix}.$$

La trace de $J_1$ est

$$\mathrm{tr}(J_1) = -D - x\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) + x\frac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - xd'(x).$$

Comme $[xd(x)]' = d(x) + xd'(x)$, nous en déduisons que

$$\mathrm{tr}(J_1) = -D + d(x) - x\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) + x\frac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) - [xd(x)]' < 0$$

puisque $d(x) \leqslant D$, $\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x) > 0$, $\frac{\partial \mu}{\partial x}(S,x) < 0$ et $[xd(x)]' > 0$. Le déterminant de $J_1$ est

$$\det(J_1) = Dx\left(d'(x) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(S,x)\right) + x\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x)[xd(x)]'.$$

qui peut s'écrire

$$\det(J_1) = Dx\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x)\left(\frac{d'(x) - \dfrac{\partial \mu}{\partial x}(S,x)}{\dfrac{\partial \mu}{\partial S}(S,x)} + \frac{[xd(x)]'}{D}\right) = Dx\frac{\partial \mu}{\partial S}(S,x)\left[\phi'(x) - \gamma'(x)\right].$$

Ainsi, si $\phi'(x) > \gamma'(x)$, alors le déterminant est strictement positif et par suite les valeurs propres sont à partie réelle strictement négative : l'équilibre $E_1$ est LES. D'autre part, si $\phi'(x) < \gamma'(x)$, alors le déterminant est strictement négatif et par suite les valeurs propres sont de signes opposés : l'équilibre strictement positif est un point col. Ainsi, nous pouvons déduire le résultat suivant :

**Proposition III.4.** *Les cas suivants peuvent se produire.*

1. *Si $\lambda_0 < \min(\lambda_1, S_{in})$, alors l'unique point d'équilibre strictement positif est LES (et vérifie $\phi'(x) > 0 > \gamma'(x)$).*
2. *Si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors il y a possibilité d'équilibres strictement positifs multiples qui sont des points cols si $\phi'(x) < \gamma'(x)$ ou des nœuds stables si $\phi'(x) > \gamma'(x)$ :*
   - *Si $\lambda_0 < S_{in}$, il existe au moins un équilibre strictement positif et il y a un nombre impair d'équilibres strictement positifs qui sont alternativement stables et instables,*
   - *Si $\lambda_0 > S_{in}$, il n'y a aucun équilibre strictement positif ou il en existe un nombre pair qui sont alternativement stables et instables.*

On conclut que dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, le système présente la bistabilité de l'équilibre de lessivage et d'un équilibre strictement positif. Si la densité initiale des bactéries en flocs est assez petite, alors

les solutions convergent vers l'équilibre de lessivage, sinon elles convergent vers l'équilibre strictement positif (voir Fig. III.5).

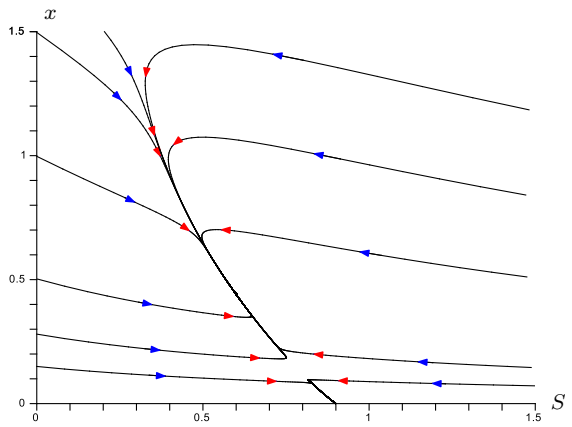


**Fig. III.5** – Bistabilité avec des fonctions de Monod.

Dans cette figure, le système présente la bistabilité pour les fonctions de Monod (III.15) et les valeurs des paramètres (III.16). Nous notons que l'équilibre de lessivage est stable ainsi que l'équilibre strictement positif correspondant à la plus faible valeur de $S$. Les domaines d'attraction des équilibres stables sont séparés par la séparatrice stable de l'équilibre strictement positif qui est un point col.

## 4 Floculation avec plusieurs espèces

Dans cette section, nous étudions un modèle où $n$ espèces sont en compétition sur un seul nutriment et où chaque espèce se présente sous deux formes : des bactéries isolées, de densité $u_i$, et des bactéries en flocs, de densité $v_i$, pour $i = 1, \ldots, n$. Nous supposons que les bactéries isolées peuvent s'agréger avec les bactéries isolées ou les flocs pour former des nouveaux flocs avec un taux $\alpha_i(\cdot)u_i$. Nous supposons aussi que les flocs peuvent se diviser et libérer des bactéries isolées, avec un taux $\beta_i(\cdot)v_i$.

$$u_i \xrightarrow{\alpha_i(\cdot)u_i} v_i, \quad u_i \xleftarrow{\beta_i(\cdot)v_i} v_i.$$

Plus précisément, nous étudions le modèle de floculation de $n$ espèces suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n}[f_i(S)u_i + g_i(S)v_i] \\ \dot{u}_i &= [f_i(S) - D_{0i}]u_i - \alpha_i(\cdot)u_i + \beta_i(\cdot)v_i, \quad 1 \leqslant i \leqslant n \\ \dot{v}_i &= [g_i(S) - D_{1i}]v_i + \alpha_i(\cdot)u_i - \beta_i(\cdot)v_i \end{cases} \tag{III.17}$$

où $f_i(S)$ et $g_i(S)$ représentent, respectivement, le taux de croissance des bactéries isolées et des bactéries en flocs de l'espèce $i$ ; $D_{0i}$ et $D_{1i}$ désignent, respectivement, le taux de prélèvement des bactéries

isolées et des bactéries en flocs de chaque espèce. Les fonctions $f_i(\cdot)$ et $g_i(\cdot)$ sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. La dynamique de la densité de la biomasse totale $x_i = u_i + v_i$ de l'espèce $i$ est

$$\dot{x}_i = f_i(S)u_i + g_i(S)v_i - D_{0i}u_i - D_{1i}v_i.$$

Dans la suite, nous considérons le cas où

$$\alpha_i(\cdot) = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}(u_j + v_j), \quad \beta_i(\cdot) = b_i$$

où $a_{ij}$ et $b_i$ sont des constantes positives.

***Remarque*** III.1. Si on considère que la fonction $\alpha_i(\cdot)$ dépend de $x_j$ avec $j \neq i$, on suppose implicitement que les bactéries en flocs peuvent incorporer des individus de différent espèces.
Le taux de prélèvement $D_{1i}$ peut être interprété comme la somme du taux de dilution des bactéries en flocs et de leur taux de mortalité pour chaque espèce $i$.

De plus, nous supposons que la dynamique de floculation et défloculation est plus rapide que la croissance des bactéries, c'est-à-dire

$$a_{ij} = \frac{A_{ij}}{\varepsilon}, \quad b_i = \frac{B_i}{\varepsilon} \ .$$

En faisant la somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.17) et en remplaçant $v_i$ par $x_i - u_i$, nous obtenons le système lent rapide suivant

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n}[f_i(S)u_i + g_i(S)(x_i - u_i)] \\ \dot{x}_i &= f_i(S)u_i + g_i(S)(x_i - u_i) - D_{0i}u_i - D_{1i}(x_i - u_i), \quad i = 1, \ldots, n \\ \dot{u}_i &= [f_i(S) - D_{0i}]u_i - \frac{1}{\varepsilon}\sum_{j=1}^{n} A_{ij}x_ju_i + \frac{B_i}{\varepsilon}(x_i - u_i) \end{cases} \tag{III.18}$$

avec $S$ et $x_i$ sont des variables lentes, tandis que $u_i$ sont des variables rapides. La dynamique rapide est donnée par

$$u_i' = -\sum_{j=1}^{n} A_{ij}x_ju_i + B_i(x_i - u_i), \quad i = 1, \ldots, n \tag{III.19}$$

où les $x_i$ sont considérés comme des paramètres. La variété lente ou l'état quasi-stationnaire est donné par

$$u_i = \frac{B_ix_i}{B_i + \sum_{j=1}^{n} A_{ij}x_j}, \quad i = 1, \ldots, n \ . \tag{III.20}$$

Comme $\sum_{j=1}^{n} A_{ij}x_j > 0$, pour $i = 1 \dots n$, alors cette variété lente est GAS pour (III.19). Par suite, le théorème de Tikhonov [46, 66, 69] affirme qu'après une transition rapide vers la variété lente, la solution du système (III.18) est approchée par la solution du système réduit suivant, qui est obtenu en remplaçant les variables rapides $u_i$ dans le système (III.18) par l'état quasi-stationnaire (III.20). Le système réduit s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} \mu_i(S,x)x_i \\ \dot{x}_i &= [\mu_i(S,x) - d_i(x)]x_i \qquad\qquad i = 1, \dots, n \end{cases} \tag{III.21}$$

où

$$\mu_i(S,x) = f_i(S)p_i(x) + g_i(S)[1 - p_i(x)], \quad d_i(x) = D_{0i}p_i(x) + D_{1i}[1 - p_i(x)], \quad i = 1, \dots, n \tag{III.22}$$

avec

$$p_i(x) = \frac{B_i}{B_i + \sum_{j=1}^{n} A_{ij}x_j}, \qquad x = (x_1, \dots, x_n). \tag{III.23}$$

Par conséquent, nous pouvons montrer le résultat suivant :

**Théorème III.2.** *Soit $(S(t,\varepsilon), u_1(t,\varepsilon), v_1(t,\varepsilon), \dots, u_n(t,\varepsilon), v_n(t,\varepsilon))$ la solution de (III.17) avec les conditions initiales $S(0) \geqslant 0$, $u_i(0) > 0$ et $v_i(0) \geqslant 0$, pour $1 \leqslant i \leqslant n$. Soit $\left(\overline{S}(t), \overline{x}_1(t), \dots, \overline{x}_n(t)\right)$ la solution du problème réduit (III.21) de condition initiale*

$$\overline{S}(0) = S(0), \qquad \overline{x}_i(0) = u_i(0) + v_i(0), \quad 1 \leqslant i \leqslant n.$$

*Alors lorsque $\varepsilon \to 0$, on a*

$$S(t,\varepsilon) = \overline{S}(t) + o(1), \qquad x_i(t,\varepsilon) = \overline{x}_i(t) + o(1), \quad 1 \leqslant i \leqslant n$$

*uniformément pour $t \in [0,T]$, et pour tout $1 \leqslant i \leqslant n$,*

$$u_i(t,\varepsilon) = \frac{B_i\overline{x}_i(t)}{B_i + \sum_{j=1}^{n} A_{ij}\overline{x}_j(t)} + o(1), \quad v_i(t,\varepsilon) = \frac{\left(\sum_{j=1}^{n} A_{ij}\overline{x}_j(t)\right)\overline{x}_i(t)}{B_i + \sum_{j=1}^{n} A_{ij}\overline{x}_j(t)} + o(1)$$

*uniformément pour $t \in [t_0, T]$, où $T > t_0 > 0$ est arbitrairement fixé. Si la solution du problème réduit tend vers un équilibre asymptotiquement stable, alors les approximations ci-dessus restent valables pour $T = +\infty$.*

Étant donné que les bactéries isolées ont un meilleur accès au substrat que les bactéries en flocs,

nous supposons que $f_i(S) > g_i(S)$. Notons qu'on a $\frac{\partial p_i}{\partial x_j}(x) < 0$ pour tout $i$, $j$. D'où

$$\frac{\partial \mu_i}{\partial x_j}(S,x) = [f_i(S) - g_i(S)]\frac{\partial p_i}{\partial x_j}(x) < 0$$

avec

$$\frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S,x) = f_i'(S)p_i(x) + g_i'(S)[1 - p_i(x)] > 0 \ .$$

Comme dans le cas d'une espèce, cette approche est une motivation pour les modèles qui considèrent des taux de croissance densité-dépendants, qui peut conduire à la coexistence des espèces microbiennes [42, 44, 45]. Nous étudierons le modèle réduit (III.21)-(III.23) dans le chapitre IV dans le cas particulier, où les taux d'attachement et de détachement des espèces $x_i$ avec les espèces $x_j$ sont négligeables pour $i \neq j$, c'est-à-dire que $A_{ij} = 0$ pour $i \neq j$.

## 5 Modèle de flocs de deux bactéries isolées

Dans cette section, nous étudions une extension du modèle de Haegeman et Rapaport [28] en considérant les bactéries en flocs consomment du substrat. Ainsi, le modèle de compétition de deux espèces pour une ressource dans un chémostat, en prenant en considération la floculation de l'espèce la plus compétitive, s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v - f_2(S)x_2 \\ \dot{u} &= f(S)u - au^2 + bv - Du \\ \dot{v} &= g(S)v + au^2 - bv - Dv \\ \dot{x}_2 &= f_2(S)x_2 - Dx_2 \end{cases} \tag{III.24}$$

où $x_2(t)$ désigne la densité de la deuxième espèce ; $f_2(S)$ représente le taux de croissance de la deuxième espèce. Nous introduisons les hypothèses suivantes :

**H5 :** Les fonctions $f$, $g$ et $f_2$ sont strictement croissantes et qui vérifient $f(0) = g(0) = f_2(0) = 0$.

Si les équations $f(S) = D$, $g(S) = D$ et $f_2(S) = D$ admettent des solutions (voir Fig. III.6), on peut prendre

$$\lambda_0 = f^{-1}(D), \quad \lambda_1 = g^{-1}(D) \quad \text{et} \quad \lambda_2 = f_2^{-1}(D).$$

Sinon, on peut prendre $\lambda_k = +\infty$, $k = 0, 1, 2$. Nous supposons que les bactéries en flocs ont un moins bon accès au substrat que les bactéries isolées c'est-à-dire

**H6 :** $f(S) > g(S)$ pour tout $S > 0$.

Par conséquent,

$$\lambda_0 < \lambda_1.$$

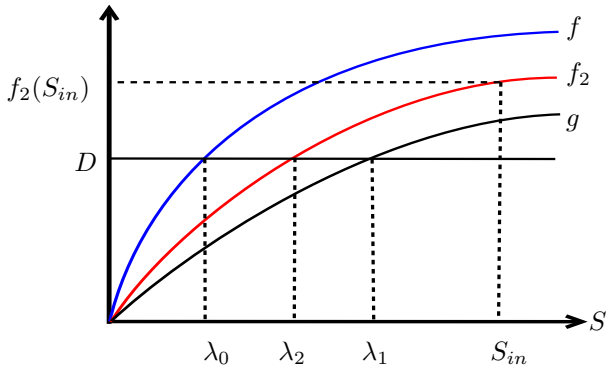


**Fig. III.6** – Graphes des fonctions de croissance $f, g$ et $f_2$.

Pour $a = b = 0$, c'est-à-dire pas de floculation ni de défloculation, le système (III.24) est le modèle classique de trois espèces en compétition sur un seul nutriment. Par ailleurs, nous supposons que

**H7 :** $\lambda_0 < \lambda_2 < \lambda_1$.

Ce qui signifie que la première espèce lorsqu'elle se présente sous forme de bactéries isolées, est plus efficace que la deuxième espèce et que l'espèce $x_2$ est plus efficace que l'espèce $x_1$ lorsque celle-ci est en flocs.

***Remarque*** III.2. Soit la densité totale de la première espèce, $x_1 = u + v$. En faisant la somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.24), nous obtenons

$$\dot{x}_1 = \frac{f(S)u + g(S)v}{x_1} x_1 - Dx_1.$$

Cette équation suggère une fonction de croissance densité-dépendante de $x_1$,

$$\frac{f(S)u + g(S)v}{x_1}.$$

Nous considérons la quantité totale de matière dans le chémostat, $z = S + u + v + x_2$ et le vecteur de $\mathbb{R}^3$, $Y = (S, u, x_2)'$. Il est simple de vérifier que le système (III.24) est équivalent à un système en cascade

$$\left\{ \begin{array}{lcl} \dot{z} & = & D(S_{in} - z) \\ \dot{Y} & = & \phi(z, Y), \end{array} \right. \tag{III.25}$$

avec

$$\phi(z, Y) = \left[ \begin{array}{c} D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)(z - S - u - x_2) - f_2(S)x_2 \\ (f(S) - au - D)u + b(z - S - u - x_2) \\ (f_2(S) - D)x_2 \end{array} \right].$$

Pour tout $z \geqslant 0$, nous définissons l'ensemble compact

$$K(z(0)) = \left\{(S, u, v, x_2) \in \mathbb{R}_+^4 : z = S + u + v + x_2 \leqslant \max\left(z(0), S_{in}\right)\right\}$$

La proposition suivante démontre que pour toute condition initiale positive, les solutions du système (III.24) restent dans le compact $K(z(0))$ pour tout $t \geqslant 0$.

**Proposition III.5.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (III.24) restent positives et bornées pour tout $t \geqslant 0$.*

**Preuve.** Par la même méthode que la preuve de la Prop. III.15, nous démontrons que pour toutes conditions initiales positives les solutions restent positives. En faisant la somme des quatre équations du système (III.24), nous obtenons

$$\dot{z} = -D(z - S_{in}).$$

Nous en déduisons que

$$z(t) = S_{in} + [z(0) - S_{in}]e^{-Dt}$$

Par suite,

$$z(t) \leqslant \max\left(S_{in}, z(0)\right), \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Par conséquent, les solutions sont bornées. ■

Nous faisons aussi l'hypothèse que lorsqu'elle est seule l'espèce $x_2$ survit, c'est-à-dire

**H8 :** $f_2(S_{in}) > D$.

## 5.1 Étude du modèle

Pour étudier l'existence de l'équilibre strictement positif du système (III.24), nous considérons les fonctions

$$U(S) = \frac{f(S) - D}{a\left[g(S) - D\right]}\left[g(S) - D - b\right], \quad V(S) = -\frac{\left[f(S) - D\right]^2}{a\left[g(S) - D\right]^2}\left[g(S) - D - b\right] \tag{III.26}$$

et

$$H(S) = U(S) + V(S) = \frac{f(S) - D}{a\left[g(S) - D\right]^2}\left[g(S) - D - b\right]\left[g(S) - f(S)\right]. \tag{III.27}$$

**Proposition III.6.** *Sous les hypothèses* **H5** *et* **H7**, *il existe un unique équilibre strictement positif $E^* = (S^*, u^*, v^*, x_2^*)$ du système (III.24) si et seulement si $S_{in} > S_{crit}$ avec $S^* = \lambda_2$, $u^* = U(\lambda_2)$, $v^* = V(\lambda_2)$, $x_2^* = S_{in} - S_{crit}$ où*

$$S_{crit} = \lambda_2 + H(\lambda_2). \tag{III.28}$$

**Preuve.** L'équilibre strictement positif du système (III.24) est donné par la solution du système

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) &= f(S)u + g(S)v + f_2(S)x_2 \\ 0 &= [f(S) - D]u - au^2 + bv \\ 0 &= [g(S) - D]v + au^2 - bv \\ 0 &= [f_2(S) - D]x_2. \end{cases} \tag{III.29}$$

De la quatrième équation du système (III.29), nous déduisons que $S = \lambda_2$ puisque $x_2$ est différent de zéro. La somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.29) donne la relation suivante

$$v = -\frac{f(\lambda_2) - D}{g(\lambda_2) - D}u. \tag{III.30}$$

De la deuxième équation du système (III.29), nous avons

$$u\left[(f(\lambda_2) - D) - au - b\frac{(f(\lambda_2) - D)}{(g(\lambda_2) - D)}\right] = 0.$$

Comme $u$ est différent de zéro, alors nous déduisons que $u = U(\lambda_2)$ qui est strictement positif d'après les hypothèses **H5** et **H7**. De l'équation (III.30), nous obtenons $v = V(\lambda_2)$ qui est strictement positif. À partir de la première équation, nous avons

$$x_2 = S_{in} - \lambda_2 - \frac{f(\lambda_2)}{D}u - \frac{g(\lambda_2)}{D}v = S_{in} - \lambda_2 - H(\lambda_2) = S_{in} - S_{crit}.$$

Par conséquent, l'équilibre strictement positif $E^*$ existe si et seulement si $S_{in} > S_{crit}$. ■

**Proposition III.7.** *Dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, il est LES.*

**Preuve.** Nous pouvons facilement vérifier que

$$z^* = S^* + u^* + v^* + x_2^* = S_{in}$$

Comme le système (III.24) est équivalent au système en cascade (III.25), donc il suffit de montrer que $Y^* = (S^*, u^*, x_2^*)'$ est un équilibre LES du système réduit $\dot{Y} = \phi(z, Y)$. La matrice jacobienne de $\phi$ en $(S_{in}, Y^*)$ est

$$\mathbf{J}_{(\mathbf{S_{in}},\mathbf{Y^*})} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ \beta & -m_{22} & -b \\ m_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = D - g(\lambda_2) + f'(\lambda_2)u^* + g'(\lambda_2)v^* + f_2'(\lambda_2)x_2^*, \quad m_{12} = f(\lambda_2) - g(\lambda_2), \quad m_{13} = D - g(\lambda_2),$$

$$\beta = f'(\lambda_2)u^* - b, \quad m_{22} = D - f(\lambda_2) + 2au^* + b, \quad m_{31} = f_2'(\lambda_2)x_2^*$$

avec $m_{11}, m_{12}, m_{13}$ et $m_{31}$ sont positifs. En outre, en remplaçant $au^*$ par son expression (III.26), nous obtenons

$$\begin{aligned} m_{22} &= \frac{f(\lambda_2)-D}{g(\lambda_2)-D}\left[g(\lambda_2)-D-b\right]+\left[D-f(\lambda_2)\right]+au^*+b \\ &= -b\frac{f(\lambda_2)-D}{g(\lambda_2)-D}+au^*+b \end{aligned} \tag{III.31}$$

qui est strictement positif car $f(\lambda_2) > D$ et $g(\lambda_2) < D$. Le polynôme caractéristique est donné par

$$P_J(\lambda) = |J - \lambda * I| = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3,$$

où $I$ matrice identité d'ordre 3 et

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(m_{11}+m_{22}), \quad c_2 = -(m_{22}m_{11}+\beta m_{12}+m_{13}m_{31}) \quad \text{et} \quad c_3 = m_{31}(bm_{12}-m_{22}m_{13}).$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES si et seulement si

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0,\dots,3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

D'une part, en remplaçant $m_{22}$ par son expression (III.31), nous obtenons

$$m_{22}m_{13} - bm_{12} = b[f(\lambda_2)-D] + [au^*+b][D-g(\lambda_2)] - b[f(\lambda_2)-D+D-g(\lambda_2)] = au^*[D-g(\lambda_2)].$$

qui est strictement positif et par suite $c_3 < 0$. D'autre part,

$$m_{22}m_{11} + \beta m_{12} = m_{22}\left[f'(\lambda_2)u^* + g'(\lambda_2)v^* + f_2'(\lambda_2)x_2^*\right] + m_{22}m_{13} - bm_{12} + f'(\lambda_2)u^*m_{12}.$$

qui est strictement positif et par suite $c_2 < 0$. Finalement

$$\begin{aligned} c_1c_2 - c_0c_3 &= (m_{22}+m_{11})(m_{22}m_{11}+\beta m_{12}+m_{13}m_{31}) + m_{31}(bm_{12}-m_{22}m_{13}) \\ &= (m_{22}+m_{11})(m_{22}m_{11}+\beta m_{12}) + m_{11}m_{13}m_{31} + bm_{12}m_{31} \end{aligned}$$

qui est strictement positif. Par suite, toutes les conditions du critère de Routh-Hurwitz sont vérifiées et l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES. ■

## 5.2 Système "lent-rapide"

Nous supposons que les dynamiques de floculation et de défloculation sont plus rapides que la croissance des espèces, c'est-à-dire que dans le modèle (III.24), le taux de floculation $a$ et le taux de défloculation $b$ sont assez grands. Ce qui permet d'écrire ces paramètres en fonction de $\varepsilon$ assez petit,

$$a = \frac{A}{\varepsilon}, \quad b = \frac{B}{\varepsilon},$$

où $A$ et $B$ sont des nouveaux paramètres du modèle. D'où le modèle (III.24) se réécrit :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v - f_2(S)x_2 \\ \varepsilon\dot{u} &= \varepsilon f(S)u - Au^2 + Bv - \varepsilon Du \\ \varepsilon\dot{v} &= \varepsilon g(S)v + Au^2 - Bv - \varepsilon Dv \\ \dot{x}_2 &= f_2(S)x_2 - Dx_2. \end{cases} \tag{III.32}$$

C'est un système lent-rapide avec deux variables lentes $S, x_2$ et deux variables rapides $u, v$. Les points d'équilibre de ce système sont déduits des points d'équilibre du système (III.24) en faisant le changement de variable $a = A/\varepsilon$ et $b = B/\varepsilon$. Notons que

$$E^\star(\varepsilon) = (S^\star(\varepsilon), u^\star(\varepsilon), v^\star(\varepsilon), x_2^\star(\varepsilon))' = \bar{E} + \varepsilon E',$$

où

$$\bar{E} = \left(\lambda_2, \frac{B}{A}\frac{f(\lambda_2) - D}{D - g(\lambda_2)}, \frac{B}{A}\left[\frac{f(\lambda_2) - D}{g(\lambda_2) - D}\right]^2, S_{in} - S_c\right)'$$

et

$$E' = \left(0, \frac{1}{A}[f(\lambda_2) - D], \frac{1}{A}\frac{[D - f(\lambda_2)]^2}{D - g(\lambda_2)}, \frac{1}{A}\frac{[f(\lambda_2) - D]\,[f(\lambda_2) - g(\lambda_2)]}{D - g(\lambda_2)}\right)'$$

avec

$$S_c = \lambda_2 + \frac{B}{A}\frac{[f(\lambda_2) - D]\,[f(\lambda_2) - g(\lambda_2)]}{[g(\lambda_2) - D]^2}.$$

**Proposition III.8.** *Si la condition $S_{in} > S_c$ est vérifiée, alors pour tout $\varepsilon$ assez petit, $E^\star$ est LES pour le système (III.32).*

**Preuve.** Le changement de variable dans l'expression de $S_{crit}$ (III.28) donne :

$$S_{crit}(\varepsilon) = S_c + \varepsilon\frac{[f(\lambda_2) - D]\,[f(\lambda_2) - g(\lambda_2)]}{A\,[D - g(\lambda_2)]},$$

Lorsque $\varepsilon$ est assez petit, $S_{crit}(\varepsilon) \simeq S_c$, par suite, si $S_{in} > S_c$ alors $S_{in} > S_{crit}(\varepsilon)$ et d'après la Prop. III.7, l'équilibre $E^\star$ est LES. ■

Soit $x_1 = u + v$, la densité totale de la première espèce. Le système (III.32) est équivalent au système suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D\,(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)\,(x_1 - u) - f_2(S)x_2 \\ \dot{x}_1 &= f(S)u + g(S)\,(x_1 - u) - Dx_1 \\ \dot{x}_2 &= f_2(S)x_2 - Dx_2 \\ \varepsilon\dot{u} &= \left(Bx_1 - Au^2 - Bu\right) + \varepsilon[f(S) - D]u. \end{cases} \tag{III.33}$$

Nous considérons la variété

$$M = \left\{(S, x_1, u, x_2) \in \mathbb{R}_+^4 : \quad \varphi(x_1, u) = Au^2 + Bu - Bx_1 = 0\right\}$$

et nous montrons le résultat suivant :

**Proposition III.9.**

1. *Pour toute condition initiale strictement positive, il existe $k_1, k_2$ indépendants de $\varepsilon$ tel que*

$$(\varphi(x_1, u))^2 \leqslant 2k_1\varepsilon, \quad \forall t \geqslant \frac{\varepsilon}{2B}\ln(k_2\frac{B}{\varepsilon}).$$

2. *Toutes les trajectoires entrent et restent dans un petit voisinage de $M$ après un peu de temps.*

**Preuve.** Nous considérons la fonction $V(x_1, u) = \frac{1}{2}\left(Au^2 + Bu - Bx_1\right)^2$, dont la fonction dérivée par rapport au temps est

$$\dot{V} = \frac{\partial V}{\partial x_1}\dot{x}_1 + \frac{\partial V}{\partial u}\dot{u} = \gamma(S, x_1, u) - \frac{2Au + B}{\varepsilon}2V$$

où

$$\gamma(S, x_1, x_2, u) = \left(Au^2 + Bu - Bx_1\right)\left[2Au^2\left(f(S) - D\right) + B\left(x_1 - u\right)\left(D - g(S)\right)\right].$$

D'après la Prop. III.5, pour toute condition initiale strictement positive, toutes les solutions du système (III.32) sont bornées et par suite $\gamma$ est bornée. Nous posons $m = \max\limits_{K(z(0))} \gamma(S, x_1, u)$, alors nous obtenons

$$\dot{V}(t) \leqslant \frac{-2B}{\varepsilon}V(t) + m.$$

Nous posons $W(t) = V(t) - \frac{m\varepsilon}{2B}$, alors

$$\dot{W}(t) \leqslant \frac{-2B}{\varepsilon}W(t).$$

D'après le lemme de Gronwall, on a

$$V(t) \leqslant \frac{m\varepsilon}{2B} + \left(V(0) - \frac{m\varepsilon}{2B}\right)e^{\frac{-2B}{\varepsilon}t} \leqslant \frac{m\varepsilon}{2B} + V(0)e^{\frac{-2B}{\varepsilon}t}.$$

En prenant $k_1 = \dfrac{m}{B}, k_2 = \dfrac{2V(0)}{m}$ et $t \geqslant \dfrac{\varepsilon}{2B}\ln(k_2\dfrac{B}{\varepsilon})$, nous déduisons que

$$V(t) \leqslant \frac{\varepsilon}{2}k_1 + \frac{mk_2}{2}e^{-\frac{2B}{\varepsilon}\frac{\varepsilon}{2B}\ln(\frac{k_2B}{\varepsilon})},$$

d'où

$$V(t) \leqslant \frac{\varepsilon}{2}k_1 + \frac{mk_2}{2}\frac{\varepsilon}{k_2B} = \varepsilon k_1.$$

Le deuxième point est une conséquence directe de l'inégalité précédente. ■

L'équation "rapide" du système (III.33) s'écrit

$$u' = \varepsilon \dot{u} = Bx_1 - Au^2 - Bu,$$

où $x_1$ est considéré comme un paramètre. La variété lente est donnée par

$$u = \rho(x_1) = \frac{-B + \sqrt{B^2 + 4ABx_1}}{2A}.$$

D'après la Prop. III.9, la variété lente est GAS. Par suite, le théorème de Tikhonov s'applique et affirme qu'après la transition rapide vers la variété lente, la solution est approchée par la solution des équations réduites, qui sont obtenues en remplaçant la variable rapide $u$ dans le système (III.33) par l'état quasi-stationnaire $\rho(x_1)$. La dynamique réduite sur la variété $M$ s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D\left(S_{in} - S\right) - f(S)\rho(x_1) - g(S)\left[x_1 - \rho(x_1)\right] - f_2(S)x_2 \\ \dot{x}_1 &= f(S)\rho(x_1) + g(S)\left[x_1 - \rho(x_1)\right] - Dx_1 \\ \dot{x}_2 &= f_2(S)x_2 - Dx_2. \end{cases} \tag{III.34}$$

Nous définissons la fonction de croissance modifiée

$$\mu_1(S, x_1) = f(S)g(x_1) + g(S)\left[1 - g(x_1)\right],$$

avec

$$g(x_1) = \frac{\rho(x_1)}{x_1} = \frac{2}{1 + \sqrt{1 + 4\frac{A}{B}x_1}}.$$

Avec cette notation le système (III.34) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \mu_1(S, x_1)x_1 - f_2(S)x_2 \\ \dot{x}_1 &= \left[\mu_1(S, x_1) - D\right]x_1 \\ \dot{x}_2 &= \left[f_2(S) - D\right]x_2. \end{cases} \tag{III.35}$$

Remarquons que :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} &= f'(S)g(x_1) + g'(S)\left[1 - g(x_1)\right] > 0 \\ \dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1} &= \left[f(S) - g(S)\right]g'(x_1) < 0. \end{cases}$$

Ce modèle densité-dépendant sera étudié dans le chapitre IV, dans un cas plus général où le taux de croissance $\mu_2$ dépend non seulement du substrat mais aussi de la concentration $x_2$.

## 6 Étude du modèle avec des taux de croissance non monotones

Dans cette section, nous étudions le modèle (III.24) en prenant en considération une classe générale de taux de croissance pour voir leur effet sur la coexistence de deux espèces microbiennes et de comparer avec le modèle de Butler et Wolkowicz [9], où une seule espèce survit à la compétition. Dans un premier temps, nous étudions le modèle de floculation (III.24) avec une seule espèce, un taux de croissance des bactéries isolées non monotone et un taux de croissance des bactéries en flocs strictement monotone. L'étude de ce modèle avec deux espèces est déduite dans la deuxième partie avec un taux de croissance de la deuxième espèce strictement monotone. Dans la troisième partie, nous étudions les bifurcations selon la concentration à l'entrée du chémostat et le taux de croissance maximal de la deuxième espèce. Les simulations numériques montrent l'apparition des cycles limites par des bifurcations de Hopf. Finalement, nous étudions un modèle avec un taux de croissance des bactéries en flocs non monotone qui dépend de celle des bactéries isolées.

Nous supposons que les taux de croissance satisfont les hypothèses suivantes :

**H9 :** Les fonctions $g(\cdot)$ et $f_2(\cdot)$ sont strictement croissantes et vérifient $g(0) = f_2(0) = 0$. De plus, les équations $g(S) = D$ et $f_2(S) = D$ admettent, respectivement, une unique solution positive $\lambda_1$ et $\lambda_2$.

**H10 :** La fonction $f(\cdot)$ est positive, non monotone et vérifie $f(0) = 0$. De plus, l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions positives $\lambda_0$ et $\mu_0$ avec $\lambda_0 < \mu_0$.

D'après l'hypothèse **H9** et **H10**, trois cas possibles peuvent se présenter (voir Fig. III.7) :

$$\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0, \quad \lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1, \quad \lambda_1 < \lambda_0 < \mu_0.$$

Ce dernier cas n'est pas réaliste d'un point de vue biologique car les bactéries en flocs ont un moins bon accès au substrat que les bactéries isolées.

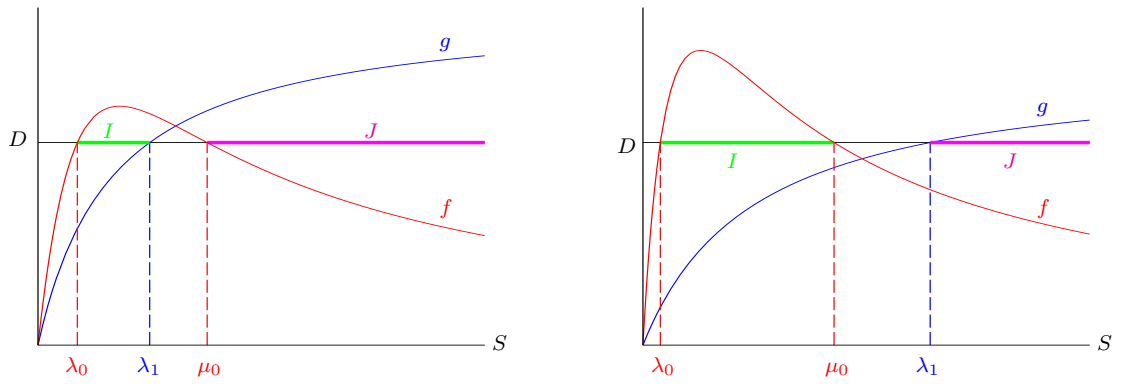


**Fig. III.7** – Taux de croissance $f$ de type Haldane et $g$ de type Monod dans les deux cas : $\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0$ et $\lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1$.

## 6.1 Étude du modèle avec une espèce

On se propose, dans cette section, d'étudier l'existence et la stabilité locale des points d'équilibre du modèle de floculation (III.24) avec une seule espèce. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} = f(S)u - au^2 + bv - Du \\ \dot{v} = g(S)v + au^2 - bv - Dv. \end{cases} \tag{III.36}$$

### 6.1.1 Existence des points d'équilibre

Les points d'équilibre du système (III.36) sont donnés par les solutions du système suivant

$$\begin{cases} D\,(S_{in} - S) &= f(S)u + g(S)v \\ 0 &= f(S)u - au^2 + bv - Du \\ 0 &= g(S)v + au^2 - bv - Dv. \end{cases} \tag{III.37}$$

Si $u = 0$, alors nécessairement $v = 0$ à l'équilibre et inversement. Donc nous ne pouvons pas avoir un état d'équilibre pour lequel nous avons seulement des bactéries isolées ou en flocs puisqu'il y a toujours un échange d'un compartiment vers l'autre. Notons

$$\varphi(S) = f(S) - D \quad \text{et} \quad \psi(S) = g(S) - D.$$

La somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.37) donne l'équation suivante

$$\varphi(S)u + \psi(S)v = 0. \tag{III.38}$$

L'équation (III.38) admet des solutions strictement positives $u$ et $v$ si et seulement si $\varphi(S)$ et $\psi(S)$ sont de signes opposés (voir Figs. III.7 et III.8), c'est-à-dire si $S \in I$ ou $S \in J$ où $I$ et $J$ sont définis dans le Tab. III.1.

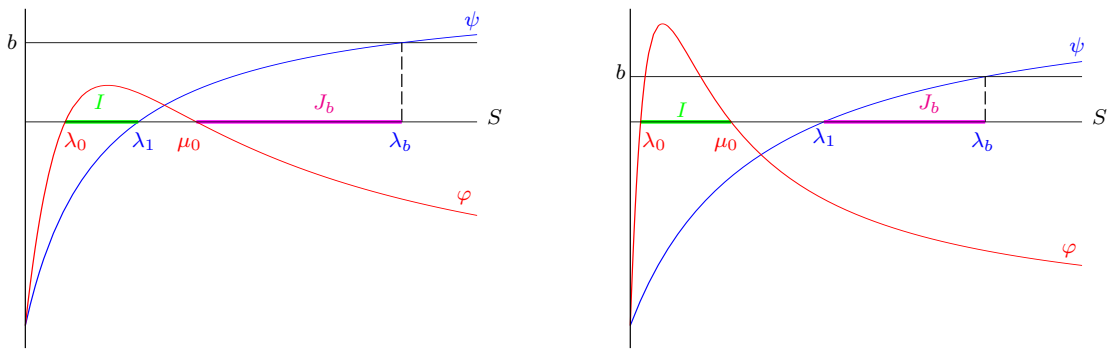


**Fig. III.8** – Intervalles d'existence de l'équilibre strictement positif.

| Cas | $I$ | $J$ |
|---|---|---|
| $\lambda_1 < \mu_0$ | $]\lambda_0, \lambda_1[$ | $]\mu_0, +\infty[$ |
| $\mu_0 < \lambda_1$ | $]\lambda_0, \mu_0[$ | $]\lambda_1, +\infty[$ |

**Tab. III.1** – Intervalles d'existence de l'équilibre strictement positif selon le cas.

Ainsi,

$$I = ]\lambda_0, \min(\mu_0, \lambda_1)[ \quad \text{et} \quad J = ]\max(\mu_0, \lambda_1), +\infty[.$$

Il faut donc chercher les solutions $(S, u, v)$ du système (III.37) tel que $S \in I$ ou $S \in J$. Dans ce cas $\psi(S) \neq 0$ et l'équation (III.38) s'écrit

$$v = -\frac{\varphi(S)}{\psi(S)} u. \tag{III.39}$$

En remplaçant $v$ par son expression (III.39) dans la deuxième équation du système (III.37), nous obtenons

$$u = U(S) \quad \text{avec} \quad U(S) = \frac{\varphi(S)}{a\psi(S)} \left[\psi(S) - b\right]. \tag{III.40}$$

Par suite, en remplaçant $u$ par $U(S)$ dans (III.39) nous déduisons

$$v = V(S) \quad \text{avec} \quad V(S) = -\frac{\varphi^2(S)}{a\psi^2(S)} \left[\psi(S) - b\right]. \tag{III.41}$$

Notons

$$\lambda_b = \psi^{-1}(b)$$

Ainsi, $u$ et $v$ sont strictement positifs si et seulement si

$$S \in I \quad \text{ou} \quad S \in J_b \quad \text{avec} \quad J_b = J \cap [0, \lambda_b[.$$

Remarquons que l'intervalle $J_b$ est vide si $b = 0$ dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$ et il est vide si $b < \psi(\mu_0)$ dans le cas $\lambda_1 < \mu_0$ (voir Fig. III.8). En faisant la somme des trois équations du système (III.37) et en remplaçant $u$ et $v$ par (III.40) et (III.41) nous obtenons

$$S_{in} - S = u + v = H(S)$$

avec

$$H(S) = \frac{\varphi(S)}{a\psi^2(S)} \left[\psi(S) - b\right] \left[\psi(S) - \varphi(S)\right]. \tag{III.42}$$

Par conséquent,

**Proposition III.10.** *Le système (III.36) admet les équilibres suivants :*

1. *Le lessivage* $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ *qui existe toujours.*
2. *L'équilibre strictement positif* $E_1 = \left(\bar{S}, \bar{u}, \bar{v}\right)$ *avec* $\bar{S}$ *solution de l'équation* $H(S) = S_{in} - S$, $\bar{u} = U(\bar{S})$, $\bar{v} = V(\bar{S})$, *qui existe si et seulement si* $\bar{S} \in I \cup J_b$.

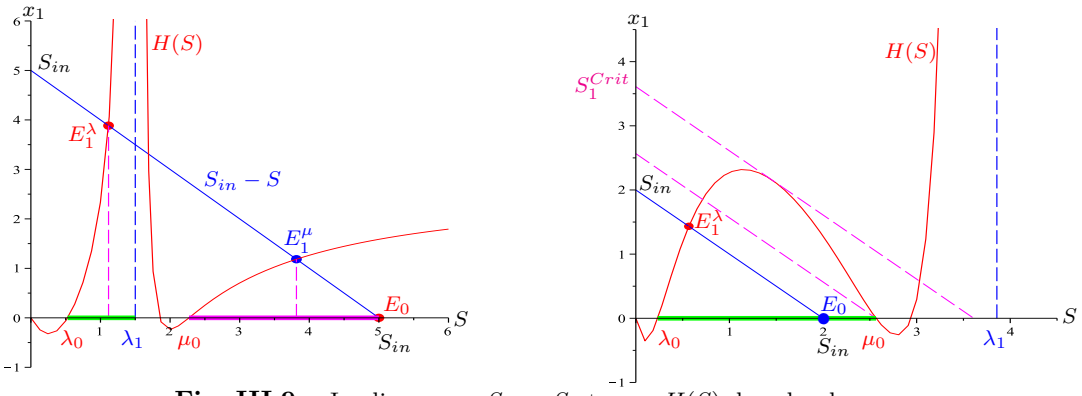


**Fig. III.9** – Isoclines $x_1 = S_{in} - S$ et $x_1 = H(S)$ dans les deux cas.

Les équilibres strictement positifs sont donnés par les intersections entre les isoclines $x_1 = H(S)$ et $x_1 = S_{in} - S$. La Fig. III.9 à gauche montre l'existence de deux équilibres strictement positifs dans le cas $\lambda_1 < \mu_0$, que nous notons par $E_1^\lambda$ et $E_1^\mu$. La Fig. III.9 à droite montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$, pour tout $S_{in} \in ]\lambda_0, \mu_0[$. Sur toutes les figures nous choisissons la couleur rouge pour représenter les équilibres LES et la couleur bleue pour représenter les équilibres instables. Nous montrerons le comportement asymptotique des points d'équilibre dans la section 6.1.2 .

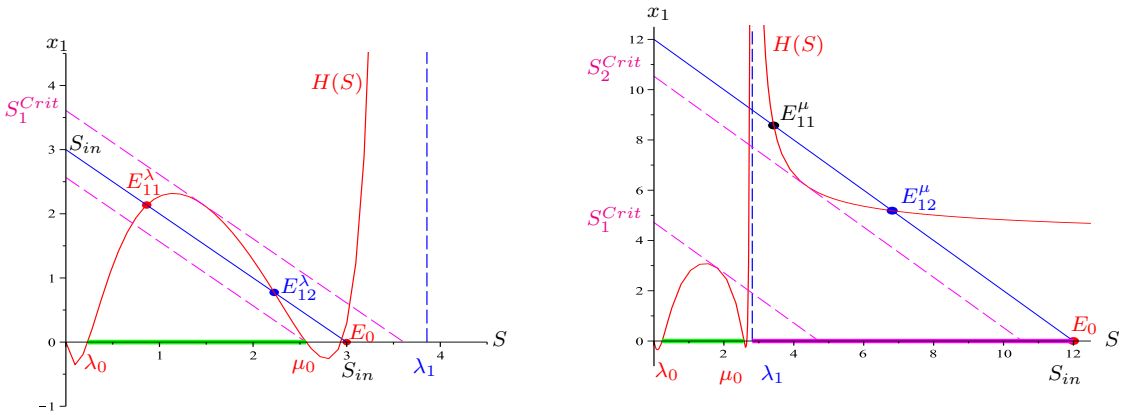


**Fig. III.10** – Isoclines $x_1 = S_{in} - S$ et $x_1 = H(S)$ dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$. Sur la gauche $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et sur la droite $S_{in} > S_2^{Crit}$.

La Fig. III.10 à gauche montre l'existence de deux points d'équilibre strictement positifs pour tout $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$, que nous notons par $E_{11}^\lambda$ et $E_{12}^\lambda$, où $S_i^{Crit}$, $i = 1, 2$, une valeur critique pour laquelle la courbe de la fonction $H$ est tangente à la droite d'équation $x_1 = S_{in} - S$. La Fig. III.10 à droite, montre l'existence de deux équilibres strictement positifs pour tout $S_{in} > S_2^{Crit}$, que nous notons par $E_{11}^\mu$ et $E_{12}^\mu$.

### 6.1.2 Stabilité locale

Dans la suite, nous nous proposons d'étudier le comportement asymptotique des points d'équilibre du système (III.36). La matrice jacobienne en $(S, u, v)$ est égale à

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -D - f'(S)u - g'(S)v & -f(S) & -g(S) \\ f'(S)u & \varphi(S) - 2au & b \\ g'(S)v & 2au & \psi(S) - b \end{bmatrix}.$$

La matrice jacobienne en $E_0$ est égale à

$$\mathbf{J_{E_0}} = \begin{bmatrix} -D & -f(S_{in}) & -g(S_{in}) \\ 0 & \varphi(S_{in}) & b \\ 0 & 0 & \psi(S_{in}) - b \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E_0}$ sont

$$-D, \quad \varphi(S_{in}) \quad \text{et} \quad \psi(S_{in}) - b.$$

Par conséquent,

**Proposition III.11.** *$E_0$ est LES si et seulement si $\varphi(S_{in}) < 0$ et $S_{in} < \lambda_b$.*

Dans la suite, nous nous proposons d'étudier la stabilité locale de l'équilibre strictement positif $E_1 = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v})$ du système (III.36). Nous considérons la quantité totale de matière dans le chémostat $z = S + u + v$ et $Y = (S, u)'$, alors il est simple de vérifier que le système (III.36) est équivalent à un système en cascade

$$\begin{cases} \dot{z} = D(S_{in} - z) \\ \dot{Y} = \phi(z, Y), \end{cases}$$

avec

$$\phi(z, Y) = \begin{bmatrix} D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)\,(z - S - u) \\ (f(S) - au - D)\,u + b\,(z - S - u) \end{bmatrix}.$$

Comme $\bar{z} = \bar{S} + \bar{u} + \bar{v} = S_{in}$, donc il suffit de montrer que $\bar{Y} = (\bar{S}, \bar{u})'$ est un équilibre LES du système réduit $\dot{Y} = \phi(S_{in}, Y)$. La matrice jacobienne de $\phi$ en $(S_{in}, \bar{Y})$ est

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} -a_{11} & -a_{12} \\ a_{21} & -m_{22} \end{bmatrix}$$

où

$$a_{11} = -\psi(\bar{S}) + f'(\bar{S})\bar{u} + g'(\bar{S})\bar{v}, \quad a_{12} = f(\bar{S}) - g(\bar{S}), \quad a_{21} = f'(\bar{S})\bar{u} - b, \quad m_{22} = -\varphi(\bar{S}) + 2a\bar{u} + b$$

D'après l'expression (III.31) de $m_{22}$ , nous déduisons que

$$m_{22} = -b\frac{\varphi(\bar{S})}{\psi(\bar{S})} + a\bar{u} + b$$

qui est strictement positif. Les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative si et seulement si

$$\mathrm{tr}A = -(a_{11} + m_{22}) < 0 \quad \text{et} \quad \det A = a_{11}m_{22} + a_{21}a_{12} > 0.$$

Nous avons

$$\det A = -m_{22}\psi(\bar{S}) + \left[f'(\bar{S})\bar{u} + g'(\bar{S})\bar{v}\right] m_{22} + f'(\bar{S})\bar{u}a_{12} - ba_{12}$$

et comme

$$m_{22}\psi(\bar{S}) + ba_{12} = \varphi(\bar{S})\left(\psi(\bar{S}) - b\right) = a\bar{u}\psi(\bar{S}), \tag{III.43}$$

alors

$$\det A = f'(\bar{S})\bar{u}(a_{12} + m_{22}) + g'(\bar{S})\bar{v}m_{22} - a\bar{u}\psi(\bar{S}).$$

Par conséquent,

**Lemme III.2.** *$E_1$ est LES si et seulement si les conditions suivantes sont vérifiées*

$$-\psi(\bar{S}) + g'(\bar{S})\bar{v} + m_{22} > -f'(\bar{S})\bar{u}, \tag{III.44}$$

$$-a\bar{u}\psi(\bar{S}) + g'(\bar{S})\bar{v}m_{22} > -f'(\bar{S})\bar{u}(a_{12} + m_{22}). \tag{III.45}$$

Dans le lemme suivant, nous démontrons que le signe du $\det A$ est donné par la position relative de la courbe de la fonction $H$ et la droite d'équation $x_1 = S_{in} - S$.

**Lemme III.3.**

1. *Dans le cas où $\bar{S} \in I$, on a $\det A > 0$ si et seulement si $H'(\bar{S}) > -1$.*
2. *Dans le cas où $\bar{S} \in J_b$, on a $\det A > 0$ si et seulement si $H'(\bar{S}) < -1$.*

**Preuve.** Notons que

$$H'(S) = f'\frac{(\psi - b)(\psi - 2\varphi)}{a\psi^2} + g'\varphi\frac{-\varphi\psi + 2\varphi(\psi - b) + b\psi}{a\psi^3}.$$

Comme

$$m_{22} = \frac{-\varphi\psi + 2\varphi(\psi - b) + b\psi}{\psi} \quad \text{et} \quad a_{12} + m_{22} = -\frac{(\psi - b)(\psi - 2\varphi)}{\psi}, \tag{III.46}$$

alors en remplaçant $\varphi/\psi$ par $-v/u$ (III.39), nous déduisons que

$$H'(S) = -f'\frac{a_{12}+m_{22}}{a\psi} - g'v\frac{m_{22}}{au\psi}.$$

En multipliant $H'(S)+1$ par $au\psi$, nous obtenons

$$\det A = -au\psi\left[1+H'(S)\right].$$

Par conséquent, si $\bar{S} \in I$, alors on a $\psi(\bar{S}) < 0$. D'où,

$$H'(\bar{S}) > -1 \Longleftrightarrow \det A > 0.$$

Si $\bar{S} \in J_b$, alors on a $\psi(\bar{S}) > 0$. D'où,

$$H'(\bar{S}) < -1 \Longleftrightarrow \det A > 0.$$

D'où le résultat. ■

## 6.2 Étude du modèle avec deux espèces

Dans le modèle classique (I.1) de compétition de deux espèces sur un seul nutriment avec un taux de croissance de la première espèce non monotone, il y a exclusion compétitive d'au moins une espèce. Toutefois, dans certains cas, la survie d'une espèce dépendant de la condition initiale [9]. Dans cette section, nous analysons le modèle (III.24) avec un taux de croissance des bactéries isolées de la première espèce non monotone, pour voir l'effet de la floculation et l'inhibition sur la coexistence des deux espèces.

### 6.2.1 Existence des points d'équilibre

Nous étudions l'existence des équilibres strictement positifs du système (III.24) sous les hypothèses **H9** et **H10**. Nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition III.12.** *Le système (III.24) admet les points d'équilibre suivants :*

- *Le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0, 0)$ qui existe toujours.*
- *L'équilibre d'extinction de $u$ et $v$, $E_2 = (\lambda_2, 0, 0, S_{in} - \lambda_2)$ qui existe si et seulement si $\lambda_2 < S_{in}$.*
- *L'équilibre d'extinction de $x_2$, $E_1 = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v}, 0)$ avec $\bar{S}$ solution de l'équation $H(S) = S_{in} - S$, $\bar{u} = U(\bar{S})$, $v = V(\bar{S})$, qui existe si et seulement si $\bar{S} \in I$ ou $\bar{S} \in J_b$.*
- *L'équilibre strictement positif, $E^* = (S^*, u^*, v^*, x_2^*)$ avec $S^* = \lambda_2$, $u^* = U(\lambda_2)$, $v^* = V(\lambda_2)$, $x_2^* = S_{in} - \lambda_2 - H(\lambda_2)$, qui existe si et seulement si $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$ et $S_{in} - \lambda_2 > H(\lambda_2)$.*

**Preuve.** Les points d'équilibre du système (III.24) sont donnés par les solutions du système suivant

$$\begin{cases} D\,(S_{in} - S) &= f(S)u + g(S)v - f_2(S)x_2 \\ 0 &= f(S)u - au^2 + bv - Du \\ 0 &= g(S)v + au^2 - bv - Dv \\ 0 &= [f_2(S) - D]\,x_2. \end{cases} \tag{III.47}$$

La quatrième équation est équivalente à $x_2 = 0$ ou $S = \lambda_2$. Si $x_2 = 0$, alors à partir de la Prop. III.10, nous déduisons l'existence des points d'équilibre $E_0$ et $E_1$. Si $x_2 \neq 0$ et $u = 0$, alors $S = \lambda_2$, $v = 0$ et de la première équation nous déduisons que $x_2 = S_{in} - \lambda_2$. Ainsi, le point d'équilibre $E_2 = (\lambda_2, 0, 0, S_{in} - \lambda_2)$ existe si et seulement si $\lambda_2 < S_{in}$. Si $x_2 \neq 0$ et $u \neq 0$, alors $S = \lambda_2$, $v \neq 0$ et d'après la preuve de la Prop. III.10, nous déduisons que $u = U(\lambda_2)$ et $v = V(\lambda_2)$ qui sont strictement positifs si et seulement si $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$. De la première équation du système (III.47), nous obtenons

$$x_2 = S_{in} - \lambda_2 - H(\lambda_2)$$

qui est strictement positif si et seulement si $S_{in} - \lambda_2 > H(\lambda_2)$. ■

La Fig. III.11 à droite montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$, dans le cas $\lambda_1 < \mu_0$ et $\lambda_2 \in I$. Nous montrerons dans la suite qu'il est LES et tous les autres points d'équilibre $E_1^\lambda$, $E_1^\mu$, $E_2$ et $E_0$ sont instables. Les simulations numériques montrent la convergence globale vers le point d'équilibre de coexistence $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive.

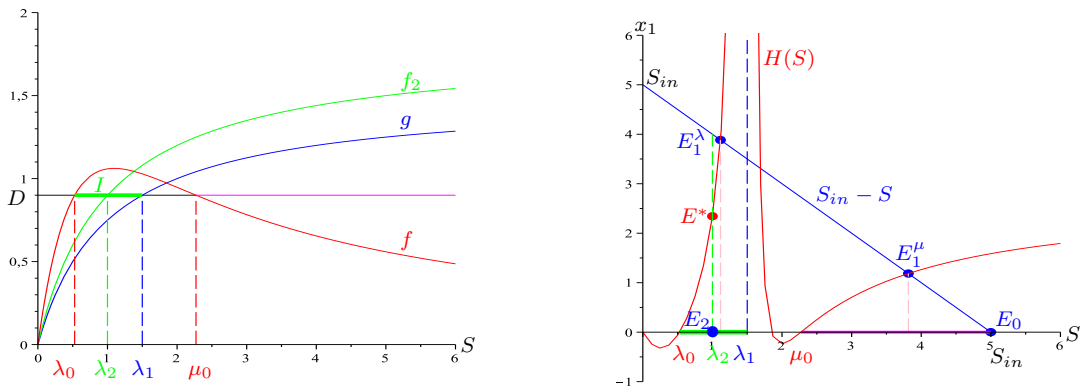


**Fig. III.11** – Cas 1 : $\lambda_1 < \mu_0$. Cas 1 - A : $\lambda_2 \in I$.

La Fig. III.12 à droite montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$, dans le cas $\lambda_2 \in J_b$, qui est instable où $E_1^\lambda$ et $E_2$ sont LES et $E_1^\mu$, $E_0$ sont instables. Les simulations numériques montrent la bistabilité avec convergence soit vers $E_1^\lambda$ avec exclusion de la deuxième espèce soit vers $E_2$ avec exclusion de la première espèce.

La Fig. III.13 à droite montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$, dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$ et $\lambda_2 \in I$, qui n'est pas toujours stable. Dans la section 6.3, nous revenons à l'étude de ce cas

par une analyse de bifurcations selon les paramètres $S_{in}$ et $m_2$, qui présente un comportement très riche avec coexistence, bistabilité et apparition de cycles limites.

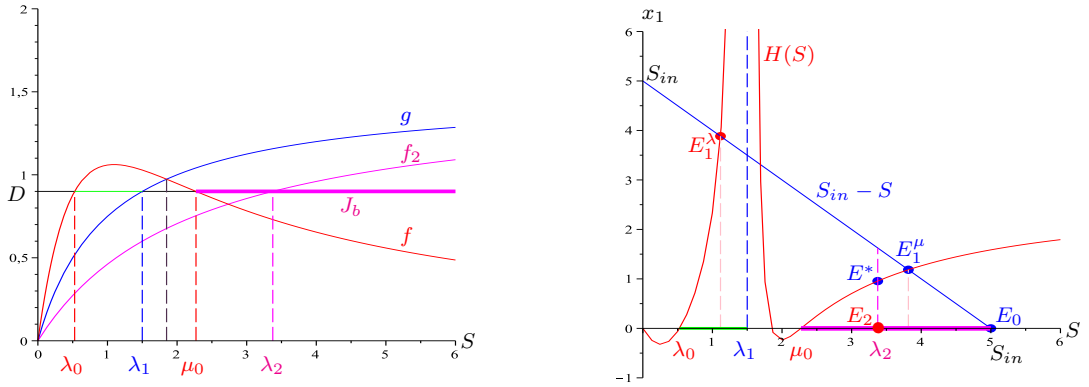


**Fig. III.12** – Cas 1 - B : $\lambda_2 \in J_b$.

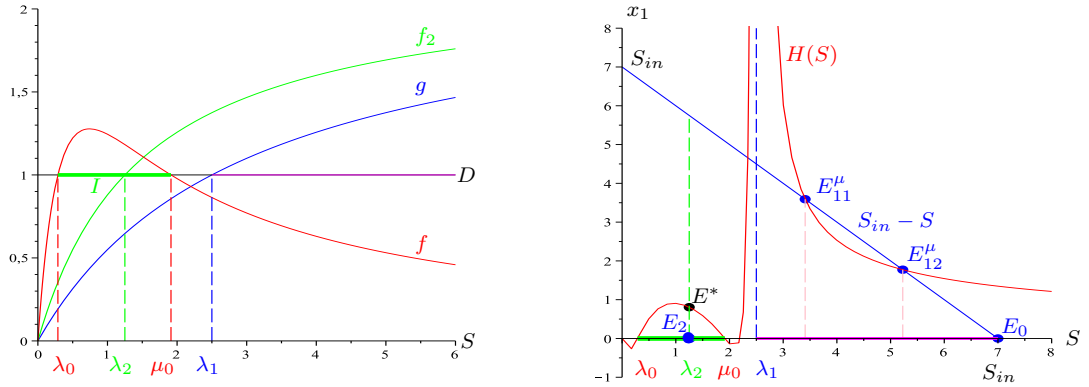


**Fig. III.13** – Cas 2 : $\mu_0 < \lambda_1$. Cas 2 - A : $\lambda_2 \in I$.

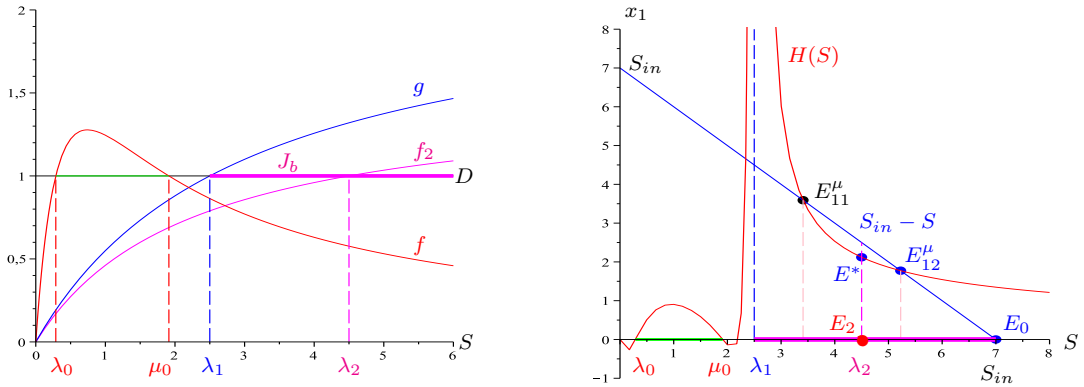


**Fig. III.14** – Cas 2 - B : $\lambda_2 \in J_b$.

La Fig. III.14 à droite montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$, dans le cas $\lambda_2 \in J_b$, qui est instable où $E_2$ est LES avec $E_{12}^{\mu}$ et $E_0$ sont instables.

### 6.2.2 Stabilité locale

Dans la suite, nous analysons le comportement asymptotique des points d'équilibre du système (III.24) lorsqu'ils existent. La matrice jacobienne en $(S, u, v, x_2)$ du système (III.24) est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -D - f'(S)u - g'(S)v - f_2'(S)x_2 & -f(S) & -g(S) & -f_2(S) \\ f'(S)u & \varphi(S) - 2au & b & 0 \\ g'(S)v & 2au & \psi(S) - b & 0 \\ f_2'(S)x_2 & 0 & 0 & \varphi_2(S) \end{bmatrix}.$$

où $\varphi_2(S) = f_2(S) - D$. Nous commençons par la stabilité locale des points d'équilibre $E_0$ et $E_2$.

**Proposition III.13.**

1. *$E_0$ est LES si et seulement si $\varphi(S_{in}) < 0$ et $S_{in} < \min(\lambda_b, \lambda_2)$.*
2. *$E_2$ est LES si et seulement si $\varphi(\lambda_2) < 0$ et $\lambda_2 < \lambda_b$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_0$ est égale à

$$\mathbf{J_{E_0}} = \begin{bmatrix} -D & -f(S_{in}) & -g(S_{in}) & -f_2(S_{in}) \\ 0 & \varphi(S_{in}) & b & 0 \\ 0 & 0 & \psi(S_{in}) - b & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \varphi_2(S_{in}) \end{bmatrix}.$$

Donc

$$-D, \quad \varphi(S_{in}), \quad \psi(S_{in}) - b \quad \text{et} \quad \varphi_2(S_{in})$$

sont les valeurs propres de $J_{E_0}$ et qui sont négatives si et seulement si

$$\varphi(S_{in}) < 0 \quad \text{et} \quad S_{in} < \min(\lambda_b, \lambda_2).$$

La matrice jacobienne en $E_2$ est égale à

$$\mathbf{J_{E_2}} = \begin{bmatrix} -D - f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2) & -f(\lambda_2) & -g(\lambda_2) & -D \\ 0 & \varphi(\lambda_2) & b & 0 \\ 0 & 0 & \psi(\lambda_2) - b & 0 \\ f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2) & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Donc

$$\begin{aligned} \det(J_{E_2} - \lambda I) &= f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2)\,D\,[\varphi(\lambda_2) - \lambda]\,[\psi(\lambda_2) - b - \lambda] \\ &+ \lambda\,[D + f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2) + \lambda]\,[\varphi(\lambda_2) - \lambda]\,[\psi(\lambda_2) - b - \lambda] \\ &= [\varphi(\lambda_2) - \lambda]\,[\psi(\lambda_2) - b - \lambda]\,[\lambda + D]\,[\lambda + f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2)]\,. \end{aligned}$$

D'où

$$\varphi(\lambda_2), \quad \psi(\lambda_2) - b, \quad -D \quad \text{et} \quad -f_2'(\lambda_2)\,(S_{in} - \lambda_2)$$

sont les valeurs propres de $J_{E_2}$. Comme $E_2$ existe si et seulement si $S_{in} > \lambda_2$, alors $E_2$ est LES si seulement si $\varphi(\lambda_2) < 0$ et $\lambda_2 < \lambda_b$. ■

**Lemme III.4.** *$E_1 = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v}, 0)$ est LES si et seulement si $\bar{S} < \lambda_2$ et les conditions (III.44) et (III.45) sont vérifiées.*

**Preuve.** Nous considérons la quantité totale de matière dans le chémostat, $z = S + u + v + x_2$ et $Y = (S, u, x_2)'$ alors le système (III.24) est équivalent à un système en cascade

$$\begin{cases} \dot{z} = D(S_{in} - z) \\ \dot{Y} = \phi(z, Y), \end{cases}$$

avec

$$\phi(z, Y) = \begin{bmatrix} D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)\,(z - S - u - x_2) - f_2(S)x_2 \\ [f(S) - au - D]\,u + b\,(z - S - u - x_2) \\ [f_2(S) - D]\,x_2 \end{bmatrix}.$$

Comme $\bar{z} = \bar{S} + \bar{u} + \bar{v} = S_{in}$ avec $\bar{u} = U(\bar{S})$ et $\bar{v} = V(\bar{S})$, donc il suffit de montrer que $\bar{Y} = (\bar{S}, \bar{u}, 0)'$ est un équilibre LES du système réduit $\dot{Y} = \phi(S_{in}, Y)$. La matrice jacobienne de $\phi$ en $(S_{in}, \bar{Y})$ est

$$\mathbf{J_{E_1}} = \begin{bmatrix} -a_{11} & -a_{12} & -a_{13} \\ a_{21} & -m_{22} & -b \\ 0 & 0 & a_{33} \end{bmatrix}$$

avec

$$a_{11} = -\psi(\bar{S}) + f'(\bar{S})\bar{u} + g'(\bar{S})\bar{v}, \quad a_{12} = f(\bar{S}) - g(\bar{S}), \quad a_{13} = f_2(\bar{S}) - g(\bar{S}),$$

$$a_{21} = f'(\bar{S})\bar{u} - b, \quad m_{22} = -\varphi(\bar{S}) + 2a\bar{u} + b = -b\frac{\varphi(\bar{S})}{\psi(\bar{S})} + a\bar{u} + b > 0 \quad \text{et} \quad a_{33} = \varphi_2(\bar{S})$$

qui est une valeur propre de $J_{E_1}$ strictement négative si et seulement si $\bar{S} < \lambda_2$. Les deux autres valeurs propres de $J_{E_1}$ sont les valeurs propres de la matrice $A$, définies dans la section 6.1.2 dont les deux valeurs propres sont à partie réelle strictement négative si et seulement si les conditions (III.44) et (III.45) sont vérifiées. Ce qui achève la preuve du lemme. ■

Dans la suite, nous étudions le comportement asymptotique de l'équilibre $E^* = (S^*, u^*, v^*, x_2^*)$ avec $S^* = \lambda_2$, $u^* = U(\lambda_2), v^* = V(\lambda_2)$ et $x_2^* = S_{in} - \lambda_2 - H(\lambda_2)$. Notons que $z^* = \lambda_2 + u^* + v^* + x_2^* = S_{in}$ et la matrice jacobienne de $\phi$ en $(S_{in}, Y^*)$ est

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -a_{11} & -a_{12} & -a_{13} \\ a_{21} & -m_{22} & -b \\ m_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

avec

$$a_{11} = -\psi(\lambda_2) + f'(\lambda_2)u^* + g'(\lambda_2)v^* + f_2'(\lambda_2)x_2^*, \quad a_{12} = f(\lambda_2) - g(\lambda_2), \quad a_{13} = -\psi(\lambda_2),$$

$$a_{21} = f'(\lambda_2)u^* - b, \quad m_{22} = -\varphi(\lambda_2) + 2au^* + b > 0 \quad \text{et} \quad m_{31} = f_2'(\lambda_2)x_2^* > 0.$$

Le polynôme caractéristique est donné par

$$P(\lambda) = |J_{E^*} - \lambda * I| = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3,$$

où $I$ matrice identité d'ordre 3 et

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(a_{11} + m_{22}), \quad c_2 = -(m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12} + a_{13}m_{31}) \quad \text{et} \quad c_3 = m_{31}(ba_{12} - m_{22}a_{13}).$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES si et seulement si

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \ldots, 3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

**Lemme III.5.** *1. $c_1 < 0$ si et seulement si*

$$-\psi(\lambda_2) + g'(\lambda_2)v^* + m_{22} + m_{31} > -f'(\lambda_2)u^*. \tag{III.48}$$

*2. $c_3 < 0$ si et seulement si $\lambda_2 < \lambda_1$.*

*3. $c_2 < 0$ si et seulement si*

$$-\psi(\lambda_2)(au^* + m_{31}) + \left[g'(\lambda_2)v^* + m_{31}\right] m_{22} > -f'(\lambda_2)u^* \left(a_{12} + m_{22}\right). \tag{III.49}$$

*4. $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$ si et seulement si*

$$(m_{22} + a_{11})(m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12}) + a_{11}a_{13}m_{31} + ba_{12}m_{31} > 0\ . \tag{III.50}$$

**Preuve.** Nous pouvons facilement vérifier que $c_1 < 0$ si seulement si la condition (III.48) est vérifiée. D'après l'équation (III.43), on a

$$ba_{12} - m_{22}a_{13} = au^*\psi(\lambda_2)$$

d'où $c_3$ est strictement négatif si seulement si $\lambda_2 < \lambda_1$. De plus, on a

$$m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12} = m_{22}\left[f'(\lambda_2)u^* + g'(\lambda_2)v^* + m_{31}\right] + m_{22}a_{13} - ba_{12} + a_{12}f'(\lambda_2)u^*, \tag{III.51}$$

alors $c_2 < 0$ si et seulement si la condition (III.49) est vérifiée. Finalement

$$\begin{aligned} c_1c_2 - c_0c_3 &= (a_{11} + m_{22})(m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12} + a_{13}m_{31}) - m_{31}(m_{22}a_{13} - ba_{12}) \\ &= (a_{11} + m_{22})(m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12}) + a_{11}a_{13}m_{31} + ba_{12}m_{31} \end{aligned}$$

qui est strictement positif si et seulement si la condition (III.50) est vérifiée. ■

***Remarque*** III.3. Si $\lambda_2 \in I$, $f'(\lambda_2) > 0$, alors les conditions (III.48), (III.49) et (III.50) sont vérifiées et l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES.

**Proposition III.14.**

1. *Si $\lambda_2 \in I$ et $H'(\lambda_2) > -1$, alors dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, il est LES.*
2. *Si $\lambda_2 \in J_b$, alors dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, il est instable.*

**Preuve.**

1. Si $\lambda_2 \in I$ et $H'(\lambda_2) > -1$, alors $\lambda_2 < \lambda_1$ et par le même calcul que dans les Lemmes III.2 et III.3, nous en déduisons que

$$-au^*\psi(\lambda_2) + f'(\lambda_2)u^*(a_{12} + m_{22}) + g'(\lambda_2)v^*m_{22} > 0 \ . \tag{III.52}$$

   Puisque $-m_{31}\psi(\lambda_2)$ et $m_{31}m_{22}$ sont strictement positifs, alors la condition (III.49) est vérifiée. En outre, si $\lambda_2 \in I$ alors $a_{12} > 0$ et en divisant l'inégalité (III.52) par $a_{12} + m_{22}$, nous obtenons

$$-f'(\lambda_2)u^* < -\frac{au^*}{a_{12} + m_{22}}\psi(\lambda_2) + g'(\lambda_2)v^*\frac{m_{22}}{a_{12} + m_{22}} < -\psi(\lambda_2) + g'(\lambda_2)v^*$$

   car $a_{12} + m_{22} = au^* + P$ avec $P$ un terme strictement positif. Ainsi, la condition (III.48) est vérifiée et $a_{11} > 0$. D'après (III.51), on a

$$m_{22}a_{11} + a_{21}a_{12} = f'(\lambda_2)u^*\left(m_{22} + a_{12}\right) + g'(\lambda_2)v^*m_{22} - au^*\psi(\lambda_2) + m_{22}m_{31}$$

   qui est strictement positif d'après (III.52). Ainsi, la condition (III.50) est vérifiée et par suite toutes les conditions du critère de Routh-Hurwitz sont vérifiées et l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES.

2. Si $\lambda_2 \in J$, alors $\lambda_1 < \lambda_2$. D'après le Lemme III.5, $c_3 > 0$ et d'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre strictement positif $E^*$ est instable.

■

## 6.3 Simulations numériques

Nous nous intéressons, dans cette section, aux changements qualitatifs du comportement asymptotique du point d'équilibre strictement positif $E^*$ en fonction du taux de croissance de la deuxième

espèce $m_2$ et la concentration à l'entrée du chémostat $S_{in}$. Nous analysons les bifurcations dans le cas $\mu_0 < \lambda_1$ où $\lambda_2 \in I$ puisque les conditions du critère de Routh-Hurwitz ne sont pas toujours vérifiées. Nous considérons les taux de croissance $f$ de type Haldane, $g$ et $f_2$ de type Monod

$$f(S) = \frac{m_{11}S}{K_s + S + \frac{S^2}{K_i}}, \quad g(S) = \frac{m_{12}S}{b_{12} + S} \quad \text{et} \quad f_2 = \frac{m_2 S}{a_2 + S}$$

où $m_{11} = 3$, $K_s = 1$, $K_i = 1.2$, $m_{12} = 1.5$, $b_{12} = 1$, $D = 0.9$, $a = b = 2$, $a_2 = 2$ et $S_{in} = 3.5$ .

La Fig. III.15 (A) montre pour tout $S_{in} \in ]\lambda_0, \mu_0[$, l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ qui est LES pour tout $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}^\lambda[$ avec $E_1^\lambda = (\bar{S}^\lambda, \bar{u}^\lambda, \bar{v}^\lambda, 0)$, $E_2$ et $E_0$ sont instables.

LA Fig. III.15 (B) montre pour tout $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$, l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ qui est LES pour tout $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}_{11}^\lambda[$ avec $E_{11}^\lambda = (\bar{S}_{11}^\lambda, \bar{u}_{11}^\lambda, \bar{v}_{11}^\lambda, 0)$, $E_{12}^\lambda = (\bar{S}_{12}^\lambda, \bar{u}_{12}^\lambda, \bar{v}_{12}^\lambda, 0)$, $E_2$ et $E_0$ sont instables.

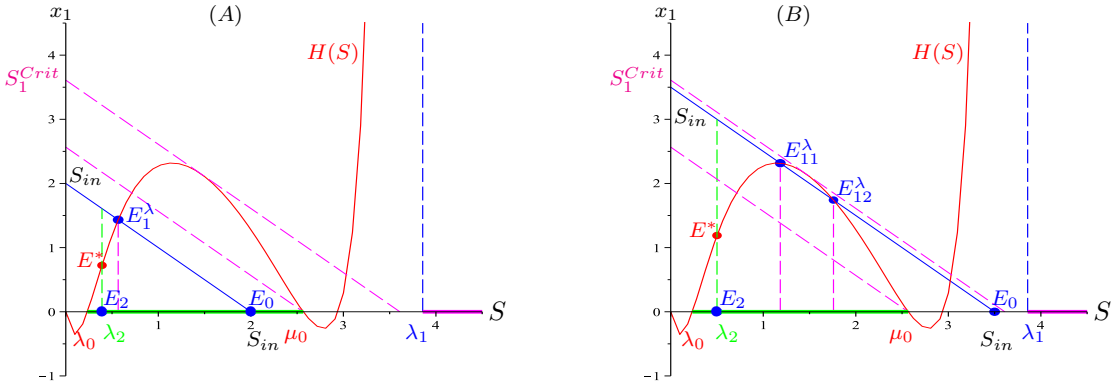


**Fig. III.15** – Cas A : $S_{in} \in ]\lambda_0, \mu_0[$ et $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}^\lambda[$. Cas B : $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et $\lambda_2 \in ]\lambda_0, \bar{S}_{11}[$.

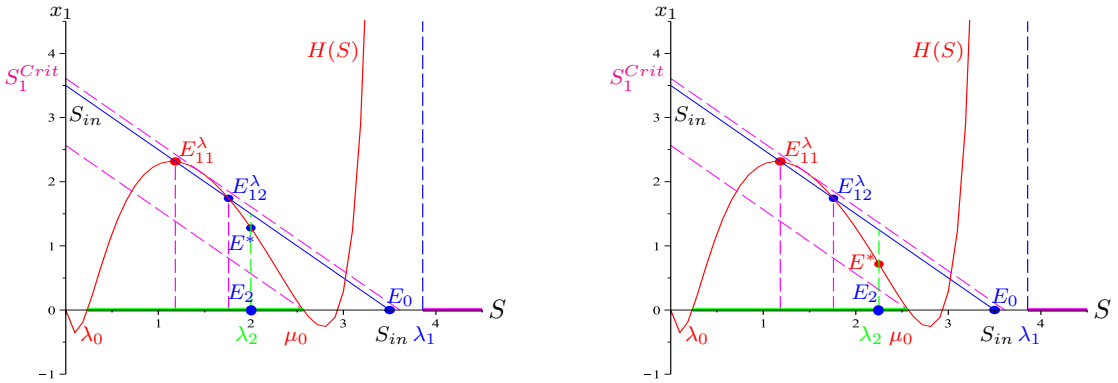


**Fig. III.16** – Cas C : $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$ et $\lambda_2 \in ]\bar{S}_{12}^\lambda, \mu_0[$ : changement de comportement asymptotique : $E^*$ est instable à gauche pour $\lambda_2 \simeq 2.045$ et stable à droite pour $\lambda_2 = 2.25$.

Si $\lambda_2 \in ]\bar{S}_{12}^\lambda, \mu_0[$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $E^*$ avec $E_{11}^\lambda$ est LES et $E_{12}^\lambda$, $E_2$ et $E_0$ sont instables (voir Fig. III.16). Dans ce cas C, les conditions du critère de Routh-Hurwitz ne sont pas vérifiées. Pour $m_2 = 1.78$, ou encore $\lambda_2 \simeq 2.045$ assez proche de $\bar{S}_{12} \simeq 1.758$, l'équilibre

strictement positif $E^*$ est un foyer-col, avec une valeur propre réelle strictement négative et deux valeurs propres conjuguées à partie réelle strictement positive (voir Fig. III.16 à gauche)

$$\bar{\lambda}_3 \simeq -4.875, \quad \bar{\lambda}_{1,2} \simeq 0.0012 \pm 0.0556i \ .$$

La Fig. III.16 à droite montre que $E^*$ change de comportement et devient un foyer attractif pour $m_2 = 1.7$ ou encore $\lambda_2 = 2.25$ dont les valeurs propres sont données par

$$\bar{\lambda}_3 \simeq -4.015, \quad \bar{\lambda}_{1,2} \simeq -0.0251 \pm 0.0552i \ .$$

Pour comprendre ce changement de ce comportement asymptotique de $E^*$, nous illustrons les variations des valeurs propres de la matrice jacobienne évaluée en $E^*$, en faisant varier le paramètre $m_2$. En fait, la matrice jacobienne évaluée en $E^*$ admet une valeur propre réelle strictement négative et un pair de valeurs propres conjuguées

$$\bar{\lambda}_j(m_2) = \alpha(m_2) \pm i\beta(m_2), \quad j = 1, 2$$

qui devient purement imaginaire quand $m_2 = m_2^{Crit1}$, c'est-à-dire $\alpha(m_2^{Crit1}) = 0$ et $\beta(m_2^{Crit1}) > 0$ où nous vérifions que

$$\frac{d\alpha}{dm_2}(m_2^{Crit1}) > 0 \ .$$

Dans la Fig. III.17 à gauche, nous illustrons le passage des deux valeurs propres conjuguées du demi plan négatif vers le demi plan positif en faisant varier le paramètre $m_2$ de 1.65 à 1.9, ce qui explique le changement du comportement asymptotique de $E^*$. Pour des valeurs de $m_2 < m_2^{Crit1} \simeq 1.775$, les deux valeurs propres conjuguées sont à partie réelle strictement négative et pour $m_2 > m_2^{Crit1}$, les deux valeurs propres conjuguées sont à partie réelle strictement positive (voir Fig. III.17 à droite).

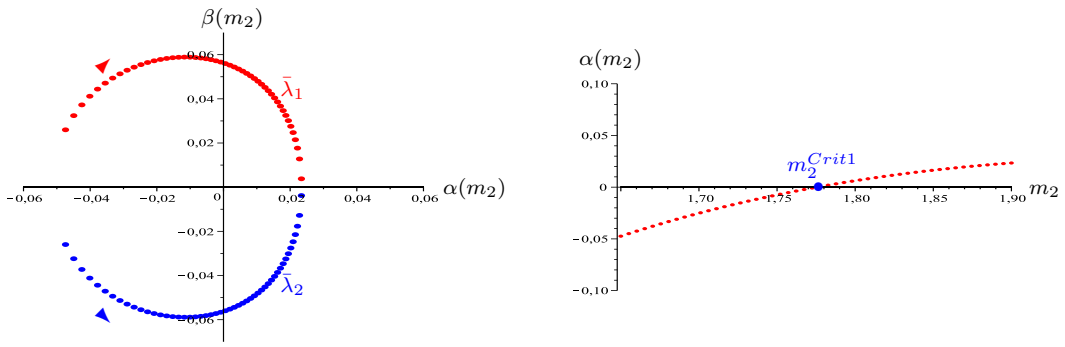


**Fig. III.17** – Cas C : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $E^*$ en fonction de $m_2$.

Nous illustrons dans la Fig. III.18, les valeurs asymptotiques des solutions $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$. Pour $m_2 < m_2^{Crit1}$, les trajectoires convergent vers $E^*$ qui est un foyer attractif. Ensuite, il change de comportement et devient un foyer répulsif avec une *bifurcation de Hopf super-critique* [39] et les trajectoires convergent vers un cycle limite pour tout $m_2 \in ]m_2^{Crit1}, m_2^{Crit2}[$, dont le rayon devient

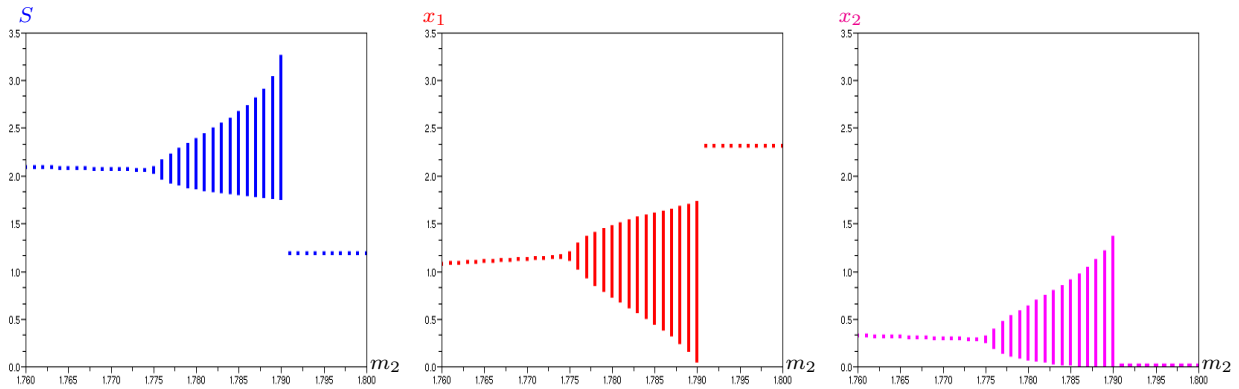


**Fig. III.18** – Cas C : courbes des valeurs asymptotiques de $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$ qui montrent les cycles limites avec une bifurcation de Hopf super-critique et une bifurcation de Bogdanov-Takens.

de plus en plus grand jusqu'à la valeur critique $m_2^{Crit2} \simeq 1.790$ où le cycle limite passe par l'équilibre $E_{12}^{\lambda}$ qui est un col avec une *bifurcation de Bogdanov-Takens* [39] (voir Fig. III.19). Enfin, pour tout $m_2 > m_2^{Crit2}$, les trajectoires convergent vers $E_{11}^{\lambda}$ où il y a exclusion compétitive de la deuxième espèce.

Dans la Fig. III.19 à gauche, nous illustrons la bistabilité en dimension trois, pour $m_2 = 1.7$, avec convergence soit vers l'équilibre $E^* \simeq (2.25, 0.716, 0.533)$, soit vers l'équilibre $E_{11}^{\lambda} \simeq (1.184, 2.315, 0)$. La Fig. III.19 au milieu montre la bistabilité avec deux bassins d'attraction, pour $m_2 = 1.78$, le premier vers le cycle limite et le deuxième vers l'équilibre $E_{11}^{\lambda}$. La Fig. III.19 à droite montre, pour $m_2 = 1.792$, la convergence vers l'équilibre $E_{11}^{\lambda}$ pour toute condition initiale strictement positive.

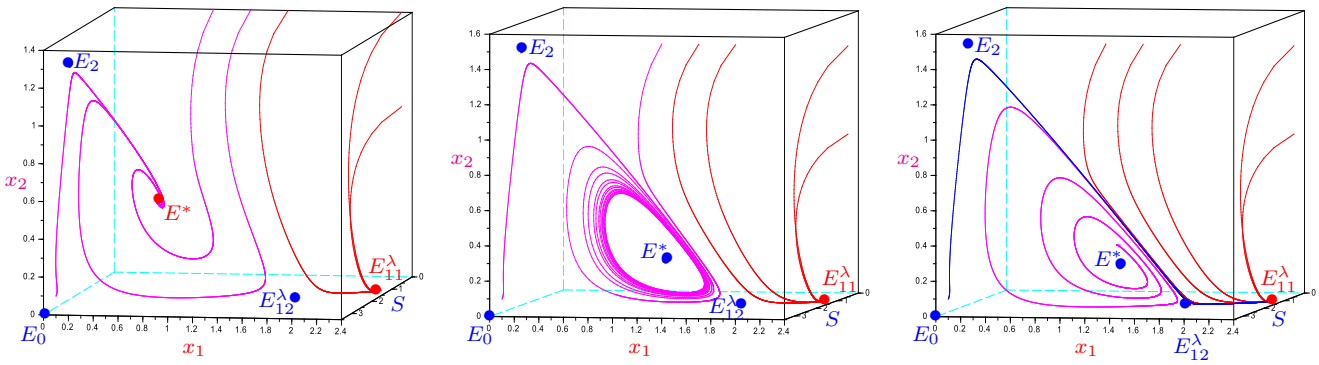


**Fig. III.19** – Cas C : bifurcation de Hopf super-critique et bifurcation de Bogdanov-Takens : bistabilité, coexistence et cycle limite.

Dans la suite, nous considérons le comportement asymptotique des points d'équilibre dans le cas D où $S_{in} = 3.65 > S_1^{Crit} \simeq 3.61$ (voir Fig. III.20 à gauche). La Fig. III.20 au milieu, montre la coexistence et les oscillations de même amplitude au cours du temps pour $m_2 = 1.95$ ($\lambda_2 \simeq 1.714$) et les conditions initiales

$$S(0) = 1.8, \quad u(0) = 1.5, \quad v(0) = 1.5 \quad \text{et} \quad x_2(0) = 0.6.$$

La Fig. III.20 à droite, montre la convergence vers un cycle limite pour toute condition initiale strictement positive où $E^* \simeq (1.714, 1.814, 0.121)$ est un foyer-col avec $E_0$ et $E_2$ sont instables.

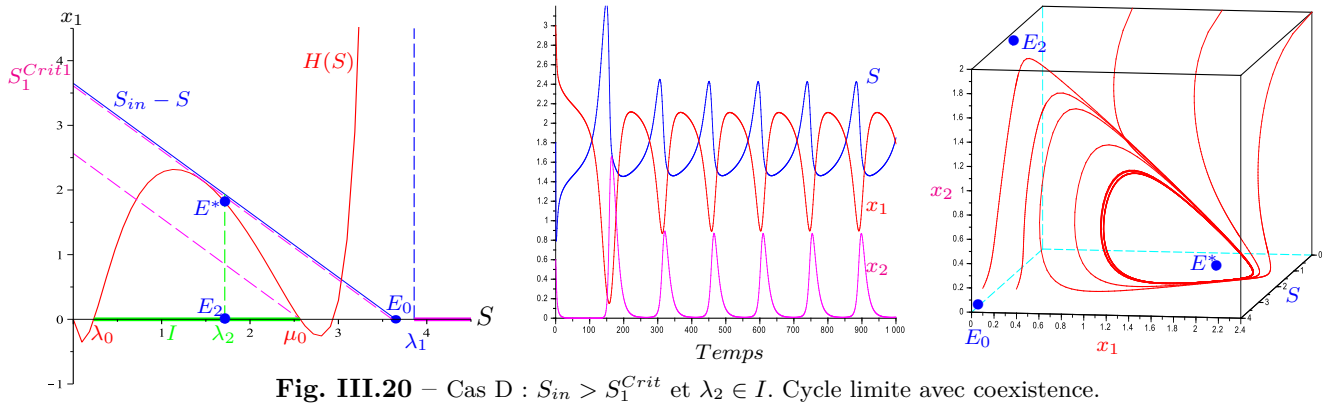


**Fig. III.20** – Cas D : $S_{in} > S_1^{Crit}$ et $\lambda_2 \in I$. Cycle limite avec coexistence.

Ensuite, en faisant varier le paramètre $m_2$, l'équilibre $E^*$ change de comportement et devient un foyer attractif pour $m_2 = 1.8$ ($\lambda_2 = 2$) (voir Fig. III.21 à gauche). La Fig. III.21 au milieu, montre la coexistence et la convergence vers $E^* \simeq (2, 1.28, 0.369)$ au cours du temps pour la même condition initiale que la Fig. III.20 au milieu. La Fig. III.21 à droite montre la convergence vers $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive où $E_0$ et $E_2$ sont instables.

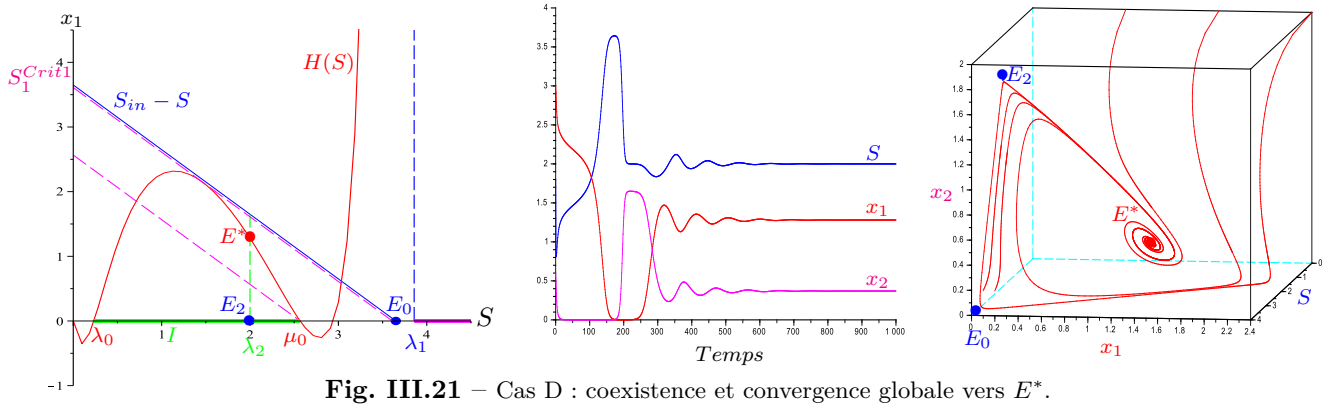


**Fig. III.21** – Cas D : coexistence et convergence globale vers $E^*$.

Pour comprendre ce changement de comportement asymptotique, nous étudions les variations des valeurs propres de la matrice jacobienne en $E^*$. Les simulations numériques montrent qu'elle admet une valeur propre réelle strictement négative et les deux autres sont conjuguées qui passent du demi plan négatif vers le demi plan positif. Ensuite, elles reviennent vers le demi plan négatif (voir Fig. III.22 à gauche). La Fig. III.22 à droite montre que la partie réelle des deux valeurs propres est strictement négative pour $m_2 \in ]1.655, m_2^{Crit1}[\cup]m_2^{Crit2}, 2.45[$ avec $m_2^{Crit1} \simeq 1.863$ et $m_2^{Crit2} \simeq 2.086$, où l'équilibre $E^*$ est un foyer attractif. Pour $m_2 \in ]m_2^{Crit1}, m_2^{Crit2}[$, la partie réelle des deux valeurs propres conjuguées est strictement positive et l'équilibre $E^*$ est un foyer-col.

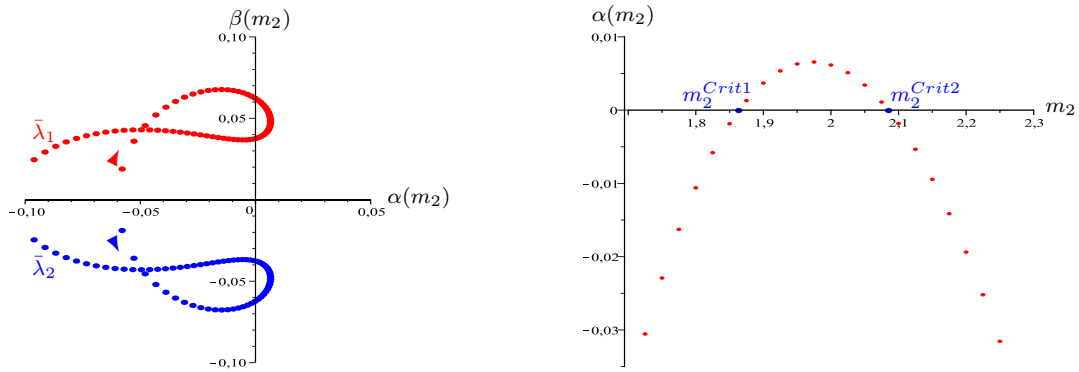


**Fig. III.22** – Cas D : double bifurcation de Hopf super-critique : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $E^*$ en fonction de $m_2$.

Nous illustrons dans la Fig. III.23 les valeurs asymptotiques des variables $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$. Pour $m_2 < m_2^{Crit1}$, les solutions du système (III.24) convergent vers l'équilibre $E^*$ qui est un foyer attractif. Ensuite, il y a une bifurcation de Hopf super-critique avec apparition de cycles limites pour $m_2 \in ]m_2^{Crit1}, m_2^{Crit2}[$ où l'équilibre $E^*$ devient un foyer-col. Finalement, il y a une deuxième bifurcation de Hopf super-critique où l'équilibre $E^*$ revient un foyer attractif pour $m_2 > m_2^{Crit2}$.

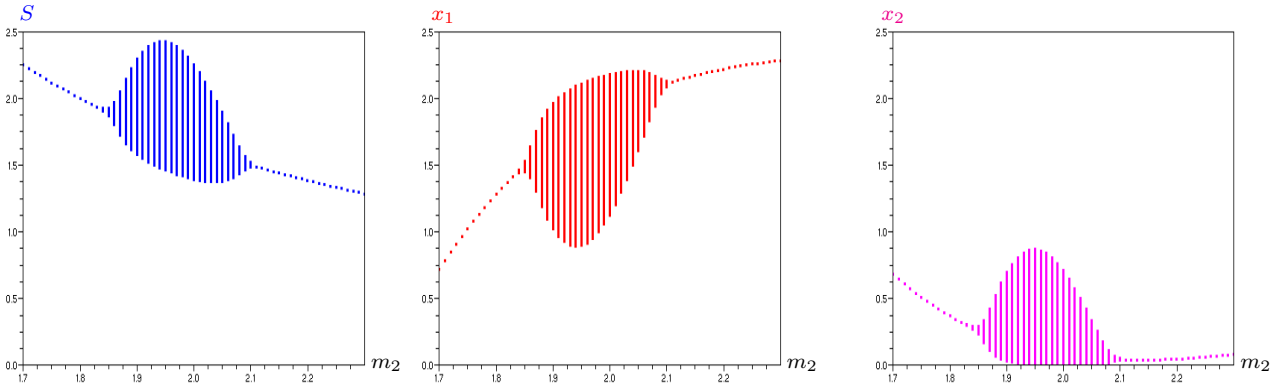


**Fig. III.23** – Cas D : courbes des valeurs asymptotiques de $S$, $x_1$ et $x_2$ en fonction de $m_2$ qui montrent les cycles limites avec une double bifurcation de Hopf super-critique.

La Fig. III.24 montre la double bifurcation de Hopf super-critique dans l'espace $(S, x_1, x_2)$ de dimension trois et la convergence pour toute condition initiale strictement positive soit vers l'équilibre strictement positif $E^*$ soit vers un cycle limite en faisant varier le taux de croissance maximal de la deuxième espèce $m_2$. Pour $m_2 = 1.83$, toutes les trajectoires convergent vers $E^*$. Ensuite, pour $m_2 = 1.875$, toutes les trajectoires convergent vers le cycle limite dont le rayon devient de plus en plus grand jusqu'à un rayon maximal pour $m_2 = 1.95$. Enfin, le rayon devient de plus en plus petit ($m_2 = 2.05$) jusqu'à la deuxième bifurcation de Hopf où l'équilibre change de comportement et devient un foyer attractif pour $m_2 = 2.1$ et les trajectoires convergent vers $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive.

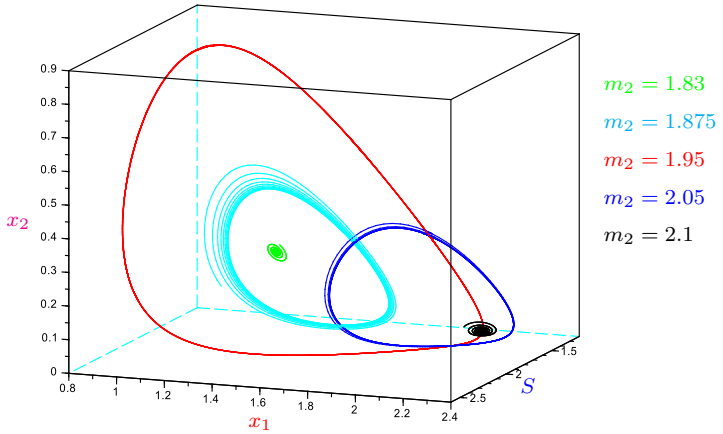


**Fig. III.24** – Cas D : double bifurcation de Hopf super-critique avec cycle limite pour divers valeurs de $m_2$.

## 6.4 Dépendance du taux de croissance des bactéries isolées et des flocs

Dans la suite, nous étudions le modèle (III.24) avec un taux de croissance $g$ des bactéries en flocs non monotone. Nous supposons que

$$g(S) = f(KS)$$

avec $K$ un paramètre qui varie entre zéro et un, c'est-à-dire les bactéries en flocs consomment le substrat disponible avec le même taux de croissance spécifique que les bactéries isolées puisqu'elles sont de la même souche. Mais, ayant un moins bon accès au substrat que les bactéries isolées, nous considérons que la concentration en substrat apparente pour les bactéries en flocs doit être corrigée, par exemple d'un facteur multiplicatif $K$ plus petit que un.

Nous étudions les bifurcations suivant le paramètre $K$ du modèle (III.24) qui est équivalent au modèle classique du chémostat (I.1) lorsque $K = 1$. Nous supposons que

**H11 :** La fonction $f_2(\cdot)$ est strictement croissante et vérifie $f_2(0) = 0$. De plus, l'équation $f_2(S) = D$ admet une unique solution $\lambda_2$.

**H12 :** La fonctions $f(\cdot)$ est positive, non monotone et vérifie $f(0) = 0$. De plus, l'équation $f(S) = D$ admet deux solutions $\lambda_0$ et $\mu_0$ avec $\lambda_0 < \mu_0$.

Notons

$$\lambda_1 = \frac{\lambda_0}{K} \quad \text{et} \quad \mu_1 = \frac{\mu_0}{K} \ .$$

qui vérifient $g(\lambda_1) = g(\mu_1) = D$. Ainsi, $\lambda_0 < \lambda_1$, $\mu_0 < \mu_1$ et $\lambda_1 < \mu_1$. Par conséquent, il y a deux cas possibles

$$\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0 < \mu_1 \quad \text{ou} \quad \lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1 < \mu_1.$$

Notons les points d'équilibre d'extinction de $x_2$ par

$$E_1^\lambda = (S_1^\lambda, U(S_1^\lambda), V(S_1^\lambda), 0) \quad \text{et} \quad E_1^\mu = (S_1^\mu, U(S_1^\mu), V(S_1^\mu), 0)$$

La Fig. III.25 à gauche illustre le cas $\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0 < \mu_1$ et au milieu montre l'existence d'un unique équilibre $E^*$ LES, pour tout $\lambda_2 \in ]\lambda_0, S_1^\lambda[$, où $E_0$, $E_2$, $E_1^\lambda$ et $E_1^\mu$ sont instables. La Fig. III.25 à droite montre l'existence d'un unique équilibre $E^*$ instable tel que $E_2$ et $E_1^\lambda$ sont LES avec $E_0$ et $E_1^\mu$ sont instables.

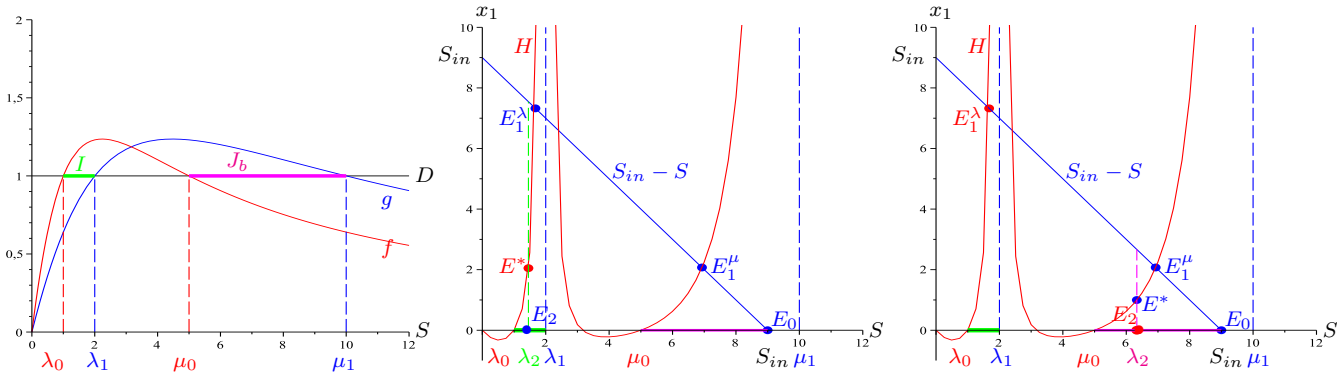


**Fig. III.25** – Cas 1 : $\lambda_0 < \lambda_1 < \mu_0 < \mu_1$ : $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$.

La Fig. III.26 à gauche illustre le cas $\lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1 < \mu_1$ et au milieu montre l'existence deux équilibres d'extinction de $x_2$, $E_{11}^\lambda$ et $E_{12}^\lambda$, pour tout $S_{in} \in ]\mu_0, S_1^{Crit}[$. En outre, il existe un unique équilibre $E^*$ LES pour tout $\lambda_2 \in ]\mu_0, S_{11}^\lambda[$ où $E_0$, $E_2$, $E_{11}^\lambda$ et $E_{12}^\lambda$ sont instables. La Fig. III.26 à droite montre l'existence deux équilibres d'extinction de $x_2$, $E_{11}^\mu$ et $E_{12}^\mu$, pour tout $S_{in} > S_2^{Crit}$. Ainsi, il existe un unique équilibre $E^*$ instable, pour tout $\lambda_2 \in ]S_{11}^\mu, S_{12}^\mu[$, où $E_0$ et $E_{12}^\mu$ sont instables et $E_2$ est LES.

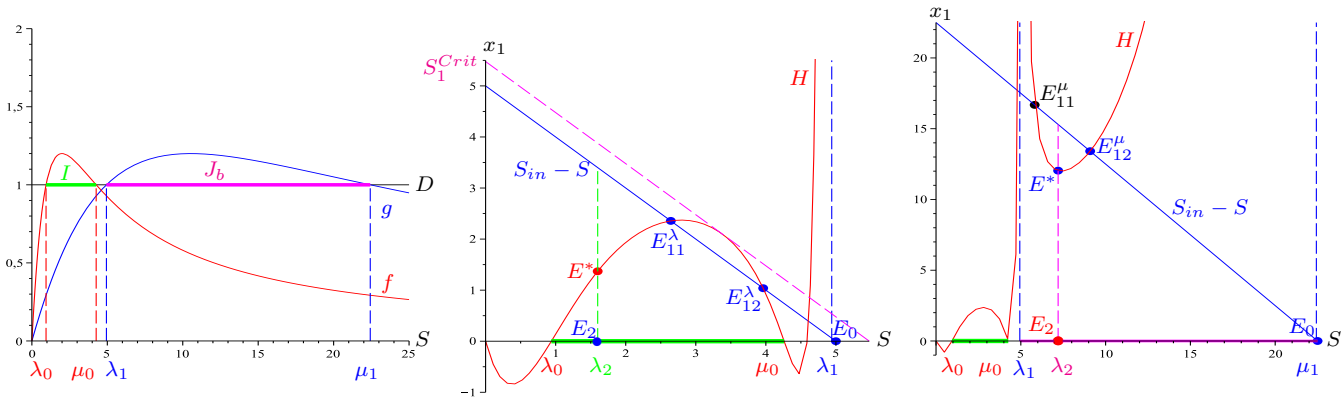


**Fig. III.26** – Cas 2 : $\lambda_0 < \mu_0 < \lambda_1 < \mu_1$ : $\lambda_2 \in I$ ou $\lambda_2 \in J_b$.

Nous retrouvons ainsi le résultat classique du chémostat avec des taux de croissance non monotones [9], où dans certains cas le système présente une bistabilité et selon la condition initiale au plus une des deux espèces gagne la compétition. En faisant varier $K$ de un à zéro, il y a apparition d'un unique équilibre de coexistence qui est LES et tous les autres points d'équilibre sont instables. D'où l'importance de la floculation pour inhiber la croissance de l'espèce la plus compétitive et permettre à l'autre espèce de coexister.

## 7 Étude du modèle de floculation d'une espèce

Dans cette section, nous étudions l'existence et la stabilité locale des points d'équilibre du modèle de floculation (III.4), sans supposer que la dynamique de floculation et de défloculation est plus rapide que la croissance des espèces. Nous rappelons que ce modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - a(u+v)u + bv \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + a(u+v)u - bv \end{cases} \tag{III.53}$$

où $D_0$ et $D_1$ désignent, respectivement, le taux de prélèvement des bactéries isolées et des bactéries en flocs tel que $D_1 \leqslant D_0 < D$, $f(S)$ et $g(S)$ représentent, respectivement, le taux de croissance des bactéries isolées et des bactéries en flocs. Nous supposons que les bactéries isolées et les bactéries en flocs peuvent s'agréger ensemble et former un nouveau floc avec un taux $a(u+v)u$, où $a \geqslant 0$ est une constante, et les flocs peuvent libérer une bactérie isolée, avec un taux $bv$, où $b \geqslant 0$ est une constante. Nous supposons que les taux de croissance satisfont l'hypothèse suivante :

**H13 :** Les fonctions $f$ et $g$ sont strictement croissantes pour tout $S > 0$ et vérifient $f(0) = g(0) = 0$.

Nous supposons que les bactéries en flocs ont un moins bon accès au substrat que les bactéries isolées, ce qui se traduit par une vitesse spécifique de croissance moindre.

**H14 :** $f(S) > g(S)$ pour tout $S > 0$.

Si les équations $f(S) = D_0$ et $g(S) = D_1$ admettent des solutions, on prend

$$\lambda_0 = f^{-1}(D_0) \quad \text{et} \quad \lambda_1 = g^{-1}(D_1).$$

Sinon, on prend $\lambda_k = +\infty$, $k = 0, 1$. Le résultat suivant démontre que le modèle est bien défini :

**Proposition III.15.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (III.53) restent positives et bornées pour tout $t \geqslant 0$.*

**Preuve.** Soit $S(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0 \geqslant 0$ tel que $S(t_0) = 0$, nous obtenons $\dot{S}(t_0) = DS_{in} > 0$. D'où $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $S(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Soit $v(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0$ tel que $v(t_0) = 0$, on a

$$\dot{v}(t_0) = au^2(t_0) \geqslant 0.$$

D'où $v(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $v(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $v(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Soit $u(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0$ tel que $u(t_0) = 0$, on a

$$\dot{u}(t_0) = bv(t_0) \geqslant 0.$$

D'où $u(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $u(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $u(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Par conséquent les solutions restent positives. Pour montrer qu'elles sont bornées, nous faisons la somme des trois équations du système (III.53). Nous obtenons

$$\dot{z}(t) = DS_{in} - DS(t) - D_0u(t) - D_1v(t) \leqslant DS_{in} - D_1S(t) - D_1u(t) - D_1v(t) = D_1\left[\frac{D}{D_1}S_{in} - z(t)\right].$$

D'après le lemme de Gronwall, on a

$$z(t) \leqslant \frac{D}{D_1}S_{in} + [z(0) - \frac{D}{D_1}S_{in}]e^{-D_1t} \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Nous en déduisons que

$$z(t) \leqslant \max\left(z(0), \frac{D}{D_1}S_{in}\right) \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Par conséquent, les solutions sont bornées. ■

## 7.1 Existence des points d'équilibre

Dans la suite, nous étudions l'existence des points d'équilibre du système (III.53). Il faut résoudre le système

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) = f(S)u + g(S)v \\ 0 = [f(S) - D_0]u - a(u+v)u + bv \\ 0 = [g(S) - D_1]v + a(u+v)u - bv. \end{cases} \tag{III.54}$$

Notons

$$\varphi(S) = f(S) - D_0 \quad \text{et} \quad \psi(S) = g(S) - D_1.$$

En faisant la somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.54), nous obtenons

$$\varphi(S)u + \psi(S)v = 0. \tag{III.55}$$

Cette équation admet des solutions strictement positives $u$ et $v$ si et seulement si $\varphi(S)$ et $\psi(S)$ sont de signes opposés, c'est-à-dire si $S$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. Il faut donc chercher les solutions $(S, u, v)$ du système (III.54) telles que $S$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. Dans ce cas $\psi(S) \neq 0$ et l'équation (III.55) s'écrit

$$v = -\frac{\varphi(S)}{\psi(S)}u. \tag{III.56}$$

Dans la suite, nous notons par

$$U(S) = \frac{D(S_{in} - S)\psi(S)}{D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)}, \qquad V(S) = \frac{D(S_{in} - S)\varphi(S)}{D_1\varphi(S) - D_0\psi(S)}.$$

### 7.1.1 Le cas $a = b = 0$

Ce cas se réduit tout simplement au modèle classique de compétition de deux espèces microbiennes pour lequel le PEC a lieu. En effet, de la deuxième équation de (III.54), nous déduisons $u = 0$ ou $S = \lambda_0$ et de la troisième équation, nous déduisons $v = 0$ ou $S = \lambda_1$. Plus précisément, nous avons le résultat suivant :

**Lemme III.6.** *Dans le cas générique où $\lambda_0 \neq \lambda_1$ le système (III.53), avec $a = b = 0$, possède au plus trois points d'équilibre :*

- *Le lessivage, $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$, qui existe toujours.*
- *L'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_0 < S_{in}$.*
- *L'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$.*

De plus, si $\lambda_0 < \lambda_1 < S_{in}$ alors $E_1$ est stable et $E_2$ est instable et si $\lambda_1 < \lambda_0 < S_{in}$ alors c'est $E_2$ qui est stable et $E_1$ qui est instable. C'est donc l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité $\lambda_i$, $i = 0, 1$, qui survit et l'autre s'éteint.

### 7.1.2 Le cas $a = 0$ et $b > 0$

Lorsque $a = 0$, le système (III.54) s'écrit

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) = f(S)u + g(S)v \\ 0 = [f(S) - D_0]u + bv \\ 0 = [g(S) - D_1]v - bv. \end{cases} \tag{III.57}$$

La troisième équation de (III.57) s'écrit

$$\psi(S)v - bv = 0.$$

Soit $v = 0$, soit $\psi(S) = b$. Si l'équations $\psi(S) = b$ admet une solution, on peut prendre

$$\lambda_b = \psi^{-1}(b).$$

Sinon, on peut prendre $\lambda_b = +\infty$. Si $v = 0$, alors de la deuxième équation de (III.57), nous déduisons $u = 0$ ou $S = \lambda_0$. Si $u = v = 0$, alors de la première équation, nous avons $S = S_{in}$. Si $v = 0$ et $S = \lambda_0$, alors de la première équation nous déduisons

$$u = \frac{D(S_{in} - \lambda_0)}{D_0} = U(\lambda_0)$$

qui est strictement positif si et seulement si $\lambda_0 < S_{in}$. Si $v$ est non nul et $S = \lambda_b$, alors de la deuxième équation de (III.57), nous déduisons que $u$ est non nul et

$$\varphi(\lambda_b)u + bv = 0.$$

Cette équation admet des solutions strictement positives $u$ et $v$ si et seulement si $\lambda_b < \lambda_0$. En faisant la somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.57), nous obtenons l'équation (III.55) qui admet des solutions strictement positives $u$ et $v$ si et seulement si $\lambda_b$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. En faisant la somme de la deuxième et la troisième équation du système (III.57), la première équation s'écrit

$$D(S_{in} - \lambda_b) = D_0 u + D_1 v.$$

En remplaçant $v$ par son expression (III.56), nous obtenons

$$D(S_{in} - \lambda_b) = D_0 u - D_1 \frac{\varphi(\lambda_b)}{\psi(\lambda_b)} u = \frac{D_0\psi(\lambda_b) - D_1\varphi(\lambda_b)}{\psi(\lambda_b)} u.$$

D'où $u = U(\lambda_b)$ et de l'équation (III.56) nous déduisons que $v = V(\lambda_b)$ qui sont strictement positifs si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_b < \lambda_0$ et $\lambda_b < S_{in}$. Par conséquent, nous pouvons énoncer le

**Lemme III.7.** *Le système (III.53) avec $a = 0$, $b > 0$, admet au plus trois équilibres :*

- *Le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ qui existe toujours.*
- *L'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$, qui existe si et seulement si $\lambda_0 < S_{in}$.*
- *L'équilibre strictement positif, $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ avec $S^* = \lambda_b$, $u^* = U(\lambda_b)$ et $v^* = V(\lambda_b)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_b < \lambda_0$ et $\lambda_b < S_{in}$.*

### 7.1.3 Le cas $a > 0$ et $b > 0$

Si $u = 0$, alors de la deuxième équation de (III.54), nous déduisons $v = 0$. Si $v = 0$, alors de la dernière équation de (III.54), nous déduisons $u = 0$. D'où on ne peut pas avoir de points d'équilibre d'extinction de $u$ ou $v$. En remplaçant $v$ par son expression (III.56) dans la deuxième équation du système (III.54), nous obtenons

$$u = U_1(S) \quad \text{avec} \quad U_1(S) = \frac{\varphi(S)(\psi(S) - b)}{a[\psi(S) - \varphi(S)]}. \tag{III.58}$$

Notons que $u$ défini par (III.58) est strictement positif si et seulement si

$$\lambda_0 < S < \lambda_1 \quad \text{ou} \quad \lambda_1 < S < \min(\lambda_b, \lambda_0).$$

Nous définissons pour cela l'intervalle $I$ par

$$I = \begin{cases} ]\lambda_0, \lambda_1[ & \text{si} \quad \lambda_0 < \lambda_1 \\ ]\lambda_1, \min(\lambda_b, \lambda_0)[ & \text{si} \quad \lambda_1 < \lambda_0. \end{cases}$$

Nous devons chercher les solutions du système (III.54) telles que $S \in I$. En remplaçant $u$ par (III.58) dans (III.56) nous obtenons

$$v = V_1(S) \quad \text{avec} \quad V_1(S) = -\frac{\varphi^2(S)(\psi(S) - b)}{a[\psi(S) - \varphi(S)]\psi(S)}. \tag{III.59}$$

En faisant la somme des trois équations du système (III.54) et en remplaçant $u$ et $v$ par (III.58) et (III.59) nous obtenons

$$D(S_{in} - S) = D_0 u + D_1 v = H(S)$$

avec

$$H(S) = \frac{\varphi(S)(\psi(S) - b)[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{a[\psi(S) - \varphi(S)]\psi(S)}. \tag{III.60}$$

De l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$, nous déduisons que

$$\frac{\varphi(S)(\psi(S) - b)}{a[\psi(S) - \varphi(S)]} = \frac{D(S_{in} - S)\psi(S)}{D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)}.$$

Par conséquent, les expressions (III.58) et (III.59) s'écrivent aussi

$$u = U(S), \qquad v = V(S).$$

Nous avons donc établi le résultat suivant :

**Lemme III.8.** *Le système (III.53), avec $a > 0$ et $b > 0$ admet les points d'équilibre suivants :*

- *Le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ qui existe toujours.*
- *L'équilibre strictement positif, $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ avec $S^*$ solution de l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$, $u^* = U(S^*)$ et $v^* = V(S^*)$ qui existe si et seulement si $S^* \in I$.*

Dans la suite, nous étudions les points d'équilibre strictement positifs du système (III.53). Chaque solution de l'équation

$$D(S_{in} - S) = H(S) \tag{III.61}$$

appartenant à l'intervalle $I$ donne lieu à un équilibre strictement positif du système. Il est à noter que

$$H'(S) = \frac{f'(\psi - b)\psi[D_0\psi^2 - 2D_1\varphi\psi + D_1\varphi^2] + g'\varphi[bD_0\psi^2 - D_0\psi^2\varphi + D_1\varphi(b\varphi + \psi^2 - 2b\psi)]}{a(\psi - \varphi)^2\psi^2}. \tag{III.62}$$

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, le signe de $H'(S)$ peut être positif ou négatif pour $S \in I$ (voir Fig. III.27). Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, $H'(S) < 0$ sur $I = ]\lambda_1, \min(\lambda_b, \lambda_0)[$, puisque $(D_1 - D_0)\varphi(S)\psi^2(S) > 0$. Par conséquent, la fonction $H(\cdot)$ est décroissante sur $I$ (voir Figs. III.28 et III.29).

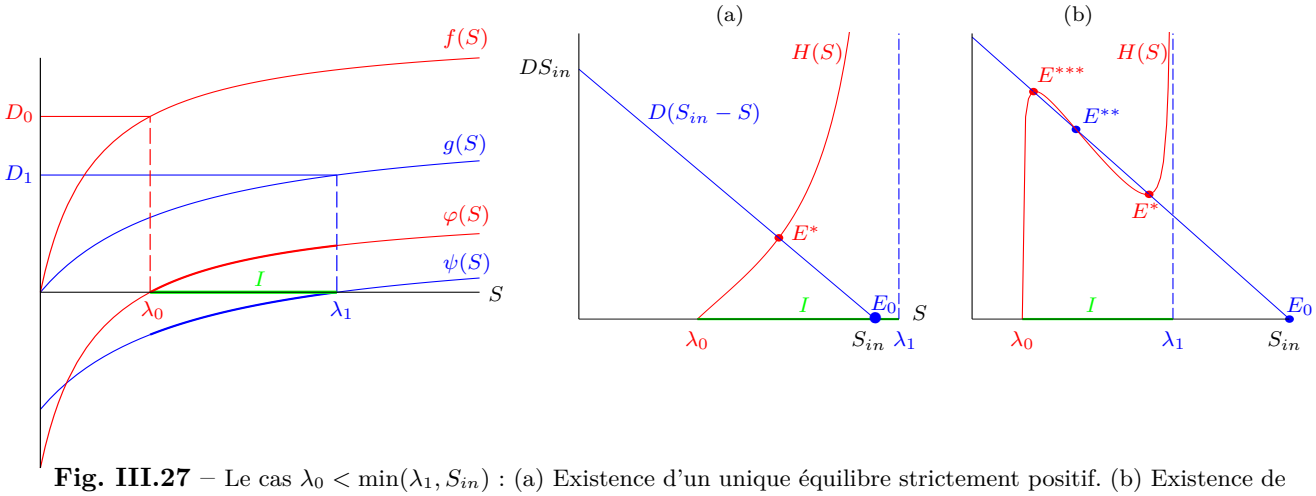


**Fig. III.27** – Le cas $\lambda_0 < \min(\lambda_1, S_{in})$ : (a) Existence d'un unique équilibre strictement positif. (b) Existence de trois équilibres strictement positifs.

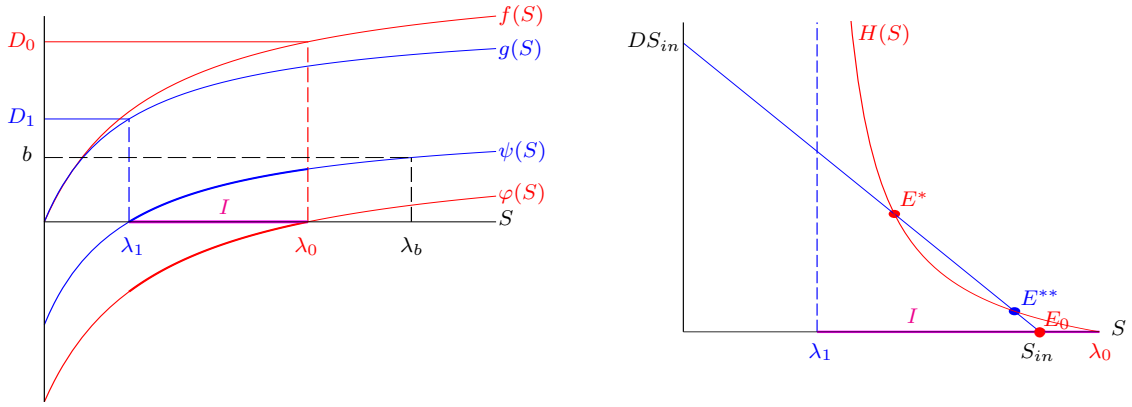


**Fig. III.28** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0 < \lambda_b$ : Existence de deux points d'équilibre strictement positifs et bistabilité pour $S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$.

Par conséquent, l'équation (III.61) peut avoir plusieurs solutions dont le nombre est génériquement impair dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ ou $\lambda_1 < \lambda_0 < S_{in}$ (voir Figs. III.27 et III.29 (b) - (c)) et pair dans le cas $\lambda_0 < S_{in} < \lambda_1$ (voir Figs. III.28 et III.29 (a)).

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, la fonction $H(\cdot)$ est définie et strictement positive sur l'intervalle $I = ]\lambda_0, \lambda_1[$ car $\varphi(S) > 0$ et $\psi(S) < 0$ pour tout $S \in ]\lambda_0, \lambda_1[$. De plus, elle s'annule en $\lambda_0$ et tend vers l'infini en $\lambda_1$. Nous avons le résultat suivant :

**Proposition III.16.** *Si $\lambda_0 < \min(\lambda_1, S_{in})$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif $E^*$. Génériquement, il y en a un nombre impair. Si $S_{in} \leqslant \lambda_0 < \lambda_1$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif.*

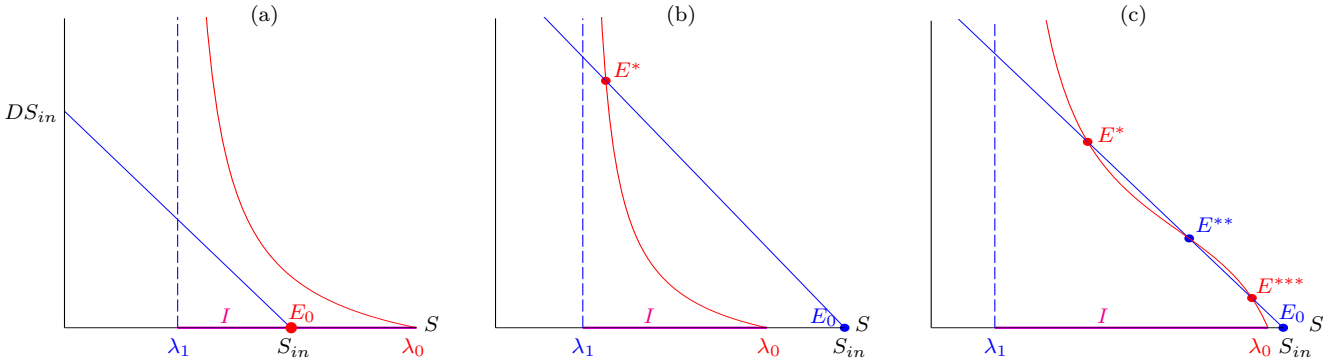


**Fig. III.29** – Le cas $S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$ : Il n'existe aucun points d'équilibre strictement positif (a). Le cas $S_{in} > \min(\lambda_0, \lambda_b)$ : Existence d'un (b) ou trois (c) équilibres strictement positifs.

Dans le deuxième cas $\lambda_1 < \lambda_0$, la fonction $H(\cdot)$ est définie et strictement positive sur l'intervalle $I = ]\lambda_1, \min(\lambda_0, \lambda_b)[$ car $\varphi(S) < 0$ et $0 < \psi(S) < b$ pour tout $S \in ]\lambda_1, \min(\lambda_0, \lambda_b)[$. De plus, elle s'annule pour $S = \min(\lambda_0, \lambda_b)$ et tend vers l'infini en $\lambda_1$. Nous avons le résultat suivant :

**Proposition III.17.** *Si $\lambda_1 < \min(\lambda_0, \lambda_b) < S_{in}$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif. Généralement, il existe un nombre impair d'équilibres strictement positifs. Si $S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$, alors soit il n'existe aucun équilibre strictement positif, soit il existe génériquement un nombre pair d'équilibres strictement positifs.*

**Proposition III.18.** *Soient $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ et $E^{**} = (S^{**}, u^{**}, v^{**})$ deux équilibres strictement positifs de (III.53) tels que $S^* < S^{**}$.*

1. *Si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors $u^* > u^{**}$ et $v^* < v^{**}$, c'est-à-dire que l'équilibre $E^*$ favorise la biomasse libre $u$ et l'équilibre $E^{**}$ favorise la biomasse attachée $v$.*
2. *Si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors $u^* < u^{**}$ et $v^* < v^{**}$, c'est-à-dire que l'équilibre $E^*$ favorise simultanément les deux biomasses $u$ et $v$.*

**Preuve.** Nous montrons que

1. Si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors $U(\cdot)$ est strictement décroissante sur $I \cap ]0, S_{in}[$ et $V_1(\cdot)$ est strictement croissante sur $I$.
2. Si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors $U_1(\cdot)$, $V(\cdot)$ et $V_1(\cdot)$ sont strictement décroissantes sur $I \cap ]0, S_{in}[$.

En effet, nous avons

$$U'(S) = D\frac{-\psi(D_0\psi - D_1\varphi) - g'D_1\varphi(S_{in} - S) + f'D_1\psi(S_{in} - S)}{(D_0\psi - D_1\varphi)^2},$$

et

$$U_1'(S) = \frac{f'\psi(\psi - b) + g'\varphi(b - \varphi)}{a(\psi - \varphi)^2}.$$

Par conséquent, si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors $U'(S)$ est strictement négative sur $I \cap ]0, S_{in}[$ et si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors $U_1'(S)$ est strictement négative sur $I$.
Par ailleurs, nous avons

$$V'(S) = D\frac{-\varphi(D_1\varphi - D_0\psi) - f'D_0\psi(S_{in} - S) + g'D_0\varphi(S_{in} - S)}{(D_1\varphi - D_0\psi)^2},$$

$$V_1'(S) = \frac{-f'[\varphi\psi(\psi - b)](2\psi - \varphi) + g'\varphi^2(\psi - b)(2\psi - \varphi)}{a(\psi - \varphi)^2\psi^2}.$$

Si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors $V_1'(S)$ est strictement positive sur $I$ et si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors $V'(S)$ est strictement négative sur $I \cap ]0, S_{in}[$ et $V_1'(S)$ est strictement négative sur $I$.
Par conséquent, si $\lambda_0 < \lambda_1$ alors

$$u^* = U(S^*) > u^{**} = U(S^{**}) \quad \text{et} \quad v^* = V_1(S^*) < v^{**} = V_1(S^{**}).$$

Par ailleurs, si $\lambda_1 < \lambda_0$ alors

$$u^* = U_1(S^*) > u^{**} = U_1(S^{**}) \quad \text{et} \quad v^* = V(S^*) > v^{**} = V(S^{**}).$$

Ce qui achève la preuve de la proposition. ■

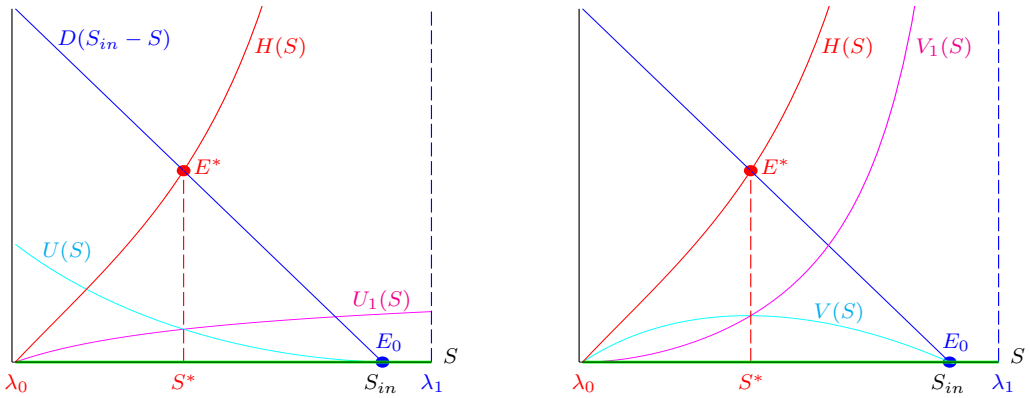


**Fig. III.30** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Sur la gauche, $U$ est strictement décroissante. Sur la droite, $V_1$ est strictement croissante.

La Fig. III.30 illustre le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ où la fonction $U$ est strictement décroissante sur $I \cap ]0, S_{in}[$ et la fonction $V_1$ est strictement croissante sur $I$. La Fig. III.31 illustre le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ où les fonctions $U_1$, $V$ et $V_1$ sont strictement décroissantes sur $I \cap ]0, S_{in}[$. Ces figures montrent que la solution $S^*$ est donnée par l'intersection entre la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$ et la fonction $H$ ou encore par l'intersection des fonctions $U$ et $U_1$ ou des fonctions $V$ et $V_1$.

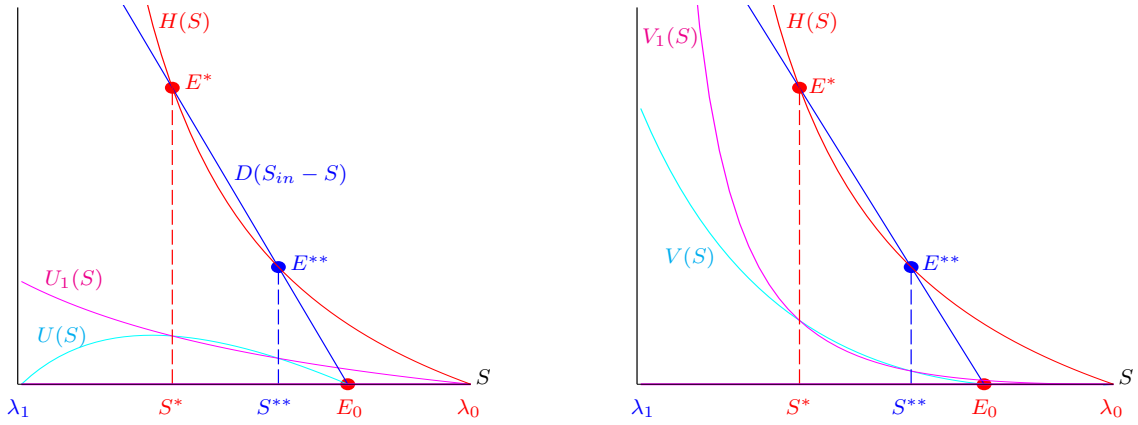


**Fig. III.31** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Sur la gauche, $U_1$ est strictement décroissante. Sur la droite, $V$ et $V_1$ sont strictement décroissantes.

### 7.1.4 Le cas $a > 0$ et $b = 0$

Lorsque $b = 0$, le système (III.54) s'écrit

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) = f(S)u + g(S)v \\ 0 = (f(S) - D_0)u - a(u+v)u \\ 0 = (g(S) - D_1)v + a(u+v)u. \end{cases} \tag{III.63}$$

Noter que dans le cas $b = 0$, l'expression (III.60) de $H(S)$ se simplifie et devient

$$H(S) = \frac{\varphi(S)[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{a[\psi(S) - \varphi(S)]}. \tag{III.64}$$

Par ailleurs $\lambda_b = \lambda_1$. Par conséquent, l'intervalle $I$ est vide dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$. La deuxième équation de (III.63) s'écrit

$$\varphi(S)u - a(u+v)u = 0.$$

Soit $u = 0$ et dans ce cas de la dernière équation nous déduisons $\psi(S) = 0$, c'est-à-dire $S = \lambda_1$ et de la première équation $v = V(\lambda_1)$ qui est strictement positif si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$. Soit $u$ est non nul et en faisant le calcul précédent, nous obtenons

$$D(S_{in} - S) = D_0 u + D_1 v = D_0 u - D_1 \frac{\varphi}{\psi} u.$$

D'où $u = U(S)$ et $v = V(S)$ qui sont strictement positifs si et seulement si $\lambda_0 < S < \lambda_1$ avec $S$ solution de l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$. Par conséquent, nous avons

**Lemme III.9.** *Le système (III.53), avec $a > 0$ et $b = 0$ admet les points d'équilibre suivants :*

- *Le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ qui existe toujours.*

- *L'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$, qui existe si et seulement si $\lambda_1 < S_{in}$.*
- *L'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, u^*, v^*)$, avec $S^*$ solution de l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$, $u^* = U(S^*)$ et $v^* = V(S^*)$ qui existe si et seulement si $\lambda_0 < S^* < \lambda_1$ et $S^* < S_{in}$.*

Nous considérons, dans cette section, que le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ puisque c'est une condition nécessaire d'existence d'équilibre strictement positif. La fonction $H(\cdot)$ est définie et strictement positive sur l'intervalle $I = ]\lambda_0, \lambda_1[$ car $\varphi(S) > 0$ et $\psi(S) < 0$ pour tout $S \in ]\lambda_0, \lambda_1[$. De plus, elle s'annule en $\lambda_0$ et $H(\lambda_1) = \frac{D_1}{a}\varphi(\lambda_1)$. D'après (III.62), la fonction $H'$ s'écrit pour $b = 0$,

$$H'(S) = \frac{f'(D_0\psi^2 - 2D_1\varphi\psi + D_1\varphi^2) + g'\varphi^2(D_1 - D_0)}{a(\psi - \varphi)^2}. \tag{III.65}$$

qui peut être de signe positif ou négatif pour $S \in I$ (voir Fig. III.32).

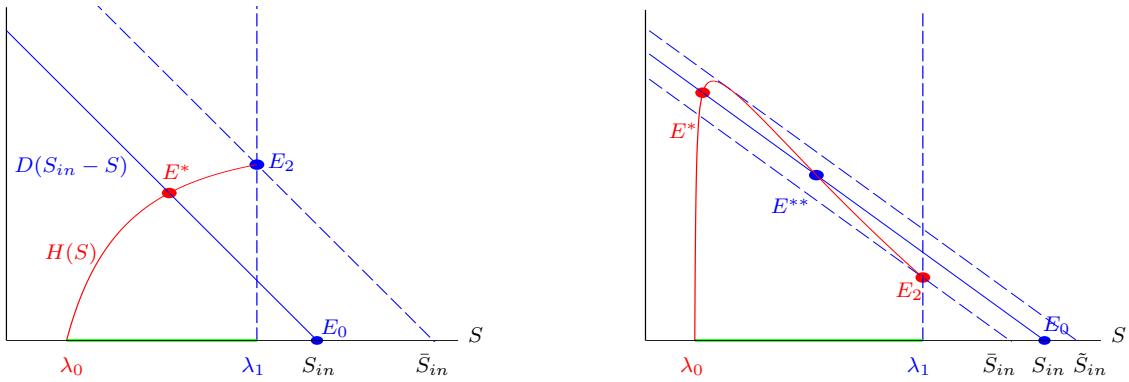


**Fig. III.32** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ avec $b = 0$ : Existence d'un ou deux équilibres strictement positifs.

La Fig. III.32 à gauche montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif pour tout $S_{in} \in ]\lambda_0, \bar{S}_{in}[$ avec

$$\bar{S}_{in} = \lambda_1 + \frac{1}{D}H(\lambda_1). \tag{III.66}$$

La Fig. III.32 à droite montre l'existence de deux points d'équilibres strictement positifs pour tout $S_{in} \in ]\bar{S}_{in}, \tilde{S}_{in}[$ où $\tilde{S}_{in}$ est la valeur maximale de $S_{in}$ pour laquelle la courbe de la fonction $H(\cdot)$ est tangente à la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$.

**Proposition III.19.** *Soient $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ et $E^{**} = (S^{**}, u^{**}, v^{**})$ deux équilibres strictement positifs de (III.53) tels que $S^* < S^{**}$, alors $u^* > u^{**}$ et $v^* < v^{**}$, c'est-à-dire que l'équilibre $E^*$ favorise la biomasse libre $u$ et l'équilibre $E^{**}$ favorise la biomasse attachée $v$.*

**Preuve.** Comme $\lambda_0 < \lambda_1$ et les fonctions $U$ et $V$ ne dépendent pas de $b$, alors d'après la preuve de la Prop. III.18, $U(\cdot)$ est strictement décroissante sur $I \cap ]0, S_{in}[$. De plus, $V_1(\cdot)$ est strictement croissante

sur $I$. En effet, nous avons

$$U_1'(S) = \frac{f'\psi^2 - g'\varphi^2}{a(\psi-\varphi)^2} \quad \text{et} \quad V_1'(S) = \frac{-f'\varphi\psi(2\psi-\varphi) + g'\varphi^2(2\psi-\varphi)}{a(\psi-\varphi)^2\psi}.$$

Ainsi, $U_1'(S)$ est de signe quelconque sur $I$ et $V_1'(S)$ est strictement positive sur $I$. Par conséquent,

$$u^* = U(S^*) > u^{**} = U(S^{**}) \quad \text{et} \quad v^* = V_1(S^*) < v^{**} = V_1(S^{**}).$$

■

## 7.2 Stabilité des points d'équilibre

Nous proposons dans la suite l'étude de la stabilité locale des points d'équilibre du système (III.53). La matrice jacobienne en $(S, u, v)$ du système (III.53) est donnée par :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -D - f'(S)u - g'(S)v & -f(S) & -g(S) \\ f'(S)u & \varphi(S) - a(2u+v) & -au+b \\ g'(S)v & a(2u+v) & \psi(S) + au - b \end{bmatrix}.$$

À l'équilibre de lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$, cette matrice s'écrit

$$\mathbf{J_{E_0}} = \begin{bmatrix} -D & -f(S_{in}) & -g(S_{in}) \\ 0 & \varphi(S_{in}) & b \\ 0 & 0 & \psi(S_{in}) - b \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propre sont $-D, \varphi(S_{in})$ et $\psi(S_{in}) - b$. Ces valeurs propres sont strictement négatives si et seulement si $S_{in} < \lambda_0$ et $S_{in} < \lambda_b$. D'où, nous obtenons le résultat suivant pour tout $a \geqslant 0$ et $b \geqslant 0$ :

**Proposition III.20.** *$E_0$ est LES si et seulement si $S_{in} < \lambda_0$ et $S_{in} < \lambda_b$.*

Dans la suite, nous étudions le comportement asymptotique local des points d'équilibre du système (III.53) dans les cas $a = 0$ et $b > 0$ ; $a > 0$ et $b > 0$ ; $a > 0$ et $b = 0$.

### 7.2.1 Le cas $a = 0$ et $b > 0$

**Proposition III.21.** *$E_1$ est LES si et seulement si $\lambda_0 < \lambda_b$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$ est égale à

$$\mathbf{J_1} = \begin{bmatrix} -D - f'(\lambda_0)u^* & -f(\lambda_0) & -g(\lambda_0) \\ f'(\lambda_0)u^* & 0 & b \\ 0 & 0 & \psi(\lambda_0) - b \end{bmatrix}.$$

Donc $\psi(\lambda_0) - b$ est une valeur propre de $\mathbf{J_1}$. Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_1}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - f'(\lambda_0)u^* & -f(\lambda_0) \\ f'(\lambda_0)u^* & 0 \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det A = f(\lambda_0)f'(\lambda_0)u^* > 0, \qquad \mathrm{tr}A = -D - f'(\lambda_0)u^* < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative. Nous déduisons que $E_1$ est LES si et seulement si $\lambda_0 < \lambda_b$. ■

**Proposition III.22.** *Dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, il est LES.*

**Preuve.** Nous rappelons que l'équilibre $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ avec $S^* = \lambda_b$, $u^* = U(\lambda_b)$ et $v^* = V(\lambda_b)$, existe si et seulement si $\lambda_1 < \lambda_b < \lambda_0$ et $\lambda_b < S_{in}$. La matrice jacobienne en $E^*$ est égale à

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & b \\ m_{31} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = D + f'(S^*)u^* + g'(S^*)v^*, \quad m_{12} = f(S^*), \quad m_{13} = g(S^*),$$

$$m_{21} = f'(S^*)u^*, \quad m_{22} = -\varphi(S^*) \quad \text{et} \quad m_{31} = g'(S^*)v^*$$

sont strictement positifs puisque $S^* \in ]\lambda_1, \lambda_0[$. Le polynôme caractéristique est donné par

$$P(\lambda) = |J_{E^*} - \lambda * I| = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3,$$

où $I$ matrice identité d'ordre 3 et

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(m_{11} + m_{22}), \quad c_2 = -m_{12}m_{21} - m_{13}m_{31} - m_{11}m_{22}, \quad c_3 = -m_{31}(bm_{12} + m_{13}m_{22})$$

sont strictement négatifs. D'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES si et seulement si

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \ldots, 3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

Nous avons

$$c_1c_2 - c_0c_3 = m_{11}m_{12}m_{21} + m_{11}m_{13}m_{31} + m_{11}^2m_{22} + m_{22}m_{12}m_{21} + m_{11}m_{22}^2 - m_{31}bm_{12}.$$

Comme $b = \psi(\lambda_b) = m_{13} - D_1$, alors en remplaçant $m_{11}$ par son expression nous en déduisons

$$m_{31}(m_{11}m_{13} - bm_{12}) = m_{31}m_{13}(D - m_{12}) + m_{31}D_1m_{12} + m_{31}m_{13}[f'(S^*)u^* + g'(S^*)v^*]$$

qui est strictement positif puisque $m_{12} = f(\lambda_b) < f(\lambda_0) < D$. Par conséquent, toutes les conditions du critère de Routh-Hurwitz sont vérifiées. ■

### 7.2.2 Le cas $a > 0$ et $b > 0$

La matrice jacobienne en $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ est égale à

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} -m_{11} & -m_{12} & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & a_{23} \\ m_{31} & m_{32} & -m_{33} \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = D + f'(S^*)u^* + g'(S^*)v^*, \quad m_{12} = f(S^*), \quad m_{13} = g(S^*),$$

$$m_{21} = f'(S^*)u^*, \quad m_{22} = a(2u^* + v^*) - \varphi(S^*), \quad a_{23} = b - au^*,$$

$$m_{31} = g'(S^*)v^*, \quad m_{32} = a(2u^* + v^*) \quad \text{et} \quad m_{33} = b - au^* - \psi(S^*).$$

D'après la deuxième équation du système (III.54), nous avons

$$\varphi(S^*)u^* - a(u^* + v^*)u^* + bv^* = \varphi(S^*)u^* - a(2u^* + v^*)u^* + a(u^*)^2 + bv^* = -m_{22}u^* + a(u^*)^2 + bv^* = 0.$$

D'où

$$m_{22} = au^* + b\frac{v^*}{u^*} > 0.$$

D'après la troisième équation du système (III.54), nous avons

$$\psi(S^*)v^* + a(u^* + v^*)u^* - bv^* = -m_{33}v^* + a(u^*)^2 = 0.$$

Et donc,

$$m_{33} = a\frac{(u^*)^2}{v^*} > 0.$$

Ainsi, tous les $m_{ij}$ sont strictement positifs pour tout $i, j = 1, \ldots, 3$ avec $(i, j) \neq (2, 3)$. Le polynôme caractéristique est donné par

$$P(\lambda) = |J_{E^*} - \lambda * I| = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3,$$

où $I$ matrice identité d'ordre 3 et

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(m_{11}+m_{22}+m_{33}), \quad c_2 = -m_{12}m_{21}-m_{13}m_{31}+m_{32}a_{23}-(m_{11}m_{22}+m_{11}m_{33}+m_{22}m_{33}),$$

$$c_3 = -m_{11}(m_{22}m_{33} - m_{32}a_{23}) - m_{21}(m_{12}m_{33} + m_{32}m_{13}) - m_{31}(m_{12}a_{23} + m_{13}m_{22}).$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, l'équilibre strictement positif $E^*$ est LES si et seulement si

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \dots, 3 \\ c_1 c_2 - c_0 c_3 > 0. \end{cases}$$

Nous avons le résultat suivant :

**Lemme III.10.** *$c_0 < 0$, $c_1 < 0$ et $c_2 < 0$.*

**Preuve.** Nous avons $c_0 = -1 < 0$. Comme $m_{ii} > 0, i = 1, \dots, 3$, alors $c_1 < 0$. Nous avons

$$c_2 = -m_{12}m_{21} - m_{13}m_{31} - m_{11}(m_{22} + m_{33}) + m_{32}a_{23} - m_{22}m_{33}.$$

En remplaçant $u^*$ par $U_1(S^*)$ et $v^*$ par $V_1(S^*)$, nous obtenons

$$m_{32}a_{23} - m_{22}m_{33} = \varphi(S^*)\left[\psi(S^*) - b\right].$$

Si $\lambda_0 < \lambda_1$ cette quantité est négative et nous en déduisons donc que $c_2 < 0$. Par contre si $\lambda_0 > \lambda_1$, $\varphi(S^*)(\psi(S^*) - b)$ peut changer de signe. Pour déterminer le signe de $c_2$ nous observons alors que

$$m_{22} + m_{33} = au^* + b\frac{v^*}{u^*} + b - au^* - \psi(S^*) = b\frac{v^*}{u^*} + b - \psi(S^*).$$

Nous en déduisons que

$$\begin{aligned} c_2 &= -m_{12}m_{21} - m_{13}m_{31} - m_{11}\left[b\frac{v^*}{u^*} + b - \psi(S^*)\right] + \varphi(S^*)(\psi(S^*) - b) \qquad \text{(III.67)} \\ &= -m_{12}m_{21} - m_{13}m_{31} - m_{11}b\frac{v^*}{u^*} + \left[m_{11} + \varphi(S^*)\right]\left[\psi(S^*) - b\right]. \end{aligned}$$

Par conséquent, $c_2 < 0$ car $m_{11} + \varphi(S^*) > D + \varphi(S^*) > 0$ et $\psi(S^*) - b < 0$. ■

Dans le lemme suivant, nous montrons que le signe de $c_3$ est donné par la position de la courbe de la fonction $H(\cdot)$ par rapport à la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$

**Lemme III.11.**

1. *Dans le cas où $\lambda_0 < \lambda_1$, nous avons $c_3 < 0$ si et seulement si $H'(S^*) > -D$.*
2. *Dans le cas où $\lambda_1 < \lambda_0$, nous avons $c_3 < 0$ si et seulement si $H'(S^*) < -D$.*

**Preuve.** En remplaçant $u^*$ par $U_1(S^*)$ et $v^*$ par $V_1(S^*)$, nous obtenons

$$c_3 = D\varphi(\psi - b) + f'\frac{\varphi(\psi - b)^2}{a(\psi - \varphi)^2\psi}F + g'\frac{\varphi^2(\psi - b)}{a[(\psi - \varphi)\psi]^2}G \qquad \text{(III.68)}$$

où

$$F = D_0\psi^2 - 2D_1\varphi\psi + D_1\varphi^2, \quad G = bD_0\psi^2 - D_0\varphi\psi^2 + D_1(\varphi\psi^2 - 2b\varphi\psi + b\varphi^2).$$

En utilisant (III.62), nous obtenons

$$c_3 = \varphi(\psi - b)\left[D + H'(S)\right].$$

Par conséquent, si $\lambda_0 < \lambda_1$, alors nous avons $\varphi(S^*) > 0$ et $\psi(S^*) < 0$. D'où l'équivalence

$$H'(S^*) > -D \Longleftrightarrow c_3 < 0.$$

Si $\lambda_1 < \lambda_0$, alors nous avons $\varphi(S^*) < 0$ et $0 < \psi(S^*) < b$. D'où l'équivalence

$$H'(S^*) < -D \Longleftrightarrow c_3 < 0.$$

C'est ce que nous voulions démontrer. ■

**Lemme III.12.** *Si $\lambda_0 < \lambda_1$ alors $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$.*

**Preuve.** Comme

$$-c_2 = m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31} + m_{11}\left(m_{22} + m_{33}\right) + \varphi(b - \psi),$$

nous avons

$$c_1c_2 = (m_{11} + m_{22} + m_{33})\left[m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31} + m_{11}\left(m_{22} + m_{33}\right) + \varphi(b - \psi)\right].$$

Notons que tous les termes sont strictement positifs. De $m_{11} = D + f'u^* + g'v^*$, nous déduisons que

$$c_1c_2 = Dm_{12}m_{21} + D\left(f'u^* + g'v^*\right)m_{22} + D\varphi(b - \psi) + \left(f'u^* + g'v^*\right)(-c_2) + P_1,$$

avec $P_1 > 0$. Par ailleurs de (III.67) nous déduisons que $-c_2 + D(\psi - b) > 0$. Par conséquent,

$$\left(f'u^* + g'v^*\right)(-c_2) = \left(f'u^* + g'v^*\right)D(b-\psi) + \left(f'u^* + g'v^*\right)\left[-c_2 + D(\psi - b)\right] = \left(f'u^* + g'v^*\right)D(b-\psi) + P_2$$

avec $P_2 > 0$. Par conséquent,

$$c_1c_2 = Dm_{12}m_{21} + D\left(f'u^* + g'v^*\right)m_{22} + D\varphi(b - \psi) + \left(f'u^* + g'v^*\right)D(b - \psi) + P_3,$$

avec $P_3 = P_1 + P_2 > 0$. En remplaçant les $m_{ij}$ ainsi que $u^*$ et $v^*$ par leurs expressions et en utilisant (III.68) nous obtenons

$$c_1c_2 - c_0c_3 = D_0Df'u^* + Dg'au^*v^* + f'\frac{\varphi(\psi - b)^2}{a(\psi - \varphi)^2\psi}F + g'\frac{\varphi^2(\psi - b)}{a[(\psi - \varphi)\psi]^2}G + P_3$$

où

$$F = 2(D - D_1)\varphi\psi + (D_1 - D)\varphi^2 + (D_0 - D)\psi^2 + D\varphi\psi,$$

$$G = (D - D_1)b\varphi(2\psi - \varphi) + D\psi^2(\psi - \varphi) + (D_0 - D)b\psi^2 + (D_1 - D_0)\varphi\psi^2.$$

Comme $D > D_0 \geqslant D_1$ et que $\psi < 0 < \varphi$ sur $]\lambda_0, \lambda_1[$, nous avons que $F < 0$ et $G < 0$. Par conséquent, $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$. ■

**Lemme III.13.** *Si $\lambda_1 < \lambda_0$ alors $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$.*

**Preuve.** En remplaçant les $c_i, i = 1, \ldots, 3$, par leurs expressions initiales en fonction de $m_{ij}$ et $a_{23}$, nous obtenons après simplification

$$c_1c_2 - c_0c_3 = m_{11}[m_{12}m_{21} + m_{13}m_{31} + m_{11}(m_{22} + m_{33})] - m_{21}m_{32}m_{13} - m_{31}a_{23}m_{12} + P_4$$

avec

$$P_4 = m_{22}(-c_2 - m_{13}m_{31}) + m_{33}(-c_2 - m_{12}m_{21}).$$

D'après l'expression de $c_2$ (III.67), nous déduisons que $(-c_2 - m_{13}m_{31}) > 0$ et $(-c_2 - m_{12}m_{21}) > 0$. Par suite, $P_4 > 0$. D'une part, nous pouvons écrire $m_{11}^2 = Df'u^* + P_5$ avec $P_5 > 0$ puisque tout les termes de $m_{11}$ sont strictement positifs. D'où

$$\begin{aligned} m_{11}^2m_{22} - m_{21}m_{32}m_{13} &= Df'u^*[a(2u^* + v^*) - \varphi] - gf'u^*a(2u^* + v^*) + P_5m_{22} \\ &= (D - g)f'u^*a(2u^* + v^*) - Dm_{12}m_{21} + D_0Df'u^* + P_5m_{22}. \end{aligned}$$

D'après l'hypothèse **H14**, nous déduisons que $g(S^*) < g(\lambda_0) < f(\lambda_0) = D_0 < D$ pour tout $S^* \in ]\lambda_1, \lambda_0[$. Par suite,

$$Dm_{12}m_{21} + m_{11}^2m_{22} - m_{21}m_{32}m_{13} > 0.$$

D'autre part, nous pouvons écrire $m_{11}^2 = Dg'v^* + P_6$ avec $P_6 > 0$. En remplaçant $a_{23}$ par $m_{33} + \psi$, nous obtenons

$$m_{11}^2m_{33} - m_{31}a_{23}m_{12} = (D - f)g'v^*m_{33} - fg'v^*\psi + P_6m_{33}.$$

Comme $f(S^*) < f(\lambda_0) = D_0 < D$ pour tout $S^* \in ]\lambda_1, \lambda_0[$, alors

$$Dm_{13}m_{31} + m_{11}^2m_{33} - m_{31}a_{23}m_{12} = (D - f)g'v^*m_{33} + (D - f)gg'v^* + fg'v^*D_1 + P_6m_{33} > 0.$$

Finalement, nous concluons que

$$\begin{aligned} c_1c_2 - c_0c_3 &= [Dm_{12}m_{21} + m_{11}^2m_{22} - m_{21}m_{32}m_{13}] + (f'u^* + g'v^*)m_{12}m_{21} + (f'u^* + g'v^*)m_{13}m_{31} \\ &\quad + [Dm_{13}m_{31} + m_{11}^2m_{33} - m_{31}a_{23}m_{12}] + P_4 \end{aligned}$$

qui est strictement positif pour tout $S^* \in ]\lambda_1, \lambda_0[$. ■

**Proposition III.23.** *Soit $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ un équilibre strictement positif.*

1. *Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : $E^*$ est LES si $H'(S^*) > -D$ et est instable si $H'(S^*) < -D$.*
2. *Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : $E^*$ est LES si $H'(S^*) < -D$ et est instable si $H'(S^*) > -D$.*

**Preuve.** Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, d'après le Lemme III.11, si $H'(S^*) < -D$, alors $c_3 > 0$, c'est-à-dire une condition nécessaire du critère de Routh-Hurwitz n'est pas satisfaite et par suite l'équilibre strictement positif est instable. D'après les Lemmes III.10, III.11 et III.12, si $H'(S^*) > -D$, alors toutes les conditions du critère de Routh Hurwitz sont vérifiées et par suite l'équilibre strictement positif est LES.

Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, d'après le Lemme III.11, si $H'(S^*) > -D$, alors $c_3 > 0$ et par suite l'équilibre strictement positif est instable. D'après les Lemmes III.10, III.11 et III.13, si $H'(S^*) < -D$, alors l'équilibre strictement positif est LES. ■

### 7.2.3 Le cas $a > 0$ et $b = 0$

Nous rappelons que $\bar{S}_{in}$ est défini par son expression (III.66). Nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition III.24.** *$E_2$ est LES si et seulement si $S_{in} > \bar{S}_{in}$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$ est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{bmatrix} -D - g'(\lambda_1)v^* & -f(\lambda_1) & -D_1 \\ 0 & \varphi(\lambda_1) - av^* & 0 \\ g'(\lambda_1)v^* & av^* & 0 \end{bmatrix}.$$

Donc $\varphi(\lambda_1) - av^*$ est une valeur propre de $\mathbf{J_2}$. Comme

$$v^* = V(\lambda_1) = \frac{D(S_{in} - \lambda_1)}{D_1},$$

alors $\varphi(\lambda_1) - av^* < 0$ si et seulement si

$$\frac{D_1}{aD}\varphi(\lambda_1) + \lambda_1 < S_{in} \quad \text{ou encore} \quad \bar{S}_{in} < S_{in}.$$

Les deux autres valeurs propres de $\mathbf{J_2}$ sont les valeurs propres de la matrice

$$A = \begin{bmatrix} -D - g'(\lambda_1)v^* & -D_1 \\ g'(\lambda_1)v^* & 0 \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det A = D_1 g'(\lambda_1)v^* > 0, \qquad \mathrm{tr} A = -D - g'(\lambda_1)v^* < 0.$$

Par conséquent, les deux valeurs propres de $A$ sont à partie réelle strictement négative. D'où le résultat. ■

**Proposition III.25.** *L'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ est LES si $H'(S^*) > -D$ et est instable si $H'(S^*) < -D$.*

**Preuve.** Nous pouvons vérifier que la Prop. III.23 et les Lemmes III.10, III.11, III.12, dans le cas $a > 0$ et $b > 0$, restent vrais dans ce cas $b = 0$ avec $\lambda_0 < \lambda_1$. ■

## 7.3 Dynamique "lent-rapide"

### 7.3.1 Attachement et détachement très grands

Le modèle (III.53) a été étudié dans la section 3 en supposant que la dynamique de floculation et de défloculation est plus rapide que la croissance des bactéries, c'est-à-dire pour des taux $a$ et $b$ assez grand, ce qui revient à écrire

$$a = \frac{A}{\varepsilon} \quad \text{et} \quad b = \frac{B}{\varepsilon}$$

où $A$ et $B$ sont des nouveaux paramètres et $\varepsilon$ est un nombre assez petit strictement positif. En remplaçant $a$ et $b$ par ces nouveaux paramètres dans le système (III.53), nous obtenons le système lent-rapide suivant :

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]\, u - \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u + \dfrac{B}{\varepsilon}v \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]\, v + \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u - \dfrac{B}{\varepsilon}v \end{cases} \tag{III.69}$$

où $u$ et $v$ sont deux variables rapides et $S$ est une variable lente. Dans la suite, nous faisons le lien entre l'étude du modèle (III.69) et celle du modèle réduit obtenu dans la section 3 en appliquant la théorie de Tikhonov [46, 66, 69], lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro. Nous montons que les équilibres strictement positifs du système (III.69) convergent vers les équilibres strictement positifs du système réduit.

D'après le Lemme III.8, le système (III.69) admet un équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon = (S^*_\varepsilon, u^*_\varepsilon, v^*_\varepsilon)$ avec $S^*_\varepsilon$ solution de l'équation $H_\varepsilon(S) = D(S_{in} - S)$, $u^*_\varepsilon = U(S^*_\varepsilon)$ et $v^*_\varepsilon = V(S^*_\varepsilon)$ qui existe si et seulement si $S^*_\varepsilon \in I$ où la fonction $H_\varepsilon$ est déduite à partir de la fonction $H$ (III.60) qui s'écrit

$$H_\varepsilon(S) = \frac{\varphi(S)[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{[\psi(S) - \varphi(S)]\,\psi(S)} \frac{\varepsilon\psi(S) - B}{A},$$

ou encore $H_\varepsilon(S) = \bar{H}(S) + \varepsilon R_H(S)$ où

$$\bar{H}(S) = -\frac{B}{A}\frac{\varphi(S)}{\psi(S)}\frac{[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{[\psi(S) - \varphi(S)]} \quad \text{et} \quad R_H(S) = \frac{\varphi(S)[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{A\,[\psi(S) - \varphi(S)]}.$$

Comme $S^*_\varepsilon$ est solution de l'équation $H_\varepsilon(S) = D(S_{in} - S)$, alors nous déduisons que pour $\varepsilon$ assez petit, $S^*_\varepsilon$ est proche d'une solution de l'équation $\bar{H}(S) = D(S_{in} - S)$. Nous appelons $\bar{S}$ les solutions de cette

équation. Par continuité des fonctions $U(\cdot)$ et $V(\cdot)$, lorsque $\varepsilon \to 0$, on a

$$u_\varepsilon^* = U(S_\varepsilon^*) = U(\bar{S}) + o(1) = \bar{u} + o(1) \quad \text{et} \quad v_\varepsilon^* = V(S_\varepsilon^*) = V(\bar{S}) + o(1) = \bar{v} + o(1).$$

c'est-à-dire $u_\varepsilon^*$ proche de $\bar{u}$ et $v_\varepsilon^*$ proche de $\bar{v}$. D'où le point d'équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ converge vers $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v})$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro avec $\bar{S}$ solution de l'équation $\bar{H}(S) = D(S_{in} - S)$, $\bar{u} = U(\bar{S})$ et $\bar{v} = V(\bar{S})$ qui existe si et seulement si $\bar{S}$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. Nous démontrons dans la suite que cet équilibre $\bar{E}$ est aussi un équilibre du système réduit suivant qui est obtenu dans la section 3 par la théorie de Tikhonov. Nous rappelons que le modèle réduit (III.76) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \mu(S, x)x \\ \dot{x} &= [\mu(S, x) - d(x)]\, x \end{cases} \tag{III.70}$$

où

$$\mu(S, x) = f(S)p(x) + g(S)[1 - p(x)], \qquad d(x) = D_0 p(x) + D_1[1 - p(x)] \tag{III.71}$$

et

$$p(x) = \frac{B}{B + Ax}.$$

Nous montrons dans la proposition suivante qu'à chaque équilibre strictement positif $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ du système lent-rapide (III.69) qui converge vers $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v})$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, nous associons un équilibre strictement positif $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{x})$ du limite (III.70). Par ailleurs, nous démontrons que ce dernier est aussi un équilibre du système réduit (III.70) par un calcul direct sans utiliser les hypothèses **H3** et **H4** dans la section 3 pour appliquer la méthode des fonctions implicites.

**Proposition III.26.** *Le système limite (III.70) admet un équilibre strictement positif $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{x})$ si et seulement si $\bar{S}$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$ avec $\bar{S}$ est solution de l'équation $D(S_{in} - S) = \bar{H}(S)$ et*

$$\bar{x} = \frac{D(S_{in} - \bar{S})}{D_0\psi(\bar{S}) - D_1\varphi(\bar{S})}[\psi(\bar{S}) - \varphi(\bar{S})] = U(\bar{S}) + V(\bar{S}).$$

**Preuve.** Les équilibres strictement positifs du système limite (III.70) sont donnés par les solutions des équations

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) &= \mu(S, x)x \\ \mu(S, x) &= d(x). \end{cases} \tag{III.72}$$

D'après les équations (III.71), la deuxième équation de (III.72) est équivalente à

$$\varphi(S)p(x) + \psi(S)[1 - p(x)] = 0.$$

En remplaçant $p(x)$ par sa valeur, nous obtenons

$$\frac{B\varphi(S) + Ax\psi(S)}{B + Ax} = 0.$$

Comme $B + Ax > 0$, alors nous obtenons

$$x = -\frac{B}{A}\frac{\varphi(S)}{\psi(S)}$$

qui est strictement positif si et seulement si $S$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. D'où

$$p(x) = \frac{\psi(S)}{\psi(S) - \varphi(S)},$$

et par suite,

$$\mu(S,x) = f(S)\frac{\psi(S)}{\psi(S) - \varphi(S)} + g(S)\left[1 - \frac{\psi(S)}{\psi(S) - \varphi(S)}\right] = \frac{f(S)\psi(S) - g(S)\varphi(S)}{\psi(S) - \varphi(S)}$$

or

$$f(S)\psi(S) - g(S)\varphi(S) = [\varphi(S) + D_0]\psi(S) - [\psi(S) + D_1]\varphi(S) = D_0\psi(S) - D_1\varphi(S).$$

D'où

$$\mu(S,x)x = -\frac{B}{A}\frac{\varphi(S)}{\psi(S)}\frac{D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)}{\psi(S) - \varphi(S)} = \bar{H}(S).$$

D'après la première équation du système (III.72), $\bar{S}$ est solution de l'équation $D(S_{in} - S) = \bar{H}(S)$ avec

$$\bar{x} = \frac{D(S_{in} - \bar{S})}{\mu(\bar{S}, \bar{x})} = \frac{D(S_{in} - \bar{S})}{D_0\psi(\bar{S}) - D_1\varphi(\bar{S})}\left[\psi(\bar{S}) - \varphi(\bar{S})\right]$$

qui est strictement positif si et seulement si $\bar{S}$ est compris entre $\lambda_0$ et $\lambda_1$. Finalement, nous pouvons facilement vérifier que

$$U(\bar{S}) + V(\bar{S}) = \frac{D(S_{in} - \bar{S})}{D_0\psi(\bar{S}) - D_1\varphi(\bar{S})}\left[\psi(\bar{S}) - \varphi(\bar{S})\right] = \bar{x}.$$

Ce qui achève la preuve de la proposition. ■

En remplaçant $b$ par $B/\varepsilon$ dans l'expression de $H'$ (III.62) et en prenant $\varepsilon = 0$, nous obtenons

$$\bar{H}'(S) = -\frac{B}{A}\frac{f'\psi\left[D_0\psi^2 - 2D_1\varphi\psi + D_1\varphi^2\right] - g'\varphi\left[D_0\psi^2 + D_1\varphi^2 - 2D_1\varphi\psi\right]}{\left[\psi(\psi - \varphi)\right]^2}.$$

qui est strictement positif pour tout $S \in ]\lambda_0, \lambda_1[$. Par ailleurs, la fonction $\bar{H}$ est strictement positive sur $]\lambda_0, \lambda_1[$, s'annule en $\lambda_0$ et elle tend vers l'infini en $\lambda_1$. Ainsi, nous retrouvons l'unicité de l'équilibre strictement positif du système limite (III.70) dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ établie dans la Prop. III.1.

### 7.3.2 Attachement très grand

Dans cette section, nous considérons le cas où la dynamique de floculation est plus rapide que la dynamique de défloculation et la croissance des micro-organismes, c'est-à-dire pour un taux $a$ assez grand, ce qui revient à écrire

$$a = \frac{A}{\varepsilon}$$

où $A$ est un nouveau paramètre et $\varepsilon$ est un nombre assez petit strictement positif. En remplaçant $a$ par son nouveau paramètre dans le système (III.53), nous obtenons le système lent-rapide suivant

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u + bv \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + \dfrac{A}{\varepsilon}(u+v)u - bv \end{cases} \tag{III.73}$$

où $u$ et $v$ sont deux variables rapides et $S$ est une variable lente. D'après le Lemme III.8, le système (III.73) admet un point d'équilibre strictement positif $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ avec $S_\varepsilon^*$ solution de l'équation $H_\varepsilon(S) = D(S_{in} - S)$, $u_\varepsilon^* = U(S_\varepsilon^*)$ et $v_\varepsilon^* = V(S_\varepsilon^*)$ qui existe si et seulement si $S_\varepsilon^* \in I$ où la fonction $H_\varepsilon$ est déduite à partir de la fonction $H$ (III.60) qui s'écrit

$$H_\varepsilon(S) = \varepsilon \frac{\varphi(S)(\psi(S) - b)[D_0\psi(S) - D_1\varphi(S)]}{A\,[\psi(S) - \varphi(S)]\,\psi(S)},$$

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, pour tout $\varepsilon > 0$ fixé, nous avons

$$\lim_{S \longrightarrow \lambda_1^-} H_\varepsilon(S) = +\infty.$$

Soit $\eta > 0$ fixé,

$$\lim_{\varepsilon \longrightarrow 0} H_\varepsilon(S) = 0$$

uniformément sur $[\lambda_0, \lambda_1 - \eta]$. Par conséquent, si $\lambda_0 < S_{in} < \lambda_1$, alors lorsque $\varepsilon \longrightarrow 0$

$$S_\varepsilon^* = \lambda_1 + o(1) \quad \text{et donc} \quad u_\varepsilon^* = o(1), \quad v_\varepsilon^* = o(1).$$

Par suite, le point d'équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ converge vers $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro. Si $S_{in} > \lambda_1$, alors lorsque $\varepsilon \longrightarrow 0$

$$S_\varepsilon^* = \lambda_1 + o(1) \quad \text{et donc} \quad u_\varepsilon^* = o(1), \quad v_\varepsilon^* = V(\lambda_1) + o(1).$$

Par conséquent, le point d'équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ converge vers $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, avec $v^* = V(\lambda_1)$.

Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, pour tout $\varepsilon > 0$ fixé,

$$\lim_{S \longrightarrow \lambda_1^+} H_\varepsilon(S) = +\infty.$$

Soit $\eta > 0$ fixé,

$$\lim_{\varepsilon \longrightarrow 0} H_\varepsilon(S) = 0$$

uniformément sur $[\lambda_1+\eta, \min(\lambda_0, \lambda_b)]$. Par conséquent, si $\lambda_1 < S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$, alors lorsque $\varepsilon \longrightarrow 0$, il existe $S_\varepsilon^*$ et $S_\varepsilon^{**}$ deux solutions de l'équation $H_\varepsilon(S) = D(S_{in} - S)$ telle que

$$S_\varepsilon^* = \lambda_1 + o(1) \quad \text{et} \quad S_\varepsilon^{**} = S_{in} + o(1).$$

Par conséquent, le point d'équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ converge vers $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$, avec $v^* = V(\lambda_1)$ et le point d'équilibre $E_\varepsilon^{**} = (S_\varepsilon^{**}, u_\varepsilon^{**}, v_\varepsilon^{**})$ converge vers $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro.
Si $S_{in} > \min(\lambda_0, \lambda_b)$, alors de même il existe un unique équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ qui converge vers $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, avec $v^* = V(\lambda_1)$.

Nous démontrons dans la suite que ces équilibres $E_0$, $E_2$ sont aussi des équilibres du système réduit que nous obtiendrons dans la suite par la théorie de Tikhonov. Dans les variables $S$, $x = u + v$ et $u$, le système (III.73) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)(x - u) \\ \dot{x} = f(S)u + g(S)(x - u) - D_0 u - D_1(x - u) \\ \dot{u} = [f(S) - D_0]u - \dfrac{A}{\varepsilon} xu + b(x - u). \end{cases} \tag{III.74}$$

C'est un système lent-rapide avec deux variables lentes $S$ et $x$ et une variable rapide $u$. L'équation rapide est

$$u' = -Axu. \tag{III.75}$$

La variété lente est donnée par $u = 0$ qui est GES. Ainsi, le théorème de Tikhonov [46, 66, 69] s'applique et affirme qu'après une transition rapide vers la variété lente, les solutions sont approchées par une solution du modèle réduit, qui est obtenu en remplaçant la variable rapide $u$ dans les deux premières équations de (III.74) par l'état quasi stationnaire $u = 0$. Ainsi, le modèle réduit correspondant à (III.73) est donné par

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - g(S)x \\ \dot{x} = [g(S) - D_1]x. \end{cases} \tag{III.76}$$

Par conséquent, en utilisant le théorème de Tikhonov, nous démontrons que les solutions de (III.73) sont approchées par les solutions du modèle réduit (III.76).

**Théorème III.3.** *Soit* $(S(t,\varepsilon), u(t,\varepsilon), v(t,\varepsilon))$ *la solution de (III.73) de condition initiale* $(S_0, u_0, v_0)$ *vérifiant* $S_0 \geqslant 0$, $u_0 > 0$, *et* $v_0 \geqslant 0$. *Soit* $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ *une solution du problème réduit (III.76) de condition initiale*

$$\overline{S}(0) = S_0, \quad \overline{x}(0) = u_0 + v_0.$$

*Alors lorsque* $\varepsilon \to 0$, *on a*

$$S(t,\varepsilon) = \overline{S}(t) + o(1), \qquad x(t,\varepsilon) = \overline{x}(t) + o(1) \tag{III.77}$$

*uniformément pour* $t \in [0,T]$, *et*

$$u(t,\varepsilon) = o(1), \qquad v(t,\varepsilon) = \overline{x}(t) + o(1) \tag{III.78}$$

*uniformément pour* $t \in [t_0, T]$, *où* $0 < t_0 < T$ *sont arbitraires mais fixes et indépendants de* $\varepsilon$. *Si la solution* $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ *du problème réduit converge vers un équilibre asymptotiquement stable, alors les approximations (III.77) et (III.78) restent valables en remplaçant* $[0,T]$ *par* $[0,+\infty[$.

**Proposition III.27.** *Le système limite (III.76) admet les points d'équilibre suivants :*

- *Le lessivage* $E_0 = (S_{in}, 0)$ *qui existe toujours.*
- *L'équilibre strictement positif,* $E_2 = (\lambda_1, v^*)$ *avec* $v^* = V(\lambda_1)$ *qui existe si et seulement si* $S_{in} > \lambda_1$.

Nous concluons que, pour tout $\varepsilon$ assez petit, il existe au plus deux équilibres strictement positifs du système (III.73) qui convergent, lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, soit vers le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0, 0)$ soit vers l'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$. De plus, ces équilibres correspondent à des équilibres du système limite (III.76) que nous notons, respectivement, par $E_0 = (S_{in}, 0)$ et $E_2 = (\lambda_1, v^*)$.

### 7.3.3 Détachement très grand

Dans cette section, nous considérons le cas où la dynamique de défloculation est plus rapide que la dynamique de floculation et la croissance des micro-organismes, c'est-à-dire pour un taux $b$ assez grand, ce qui revient à écrire

$$b = \frac{B}{\varepsilon}$$

où $B$ est un nouveau paramètre et $\varepsilon$ est un nombre assez petit strictement positif. En remplaçant $b$ par son nouveau paramètre dans le système (III.53), nous obtenons le système lent-rapide suivant

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - f(S)u - g(S)v \\ \dot{u} &= [f(S) - D_0]u - a(u+v)u + \dfrac{B}{\varepsilon}v \\ \dot{v} &= [g(S) - D_1]v + a(u+v)u - \dfrac{B}{\varepsilon}v \end{cases} \tag{III.79}$$

où $u$ et $v$ sont deux variables rapides et $S$ est une variable lente. D'après le Lemme III.8, le système (III.79) admet un point d'équilibre strictement positif $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ avec $S_\varepsilon^*$ solution de l'équation $D(S_{in} - S) = H_\varepsilon(S)$, $u_\varepsilon^* = U(S_\varepsilon^*)$ et $v_\varepsilon^* = V(S_\varepsilon^*)$ qui existe si et seulement si $S_\varepsilon^* \in I$ où la fonction $H_\varepsilon$ est déduite à partir de la fonction $H$ (III.60). Comme $H_\varepsilon$ s'annule en $\lambda_0$ et

$$\lim_{\varepsilon \longrightarrow 0} H_\varepsilon(S) = +\infty \quad \text{pour tout} \quad S \in I,$$

Par conséquent, si $\lambda_0 < S_{in}$, alors lorsque $\varepsilon \longrightarrow 0$

$$S_\varepsilon^* = \lambda_0 + o(1) \quad \text{et donc} \quad u_\varepsilon^* = U(\lambda_0) + o(1), \quad v_\varepsilon^* = o(1).$$

Par conséquent, le point d'équilibre $E_\varepsilon^* = (S_\varepsilon^*, u_\varepsilon^*, v_\varepsilon^*)$ converge vers $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro avec $u^* = U(\lambda_0)$.

Nous démontrons dans la suite que cet équilibre $E_2$ correspond à un équilibre du système réduit que nous obtiendrons dans la suite par la théorie de Tikhonov. Dans les variables $S$, $x = u + v$ et $v$, le système (III.79) s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)(x - v) - g(S)v \\ \dot{x} = f(S)(x - v) + g(S)v - D_0(x - v) - D_1 v \\ \dot{v} = [g(S) - D_1]v + axu - \dfrac{B}{\varepsilon}v. \end{cases} \tag{III.80}$$

C'est un système lent-rapide avec deux variables lentes $S$ et $x$ et une variable rapide $v$. L'équation rapide est

$$v' = -Bv. \tag{III.81}$$

La variété lente est donnée par

$$v = 0 \ .$$

Elle est GES. Ainsi, le théorème de Tikhonov [46, 66, 69] s'applique et affirme qu'après une transition rapide vers la variété lente, les solutions sont approchées par une solution du modèle réduit, qui est obtenu en remplaçant la variable rapide $v$ dans (III.80) par l'état quasi stationnaire $v = 0$. Ainsi, le modèle réduit correspondant à (III.79) est donné par

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - f(S)x \\ \dot{x} = [f(S) - D_0]x. \end{cases} \tag{III.82}$$

Par conséquent, en utilisant le théorème de Tikhonov, nous démontrons que les solutions de (III.79) sont approchées par les solutions du modèle réduit (III.82).

**Théorème III.4.** *Soit $(S(t,\varepsilon), u(t,\varepsilon), v(t,\varepsilon))$ une solution de (III.79) avec une condition initiale*

*$(S_0, u_0, v_0)$ vérifiant $S_0 \geqslant 0$, $u_0 \geqslant 0$, et $v_0 > 0$. Soit $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ une solution du problème réduit (III.82) de condition initiale*

$$\overline{S}(0) = S_0, \quad \overline{x}(0) = u_0 + v_0.$$

*Alors lorsque $\varepsilon \to 0$, on a*

$$S(t,\varepsilon) = \overline{S}(t) + o(1), \qquad x(t,\varepsilon) = \overline{x}(t) + o(1) \tag{III.83}$$

*uniformément pour $t \in [0, T]$, et*

$$u(t,\varepsilon) = \overline{x}(t) + o(1), \qquad v(t,\varepsilon) = o(1) \tag{III.84}$$

*uniformément pour $t \in [t_0, T]$, où $0 < t_0 < T$ sont arbitraires mais fixes et indépendants de $\varepsilon$. Si la solution $(\overline{S}(t), \overline{x}(t))$ du problème réduit converge vers un équilibre asymptotiquement stable, alors les approximations (III.83) et (III.84) restent valables en remplaçant $[0, T]$ par $[0, +\infty[$.*

**Proposition III.28.** *Le système limite (III.82) admet les points d'équilibre suivants :*

- *Le lessivage $E_0 = (S_{in}, 0)$ qui existe toujours.*
- *L'équilibre strictement positif, $E_1 = (\lambda_0, u^*)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$ qui existe si et seulement si $S_{in} > \lambda_0$.*

Ainsi, pour tout $\varepsilon$ assez petit avec $S_{in} > \lambda_0$, il existe un unique équilibre strictement positif $E_\varepsilon^*$ du système (III.79) qui converge, lorsque $\varepsilon \to 0$, vers l'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$. Ce dernier correspond aussi à un équilibre du système limite (III.82) que nous notons par $E_1 = (\lambda_0, u^*)$.

Le Tab. III.2 résume les approximations du système lent-rapide dans les cas où la dynamique de floculation et/ou de défloculation est plus rapide ou plus lente que la croissance des bactéries.

| | $\varepsilon \to 0$ | $\varepsilon \to +\infty$ |
|---|---|---|
| $a = \frac{A}{\varepsilon}$ et $b = \frac{B}{\varepsilon}$ | Modèle densité-dépendant en $S$ et $x$ | Modèle classique en $S$, $u$ et $v$ |
| $a = \frac{A}{\varepsilon}$ et $b$ fixe | Modèle classique en $S$ et $v$ | Modèle de détachement ($a = 0$ et $b > 0$) |
| $a$ fixe et $b = \frac{B}{\varepsilon}$ | Modèle classique en $S$ et $u$ | Modèle d'attachement ($a > 0$ et $b = 0$) |

**Tab. III.2** – Approximations du système lent-rapide pour $\varepsilon$ assez petit ou assez grand.

## 7.4 Simulations numériques

### 7.4.1 Le cas $a > 0$ et $b > 0$

Dans cette section, nous illustrons les résultats mathématiques de l'étude du modèle de floculation (III.53). Dans le cas où les taux de croissance sont de type Monod, l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$ est équivalente à une équation polynomiale du 5ème degré, car la fonction $H(\cdot)$ peut s'écrire sous la forme d'un quotient dont le numérateur et le dénominateur sont du quatrième degré. Par conséquent, dans ce cas il y a au plus cinq solutions dans cette équation. Les équilibres strictement positifs correspondent aux solutions qui se trouvent dans l'intervalle $I$. Nous avons réussi à trouver des jeux de paramètres avec 3 solutions au maximum dans cet intervalle.

Les simulations numériques illustrées dans la Fig. III.33 sont obtenues pour les taux de croissance de type Monod suivants

$$f(S) = \frac{4.5S}{1+S}, \quad g(S) = \frac{3S}{2.7+S}$$

et les valeurs suivantes des paramètres $D = 3.5$, $D_0 = 3$, $D_1 = 2$, $a = 2$ et $b = 3$. Les valeurs numériques des seuils de rentabilité sont données par $\lambda_0 = 2$ et $\lambda_1 = 5.4$. Nous choisissons $S_{in} = 5 > \lambda_0$ tel que l'équation $H(S) = D(S_{in} - S)$ admet une unique solution (voir Fig. III.33 à gauche). Les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (5, 0, 0) \quad \text{et} \quad E^* \simeq (3.374, 0.976, 1.380).$$

La Fig. III.33 à droite montre la convergence globale vers l'équilibre strictement positif $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive.

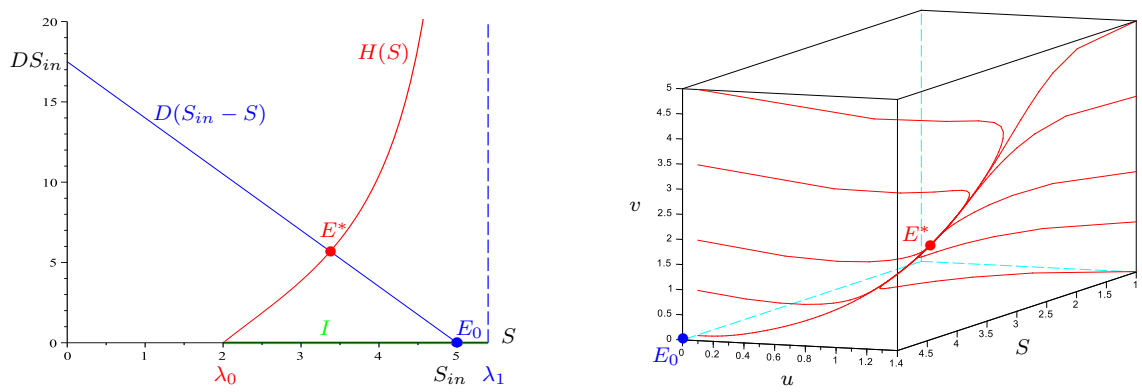


**Fig. III.33** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et $S_{in} > \lambda_0$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ et convergence globale vers $E^*$.

La Fig. III.34 montre l'existence de trois équilibres strictement positifs dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ avec

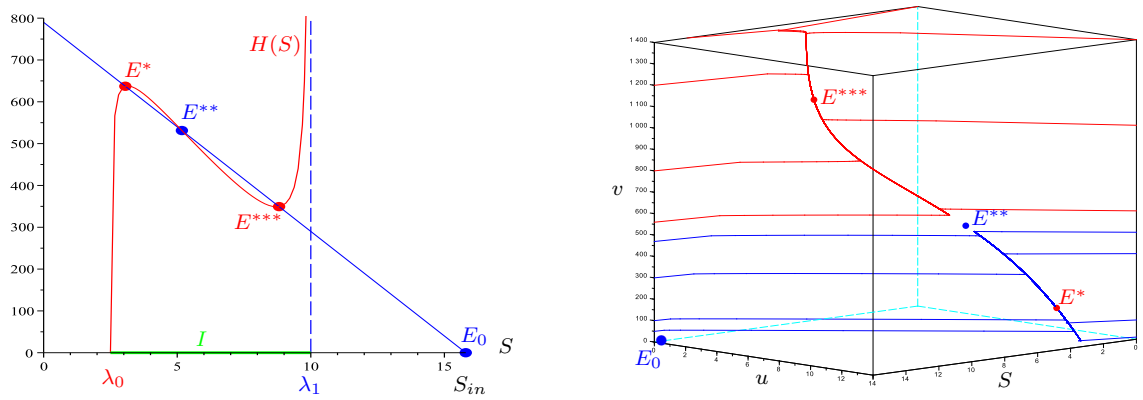


**Fig. III.34** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Existence de trois équilibres strictement positifs et bistabilité.

des taux de croissance de type Monod

$$f(S) = \frac{60S}{0.5 + S}, \quad g(S) = \frac{0.6S}{20 + S}$$

et les valeurs suivantes des paramètres $D = 50$, $D_0 = 50$, $D_1 = 0.2$ et $a = b = 0.01$. Nous choisissons $S_{in} = 15.8 > \lambda_1 = 10 > \lambda_0 = 2.5$ tels que l'équation $H(S) = D(S_{in} - S)$ admette trois solutions. L'équilibre de lessivage est $E_0 = (15.8, 0, 0)$ et les équilibres strictement positifs sont donnés par

$$E^* \simeq (3.056, 12.113, 157.458), \quad E^{**} \simeq (5.174, 8.528, 524.297) \quad \text{et} \quad E^{***} \simeq (8.812, 2.642, 1086.317).$$

La Fig. III.34 à droite montre la bistabilité avec deux bassins d'attraction, un vers l'équilibre strictement positif $E^*$ et l'autre vers l'équilibre strictement positif $E^{***}$ qui sont des nœuds attractifs. Ces deux bassins sont séparés par la variété stable de l'équilibre strictement positif $E^{**}$ qui est un point col. Cette figure illustre le résultat de la Prop. III.18, où $u$ est favorisée à l'équilibre $E^*$ et $v$ est favorisée à l'équilibre $E^{***}$.

Les Figs. III.35 et III.36 sont obtenues pour des taux de croissance de type Monod suivants

$$f(S) = \frac{4.5S}{1.7 + S} \quad \text{et} \quad g(S) = \frac{4S}{1.5 + S}.$$

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres $D = 3.2$, $D_0 = 3$, $D_1 = 1.6$, $a = 2$ et $b = 0.8$ . Dans ce cas $\lambda_1 = 1 < \lambda_b = 2.25 < \lambda_0 = 3.4$ . La Fig. III.35 illustre le cas $S_{in} = 1.85 < \lambda_b$ et tel que $H'(\lambda_b) \simeq -0.291 > -D$. Les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (1.85, 0, 0), \quad E^* \simeq (1.365, 0.189, 0.615) \quad \text{et} \quad E^{**} \simeq (1.731, 0.073, 0.098)$$

La Fig. III.35 à droite montre que le système (III.53) présente la bistabilité avec deux bassins d'attraction qui sont séparés par la variété stable de l'équilibre $E^{**}$ qui est un point col. Un bassin d'attraction

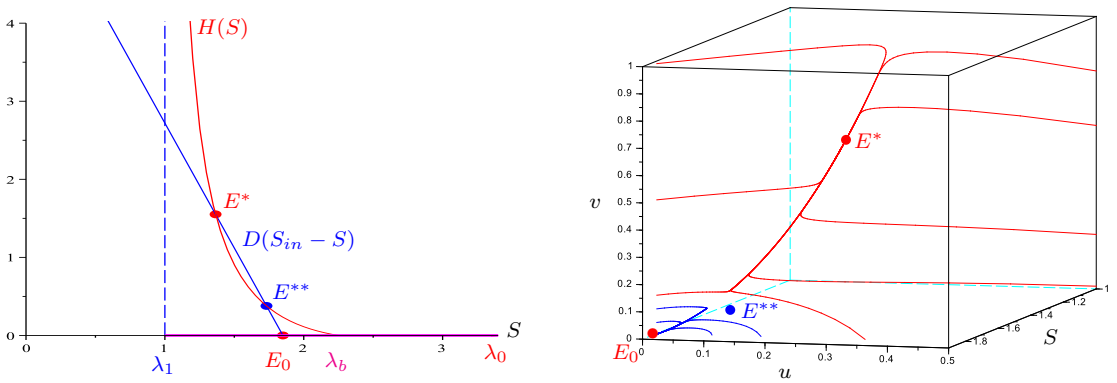


**Fig. III.35** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et $S_{in} < \lambda_b$ : Existence de deux équilibres strictement positifs et bistablité.

attire les solutions vers l'équilibre strictement positif $E^*$ et un autre vers l'équilibre de lessivage $E_0$.

La Fig. III.36 à gauche illustre le cas $S_{in} = 2.7 > \lambda_b$ tel que l'équation $H(S) = D(S_{in} - S)$ admet une unique solution. Les points d'équilibre sont donnés par

$$E_0 = (2.7, 0, 0) \quad \text{et} \quad E^* = (1.152, 0.296, 2.539).$$

La Fig. III.36 à droite montre la convergence globale vers l'équilibre strictement positif $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive.

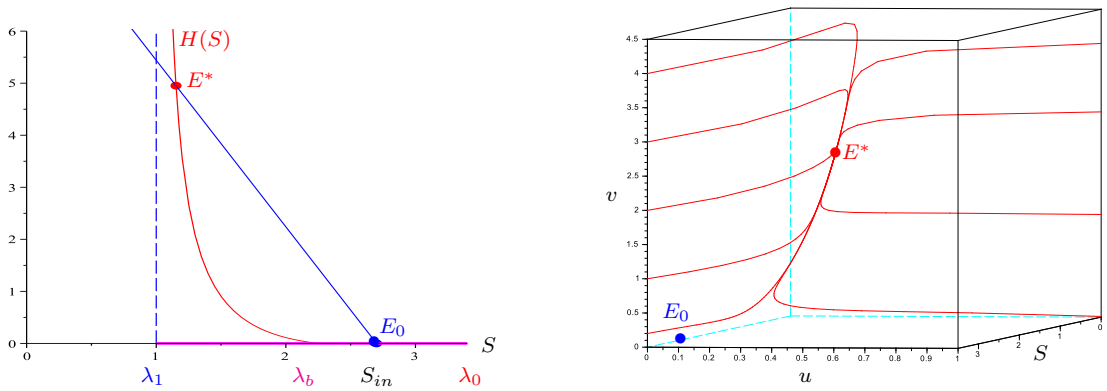


**Fig. III.36** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et $S_{in} > \lambda_b$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ et convergence globale vers $E^*$.

La Fig. III.37 montre l'existence de trois équilibres strictement positifs dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ avec des taux de croissance de type Monod

$$f(S) = \frac{20S}{1.5 + S}, \quad g(S) = \frac{2S}{2.7 + S}$$

et les valeurs suivantes des paramètres $D = 47$, $D_0 = 15$, $D_1 = 1$, $a = 1.2$ et $b = 3$. Nous choisissons $S_{in} = 4.6 > \lambda_0 = 4.5 > \lambda_1 = 2.7$ tel que l'équation $H(S) = D(S_{in} - S)$ admet trois solutions.

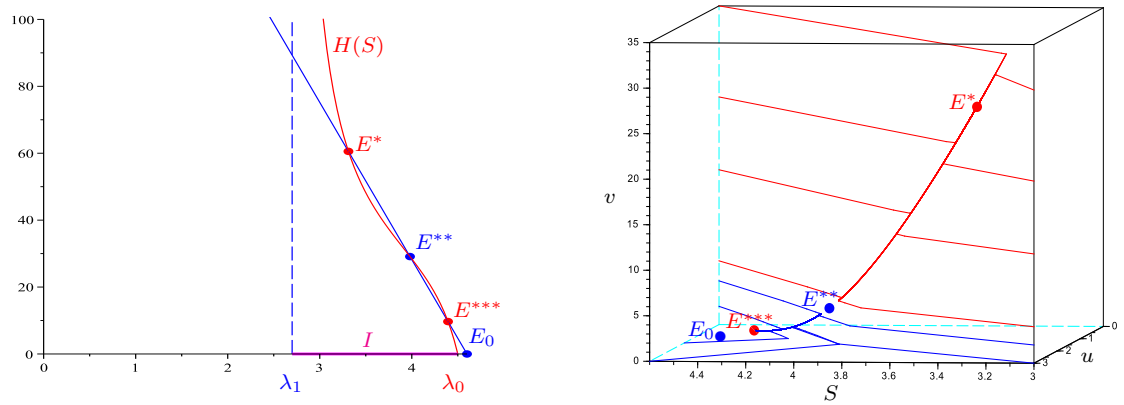


**Fig. III.37** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Existence de trois équilibres strictement positifs et bistabilité.

L'équilibre de lessivage est $E_0 = (4.6, 0, 0)$ et les équilibres strictement positifs sont donnés par

$$E^* = (3.311, 2.231, 27.081), \quad E^{**} = (3.980, 1.666, 4.119) \quad \text{et} \quad E^{***} = (4.393, 0.630, 0.237).$$

La Fig. III.37 à droite montre la bistabilité avec deux bassins d'attraction, un vers l'équilibre strictement positif $E^*$ et l'autre vers l'équilibre strictement positif $E^{***}$ qui sont des nœuds attractifs. Ces deux bassins sont séparés par la variété stable de l'équilibre strictement positif $E^{**}$ qui est un point col. Cette figure illustre le résultat de la Prop. III.18, où $u$ et $v$ sont favorisés à l'équilibre $E^*$.

### 7.4.2 Variation des taux d'attachement et de détachement

Dans cette section, nous illustrons les résultats mathématiques de l'étude du modèle de floculation (III.69) en supposant que la dynamique de floculation et de défloculation est plus rapide que la croissance des bactéries, c'est-à-dire pour $a$ et $b$ assez grands ou encore $\varepsilon$ assez petit. Dans ce cas, la solution du système lent-rapide (III.69) est approchée par la solution du modèle densité-dépendant (III.70). Nous illustrons également le cas $\varepsilon$ assez grand, c'est-à-dire pour $a$ et $b$ assez petits, où le système se comporte comme celui du modèle classique de compétition de deux espèces sur un seul nutriment.

Les simulations numériques illustrées dans la Fig. III.38 à gauche sont obtenues pour les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.33 avec $A = 2$ et $B = 3$. Elle illustre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, pour tout $\varepsilon$ entre 0.1 et 500. Lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini, l'équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ tend vers l'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$. Lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, l'équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ tend vers l'équilibre strictement positif $\bar{E}$ qui est donné par l'intersection entre la courbe de la fonction limite $\bar{H}(\cdot)$ et la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$. Les simulations illustrées dans la Fig. III.38 à droite sont obtenues

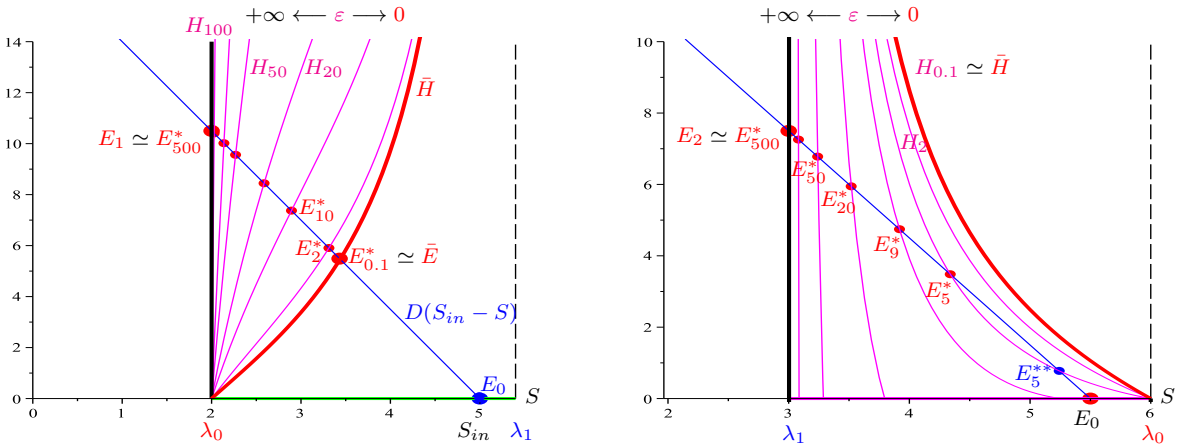


**Fig. III.38** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : $E^*_\varepsilon$ converge vers $\bar{E}$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro et vers $E_1$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Double bifurcation nœud-col et converge vers $E_2$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini.

pour les fonctions de Monod suivantes

$$f(S) = \frac{4S}{2+S}, \quad g(S) = \frac{3S}{1.5+S}$$

et les valeurs suivantes des paramètres $D = 3$, $D_0 = 3$, $D_1 = 2$, $A = 1.5$, $B = 3$ et $S_{in} = 5.5$ tels que $\lambda_1 = 3 < \lambda_0 = 6$. Elle illustre l'existence des équilibres strictement positifs, en faisant varier $\varepsilon$ entre 0.1 et 500. Pour des valeurs de $\varepsilon$ assez grand, l'équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ tend vers l'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$. Pour $\varepsilon$ entre 500 et 7.87, il existe un unique équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ qui est GES pour toute condition initiale strictement positive, où le lessivage $E_0$ est instable. Ensuite, pour $\varepsilon$ entre 7.87 et 3.95, il y en a une première bifurcation nœud-col avec apparition d'un équilibre strictement positif $E^{**}_\varepsilon$ instable où $E_0$ change de comportement et devient LES. Dans ce cas, le système (III.69) présente une bistabilité avec deux bassin d'attraction, un vers l'équilibre $E^*_\varepsilon$ et l'autre vers le lessivage $E_0$ qui sont séparés par la variété stable du point col $E^{**}_\varepsilon$. Finalement, pour $\varepsilon$ entre 3.95 et 0.1, il y en a une deuxième bifurcation nœud-col avec disparition de $E^*_\varepsilon$ et $E^{**}_\varepsilon$ où $E_0$ devient GES. La fonction $H_\varepsilon(\cdot)$ tend vers la fonction $\bar{H}(\cdot)$ pour $\varepsilon$ assez petit.

Les simulations illustrées dans la Fig. III.39 sont obtenues pour les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.34 avec $A = B = 1$, en faisant varier $\varepsilon$ entre 150 et 2. Pour $\varepsilon$ assez grand, il existe un unique équilibre strictement positif $E^*_\varepsilon$ qui est GES pour toute condition initiale strictement positive où le lessivage $E_0$ est instable. En fait, l'équilibre $E^*_\varepsilon$ converge vers l'équilibre $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. Ensuite, en faisant tendre $\varepsilon$ vers zéro, il y en a une première bifurcation nœud-col et apparition de deux équilibres strictement positifs $E^{**}_\varepsilon$ et $E^{***}_\varepsilon$. Ainsi, le système (III.69) présente la bistabilité où $E^*_\varepsilon$ et $E^{***}_\varepsilon$ sont LES avec $E^{**}_\varepsilon$ et $E_0$ sont instables. Finalement, il y en a une deuxième bifurcation nœud-col avec disparition de $E^*_\varepsilon$ et $E^{**}_\varepsilon$ où l'équilibre $E^{***}_\varepsilon$ devient GES pour toute condition initiale strictement positive et qui converge vers $\bar{E}$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro.

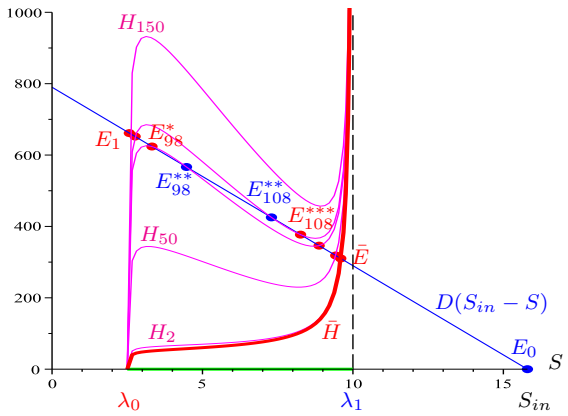


**Fig. III.39** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : Double bifurcation nœud-col. Convergence de $E^*_\varepsilon$ vers $E_1$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini et convergence de $E^{***}_\varepsilon$ vers $\bar{E}$ lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro.

Les simulations illustrées dans la Fig. III.40 sont obtenues pour les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.37 avec $A = 1.2$ et $B = 3$. Elle montre la bifurcation selon le paramètre $\varepsilon$ entre 0.1 et 100 dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$.

Pour $\varepsilon$ assez grand, il existe un unique équilibre $E^*_\varepsilon$ GES pour toute condition initiale strictement positive où le lessivage $E_0$ est instable. En outre, l'équilibre $E^*_\varepsilon$ converge vers l'équilibre $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$ lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. En faisant tendre $\varepsilon$ vers zéro, il y a une bifurcation nœud-col avec apparition de deux équilibres $E^*_\varepsilon$ et $E^{***}_\varepsilon$ qui sont LES tandis que $E_0$ et $E^{**}_\varepsilon$ sont instables. Ainsi, nous démontrons numériquement l'existence de trois équilibres strictement positifs du modèle densité-dépendant (III.70) avec bistabilité et pour toute condition initiale strictement positive, la solution converge vers un des équilibres strictement positifs.

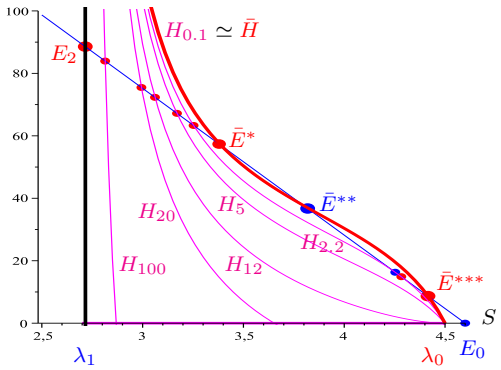


**Fig. III.40** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : Existence de trois équilibres strictement positifs du modèle densité-dépendant.

Nous concluons que l'équilibre du système lent-rapide (III.69) tend vers l'équilibre du modèle densité-dépendant (III.70) lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro qui est obtenu par l'intersection entre le graphe de la fonction $\bar{H}(\cdot)$ et la droite d'équation $y = D(S_{in} - S)$. Lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini, l'équilibre de (III.69) tend vers l'équilibre du modèle classique de deux espèces en compétition sur un seul nutriment.

### 7.4.3 Variation du taux d'attachement

Dans la suite, nous étudions l'existence et le comportement asymptotique des équilibres avec un taux d'attachement variant entre zéro et l'infini et un taux de détachement fixe. Nous démontrons que les équilibres du système limite (III.76) sont les limites des équilibres du système lent-rapide (III.73) lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro. De plus, nous illustrons les limites des équilibres du système (III.73) lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. Nous choisissons $a = A/\varepsilon$ et $b = B = 3$, avec les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.33, dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.38 à droite, dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$. La Fig. III.41 illustre l'existence d'un unique équilibre strictement positif dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, en faisant varier $\varepsilon$ entre 30 et 0.03 selon la position de $S_{in}$ et $\lambda_1$.

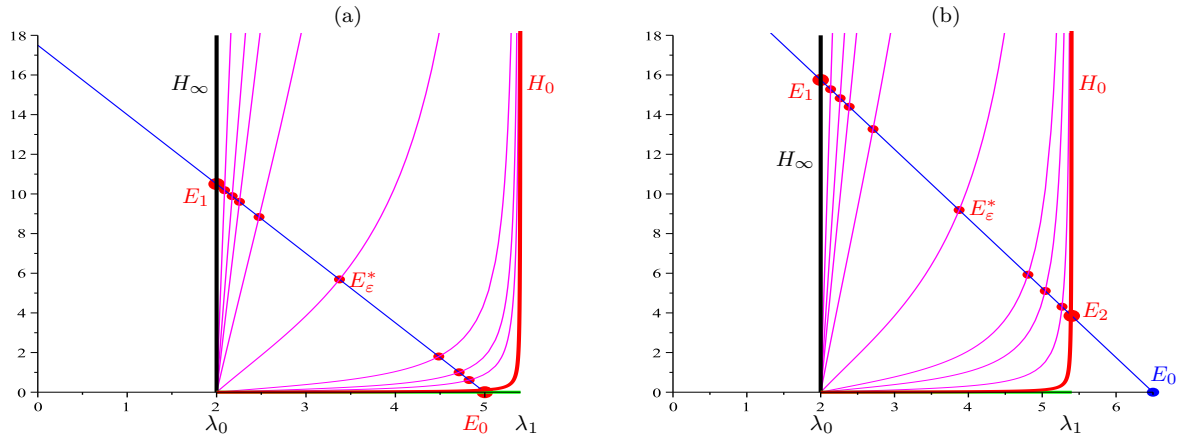


**Fig. III.41** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : convergence vers $E_1$ pour $\varepsilon$ assez grand. Convergence vers $E_0$ si $\lambda_0 < S_{in} < \lambda_1$ (a) ou vers $E_2$ si $S_{in} > \lambda_1$ (b) pour $\varepsilon$ assez petit.

Si $\lambda_0 < S_{in} < \lambda_1$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers le lessivage $E_0$, lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro (voir Fig. III.41 (a)). Si $S_{in} > \lambda_1$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$ (voir Figs. III.41 (b) et III.42 (b)-(c)).

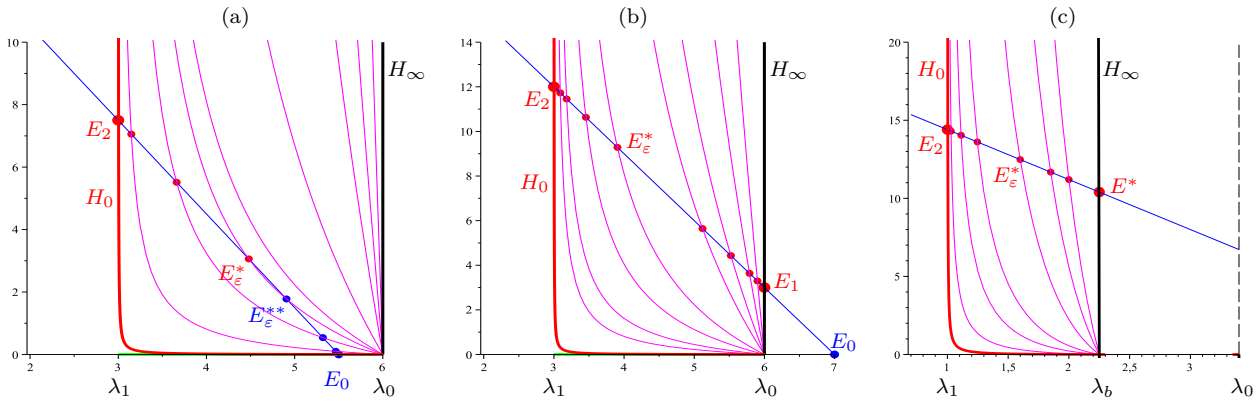


**Fig. III.42** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$ pour $\varepsilon$ assez petit. $E_\varepsilon^{**}$ converge vers $E_0$ (a), $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$ (b) et vers $E^* = (\lambda_b, u^*, v^*)$ (c) lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini.

La Fig. III.42 (a) montre la bifurcation nœud-col, lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro, avec apparition de deux équilibres $E_\varepsilon^*$ et $E_\varepsilon^{**}$, où l'équilibre stable $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre $E_2$ et l'équilibre instable $E_\varepsilon^{**}$ tend vers le lessivage $E_0$. Ainsi, pour un taux d'attachement assez grand par rapport au taux de détachement, nous retrouvons le résultat de Tikhonov où la solution du système lent-rapide (III.73) est approchée par la solution du système limite (III.76), et où très rapidement, il y a exclusion des bactéries planctoniques et seules les bactéries en flocs sont présentes.

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et pour $\varepsilon$ assez grand, l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$ (voir Fig. III.41). Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et pour $\varepsilon$ assez grand, si $\lambda_1 < S_{in} < \min(\lambda_0, \lambda_b)$, alors il y a une bifurcation nœud-col avec disparition de $E_\varepsilon^*$ et $E_\varepsilon^{**}$ (voir Fig. III.42 (a)). Si $\lambda_0 < \min(\lambda_b, S_{in})$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ converge vers l'équilibre d'extinction de $v$, $E_1$ (voir Fig. III.42 (b)). Si $\lambda_1 < \lambda_b < \lambda_0$ et $\lambda_b < S_{in}$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, u^*, v^*)$ avec $S^* = \lambda_b$, $u^* = U(\lambda_b)$ et $v^* = V(\lambda_b)$ (voir Fig. III.42 (c)). Ainsi, pour un taux d'attachement assez petit par rapport au taux de détachement, le système (III.73) se comporte comme celui du modèle (III.57) où $a = 0$ et $b > 0$.

### 7.4.4 Variation du taux de détachement

Dans la suite, nous considérons le cas où le taux d'attachement est fixe et le taux de détachement varie entre zéro et l'infini. Nous démontrons que les points d'équilibre du système limite (III.82) sont les limites des points d'équilibre $E_\varepsilon^*$ du système lent-rapide (III.79) lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro. Par ailleurs, nous illustrons la limite du point d'équilibre $E_\varepsilon^*$ du système (III.79) lorsque $\varepsilon$ tend vers l'infini. La Fig. III.43 montre la variation de l'équilibre $E_\varepsilon^*$, dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$, selon la valeur du paramètre $\varepsilon$ et pour les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.33 où $a = A = 2$ et $b = B/\varepsilon$. La Fig. III.44 illustre le cas $\lambda_1 < \lambda_0$, lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro ou l'infini, avec les mêmes valeurs des paramètres de la Fig. III.38 à droite.

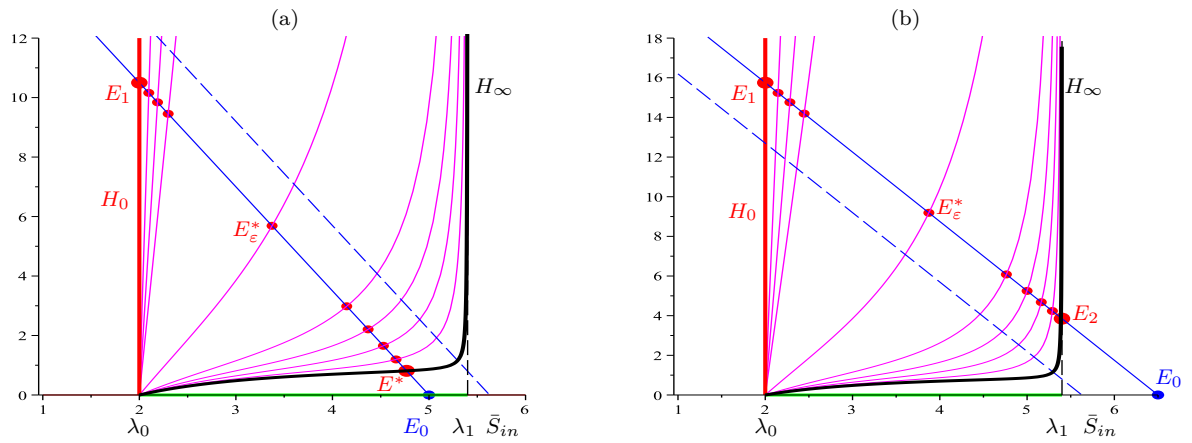


**Fig. III.43** – Le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ : pour $\varepsilon$ assez petit, $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$. Pour $\varepsilon$ assez grand, si $\lambda_0 < S_{in} < \bar{S}_{in}$, alors $E_\varepsilon^*$ converge vers $E^*$ (a) et si $\bar{S}_{in} > \bar{S}_{in}$, alors $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$ (b).

Si $S_{in} > \lambda_0$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre d'extinction de $v$, $E_1 = (\lambda_0, u^*, 0)$ avec $u^* = U(\lambda_0)$, lorsque $\varepsilon$ tend vers zéro (voir Figs. III.43 et III.44 (b)). Si $\lambda_1 < S_{in} < \lambda_0$, alors il y a une bifurcation nœud-col avec disparition de deux équilibres $E_\varepsilon^*$ et $E_\varepsilon^{**}$ (voir Fig. III.44 (a)). Ainsi, pour un taux de détachement assez grand par rapport au taux d'attachement, le système lent-rapide (III.79) se comporte comme celui du modèle (III.82) où seules les bactéries planctoniques sont présentes.

Dans le cas $\lambda_0 < \lambda_1$ et pour $\varepsilon$ assez grand, si $\lambda_0 < S_{in} < \bar{S}_{in}$ alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre strictement positif $\bar{E} = (\bar{S}, \bar{u}, \bar{v})$, avec $\bar{S}$ est solution de l'équation $D(S_{in} - S) = H(S)$, $\bar{u} = U(\bar{S})$ et $\bar{v} = V(\bar{S})$, où la fonction $H(\cdot)$ est définie par son expression (III.64) dans le cas $a > 0$ et $b = 0$ (voir Fig. III.43 (a)). Si $S_{in} > \bar{S}_{in}$, alors l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre d'extinction de $u$, $E_2 = (\lambda_1, 0, v^*)$ avec $v^* = V(\lambda_1)$ (voir Fig. III.43 (b)).

Dans le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ et pour $\varepsilon$ assez grand, l'équilibre $E_\varepsilon^*$ tend vers l'équilibre $E_2$ (voir Fig. III.44). Ainsi, pour un taux de détachement assez petit par rapport au taux d'attachement, le système (III.79) se comporte comme celui du modèle (III.63) où $a > 0$ et $b = 0$.

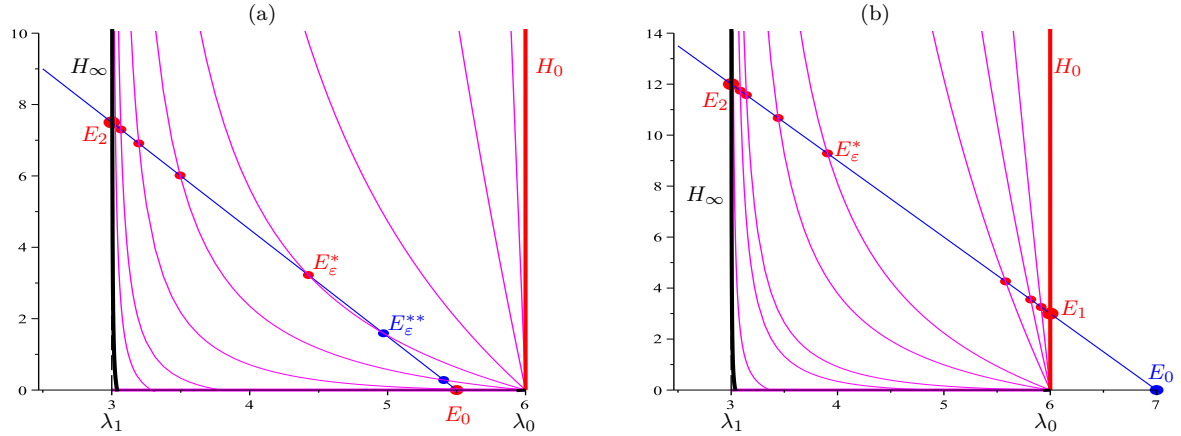


**Fig. III.44** – Le cas $\lambda_1 < \lambda_0$ : pour $\varepsilon$ assez grand, $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_2$. Pour $\varepsilon$ assez petit, $E_\varepsilon^{**}$ converge vers $E_0$ (a) et $E_\varepsilon^*$ converge vers $E_1$ (b).

## 8 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié un modèle du chémostat où les espèces se présentent sous forme de bactéries isolées ou agrégées. Nous avons montré que notre modèle général contient plusieurs modèles qui ont été considérés dans littérature. En supposant que la dynamique de floculation et de défloculation est plus rapide que la croissance des espèces, nous avons démontré que le modèle d'ordre trois (III.1) peut être réduit au modèle de second ordre (III.6) dans lequel la fonction de croissance et le taux de prélèvement dépendent de la densité de l'espèce. L'étude de ce modèle réduit avec une seule espèce montre que le système peut présenter la bistabilité avec des taux de croissance monotones, tandis qu'il peut se produire dans le modèle classique du chémostat, qu'avec un taux de croissance non monotone.

Nous avons étudié également le modèle de floculation de deux bactéries libres avec des taux de croissance monotones, dans un premier temps, et avec un taux de croissance non monotone des bactéries isolées, ensuite. L'étude mathématique de ce modèle avec une seule espèce prouve l'existence d'au plus deux équilibres strictement positifs avec soit convergence globale vers l'équilibre strictement positif ou le lessivage, soit la bistabilité avec deux bassins d'attraction, un vers l'équilibre strictement positif et l'autre vers le lessivage. Ensuite, nous avons étudié ce modèle en ajoutant une deuxième espèce en compétition sur la même resource avec un taux de croissance monotone. Nous avons démontré l'existence d'un unique équilibre strictement positif de coexistence qui peut être LES, tandis que dans le modèle classique du chémostat avec des taux de croissance non monotones, une seule espèce peut survivre à la compétition [9]. Nous avons étudié aussi les bifurcations suivants la concentration à l'entrée du chémostat et le taux de croissance maximal de la deuxième espèce. Les simulations numériques illustrent la bistabilité avec convergence soit vers un cycle limite par des bifurcations de Hopf super-critiques soit vers l'exclusion de la deuxième espèce. Dans certains cas et selon le taux de croissance maximal de la deuxième espèce, nous pouvons avoir la coexistence pour toute condition initiale strictement positive dans laquelle, les solutions du système convergent soit vers un cycle limite soit vers l'équilibre de coexistence.

Finalement, nous avons analysé le comportement qualitatif du modèle original d'ordre trois (III.4) sans supposer que la dynamique d'attachement et de détachement est plus rapide que la croissance des biomasses planctoniques et attachées. Nous avons étudié également ce modèle dans les cas limites où le taux d'attachement et/ou de détachement est nul. Nous avons démontré que certains points d'équilibre strictement positifs favorisent la biomasse libre et/ou attachée. Pour des taux d'attachement et de détachement assez grands, nous avons retrouvé par un calcul direct le résultat de la section 3 où le modèle lent-rapide est approché par le modèle densité-dépendant obtenu par la théorie de Tikhonov. Pour des taux de floculation et de défloculation assez petit, le modèle se comporte comme celui du modèle classique du chémostat dans lequel les bactéries planctoniques et agrégées sont en compétition sur un seul nutriment. Pour un taux d'attachement assez grand et un taux de détachement fixe, le modèle est approché par le modèle classique où seules les bactéries attachées sont présentes. Cependant, pour un taux d'attachement assez petit, le modèle se comporte comme celui du modèle de floculation avec un terme d'attachement nul. En outre, pour un taux de détachement assez grand et un taux d'attachement fixe, le modèle est approché par le modèle classique où seules les bactéries libres sont présentes. Cependant, pour un taux de détachement assez petit, le modèle se comporte comme celui du modèle de floculation avec un terme de détachement nul.

Nous concluons que les équilibres strictement positifs du modèle lent-rapide converge vers les équilibres des systèmes limites correspondants, pour des taux d'attachement et/ou de détachement assez petit ou assez grand. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

Les résultats de ce chapitre ont été publiés en partie dans [21, 24].

# Chapitre IV

# Modèles densité-dépendants pour la coexistence

## 1 Introduction

Nous considérons le modèle densité-dépendant suivant, où $n$ espèces sont en compétition sur un seul nutriment dans un chémostat

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} \mu_i(S,x)x_i \\ \dot{x}_i &= [\mu_i(S,x) - d_i(x)]x_i \qquad\qquad i = 1,\dots,n \end{cases} \tag{IV.1}$$

avec $\mu_i(S,x)$ représente le taux de croissance de l'espèce $i$ et $d_i(x)$ désigne le taux de prélèvement de l'espèce $i$, qui dépendent des densités de toutes les espèces, $x = (x_1,\dots,x_n)$. Un tel modèle de densité-dépendant a été obtenu en considérant des mécanismes de floculation, voir chapitre III, section 4.

Ce modèle a aussi été proposé par Lobry et al. [42, 44, 45] dans le cas où les $d_i(x)$ sont constants. Le cas où les $\mu_i$ ne dépendent que de $x_i$ a été considéré dans [44], lorsque $d_i(x) = D$, et dans [45], lorsque $d_i(x) = D_i$, ce qui a permis d'expliquer la persistance stable de plusieurs espèces en compétition sur un seul nutriment. Le cas où les $\mu_i$ dépendent de tous les $x_j$, $j = 1,\dots,n$, qui peuvent être interprétés comme des compétitions intra et inter-spécifiques, et $d_i(x) = D$ a été considéré dans [42]. Les simulations ont montré que si la compétition intra-spécifique est assez grande par rapport à la compétition inter-spécifique, alors il existe un équilibre stable de coexistence.

Dans la section 2, nous étudions le modèle (IV.1) dans le cas où les $\mu_i$ et les $d_i$ ne dépendent que de $x_i$, $i = 1,\dots,n$. Nous généralisons la technique de la caractéristique à l'équilibre de [44, 45]. Cette technique ne s'applique pas dans le cas où les $\mu_i$ dépendent de tous les $x_j$. Dans les sections 3 et 4, nous étudions ce cas, lorsque $n = 2$ et $d_1(x) = d_2(x) = D$.

## 2 Étude du modèle densité-dépendant intra-spécifique de plusieurs espèces

Nous considérons le modèle

$$\begin{cases} \dot{S} &= D(S_{in} - S) - \sum_{i=1}^{n} \mu_i(S, x_i) x_i \\ \dot{x}_i &= [\mu_i(S, x_i) - d_i(x_i)]\, x_i \qquad\qquad i = 1, \ldots, n. \end{cases} \tag{IV.2}$$

Nous supposons que les fonctions $\mu_i(S, x_i)$ et $d_i(x_i)$, $i = 1, \ldots, n$, vérifient les hypothèses suivantes :

**H1 :** $\mu_i(0, x_i) = 0$ et $\mu_i(S, x_i) \geqslant 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x_i \geqslant 0$.

**H2 :** $\dfrac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, x_i) > 0$ et $\dfrac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i) < 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x_i \geqslant 0$.

**H3 :** $d_i(0) = D_{0i}$, $d_i(+\infty) = D_{1i} < D_{0i} \leqslant D$, $d_i(x_i) > 0$, $d_i'(x_i) < 0$ et $[x_i d_i(x_i)]' > 0$ pour tout $x_i \geqslant 0$.

Notons

$$f_i(S) = \mu_i(S, 0) \quad \text{et} \quad g_i(S) = \mu_i(S, +\infty).$$

Les fonctions $f_i(\cdot)$ et $g_i(\cdot)$ sont strictement croissantes et strictement positives pour tout $S > 0$. Si les équations $f_i(S) = D_{0i}$ et $g_i(S) = D_{1i}$ admettent des solutions, alors on prend

$$\lambda_{0i} = f_i^{-1}(D_{0i}) \quad \text{et} \quad \lambda_{1i} = g_i^{-1}(D_{1i}).$$

Sinon, on prend $\lambda_{ki} = +\infty$, $k = 0, 1$.

### 2.1 Le cas où $\lambda_{0i} < \lambda_{1i}$

Nous étudions, dans la suite, l'existence et le comportement asymptotique local de l'équilibre strictement positif du système (IV.2) dans le cas $\lambda_{0i} < \lambda_{1i}$, pour tout $i = 1, \ldots, n$. Comme dans le cas d'une espèce (voir l'hypothèse **H3** dans la section 3 du chapitre III), nous ajoutons l'hypothèse suivante :

**H4 :** $\lambda_{0i} < \lambda_{1i}$, pour $i = 1, \ldots, n$. Pour tout $S \in ]\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[$ et $x_i \geqslant 0$, on a $d_i'(x_i) > \frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i)$.

Notons

$$\tilde{\lambda}_0 = \max\{\lambda_{0i}; \quad i = 1, \ldots, n\} \quad \text{et} \quad \tilde{\lambda}_1 = \min\{\lambda_{1i}; \quad i = 1, \ldots, n\}.$$

Nous supposons que

**H5 :** $\tilde{\lambda}_0 < \min(\tilde{\lambda}_1, S_{in})$.

Les points d'équilibre de (IV.2) sont solutions du système d'équations

$$\begin{cases} D(S_{in} - S) &= \displaystyle\sum_{i=1}^{n} \mu_i(S, x_i)x_i \\ \mu_i(S, x_i) &= d_i(x_i) \quad \text{ou} \quad x_i = 0, \qquad i = 1, \ldots, n. \end{cases} \tag{IV.3}$$

Ainsi, on doit résoudre les équations

$$\mu_i(S, x_i) = d_i(x_i). \tag{IV.4}$$

D'après **H2**, en utilisant le théorème des fonctions implicites, cette équation définit une fonction $S = \phi_i(x_i)$ pour tout $x_i \geqslant 0$, tel que $\phi_i(0) = \lambda_{0i}$, $\phi_i(+\infty) = \lambda_{1i}$ et

$$\phi_i'(x_i) = \frac{d_i'(x_i) - \dfrac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i)}{\dfrac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, x_i)} > 0.$$

Le signe de $\phi'(\cdot)$ est donné par l'hypothèse **H4**. Nous définissons la fonction $X_i : S \mapsto X_i(S)$ sur $[0, \lambda_{1i}[$ par

$$\begin{array}{rcl} X_i : [0, \quad \lambda_{1i}[ & \longrightarrow & \mathbb{R}_+ \\ S & \longrightarrow & X_i(S) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad 0 \leqslant S \leqslant \lambda_{0i} \\ x_i = \phi_i^{-1}(S) & \text{si} \quad \lambda_{0i} \leqslant S < \lambda_{1i}. \end{cases} \end{array}$$

Posons $h_i(S) = \mu_i(S, X_i(S))X_i(S)$. Comme $X_i(\cdot)$ est strictement croissante sur $[\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[$, alors $h_i(\cdot)$ est aussi strictement croissante sur cet intervalle. En effet,

$$h_i'(S) = \left( \frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, X_i(S)) + \frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, X_i(S))X_i'(S) \right) X_i(S) + \mu_i(S, X_i(S))X_i'(S).$$

Par ailleurs, pour tout $S \in [\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[$,

$$\mu_i(S, X_i(S)) = d_i(X_i(S)) \quad \text{et} \quad \frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, X_i(S)) + \frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, X_i(S))X_i'(S) = d_i'(X_i(S))X_i'(S).$$

Par suite,

$$h_i'(S) = \left[ d_i'(X_i(S))X_i(S) + d_i(X_i(S)) \right] X_i'(S), \quad \text{pour tout} \quad S \in [\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[.$$

D'après l'hypothèse **H3**,

$$[d_i(x_i)x_i]' = d_i'(x_i)x_i + d_i(x_i) > 0, \quad \text{pour tout} \quad x_i \geqslant 0.$$

Ainsi, le signe de $h_i'(S)$ est celui de $X_i'(S)$, c'est-à-dire que, $h_i(\cdot)$ est strictement croissante sur $[\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[$ (voir Fig. IV.1).

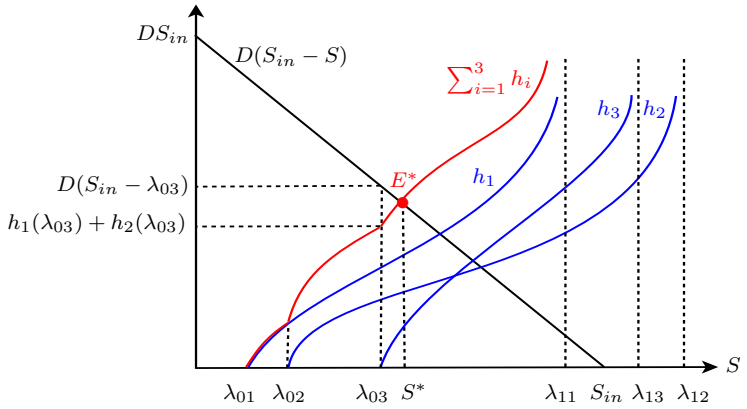


**Fig. IV.1** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 3$ : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif.

Nous considérons maintenant la fonction

$$H(S) = \sum_{i=1}^{n} h_i(S) - D(S_{in} - S). \tag{IV.5}$$

**Lemme IV.1.** *L'équation $H(S) = 0$ admet une unique solution $S^* \in ]0, \tilde{\lambda}_1[$.*

**Preuve.** Comme $h_i(S) = 0$ pour $S \in [0, \lambda_{0i}]$ et $h_i(\cdot)$ est strictement croissante sur $[\lambda_{0i}, \lambda_{1i}[$ (voir Fig. IV.1), la fonction $H(\cdot)$ est strictement croissante sur $]0, \tilde{\lambda}_1[$,

$$H(0) = -DS_{in} < 0 \quad \text{et} \quad \lim_{S \to \tilde{\lambda}_1} H(S) = +\infty.$$

Par conséquent, il existe un unique $S^* \in ]0, \tilde{\lambda}_1[$ tel que $H(S^*) = 0$. ■

Ainsi, nous pouvons montrer le résultat suivant :

**Proposition IV.1.** *Sous les hypothèses* **H1-H5**, *le système (IV.2) admet un unique équilibre strictement positif si et seulement si*

$$\sum_{i=1}^{n} \mu_i \left(\tilde{\lambda}_0, X_i(\tilde{\lambda}_0)\right) X_i(\tilde{\lambda}_0) < D(S_{in} - \tilde{\lambda}_0). \tag{IV.6}$$

**Preuve.** L'équilibre strictement positif $E^* = (S^*, x_1^*, \ldots, x_n^*)$, doit satisfaire

$$D(S_{in} - S^*) = \sum_{i=1}^{n} \mu_i(S^*, x_i^*) x_i^* \tag{IV.7}$$

et

$$\mu_i(S^*, x_i^*) = d_i(x_i^*). \tag{IV.8}$$

L'équation (IV.8) est équivalente à $x_i^* = X_i(S^*)$. Ainsi, l'équation (IV.7) s'écrit

$$D(S_{in} - S^*) = \sum_{i=1}^{n} \mu_i(S^*, X_i(S^*))X_i(S^*) = \sum_{i=1}^{n} h_i(S^*),$$

c'est-à-dire $H(S^*) = 0$. Comme $\sum_{i=1}^{n} h_i(S^*) > 0$, alors on doit avoir

$$S^* < S_{in} \quad \text{et} \quad S^* > \tilde{\lambda}_0.$$

Notons que les inégalités $\tilde{\lambda}_0 < S^* < \tilde{\lambda}_1$ et $S^* < S_{in}$ sont satisfaites si l'hypothèse **H5** est vérifiée. Comme $H(\cdot)$ est strictement croissante sur $[0, \tilde{\lambda}_1[$,

$$\tilde{\lambda}_0 < S^* \Longleftrightarrow H(\tilde{\lambda}_0) < H(S^*) = 0.$$

Par conséquent, il existe un unique équilibre strictement positif exactement quand $H(\tilde{\lambda}_0) < 0$, ce qui est équivalent à (IV.6). ■

Nous étudions maintenant le comportement asymptotique local de l'équilibre strictement positif. Nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition IV.2.** *Si $E^*$ existe, alors il est LES.*

**Preuve**. Comme $\mu_i(S^*, x_i^*) = d_i(x_i^*)$, la matrice jacobienne du système (IV.2) en $E^*$ est de la forme (II.11) où

$$\alpha_i = \frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S^*, x_i^*)x_i^*, \quad b_i = -\frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S^*, x_i^*)x_i^* + x_i^* d_i'(x_i^*), \quad c_i = -\frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S^*, x_i^*)x_i^* - d_i(x_i^*).$$

D'après **H2**, $\alpha_i > 0$. D'après **H3**, $d_i(x_i^*) + x_i^* d_i'(x_i^*) > 0$, alors $-d_i(x_i^*) < x_i^* d_i'(x_i^*)$ et donc $c_i < b_i$. D'après **H4**, $b_i > 0$. D'où, le résultat est une conséquence du lemme II.1. ■

### 2.2 Le cas où $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$

Nous étudions, dans la suite, l'existence de l'équilibre strictement positif du système (IV.2) dans le cas $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$, pour tout $i = 1, \ldots, n$, sous les hypothèses **H1-H3**. Nous ajoutons les hypothèses suivantes :

**H6 :** $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$, pour $i = 1, \ldots, n$. Pour tout $S \in ]\lambda_{1i}, \lambda_{0i}[$ et $x_i \geqslant 0$, on a $d_i'(x_i) < \dfrac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i)$.

Notons

$$\bar{\lambda}_0 = \max\{\lambda_{1i}; \quad i = 1, \ldots, n\} \quad \text{et} \quad \bar{\lambda}_1 = \min\{\lambda_{0i}; \quad i = 1, \ldots, n\}.$$

**H7 :** $\bar{\lambda}_0 < \bar{\lambda}_1 < S_{in}$.

Sous l'hypothèse **H6**, l'équation (IV.4) définit une fonction strictement décroissante $S = \phi_i(x_i)$ pour tout $x_i \geqslant 0$, tel que $\phi_i(0) = \lambda_{0i}$ et $\phi_i(+\infty) = \lambda_{1i}$. Nous définissons la fonction $X_i : S \mapsto X_i(S)$ sur $]\lambda_{1i}, +\infty[$ par

$$\begin{array}{rcl} X_i : ]\lambda_{1i}, \quad +\infty[ & \longrightarrow & \mathbb{R}_+ \\ S & \longrightarrow & X_i(S) = \begin{cases} x_i = \phi_i^{-1}(S) & \text{si} \quad \lambda_{1i} < S \leqslant \lambda_{0i} \\ 0 & \text{si} \quad S \geqslant \lambda_{0i}. \end{cases} \end{array}$$

Rappelons que $h_i(S) = \mu_i(S, X_i(S))X_i(S)$ et pour tout $S \in ]\lambda_{1i}, \lambda_{0i}]$, nous avons

$$h_i'(S) = \left[d_i'(X_i(S))X_i(S) + d_i(X_i(S))\right] X_i'(S).$$

Comme $X_i(\cdot)$ est strictement décroissante sur $]\lambda_{1i}, \lambda_{0i}]$, alors d'après l'hypothèse **H3**, nous déduisons que $h_i(\cdot)$ est aussi strictement décroissante sur cet intervalle (voir Fig. IV.2).

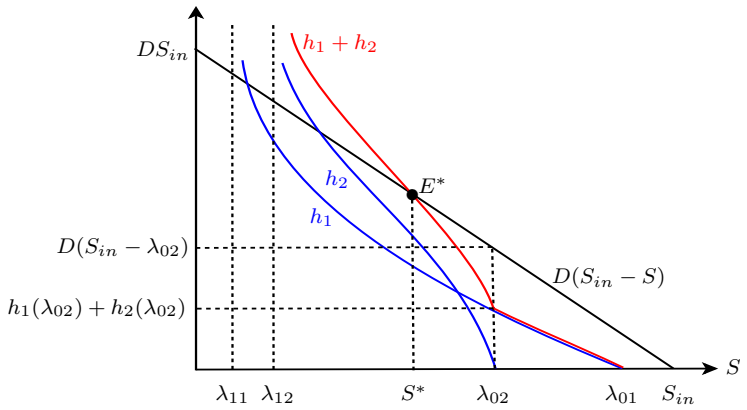


**Fig. IV.2** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif avec $\lambda_{1i} < \lambda_{0i}$, pour $i = 1, 2$.

D'après l'expression (IV.5) de la fonction $H(\cdot)$, nous avons

$$H'(S) = \sum_{i=1}^{n} h_i'(S) + D$$

qui peut être de signe quelconque sur $]\bar{\lambda}_0, \bar{\lambda}_1[$. Ainsi, nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition IV.3.** *Si $H'(S) < 0$ pour tout $S \in ]\bar{\lambda}_0, \bar{\lambda}_1[$, alors le système (IV.2) admet un unique équilibre strictement positif si et seulement si*

$$\sum_{i=1}^{n} \mu_i \left(\bar{\lambda}_1, X_i(\bar{\lambda}_1)\right) X_i(\bar{\lambda}_1) < D(S_{in} - \bar{\lambda}_1). \tag{IV.9}$$

**Preuve.** Nous savons que $H(\cdot)$ est strictement décroissante sur $]\bar{\lambda}_0, \bar{\lambda}_1[$ et

$$\lim_{S \to \bar{\lambda}_0} H(S) = +\infty,$$

Par conséquent, il existe une unique solution $S^* \in ]\bar{\lambda}_0, \bar{\lambda}_1[$ de l'équation $H(S) = 0$ si et seulement si $H(\bar{\lambda}_1) < 0$. ■

Puisque la fonction $\sum_{i=1}^{n} h_i(\cdot)$ est strictement décroissante sur $]\bar{\lambda}_0, \bar{\lambda}_1[$, nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition IV.4.** *Si $H(\bar{\lambda}_1) < 0$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif. Génériquement, il y en a un nombre impair (voir Fig. IV.3). Si $H(\bar{\lambda}_1) > 0$, alors soit il n'existe aucun équilibre strictement positif, soit il existe génériquement un nombre pair d'équilibres strictement positifs (voir Fig. IV.4).*

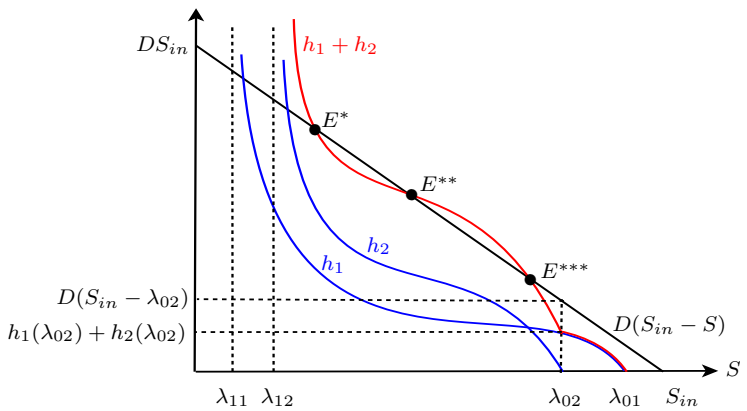


**Fig. IV.3** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Existence d'un nombre impair d'équilibres strictement positifs dans le cas $H(\bar{\lambda}_1) < 0$.

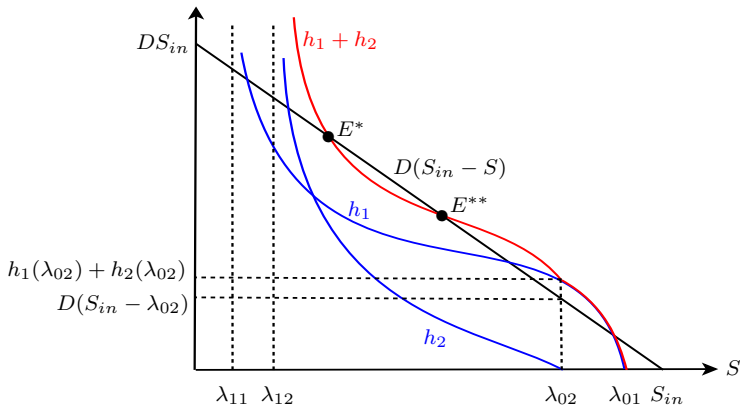


**Fig. IV.4** – Caractéristique à l'équilibre pour $n = 2$ : Existence d'un nombre pair d'équilibres strictement positifs dans le cas $H(\bar{\lambda}_1) > 0$.

***Remarque*** IV.1. Les résultats de cette section s'appliquent au modèle réduit (III.21,III.22,III.23) obtenu dans le chapitre III dans le cas particulier où le taux d'attachement et de détachement des espèces $x_i$ avec les espèces $x_j$ sont négligeables pour $i \neq j$, c'est-à-dire $A_{ij} = 0$ pour $i \neq j$. Dans ce cas, la fonction $p_i(\cdot)$ ne dépend que de $x_i$ et elle est donnée par

$$p_i(x) = \frac{B_i}{B_i + A_{ii}x_i}$$

de telle sorte que le taux de croissance $\mu_i$ et le taux de prélèvement $d_i$ dans (III.21) ne dépendent que de $x_i$.

## 3 Densité-dépendance intra-spécifique

Nous nous intéressons, dans cette section, à l'étude du modèle (IV.1) dans le cas $d_i(x) = D$ et où les $\mu_i$ ne dépendent que de $x_i$, avec $n = 2$. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{S} = D(S_{in} - S) - \mu_1(S, x_1)x_1 - \mu_2(S, x_2)x_2 \\ \dot{x}_1 = [\mu_1(S, x_1) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 = [\mu_2(S, x_2) - D]x_2. \end{cases} \tag{IV.10}$$

Ce modèle a été étudié dans [44, 45] en utilisant la technique de la caractéristique à l'équilibre. Nous faisons les hypothèses suivantes pour $i = 1, 2$ :

**H8 :** $\mu_i(0, x_i) = 0$ et $\mu_i(S, x_i) > 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x_i \geqslant 0$.

**H9 :** $\dfrac{\partial \mu_i}{\partial S}(S, x_i) > 0$ et $\dfrac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S, x_i) < 0$ pour tout $S > 0$ et tout $x_i \geqslant 0$.

**H10 :** Il existe $\lambda_i < S_{in}$ tel que $\mu_i(\lambda_i, 0) = D$,

c'est-à-dire qu'aucune des espèces n'est lessivée en absence de l'autre espèce.

**H11 :** $\lim\limits_{x_i \longrightarrow +\infty} \mu_i(S, x_i) = 0$.

Comme la fonction $x_i \longrightarrow \mu_i(S, x_i)$ est décroissante et pour tout $S \in [\lambda_i, S_{in}]$, on a

$$\mu_i(S, 0) > \mu_i(\lambda_i, 0) = D,$$

alors d'après les hypothèses **H9** et **H11**, pour tout $S \in [\lambda_i, S_{in}]$, il existe une unique solution $X_i(S)$ telle que $\mu_i(S, X_i(S)) = D$.

**H12 :** $S_{in} - \tilde{\lambda} > \sum_{i=1}^{2} X_i(\tilde{\lambda})$, avec $\tilde{\lambda} = \max(\lambda_1, \lambda_2)$ (voir Fig. IV.5), c'est-à-dire

$$S_{in} - \lambda_2 > X_1(\lambda_2) \quad \text{et} \quad S_{in} - \lambda_1 > X_2(\lambda_1). \tag{IV.11}$$

Sous les hypothèses **H8-H12**, Lobry et al. [42, 44] ont montré qu'il existe un unique équilibre strictement positif de (IV.10) qui est GAS.

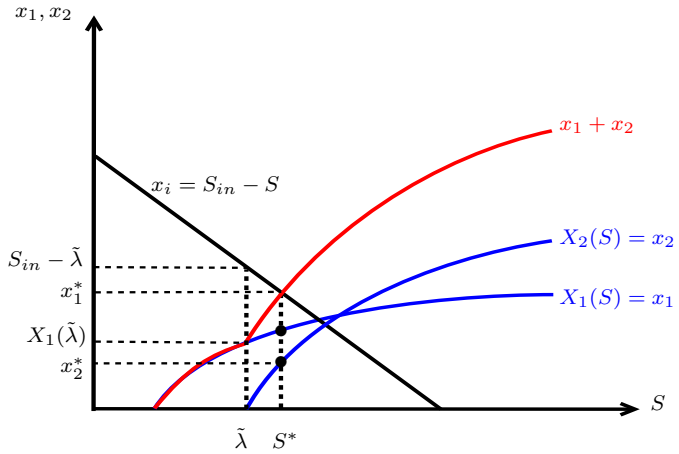


**Fig. IV.5** – Caractéristique à l'équilibre de (IV.10) : Condition d'existence de l'équilibre strictement positif sous l'hypothèse **H12**.

Notons que comme les fonctions $\mu_1(\lambda_2, .)$ et $\mu_2(\lambda_1, .)$ sont strictement décroissantes et

$$\mu_1(\lambda_2, X_1(\lambda_2)) = D, \quad \mu_2(\lambda_1, X_2(\lambda_1)) = D$$

alors l'hypothèse **H12** est équivalente à

$$\mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) < D \quad \text{et} \quad \mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) < D. \tag{IV.12}$$

Dans la suite, nous montrons que le système d'ordre trois (IV.10) peut être réduit à un système de second ordre. Nous définissons pour cela l'ensemble compact par

$$\Omega = \Big\{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 : S + x_1 + x_2 = S_{in}\Big\}.$$

Soit $z = S + x_1 + x_2$, on a $\dot{z} = D(S_{in} - z)$, alors $z = S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt}$. D'où $z \leqslant \max(S_{in}, z(0))$ pour tout $(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3$. Par suite, pour toute condition initiale positive, toutes les trajectoires du système sont bornées. En outre, l'ensemble $\Omega$ est attracteur de toutes les trajectoires dans $\mathbb{R}_+^3$. Ainsi, le système (IV.10) est équivalent au système asymptotiquement autonome

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= \Big[\mu_1\Big(S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt} - x_1 - x_2, x_1\Big) - D\Big]\, x_1 \\ \dot{x}_2 &= \Big[\mu_2\Big(S_{in} + (z(0) - S_{in})e^{-Dt} - x_1 - x_2, x_2\Big) - D\Big]\, x_2. \end{cases} \tag{IV.13}$$

On se place sur l'ensemble invariant $S + x_1 + x_2 = S_{in}$, dont le système limite est

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= [\mu_1(S_{in} - x_1 - x_2, x_1) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 &= [\mu_2(S_{in} - x_1 - x_2, x_2) - D]x_2. \end{cases} \tag{IV.14}$$

Nous commençons par étudier ce modèle par la méthode des isoclines. Cette étude sera utile pour le modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique.

Le système (IV.14) est défini sur l'ensemble $M = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : x_1 + x_2 \leqslant S_{in}\}$. L'étude du portrait de phases de ce système réduit sur $\Omega$ montre qu'il existe seulement des nœuds stables, des nœuds instables, des points selles et qu'il n'existe pas de trajectoires joignant deux points selles. Ainsi, nous pouvons appliquer le résultat de Thieme [64] et conclure que le comportement asymptotique de la solution du système (IV.13) est le même que celui du système réduit (IV.14).

### 3.1 Existence des points d'équilibre

Nous étudions dans la suite l'existence et l'unicité des points d'équilibre du système (IV.14) sous les hypothèses **H8-H10**. L'équilibre de lessivage $E_0 = (0, 0)$ existe toujours. Nous démontons le résultat suivant :

**Proposition IV.5.** *Le système (IV.14) admet un équilibre d'extinction de $x_2$, $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$, et un équilibre d'extinction de $x_1$, $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$, où $\tilde{x}_i$ est solution de l'équation*

$$\mu_i(S_{in} - x_i, x_i) = D \quad \textit{pour} \quad i = 1, 2.$$

**Preuve.** Posons pour $i = 1, 2$ :

$$\psi_i(x_i) = \mu_i(S_{in} - x_i, x_i) - D.$$

D'après les hypothèses **H8** et **H10**, nous déduisons que

$$\psi_i(S_{in}) = -D < 0 \quad \text{et} \quad \psi_i(0) = \mu_i(S_{in}, 0) - D > 0.$$

De l'hypothèse **H9**, nous avons

$$\psi_i'(x_i) = -\frac{\partial \mu_i}{\partial S}(S_{in} - x_i, x_i) + \frac{\partial \mu_i}{\partial x_i}(S_{in} - x_i, x_i) < 0,$$

donc il existe une unique solution $\tilde{x}_i \in ]0, S_{in}[$ telle que $\psi_i(\tilde{x}_i) = 0$. ■

Notons par $f_i$, $i = 1, 2$, les deux fonctions à deux variables suivantes :

$$f_i(x_1, x_2) = \mu_i(S_{in} - x_1 - x_2, x_i) - D.$$

Ainsi, nous avons le résultat suivant :

**Lemme IV.2.**

1. *L'équation $f_1(x_1, x_2) = 0$, définit une fonction décroissante*

$$\begin{array}{rcl} F_1 : [0, \quad \tilde{x}_1] & \longrightarrow & [0, S_{in} - \lambda_1] \\ x_1 & \longrightarrow & F_1(x_1) = x_2 \end{array}$$

*telle que $F_1(0) = S_{in} - \lambda_1$, $F_1(\tilde{x}_1) = 0$ et $F_1'(x_1) < -1$.*

2. *L'équation $f_2(x_1, x_2) = 0$, définit une fonction décroissante*

$$\begin{array}{rcl} F_2 : [0, \quad S_{in} - \lambda_2] & \longrightarrow & [0, \tilde{x}_2] \\ x_1 & \longrightarrow & F_2(x_1) = x_2 \end{array}$$

*telle que $F_2(0) = \tilde{x}_2$, $F_2(S_{in} - \lambda_2) = 0$ et $F_2'(x_1) > -1$.*

**Preuve.**

1. Comme $f_1$ est de classe $C^1$ sur $\mathbb{R}_+^2$, dont les dérivées partielles sont

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_1} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0, \quad \frac{\partial f_1}{\partial x_2} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} < 0,$$

alors, d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $f_1(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = F_1(x_1)$ de classe $C^1$ sur $[0, \tilde{x}_1]$ telle que

$$F_1'(x_1) = -\frac{\frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_1, F_1(x_1))}{\frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x_1, F_1(x_1))} = \frac{-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}}{\frac{\partial \mu_1}{\partial S}} < -1.$$

De plus, si $x_1 = 0$, alors

$$F_1(0) = x_2 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_1(S_{in} - x_2, 0) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_2 = S_{in} - \lambda_1.$$

Si $x_2 = 0$, alors

$$F_1(x_1) = 0 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_1(S_{in} - x_1, x_1) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_1 = \tilde{x}_1.$$

2. Comme $f_2$ est de classe $C^1$ sur $\mathbb{R}_+^2$, dont les dérivées partielles sont

$$\frac{\partial f_2}{\partial x_1} = -\frac{\partial \mu_2}{\partial S} < 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial x_2} = -\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} < 0,$$

alors d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $f_2(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = F_2(x_1)$ de classe $C^1$ sur $[0, S_{in} - \lambda_2]$ telle que

$$F_2'(x_1) = \frac{\frac{\partial \mu_2}{\partial S}}{-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}} < 0$$

et $F_2'(x_1) > -1$. De plus, si $x_2 = 0$, alors

$$F_2(x_1) = 0 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_2(S_{in} - x_1, 0) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_1 = S_{in} - \lambda_2.$$

Si $x_1 = 0$, alors

$$F_2(0) = x_2 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_2(S_{in} - x_2, x_2) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_2 = \tilde{x}_2.$$

■

**Proposition IV.6.** *Le système (IV.14) admet un unique équilibre strictement positif si et seulement si*

$$S_{in} - \lambda_1 > \tilde{x}_2 \quad et \quad S_{in} - \lambda_2 > \tilde{x}_1. \tag{IV.15}$$

**Preuve.** L'équilibre strictement positif est donné par la solution des équations

$$f_i(x_1, x_2) = 0, \quad \text{pour} \quad i = 1, 2$$

D'après le Lemme IV.2, ces deux équations définissent deux fonctions $x_2 = F_i(x_1)$, $i = 1, 2$. Ainsi, l'équilibre strictement positif est donné par l'intersection de deux isoclines correspondant à ces deux fonctions (voir Fig. IV.6). Nous considérons la fonction

$$F(x_1) = F_1(x_1) - F_2(x_1).$$

D'après le Lemme IV.2, $F_1'(x_1) < -1$ et $F_2'(x_1) > -1$. Nous en déduisons que $F'(x_1) < 0$. Par suite, il existe une unique solution $x_1^* \in ]0, \tilde{x}_1[$ telle que $F_1(x_1^*) = F_2(x_1^*) = x_2^*$ si et seulement si

$$F(0) = S_{in} - \lambda_1 - \tilde{x}_2 > 0 \quad \text{et} \quad F(\tilde{x}_1) = -F_2(\tilde{x}_1) < 0.$$

Ce qui achève la preuve de la proposition. ■

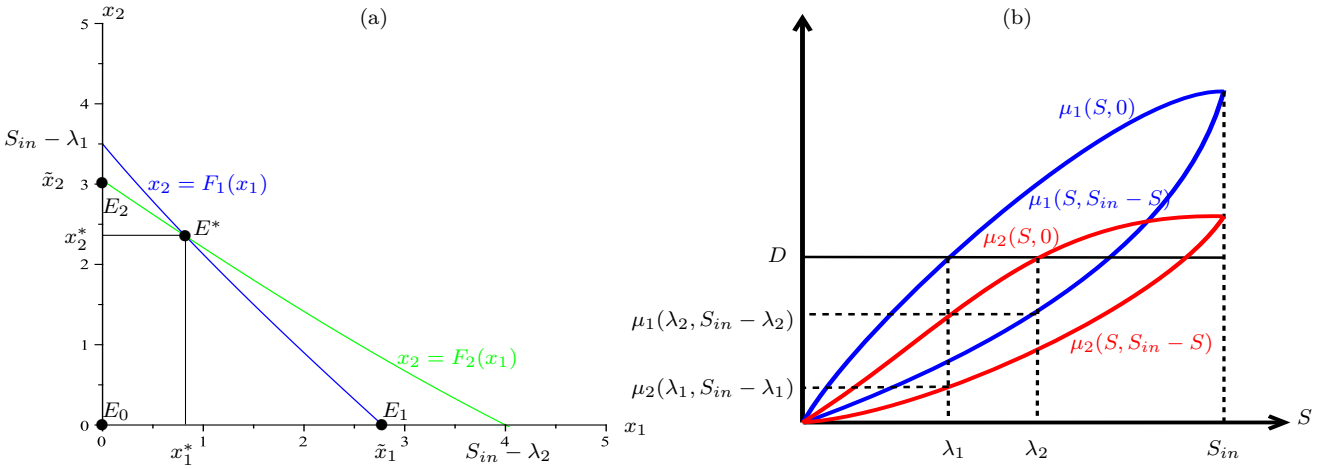


**Fig. IV.6** – Condition d'existence et d'unicité de l'équilibre de coexistence : (a) $S_{in} - \lambda_1 > \tilde{x}_2$ et $S_{in} - \lambda_2 > \tilde{x}_1$, (b) $\mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) < D$ et $\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) < D$.

La Fig. IV.6 (a) montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif $E^*$ lorsque la condition (IV.15) est satisfaite. Notons que comme la fonction $x_i \longmapsto \psi_i(x_i) = \mu_i(S_{in} - x_i, x_i) - D$ s'annule en $\tilde{x}_i$ et est strictement décroissante, pour $i = 1, 2$, alors la condition (IV.15) est équivalente à

$$\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) - D < \psi_2(\tilde{x}_2) = 0 \quad \text{et} \quad \mu_1(\lambda_2, S_{in} - \lambda_2) - D < \psi_1(\tilde{x}_1) = 0.$$

Ainsi, la condition (IV.15) est équivalente à la condition (IV.12) (voir Fig. IV.6 (b)).

La Fig. IV.7 (a) illustre le cas $S_{in} - \lambda_1 < \tilde{x}_2$ pour lequel l'équilibre strictement positif n'existe pas. La Fig. IV.7 (b) illustre la condition équivalente : $\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) > D$.

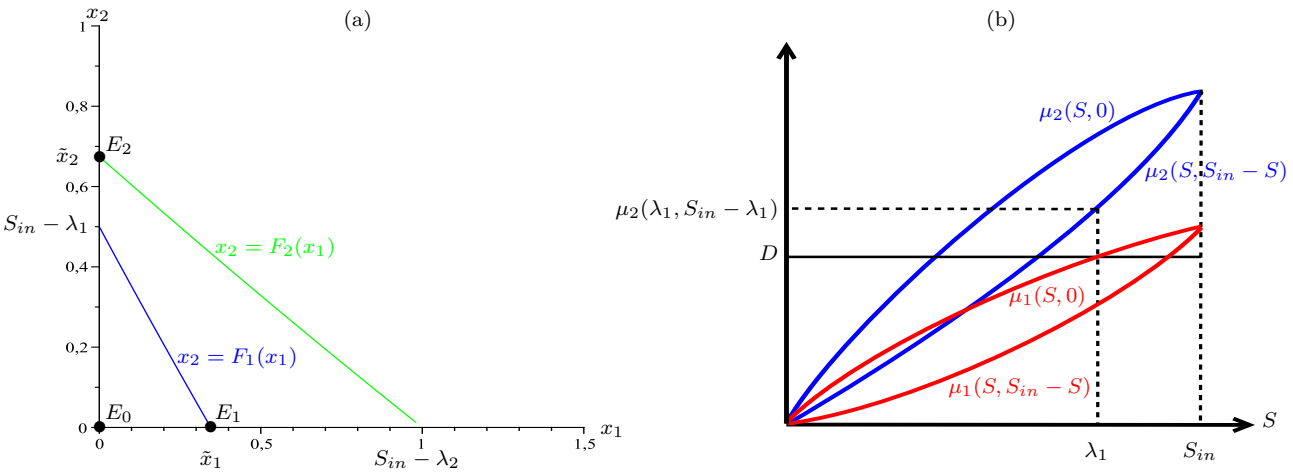


**Fig. IV.7** – Condition d'existence de l'équilibre $E^*$ non satisfaite : (a) $S_{in} - \lambda_1 < \tilde{x}_2$, (b) $\mu_2(\lambda_1, S_{in} - \lambda_1) > D$.

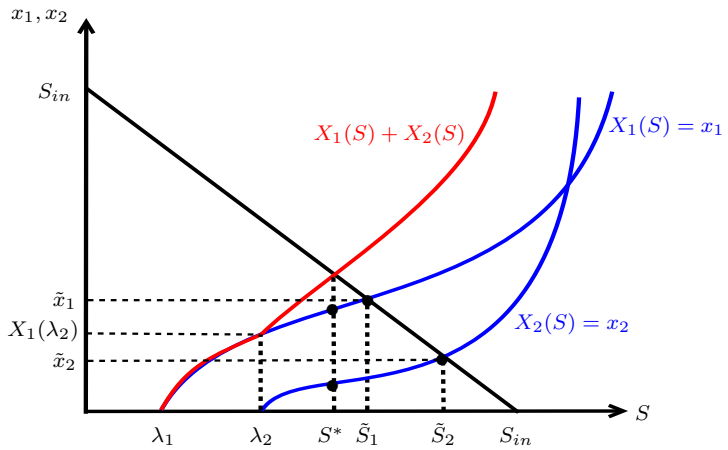


**Fig. IV.8** – Caractéristique à l'équilibre de (IV.10) : Condition d'existence de l'équilibre $E^*$ : $\lambda_2 < \tilde{S}_1$.

***Remarque*** IV.2. Soit les points d'équilibre du système (IV.10), $E_1 = (\tilde{S}_1, \tilde{x}_1, 0)$ et $E_2 = (\tilde{S}_2, 0, \tilde{x}_2)$ où $\tilde{S}_i$ solution de l'équation

$$X_i(S) = S_{in} - S \quad \text{avec} \quad X_i(S) = x_i, \quad \text{pour} \quad i = 1, 2.$$

Notons que la fonction $\xi_i(S) = S_{in} - S - X_i(S)$ est strictement décroissante,

$$\xi(\lambda_i) = S_{in} - \lambda_i > 0 \quad \text{et} \quad \xi(S_{in}) = -X_i(S_{in}) < 0.$$

Donc, il existe une unique solution $\tilde{S}_i \in ]\lambda_i, S_{in}[$ telle que $\xi_i(\tilde{S}_i) = 0$. Ainsi, la condition d'existence et d'unicité de l'équilibre $E^*$ (IV.15) est équivalente à $\lambda_2 < \tilde{S}_1$ et $\lambda_1 < \tilde{S}_2$ (voir Fig. IV.8).

### 3.2 Stabilité locale

Dans cette section, nous étudions la stabilité locale de l'équilibre strictement positif de (IV.14) quand il existe.

**Proposition IV.7.** *Dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, c'est-à-dire si la condition (IV.15) est vérifiée, alors il est LES.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E^* = (x_1^*, x_2^*)$ est

$$\mathbf{J_E} = \begin{bmatrix} \left(-\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1^* & -\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} x_1^* \\ -\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} x_2^* & \left(-\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2^* \end{bmatrix}.$$

Comme

$$\det J_E = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S}\frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} - \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_1^* x_2^* > 0,$$

$$\text{tr } J_E = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} x_1^* + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} x_1^* - \frac{\partial \mu_2}{\partial S} x_2^* + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} x_2^* < 0,$$

alors les deux valeurs propres de $J_E$ sont à partie réelle strictement négative. Par suite, $E^*$ est LES. ■

### 3.3 Stabilité globale

Nous étudions, dans cette section, la stabilité globale de l'équilibre strictement positif de (IV.14).

**Proposition IV.8.** *Dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe, il est GES sur le quadrant positif ouvert.*

**Preuve.** On a $z = x_1 + x_2 \leqslant \max(S_{in}, z(0))$ pour tout $(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2$, d'où pour toute condition initiale positive, les solutions du système (IV.14) sont positivement bornées et par suite les ensembles limites sont compacts non vides. D'après le théorème Poincaré-Bendixson [61], ces ensembles limites sont soit des points d'équilibre soit des orbites périodiques soit des polycycles. En faisant le changement de variable $\xi_1 = \ln(x_1)$ et $\xi_2 = \ln(x_2)$, dont les dérivées par rapport au temps sont $\dot{\xi}_1 = \dot{x}_1/x_1$ et $\dot{\xi}_2 = \dot{x}_2/x_2$, le système (IV.14) devient

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 &= \mu_1\left(S_{in} - e^{\xi_1} - e^{\xi_2}, e^{\xi_1}\right) - D \\ \dot{\xi}_2 &= \mu_2\left(S_{in} - e^{\xi_1} - e^{\xi_2}, e^{\xi_2}\right) - D. \end{cases}$$

Soit

$$G(\xi_1, \xi_2) = \begin{pmatrix} g_1\left(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}\right) \\ g_2\left(e^{\xi_1}, e^{\xi_2}\right) \end{pmatrix}.$$

Notons que la divergence de $G$ est

$$\textbf{div } G = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) e^{\xi_1} + \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) e^{\xi_2} < 0,$$

alors d'après le critère du Dulac, on ne peut pas avoir dans l'ensemble limite une orbite périodique ou un polycycle. Finalement, en utilisant le théorème de Butler-McGehee [61], nous déduisons que toutes les solutions convergent globalement vers l'équilibre strictement positif $E^*$ pour toute condition initiale strictement positive. ■

# 4 Densité-dépendance intra et inter-spécifique

Pour voir l'effet de la compétition inter-spécifique sur la coexistence des espèces, on remplace les taux de croissance densité-dépendant intra-spécifiques $\mu_i(S, x_i), i = 1, 2$, dans le modèle (IV.10) par les taux de croissance densité-dépendant intra et inter-spécifique $\mu_i(S, x_i + \alpha x_j)$, $i, j = 1, 2$ avec $i \neq j$ où $\alpha$ est un paramètre positif qui désigne la compétition inter-spécifique entre les deux populations. Plus précisément, on se propose d'étudier le modèle suivant

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= [\mu_1(S_{in} - x_1 - x_2, x_1 + \alpha x_2) - D]x_1 \\ \dot{x}_2 &= [\mu_2(S_{in} - x_1 - x_2, x_2 + \alpha x_1) - D]x_2. \end{cases} \tag{IV.16}$$

Nous supposons que les hypothèses **H8-H10** et la condition (IV.15) sont vérifiées. L'équilibre de lessivage $E_0 = (0, 0)$ existe toujours. Les points d'équilibre d'extinction de $x_1$ et $x_2$, respectivement, $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$ et $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$ existent et sont uniques.

## 4.1 Existence de l'équilibre strictement positif

L'équilibre strictement positif $E^*$ est déterminé par les solutions des équations

$$k_i(x_1, x_2) = \mu_i(S_{in} - x_1 - x_2, x_i + \alpha x_j) - D = 0, \quad \text{pour} \quad i, j = 1, 2 \quad \text{avec} \quad i \neq j.$$

Posons $h_{i\alpha}(x_i) = \mu_j(S_{in} - x_i, \alpha x_i) - D$ pour $i, j = 1, 2$ avec $i \neq j$. Nous démontrons alors le résultat suivant :

**Lemme IV.3.**

1. *L'équation $k_1(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction décroissante*

$$\begin{array}{rcl} K_1 : [0, \quad \tilde{x}_1] & \longrightarrow & [0, \bar{x}_2] \\ x_1 & \longrightarrow & K_1(x_1) = x_2 \end{array}$$

*telle que $K_1(0) = \bar{x}_2$ et $K_1(\tilde{x}_1) = 0$ où $\bar{x}_2$ est solution de $h_{2\alpha}(x_2) = 0$.*

2. *L'équation $k_2(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction décroissante*

$$\begin{array}{rcl} K_2 : [0, \quad \bar{x}_1] & \longrightarrow & [0, \tilde{x}_2] \\ x_1 & \longrightarrow & K_2(x_1) = x_2 \end{array}$$

*telle que $K_2(0) = \tilde{x}_2$ et $K_2(\bar{x}_1) = 0$ où $\bar{x}_1$ est solution de $h_{1\alpha}(x_1) = 0$.*

**Preuve.**

1. Comme $k_1$ est de classe $C^1$ sur $\mathbb{R}_+^2$, dont les dérivées partielles sont

$$\frac{\partial k_1}{\partial x_1} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0, \quad \frac{\partial k_1}{\partial x_2} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0,$$

alors, d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $k_1(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = K_1(x_1)$ de classe $C^1$ sur $[0, \tilde{x}_1]$ telle que

$$K_1'(x_1) = \frac{-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}}{\frac{\partial \mu_1}{\partial S} - \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}} < 0.$$

Si $0 \leqslant \alpha < 1$ alors $K_1'(x_1) < -1$ et si $\alpha > 1$ alors $-1 < K_1'(x_1) < 0$. De plus, si $x_1 = 0$, alors $K_1(0) = x_2$ si et seulement si $h_{2\alpha}(x_2) = 0$. D'après les hypothèses **H8** et **H10**, nous avons

$$h_{2\alpha}(0) = \mu_1(S_{in}, 0) - D > 0 \quad \text{et} \quad h_{2\alpha}(S_{in}) = -D < 0.$$

De plus,

$$h_{2\alpha}'(x_2) = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} < 0,$$

donc il existe une unique solution $\bar{x}_2 \in ]0, S_{in}[$ telle que $h_{2\alpha}(\bar{x}_2) = 0$. Si $x_2 = 0$, alors

$$K_1(x_1) = 0 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_1(S_{in} - x_1, x_1) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_1 = \tilde{x}_1.$$

2. Comme $k_2$ est de classe $C^1$ sur $\mathbb{R}_+^2$, dont les dérivées partielles sont

$$\frac{\partial k_2}{\partial x_1} = -\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} < 0, \quad \frac{\partial k_2}{\partial x_2} = -\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} < 0,$$

alors, d'après le théorème des fonctions implicites, l'équation $k_2(x_1, x_2) = 0$ définit une fonction $x_2 = K_2(x_1)$ de classe $C^1$ sur $[0, \bar{x}_1]$ telle que

$$K_2'(x_1) = \frac{\frac{\partial \mu_2}{\partial S} - \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}}{-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}} < 0.$$

Si $\alpha > 1$ alors $K_2'(x_1) < -1$ et si $0 \leqslant \alpha < 1$ alors $-1 < K_2'(x_1) < 0$. De plus, si $x_2 = 0$, alors

$K_2(x_1) = 0$ si et seulement si $h_{1\alpha}(x_1) = 0$. D'après l'hypothèse **H8** et **H10**, nous avons

$$h_{1\alpha}(0) = \mu_2(S_{in}, 0) - D > 0 \quad \text{et} \quad h_{1\alpha}(S_{in}) = -D < 0.$$

De plus,

$$h'_{1\alpha}(x_1) = -\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} < 0,$$

donc il existe une unique solution $\bar{x}_1 \in ]0, S_{in}[$ telle que $h_{1\alpha}(\bar{x}_1) = 0$. Si $x_1 = 0$, alors

$$K_2(0) = x_2 \quad \Longleftrightarrow \quad \mu_2(S_{in} - x_2, x_2) = D \quad \Longleftrightarrow \quad x_2 = \tilde{x}_2.$$

■

Le lemme suivant montre, selon la position de $\tilde{x}_1$ et $\tilde{x}_2$, l'existence de deux valeurs critiques du paramètre $\alpha$ solutions de l'équation $h_i(\alpha) = 0$, pour $i = 1, 2$, où

$$h_1(\alpha) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha\tilde{x}_1) - D \quad \text{et} \quad h_2(\alpha) = \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha\tilde{x}_2) - D.$$

Ensuite, nous démontrons selon la valeur de $\alpha$ entre ces deux valeurs critiques l'existence de l'équilibre strictement positif $E^*$.

**Lemme IV.4.**

1. *Si $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$, alors il existe une unique valeur critique $\alpha_1^c < 1$ telle que $h_1(\alpha_1^c) = 0$. De plus, il existe une unique valeur critique $\alpha_2^c > 1$ telle que $h_2(\alpha_2^c) = 0$ si et seulement si $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$.*
2. *Si $\tilde{x}_1 < \tilde{x}_2$, alors il existe une unique valeur critique $\alpha_2^c < 1$ telle que $h_2(\alpha_2^c) = 0$. De plus, il existe une unique valeur critique $\alpha_1^c > 1$ telle que $h_1(\alpha_1^c) = 0$ si et seulement si $\mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, +\infty) < D$.*
3. *Si $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$, alors il existe deux valeurs critiques $\alpha_1^c = \alpha_2^c = 1$ telles que $h_1(\alpha_1^c) = h_2(\alpha_2^c) = 0$.*

**Preuve.**

1. D'après la condition (IV.15), nous avons $S_{in} - \tilde{x}_1 > \lambda_2$, alors

$$h_1(0) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, 0) - D > \mu_2(\lambda_2, 0) - D = 0.$$

Dans le cas où $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$, nous avons

$$h_1(1) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \tilde{x}_1) - D < \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_2, \tilde{x}_2) - D = 0,$$

car la fonction $x_i \longmapsto \mu_i(S_{in} - x_i, x_i)$ est strictement décroissante. De plus, $h'_i(\alpha) = \dfrac{\partial \mu_i}{\partial x_i}\tilde{x}_j < 0$ pour $i, j = 1, 2$ avec $i \neq j$. Par suite, il existe une unique solution $\alpha_1^c \in ]0, 1[$ telle que $h_1(\alpha_1^c) = 0$ (voir Fig. IV.9). En outre,

$$h_2(1) = \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \tilde{x}_2) - D > \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_1, \tilde{x}_1) - D = 0$$

et comme $h_2(\cdot)$ est strictement décroissante, alors il existe une unique solution $\alpha_2^c \in ]1, +\infty[$ telle que $h_2(\alpha_2^c) = 0$ si et seulement si

$$\lim_{\alpha \longrightarrow +\infty} h_2(\alpha) < 0 \quad \text{c'est-à-dire} \quad \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D.$$

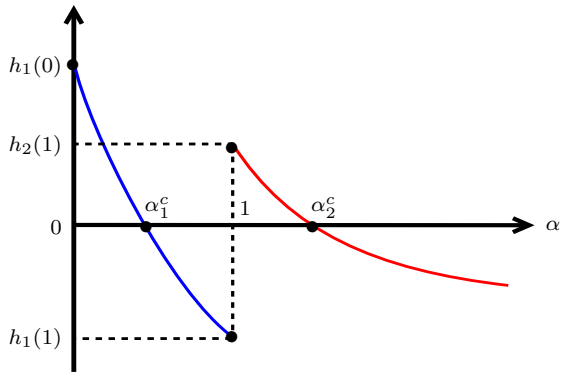


**Fig. IV.9** – Existence des deux valeurs critiques dans le premier cas : $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$ et $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$.

2. De la même manière, nous traitons le cas $\tilde{x}_1 < \tilde{x}_2$.
3. Dans le cas $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$, la fonction $h_1(\cdot)$ est strictement décroissante et

$$h_1(1) = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \tilde{x}_1) - D = \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_2, \tilde{x}_2) - D = 0$$

donc il existe une unique solution $\alpha_1^c = 1$ de l'équation $h_1(\alpha) = 0$. De même, nous démontrons que $\alpha_2^c = 1$.

■

Sans perte de généralité, on se place dans le premier cas : $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$ et $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$. Nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition IV.9.**

1. *Si $0 \leqslant \alpha < \alpha_1^c$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $E^*$.*
2. *Si $\alpha_1^c \leqslant \alpha \leqslant \alpha_2^c$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif.*
3. *Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $E^*$.*

**Preuve.** L'équilibre strictement positif est donné par la solution des équations

$$k_i(x_1, x_2) = 0, \quad \text{pour} \quad i = 1, 2.$$

D'après le Lemme IV.3, ces deux équations définissent deux fonctions $x_2 = K_i(x_1)$, $i = 1, 2$. Nous considérons la fonction

$$K(x_1) = K_1(x_1) - K_2(x_1).$$

D'après les Lemmes IV.3 et IV.4, il existe $\alpha_1^c < 1$ et $\alpha_2^c > 1$ tels que pour tout $0 \leqslant \alpha < \alpha_1^c$,

$$K'(x_1) = K_1'(x_1) - K_2'(x_1) < 0.$$

Par définition des fonctions $h_i(\cdot)$ et $h_{i\alpha}(\cdot)$, pour $i = 1, 2$, nous avons les équivalences suivantes :

$$h_1(\alpha_1^c) < h_1(\alpha) \iff D < \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha\tilde{x}_1) \iff h_{1\alpha}(\bar{x}_1) < h_{1\alpha}(\tilde{x}_1) \iff \bar{x}_1 > \tilde{x}_1,$$

$$h_2(\alpha_2^c) < h_2(\alpha) \iff D < \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha\tilde{x}_2) \iff h_{2\alpha}(\bar{x}_2) < h_{2\alpha}(\tilde{x}_2) \iff \bar{x}_2 > \tilde{x}_2.$$

Ainsi, nous en déduisons que

$$K(0) = \bar{x}_2 - \tilde{x}_2 > 0 \quad \text{et} \quad K(\tilde{x}_1) = -K_2(\tilde{x}_1) < 0.$$

Par suite, il existe une unique solution $x_1^* \in ]0, \tilde{x}_1[$ telle que $K_1(x_1^*) = K_2(x_1^*) = x_2^*$, c'est-à-dire qu'il existe un unique équilibre strictement positif $E^*$ (voir Fig. IV.10 (a)).

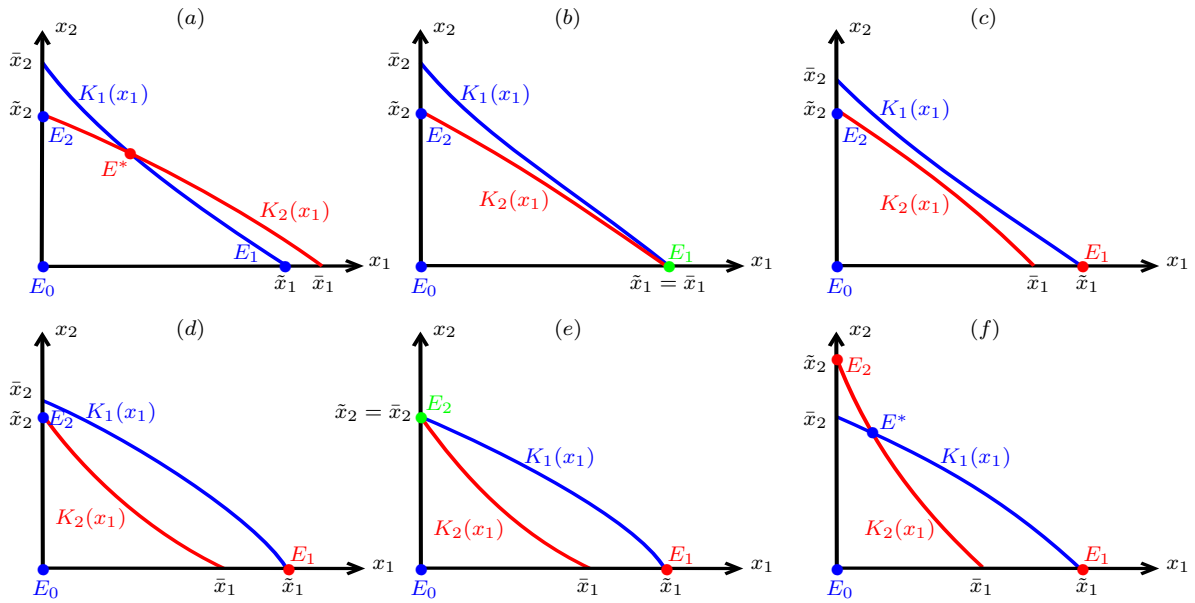


**Fig. IV.10** – Les isoclines de (IV.16) selon le paramètre $\alpha$.

Si $\alpha_1^c \leqslant \alpha < 1$, alors $\bar{x}_2 > \tilde{x}_2$ et $\bar{x}_1 \leqslant \tilde{x}_1$, c'est-à-dire

$$K(0) = \bar{x}_2 - \tilde{x}_2 > 0 \quad \text{et} \quad K(\tilde{x}_1) = -K_2(\tilde{x}_1) \geqslant 0.$$

De plus, $K'(x_1) < 0$, alors nous déduisons que l'équilibre strictement positif $E^*$ n'existe pas (voir Fig. IV.10 (b)-(c)). Si $\alpha = 1$, alors $K'(x_1) = 0$ pour tout $x_1 \in [0, \tilde{x}_1]$ avec $K(0) > 0$. D'où $E^*$ n'existe pas. Si $1 < \alpha \leqslant \alpha_2^c$, alors $K'(x_1) > 0$ pour tout $x_1 \in [0, \tilde{x}_1]$ avec $K(0) \geqslant 0$. Ainsi, $E^*$ n'existe pas (voir Fig. IV.10 (d)-(e)). Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors $K'(x_1) > 0$, $K(0) < 0$ et $K(\tilde{x}_1) > 0$. Par suite, il existe un unique

équilibre strictement positif $E^*$ (voir Fig. IV.10 (f)). ■

***Remarque*** IV.3.

1. Pour $\alpha = 1$, les isoclines du système (IV.16) avec $x_i \neq 0$ sont données par l'équation

$$\mu_i(S_{in} - Z, Z) = D, \quad \text{pour} \quad i = 1, 2$$

où $Z = x_1 + x_2$. Ainsi, $Z = c_i$ où $c_i$ sont des constantes, c'est-à-dire ces isoclines sont des droites et comme $\tilde{x}_i$ est solution de l'équation $\mu_i(S_{in} - x_i, x_i) = D$, alors $x_2 = -x_1 + \tilde{x}_i$ pour $i = 1, 2$. Par suite, si $\tilde{x}_1 \neq \tilde{x}_2$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif.

2. Pour $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$, nous avons $\alpha_1^c = \alpha_2^c = 1$. Si $\alpha \neq 1$, alors il existe un unique équilibre strictement positif (voir Fig. IV.11 (a)-(c)). Si $\alpha = 1$, alors il existe une infinité d'équilibres strictement positifs qui sont donnés par la droite $\Delta$ d'équation : $x_2 = -x_1 + \tilde{x}_1$ (voir Fig. IV.11 (b)).

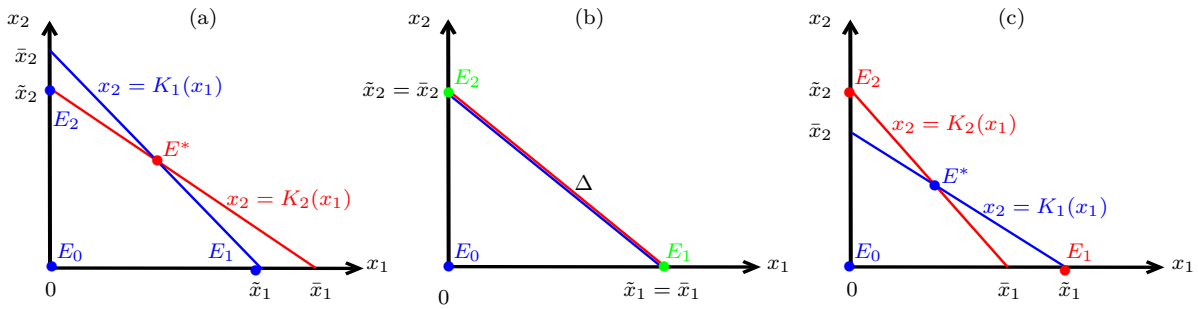


**Fig. IV.11** – Isoclines dans le cas $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$ : (a) $\alpha < 1$ , (b) $\alpha = 1$, (c) $\alpha > 1$.

## 4.2 Comportement asymptotique

Dans cette section, nous étudions la stabilité locale des points d'équilibre du système (IV.16). La matrice jacobienne en $(X_1, X_2)$ du système (IV.16) est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1 + \mu_1(S_{in} - x_1 - x_2, x_1 + \alpha x_2) - D, \quad m_{12} = \left(-\frac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right) x_1,$$

$$m_{21} = \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2, \quad m_{22} = \left(-\frac{\partial \mu_2}{\partial S} + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right) x_2 + \mu_2(S_{in} - x_1 - x_2, x_2 + \alpha x_1) - D.$$

La matrice jacobienne en $E_0 = (0, 0)$ est

$$\mathbf{J_0} = \begin{bmatrix} \mu_1(S_{in}, 0) - D & 0 \\ 0 & \mu_2(S_{in}, 0) - D \end{bmatrix}.$$

D'après l'hypothèse **H10**, nous avons $\mu_i(S_{in}, 0) > D$, pour $i = 1, 2$, alors $E_0$ est toujours un nœud répulsif. Sans perte de généralité, on se place dans le premier cas :

$$\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1 \quad \text{et} \quad \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D.$$

Nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition IV.10.**

1. *Si $0 \leqslant \alpha < \alpha_1^c$, alors $E^*$ est LES, alors que $E_1$ et $E_2$ sont des points cols.*
2. *Si $\alpha = \alpha_1^c$, alors $E_1$ est un nœud-col et $E_2$ est un point col.*
3. *Si $\alpha_1^c < \alpha < \alpha_2^c$, alors $E_1$ est LES et $E_2$ est un point col.*
4. *Si $\alpha = \alpha_2^c$, alors $E_1$ est LES et $E_2$ est un nœud-col.*
5. *Si $\alpha > \alpha_2^c$, alors $E^*$ est un point col, alors que $E_1$ et $E_2$ sont LES.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $E_1 = (\tilde{x}_1, 0)$ est

$$\mathbf{J_1} = \begin{bmatrix} \left(-\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right)\tilde{x}_1 & \left(-\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha\dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right)\tilde{x}_1 \\ 0 & \mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha\tilde{x}_1) - D \end{bmatrix}.$$

Donc l'équilibre $E_1$ est LES si et seulement si $\mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, \alpha\tilde{x}_1) < D$, c'est-à-dire si $\alpha > \alpha_1^c$. La matrice jacobienne en $E_2 = (0, \tilde{x}_2)$ est

$$\mathbf{J_2} = \begin{bmatrix} \mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha\tilde{x}_2) - D & 0 \\ \left(-\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha\dfrac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right)\tilde{x}_2 & \left(-\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right)\tilde{x}_2 \end{bmatrix}.$$

Donc l'équilibre $E_2$ est LES si et seulement si $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, \alpha\tilde{x}_2) < D$, c'est-à-dire si $\alpha > \alpha_2^c$. La matrice jacobienne en $E^* = (x_1^*, x_2^*)$ est

$$\mathbf{J_{E^*}} = \begin{bmatrix} \left(-\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right)x_1^* & \left(-\dfrac{\partial \mu_1}{\partial S} + \alpha\dfrac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\right)x_1^* \\ \left(-\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} + \alpha\dfrac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right)x_2^* & \left(-\dfrac{\partial \mu_2}{\partial S} + \dfrac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right)x_2^* \end{bmatrix}.$$

Nous avons

$$\det J_{E^*} = \left[(\alpha - 1)\left(\frac{\partial \mu_1}{\partial S}\frac{\partial \mu_2}{\partial x_2} + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\frac{\partial \mu_2}{\partial S}\right) + \left(1 - \alpha^2\right)\frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}\frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}\right] x_1^* x_2^*,$$

$$\text{tr } J_{E^*} = -\frac{\partial \mu_1}{\partial S}x_1^* + \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}x_1^* - \frac{\partial \mu_2}{\partial S}x_2^* + \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}x_2^* < 0.$$

Si $0 < \alpha < 1$, alors $\det J_{E^*} > 0$ et par suite, les deux valeurs propres de $\mathbf{J_{E^*}}$ sont à partie réelle strictement négative. Ainsi, $E^*$ est LES. Si $\alpha > 1$, alors $\det J_{E^*} < 0$ et $E^*$ est un point col. ■

***Remarque*** IV.4. Dans le cas où $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2$, si $\alpha < 1$, alors $E^*$ est LES, alors que $E_1$ et $E_2$ sont des points cols. Si $\alpha > 1$, alors $E^*$ est un point col, alors que $E_1$ et $E_2$ sont LES. Si $\alpha = 1$, alors $E^*$, $E_1$ et $E_2$ sont des nœuds-cols.

Nous pouvons vérifier le résultat suivant de la même manière que pour la Prop. IV.8.

**Proposition IV.11.** *Dès que l'équilibre strictement positif $E^*$ existe et est LES, il est GES sur le quadrant ouvert positif.*

Le Tab. IV.1 résume la Prop. IV.10 dans le cas $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$ et $\mu_1(S_{in} - \tilde{x}_2, +\infty) < D$, ainsi que le cas $\tilde{x}_1 < \tilde{x}_2$ et $\mu_2(S_{in} - \tilde{x}_1, +\infty) < D$. La lettre S signifie que l'équilibre est stable, la lettre C signifie que l'équilibre est un point col et N.C signifie que l'équilibre est un nœud-col. L'absence de lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.

| Le cas $\tilde{x}_2 < \tilde{x}_1$ | $E_1$ | $E_2$ | $E^*$ | Le cas $\tilde{x}_1 < \tilde{x}_2$ | $E_1$ | $E_2$ | $E^*$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1) $\alpha < \alpha_1^c$ | C | C | S | 1) $\alpha < \alpha_2^c$ | C | C | S |
| 2) $\alpha = \alpha_1^c$ | N.C | C | | 2) $\alpha = \alpha_2^c$ | C | N.C | |
| 3) $\alpha_1^c < \alpha < \alpha_2^c$ | S | C | | 3) $\alpha_2^c < \alpha < \alpha_1^c$ | C | S | |
| 4) $\alpha = \alpha_2^c$ | S | N.C | | 4) $\alpha = \alpha_1^c$ | N.C | S | |
| 5) $\alpha > \alpha_2^c$ | S | S | C | 5) $\alpha > \alpha_1^c$ | S | S | C |

**Tab. IV.1** – Équilibres et leur nature.

## 4.3 Simulations numériques

Dans la suite, nous illustrons les résultats mathématiques de l'étude du modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique (IV.16). Nous considérons les taux de croissance densité-dépendant suivants qui sont obtenus à partir du modèle de floculation (III.17) avec $n = 2$,

$$\mu_i(S, x_i + \alpha x_j) = f_i(S) p_i(x_i + \alpha x_j) + g_i(S)\left[1 - p_i(x_i + \alpha x_j)\right], \quad i, j = 1, 2, \quad i \neq j,$$

où

$$p_i(x_i + \alpha x_j) = \frac{B_i}{B_i + A_i(x_i + \alpha x_j)}, \quad f_i(S) = \frac{m_{i1} S}{a_{i1} + S} \quad \text{et} \quad g_i(S) = \frac{m_{i2} S}{a_{i2} + S}.$$

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres

$$m_{11} = 2, \quad a_{11} = 1.5, \quad m_{21} = 1.5, \quad a_{21} = 1.5, \quad m_{12} = 2.2, \quad a_{12} = 2, \quad m_{22} = 2, \quad a_{22} = 3,$$

$$S_{in} = 5, \quad D = 1, \quad A_1 = 2, \quad B_1 = 3, \quad A_2 = 3 \quad \text{et} \quad B_2 = 4,$$

qui vérifient les hypothèses **H8-H10** et la condition (IV.15). Les deux valeurs critiques sont données par $\alpha_1^c \simeq 0.507$ et $\alpha_2^c \simeq 1.866$. La Fig. IV.12 montre l'existence d'un unique équilibre strictement

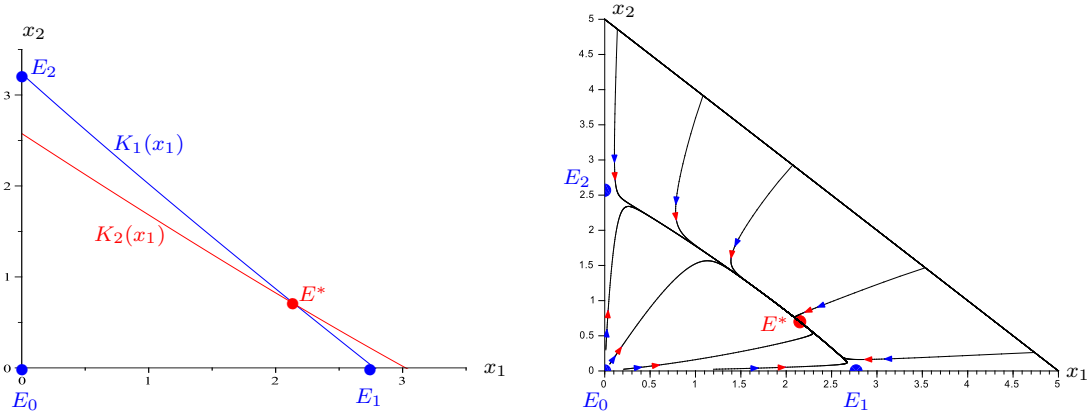


**Fig. IV.12** – Isoclines du système (IV.16) et stabilité globale de $E^*$ pour $\alpha = 0.2$ .

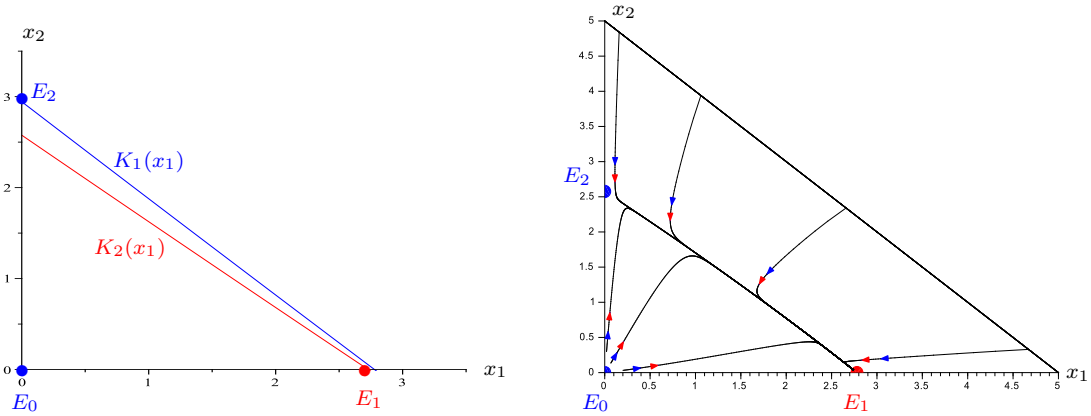


**Fig. IV.13** – Isoclines du système (IV.16) et stabilité globale de $E_1$ pour $\alpha = 0.6$ .

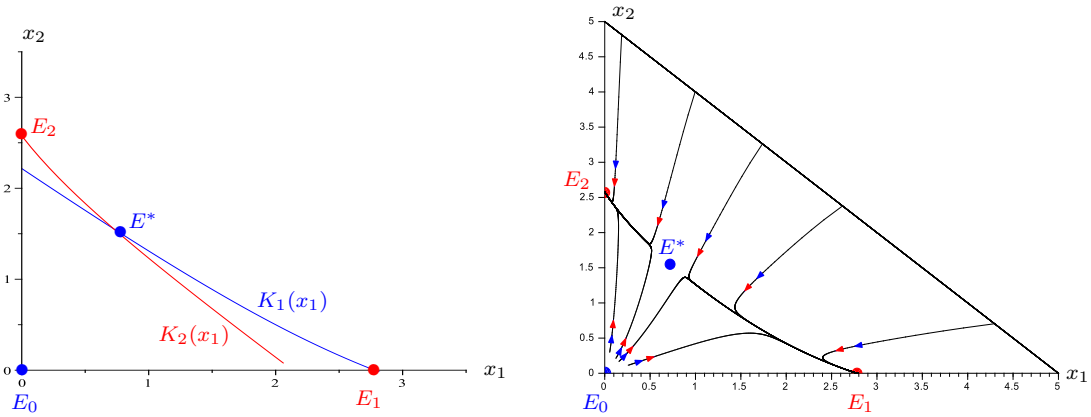


**Fig. IV.14** – Isoclines du système (IV.16) et bistabilité pour $\alpha = 8$ .

positif $E^*$ qui est GES pour $0 \leqslant \alpha < \alpha_1^c$ où $\alpha = 0.2$. Ensuite, il y a une bifurcation nœud-col pour $\alpha = \alpha_1^c$ où l'équilibre $E^*$ disparaît et l'équilibre $E_1$ change de comportement et devient LES pour $\alpha_1^c < \alpha < \alpha_2^c$ (voir Fig. IV.13 pour $\alpha = 0.6$). Finalement, il y a une deuxième bifurcation nœud-col pour $\alpha = \alpha_2^c$ où l'équilibre $E_2$ devient LES avec apparition d'un équilibre strictement positif $E^*$ qui est instable pour $\alpha > \alpha_2^c$. Dans ce cas, le système (IV.16) présente la bistabilité (voir Fig. IV.14 pour $\alpha = 8$).

## 5 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié le modèle densité-dépendant intra-spécifique de plusieurs espèces avec un taux de prélèvement de chaque espèce dépendant de la concentration de la même espèce. Nous avons utilisé la technique de la caractéristique à l'équilibre [44, 45], où nous avons montré, dans certains cas, l'existence d'un unique équilibre strictement positif qui est LES. Dans d'autres cas, nous pouvons avoir plusieurs équilibres strictement positifs. Puisque cette technique ne s'applique pas dans le cas où les taux de croissance dépendent de toutes les espèces, nous avons utilisé la méthode des isoclines pour l'étude du modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique.

Nous avons appliqué cette méthode pour l'étude du modèle densité-dépendant intra-spécifique avec deux espèces et les mêmes taux de dilution, où nous avons retrouvé le résultat de Lobry et al. [42]. Plus précisément, puisque le système est conservatif, le modèle d'ordre trois (IV.10) peut être réduit au modèle de second ordre (IV.14). Nous avons étudié l'existence de l'équilibre strictement positif dans le plan en utilisant les isoclines. Par ailleurs, nous avons étudié le comportement asymptotique local et global de l'équilibre strictement positif.

Pour voir l'effet de la compétition inter-spécifique sur la coexistence des espèces, nous avons analysé le modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique ainsi que les bifurcations selon le terme de compétition inter-spécifique. Pour un terme assez petit, il y a persistance stable de l'équilibre strictement positif qui est GES. Pour un terme assez grand, le système présente la bistabilité avec deux bassins d'attraction où l'équilibre strictement positif est un point col.

Les résultats de ce chapitre ont été publiés en partie dans [21].

# Chapitre V

# Modèle de digestion anaérobie à trois étapes

## 1 Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons un modèle de digestion anaérobie à trois étapes dans un chémostat, comprenant l'hydrolyse du substrat qui peut être sous forme particulaire. Nous considérons que le chémostat fonctionne en mode continu, c'est-à-dire que le débit d'entrée $Q$ est égal au débit de sortie. Nous notons par ailleurs $D = \frac{Q}{V}$ le taux de dilution du système avec $V$ le volume du réacteur. Souhaitant étudier ce modèle dans un contexte le plus générique possible, nous considérons la possibilité de découpler le temps de séjour des solides et le temps de séjour hydraulique ($\frac{1}{D}$) en introduisant le paramètre $\alpha$, $\alpha \in [0, 1]$, qui représente la fraction de la biomasse qui quitte le réacteur ainsi que proposé par [7] pour modéliser un réacteur à biomasse fixée. Avec ces notations, le modèle à trois étapes s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{X}_0 &= DX_{0in} - \alpha DX_0 - r_0, \\ \dot{S}_1 &= D(S_{1in} - S_1) + k_0 r_0 - k_1 \mu_1(S_1) X_1, \\ \dot{X}_1 &= [\mu_1(S_1) - \alpha D]\, X_1, \\ \dot{S}_2 &= D(S_{2in} - S_2) + k_2 \mu_1(S_1) X_1 - k_3 \mu_2(S_2) X_2, \\ \dot{X}_2 &= [\mu_2(S_2) - \alpha D]\, X_2, \end{cases} \tag{V.1}$$

où $X_{0in}$ désigne la concentration du substrat lentement biodégradable à l'entrée du chémostat et $S_{jin}, j = 1, 2$, la concentration du substrat $j$ à l'entrée du chémostat. Avant de passer à l'analyse de ce modèle, les hypothèses suivantes sont introduites. D'après le principe de conservation de la matière, on a les inégalités :

$$\int_{t_1}^{t_2} r_0 V d\tau \geqslant \int_{t_1}^{t_2} k_0 r_0 V d\tau \quad \Longleftrightarrow \quad 1 \geqslant k_0,$$

qui s'interprètent de la manière suivante : pendant une unité de temps, la quantité de $X_0$ dégradée est supérieure ou égale à la quantité de $S_1$ produite. De même, on a $k_1 \geqslant 1 + k_2$ et $k_3 \geqslant 1$, c'est-à-dire que la quantité de $S_1$ dégradée est supérieure ou égale à la quantité de biomasse $X_1$ qui s'est développée et de $S_2$ produit. La quantité de $S_2$ dégradée est supérieure ou égale à la quantité de biomasse $X_2$ qui s'est développée.

Ce chapitre est organisé comme suit. Tout d'abord, nous étudions le modèle (V.1) en supposant que le taux de croissance $\mu_1$ est monotone et $\mu_2$ est non monotone avec $r_0 = k_{hyd}X_0$. Ce modèle est dit sans compartiment microbien hydrolytique. Ensuite, nous étudions le sous-modèle avec compartiment microbien hydrolytique où $r_0 = \mu_0(X_0)X_1$, en supposant que les taux de croissance $\mu_i, i = 0, 1$ sont monotones où le système présente la bistabilité. Puis, nous étudions le sous-modèle avec un taux de croissance $\mu_0$ monotone et $\mu_1$ non monotone. En outre, nous étudions le sous-modèle avec un taux de croissance $\mu_0$ densité-dépendant et $\mu_1$ monotone. Finalement, nous étudions l'existence et le comportement asymptotique des points d'équilibre du modèle à trois étapes avec des taux de croissance $\mu_0$ et $\mu_1$ monotones et $\mu_2$ non monotone. Nous démontrons l'existence d'au plus neuf points d'équilibre dont quatre sont strictement positifs et dont un est LES.

## 2 Modèle sans compartiment microbien hydrolytique

Nous supposons que

**H1 :** La fonction $\mu_1(.)$ est monotone avec $\mu_1(0) = 0$. L'équation $\mu_1(S_1) = \alpha D$ admet une unique solution $\lambda_1 = \mu_1^{-1}(\alpha D)$.

**H2 :** La fonction $\mu_2(.)$ est non monotone avec $\mu_2(0) = 0$. L'équation $\mu_2(S_2) = \alpha D$ admet deux solutions $\lambda_2^i, i = 1, 2$, tel que $\lambda_2^1 < \lambda_2^2$.

Si $r_0 = k_{hyd}X_0$, alors la première équation du système (V.1) dépend seulement de la variable $X_0$, et $X_0$ converge globalement vers son équilibre

$$X_0^* = \frac{D}{k_{hyd} + \alpha D} X_{0in}.$$

À l'équilibre de $X_0$, les quatre dernières équations du système (V.1) se réduisent au modèle AM2, [5, 6], suivant :

$$\begin{cases} \dot{S}_1 &= D(S_{1in}^* - S_1) - k_1\mu_1(S_1)X_1, \\ \dot{X}_1 &= [\mu_1(S_1) - \alpha D]\, X_1, \\ \dot{S}_2 &= D(S_{2in} - S_2) + k_2\mu_1(S_1)X_1 - k_3\mu_2(S_2)X_2, \\ \dot{X}_2 &= [\mu_2(S_2) - \alpha D]\, X_2, \end{cases} \tag{V.2}$$

où

$$S_{1in}^* = S_{1in} + \frac{k_0 k_{hyd}}{k_{hyd} + \alpha D} X_{0in}.$$

À chaque équilibre $F = (S_1^*, X_1^*, S_2^*, X_2^*)$ du modèle (V.2) correspond un équilibre $E = (X_0^*, S_1^*, X_1^*, S_2^*, X_2^*)$ du modèle (V.1). De plus, la stabilité locale de ces derniers est déduite de celle des équilibres correspondants $F$ de (V.2). L'analyse du système (V.2) a été faite dans [5, 6]. À partir de cette étude, nous obtenons le résultat suivant :

**Proposition V.1.** *Les points d'équilibre du système (V.1) sont donnés par*

1. $E_0 = (X_0^*, S_{1in}^*, 0, S_{2in}, 0)$ *qui existe toujours.*
2. $E_1^i = (X_0^*, S_{1in}^*, 0, \lambda_2^i, X_2^i)$, $i = 1, 2$, *avec* $X_2^i = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i)$, *qui existe si et seulement si* $S_{2in} > \lambda_2^i$.
3. $E_2^0 = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, S_{2in}^*, 0)$ *avec*
$$X_1^* = \frac{1}{k_1\alpha}(S_{1in}^* - \lambda_1) \quad et \quad S_{2in}^* = S_{2in} + \frac{k_2}{k_1}(S_{1in}^* - \lambda_1),$$
*qui existe si et seulement si* $S_{1in}^* > \lambda_1$.
4. $E_2^i = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, \lambda_2^i, X_2^{*i})$, $i = 1, 2$, *avec* $X_2^{*i} = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in}^* - \lambda_2^i)$, *qui existe si et seulement si* $S_{1in}^* > \lambda_1$ *et* $S_{2in}^* > \lambda_2^i$.

Nous rappelons que la condition de persistance des espèces $X_1$ dans le modèle AM2 est $\lambda_1 < S_{1in}$, [5, 6]. Par l'effet de l'hydrolyse, $S_{1in}$ a été augmentée à $S_{1in}^*$. La condition de persistance de l'espèce $X_1$ dans le modèle d'hydrolyse devient $\lambda_1 < S_{1in}^*$ ; assez logiquement puisque recevant davantage de substrat, l'espèce 1 se trouve favorisée par l'ajout du terme d'hydrolyse.

## 3 Sous-modèle avec compartiment microbien hydrolytique

Dans la suite, nous nous intéressons à l'étude du sous-modèle donné par les trois premières équations du système (V.1) avec $r_0 = \mu_0(X_0)X_1$, que nous pourrons découpler des deux dernières équations, puisque les trois premières équations ne dépendent pas des variables $X_2$ et $S_2$. Ainsi, nous nous proposons d'étudier l'existence et la stabilité des points d'équilibre du sous-modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = D(X_{0in} - \alpha X_0) - \mu_0(X_0)X_1, \\ \dot{S}_1 = D(S_{1in} - S_1) + k_0\mu_0(X_0)X_1 - k_1\mu_1(S_1)X_1, \\ \dot{X}_1 = [\mu_1(S_1) - \alpha D]\, X_1. \end{cases} \tag{V.3}$$

On fait l'hypothèse suivante :

**H3 :** La fonction $\mu_0$ est strictement croissante, $\mu_0(0) = 0$ et $\mu_0''(X_0) \leqslant 0$ pour tout $X_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$.

Dans le cas où la fonction $\mu_0$ est linéaire ou de type Monod, l'hypothèse **H3** est vérifiée. On a le résultat suivant :

**Proposition V.2.** *Pour des valeurs initiales positives, les solutions du système (V.3) restent positives et bornées pour tout* $t \geqslant 0$.

**Preuve.** Soit $X_0(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0 \geqslant 0$ tel que $X_0(t_0) = 0$, on a

$$\dot{X}_0(t_0) = DX_{0in} > 0.$$

D'où $X_0(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $X_0(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $X_0(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Soit $X_1(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0$ tel que $X_1(t_0) = 0$, on a

$$\dot{X}_1(t_0) = 0.$$

D'où $X_1(t) = 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $X_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $X_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Soit $S_1(0) \geqslant 0$, dès qu'il existe un premier temps $t_0$ tel que $S_1(t_0) = 0$, on a

$$\dot{S}_1(t_0) = DS_{1in} + k_0\mu_0(X_0)X_1(t_0) \geqslant 0.$$

D'où $S_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant t_0$. Comme $S_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \in [0, t_0]$, donc $S_1(t) \geqslant 0$ pour tout $t \geqslant 0$. Par conséquent, les solutions restent positives.

Soit $Z = k_0X_0 + S_1 + k_1X_1$. En multipliant la première équation du système (V.3) par $k_0$ et la troisième équation par $k_1$, et faisant la somme des trois équations, nous obtenons

$$\dot{Z}(t) = k_0DX_{0in} + DS_{1in} - k_0\alpha DX_0(t) - DS_1(t) - k_1\alpha DX_1(t) \leqslant S_{in} - \alpha DZ(t)$$

avec $S_{in} = D(k_0X_{0in} + S_{1in})$. Posons $V(t) = \alpha DZ(t) - S_{in}$, alors

$$\dot{V}(t) \leqslant -\alpha DV(t).$$

D'après le lemme de Gronwall, on a

$$V(t) \leqslant V(0)e^{-\alpha Dt}.$$

Nous déduisons que

$$Z(t) \leqslant \left[\frac{S_{in}}{\alpha D} + \left(Z(0) - \frac{S_{in}}{\alpha D}\right)e^{-\alpha Dt}\right] \leqslant \max\left(Z(0), \frac{S_{in}}{\alpha D}\right), \quad \text{pour tout} \quad t \geqslant 0.$$

Par conséquent, les solutions sont bornées. ■

Dans la suite, nous nous proposons d'étudier l'existence des points d'équilibre du système (V.3) sous les hypothèses **H1** et **H3**. L'équilibre de lessivage

$$F_0 = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0\right) \tag{V.4}$$

existe toujours. Pour montrer l'existence des équilibres strictement positifs, nous considérons la fonction

$$\xi(X_0) = \frac{D(X_{0in} - \alpha X_0)}{\mu_0(X_0)}$$

et $\Delta$ la droite d'équation

$$X_1 = \delta(X_0) = \frac{1}{k_1\alpha}\left[(S_{1in} - \lambda_1) + k_0(X_{0in} - \alpha X_0)\right].$$

La recherche des équilibres strictement positifs revient à trouver les solutions de l'équation

$$\xi(X_0) = \delta(X_0),$$

voir Figs. V.1, V.2 et V.3. Nous étudions, pour cela, la fonction $H(X_0) = \xi(X_0) - \delta(X_0)$. La fonction $H'(X_0)$ s'annule si et seulement si $\xi'(X_0) = -\frac{k_0}{k_1}$.

**Lemme V.1.** *Sous l'hypothèse* **H3**, *la fonction $\xi$ s'annule en $\frac{X_{0in}}{\alpha}$, elle est décroissante et convexe.*

**Preuve.** Pour tout $X_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$, nous avons

$$\xi'(X_0) = -\frac{\alpha D}{\mu_0(X_0)} - \frac{\xi(X_0)}{\mu_0(X_0)}\mu_0'(X_0) < 0 \tag{V.5}$$

et

$$\xi''(X_0) = -\frac{\xi(X_0)}{\mu_0(X_0)}\mu_0''(X_0) - 2\frac{\mu_0'(X_0)}{\mu_0(X_0)}\xi'(X_0) > 0.$$

D'où $\xi$ est décroissante et est convexe sur $\left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$. ■

**Lemme V.2.** *L'équation $\xi'(X_0) = -\frac{k_0}{k_1}$ admet une unique solution $\bar{X}_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ si et seulement si*

$$\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}.$$

**Preuve.** D'après le Lemme V.1, la fonction $\xi'$ est strictement croissante sur $\left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$. D'après (V.5), nous déduisons que

$$\lim_{X_0 \longrightarrow 0} \xi'(X_0) = -\infty.$$

Par suite, il existe une unique solution $\bar{X}_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ de l'équation $\xi'(X_0) = -\frac{k_0}{k_1}$ si et seulement si

$$\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}.$$

■

On peut facilement vérifier l'équivalence suivante, qui donne deux cas possibles sur l'existence des équilibres strictement positifs du sous modèle (V.3)

$$\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1} \quad \Longleftrightarrow \quad k_0\mu_0\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > k_1\alpha D.$$

### 3.1 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$

Nous commençons par montrer l'existence d'au plus un équilibre strictement positif suivant la concentration du substrat à l'entrée du chémostat $S_{1in}$ dans le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$ (voir Fig. V.1).

Notons que, dans ce cas, l'intersection de la droite $\Delta$ avec le graphe de la fonction $\xi$ est soit vide, soit un unique point qu'on notera $F_1^* = (X_0^*, X_1^*)$. Ce point correspond à un équilibre $F_1^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*)$ de (V.3) que l'on notera par la même lettre $F_1^*$. En effet pour ne pas multiplier et alourdir les notations, nous noterons par la même lettre un équilibre $F^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*)$ du système (V.3) et sa projection $F^* = (X_0^*, X_1^*)$ dans le plan $(X_0, X_1)$.

**Proposition V.3.**

1. *Si $S_{1in} > \lambda_1$, alors il existe un unique équilibre strictement positif*

$$F_1^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*) \tag{V.6}$$

*avec $X_0^*$ est solution de l'équation $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ et $X_1^* = \delta(X_0^*)$ (voir Fig. V.1 (a)).*

2. *Si $S_{1in} \leqslant \lambda_1$, alors il n'existe pas d'équilibre strictement positif (voir Fig. V.1 (b)-(c)).*

**Preuve.** D'après le Lemme V.1, nous avons

$$\xi'(X_0) < \xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}, \quad \text{pour tout} \quad X_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$$

c'est-à-dire $H'(X_0) = \xi'(X_0) + \frac{k_0}{k_1} < 0$. De plus,

$$\lim_{X_0 \to 0} H(X_0) = +\infty.$$

1. Si $S_{1in} > \lambda_1$, alors $H\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) = -\delta\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) < 0$. Par suite, il existe une unique solution $X_0^* \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ de l'équation $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ avec $X_1^* = \delta(X_0^*)$ (voir Fig. V.1 (a)).
2. Si $S_{1in} \leqslant \lambda_1$, alors $H\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \geqslant 0$. Comme $H$ est strictement décroissante sur $\left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ alors l'équation $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ n'admet pas de solution sur $\left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ et l'équilibre strictement positif n'existe pas (voir Fig. V.1 (b)-(c)).

■

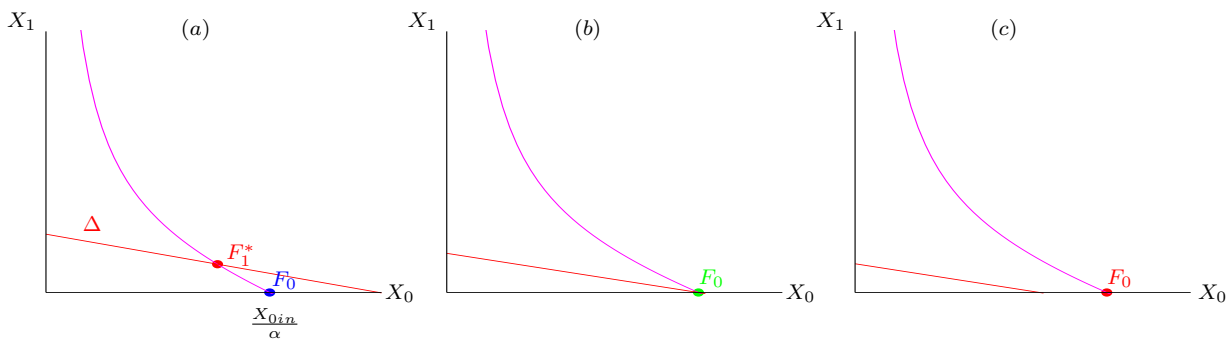


**Fig. V.1** – Existence des points d'équilibre selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $S_{1in} > \lambda_1$. (b) $S_{1in} = \lambda_1$. (c) $S_{1in} < \lambda_1$.

Nous remarquons que lorsque $S_{1in} = \lambda_1$, $F_1^*$ bifurque avec $F_0$. Nous choisissons la couleur rouge pour le point d'équilibre LES, la couleur bleue pour le point d'équilibre instable et la couleur verte pour le point d'équilibre nœud-col (voir Figs. V.1-V.18). Nous montrerons le comportement asymptotique des points d'équilibre du sous-modèle (V.3) dans les Props. V.5 et V.6.

### 3.2 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}$

Dans ce cas, nous démontrons que l'intersection de la droite $\Delta$ avec le graphe de la fonction $\xi$, si elle n'est pas vide, comporte un ou deux points qu'on notera $F_1^* = (X_0^*, X_1^*)$ et $F_1^{**} = (X_0^{**}, X_1^{**})$ (voir Fig. V.2). Ces points correspondent, respectivement, aux points d'équilibre $F_1^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*)$ et $F_1^{**} = (X_0^{**}, \lambda_1, X_1^{**})$ de (V.3) que l'on notera par les mêmes lettres $F_1^*$ et $F_1^{**}$. L'équation $\xi'(X_0) = -\frac{k_0}{k_1}$ admet une unique solution notée $\bar{X}_0$. Nous posons $\bar{X}_1 = \xi(\bar{X}_0)$. Noter que

$$\bar{F}_1 = (\bar{X}_0, \lambda_1, \bar{X}_1) \tag{V.7}$$

est un équilibre strictement positif du système (V.3) (voir Fig. V.3 (d)). Soit $\bar{S}_{1in}$ la valeur de $S_{1in}$ pour laquelle

$$\bar{X}_1 = \delta\left(\bar{X}_0\right) = -\frac{k_0}{k_1}\bar{X}_0 + B \qquad \text{avec} \quad B = \delta(0) = \frac{1}{k_1\alpha}\left[(\bar{S}_{1in} - \lambda_1) + k_0 X_{0in}\right].$$

D'où

$$\bar{S}_{1in} = \alpha(k_1\bar{X}_1 + k_0\bar{X}_0) + \lambda_1 - k_0 X_{0in}.$$

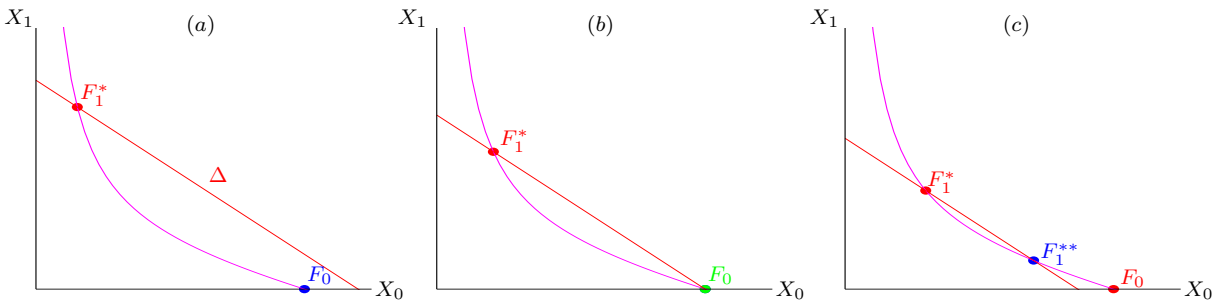


**Fig. V.2** – Existence des points d'équilibre selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_1 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_1$. (c) $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$.

***Remarque*** V.1.

- Si $\bar{S}_{1in} < 0$, alors le cas limite de la droite obtenu pour $S_{1in} = 0$ se trouve dans (c).
- Si $\bar{S}_{1in} = 0$, alors le cas limite de la droite obtenu pour $S_{1in} = 0$ se trouve dans (d).
- Si $\bar{S}_{1in} > 0$, alors le cas limite de la droite obtenu pour $S_{1in} = 0$ se trouve dans (e).

Le dernier cas (e) pouvant être vide lorsque $\bar{S}_{1in} \leqslant 0$.

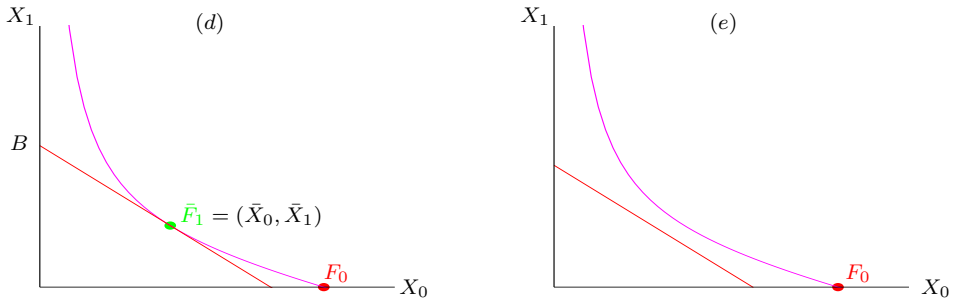


**Fig. V.3** – (d) $S_{1in} = \bar{S}_{1in}$. (e) $0 < S_{1in} < \max(0, \bar{S}_{1in})$.

**Proposition V.4.**

1. *Si $\lambda_1 \leqslant S_{1in}$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $F_1^*$ (voir Fig. V.2 (a)-(b)).*
2. *Si $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $F_1^{**}$ (voir Fig. V.2 (c)).*
3. *Si $S_{1in} = \bar{S}_{1in}$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $\bar{F}_1$ (voir Fig. V.3 (d)).*
4. *Si $S_{1in} < \max(0, \bar{S}_{1in})$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif (voir Fig. V.3 (e)).*

**Preuve.** D'après le Lemme V.1, la fonction $H$ est convexe et

$$\lim_{X_0 \to 0} H(X_0) = +\infty.$$

Si $S_{1in} \geqslant \lambda_1$, alors $H\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant 0$. Par suite, il existe une unique solution $X_0^* \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ de l'équation $H(X_0) = 0$ (voir Fig. V.2 (a)-(b)).
Pour $S_{1in} = \bar{S}_{1in}$, nous considérons la fonction

$$\bar{H}(X_0) = \xi(X_0) - \frac{1}{k_1 \alpha}\left[(\bar{S}_{1in} - \lambda_1) + k_0(X_{0in} - \alpha X_0)\right].$$

Comme $\bar{H}'(X_0) = H'(X_0)$, alors d'après le Lemme V.2, il existe une unique solution $\bar{X}_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ de l'équation $\bar{H}'(X_0) = 0$. De plus, $\bar{H}$ est convexe et

$$\bar{H}(\bar{X}_0) = 0 = \min_{X \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[} \bar{H}(X).$$

D'où l'équation $\bar{H}(X_0) = 0$ admet une unique solution $\bar{X}_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ (voir Fig. V.3 (d)).
Si $S_{1in} < \max(0, \bar{S}_{1in})$, alors

$$H(X_0) > \bar{H}(X_0) \geqslant \min_{X \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[} \bar{H}(X) = 0, \qquad \text{pour tout} \quad X_0 \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[.$$

Par conséquent, l'équation $H(X_0) = 0$ n'admet pas de solution (voir Fig. V.3 (e)).

Si $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in}$, alors

$$\min_{X \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[} H(X) < \min_{X \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[} \bar{H}(X) = 0.$$

De plus, $H$ est convexe et pour $S_{1in} < \lambda_1$, nous avons $H\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > 0$. Par suite, il existe deux solutions $X_0^*$ et $X_0^{**}$ dans $\left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ de l'équation $H(X_0) = 0$ (voir Fig. V.2 (c)). ■

### 3.3 Stabilité locale

Nous étudions, ici, la stabilité locale des points d'équilibre du système (V.3). La matrice jacobienne en $(X_0, S_1, X_1)$ est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -[\alpha D + \mu_0'(X_0)X_1] & 0 & -\mu_0(X_0) \\ k_0\mu_0'(X_0)X_1 & -[D + k_1\mu_1'(S_1)X_1] & k_0\mu_0(X_0) - k_1\mu_1(S_1) \\ 0 & \mu_1'(S_1)X_1 & \mu_1(S_1) - \alpha D \end{bmatrix}.$$

**Proposition V.5.** *$F_0$ est LES si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $F_0 = (\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0)$ est égale à

$$\mathbf{J_0} = \begin{bmatrix} -\alpha D & 0 & -\mu_0(\frac{X_{0in}}{\alpha}) \\ 0 & -D & k_0\mu_0(\frac{X_{0in}}{\alpha}) - k_1\mu_1(S_{1in}) \\ 0 & 0 & \mu_1(S_{1in}) - \alpha D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $-\alpha D$, $-D$ et $\mu_1(S_{1in}) - \alpha D$. Ces valeurs propres sont strictement négatives si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) - \alpha D < 0$. ■

**Proposition V.6.**

1. *Si $F_1^*$ existe, alors il est LES.*
2. *Si $F_1^{**}$ existe, alors il est instable.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $F_1^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*)$ est égale à

$$\mathbf{J_1} = \begin{bmatrix} -m_{11} & 0 & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & \theta \\ 0 & m_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = \alpha D + \mu_0'(X_0^*)X_1^*, \quad m_{13} = \mu_0(X_0^*), \quad m_{21} = k_0\mu_0'(X_0^*)X_1^*,$$

$$m_{22} = D + k_1\mu_1'(\lambda_1)X_1^*, \quad \theta = k_0\mu_0(X_0^*) - k_1\alpha D, \quad m_{32} = \mu_1'(\lambda_1)X_1^*$$

avec $m_{11}, m_{13}, m_{21}, m_{22}$ et $m_{32}$ sont strictement positifs. Le polynôme caractéristique de $J_1$ est donné par

$$P_{J_1}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

avec

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(m_{11} + m_{22}), \quad c_2 = -m_{11}m_{22} + \theta m_{32}, \quad c_3 = -m_{32}(m_{21}m_{13} - \theta m_{11}).$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz, $F_1^*$ est LES si et seulement si

$$\begin{cases} c_i < 0, & i = 0, \ldots, 3 \\ c_1c_2 - c_0c_3 > 0. \end{cases}$$

On peut facilement vérifier que

$$\begin{aligned} c_2 &= [k_0\mu_0(X_0^*) - k_1\alpha D]\, m_{32} - \left[\alpha D + \mu_0'(X_0^*)X_1^*\right][D + k_1 m_{32}] \\ &= [k_0\mu_0(X_0^*) - k_1 m_{11}]\, m_{32} - P \end{aligned}$$

avec $P = \alpha D m_{22} + D\mu_0'(X_0^*)X_1^*$, qui est strictement positif. En remplaçant $\xi'(X_0)$ par son expression (V.5), nous obtenons

$$\xi'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1} = \frac{k_0\mu_0(X_0^*) - k_1 m_{11}}{k_1\mu_0(X_0^*)}.$$

Par suite,

$$c_2 = \left[\xi'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right] k_1\mu_0(X_0^*)m_{32} - P.$$

Si $\xi'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$, alors $c_2 < 0$. De plus,

$$c_3 = m_{32}\alpha D[k_0\mu_0(X_0^*) - k_1 m_{11}] = m_{32}\alpha D\left[\xi'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right] k_1\mu_0(X_0^*)$$

qui est strictement négatif si et seulement si $\xi'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. Finalement,

$$\begin{aligned} c_1c_2 - c_0c_3 &= -m_{11}c_2 + c_3 - m_{22}c_2 \\ &= -\left[\alpha D + \mu_0'(X_0^*)X_1^*\right] c_2 + c_3 - m_{22}c_2 \\ &= \alpha DP - \mu_0'(X_0^*)X_1^*c_2 - m_{22}c_2 \end{aligned}$$

qui est strictement positif si $\xi'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. Comme $F_1^*$ vérifie $\xi'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$, alors il est LES et $F_1^{**}$ vérifie $\xi'(X_0^{**}) > -\frac{k_0}{k_1}$, alors il est instable, ce qui achève la preuve de la proposition. ■

### 3.4 Sous-modèle avec un taux de croissance $\mu_1$ non monotone

Dans la suite, nous étudions l'existence des points d'équilibre positifs du système (V.3) sous l'hypothèse suivant :

**H4 :** La fonction $\mu_1$ est positive, non monotone et vérifie $\mu_1(0) = 0$. L'équation $\mu_1(S_1) = \alpha D$ admet deux solutions $\lambda_1$ et $\lambda_2$ avec $\lambda_1 < \lambda_2$.

Soit $\Delta_i$ la droite d'équation

$$X_1 = \delta_i(X_0) = \frac{1}{k_1\alpha}[(S_{1in} - \lambda_i) + k_0(X_{0in} - \alpha X_0)], \qquad i = 1, 2.$$

Les équilibres strictement positifs $F_i^* = (X_{0i}^*, \lambda_i, X_{1i}^*)$ du système (V.3) sont donnés par les solutions des équations (voir Fig. V.4).

$$X_{1i}^* = \delta_i(X_{0i}^*) = \xi(X_{0i}^*), \qquad i = 1, 2.$$

Les cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$ et $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}$ doivent être distingués.

### 3.4.1 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$

**Proposition V.7.**

1. *Si $S_{1in} > \lambda_2$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_i^* = (X_{0i}^*, \lambda_i, X_{1i}^*)$, $i = 1, 2$ (voir Fig. V.4 (a)).*
2. *Si $\lambda_2 \geqslant S_{1in} > \lambda_1$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $F_1^*$. (voir Fig. V.4 (b)).*
3. *Si $S_{1in} \leqslant \lambda_1$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif. (voir Fig. V.4 - (c)).*

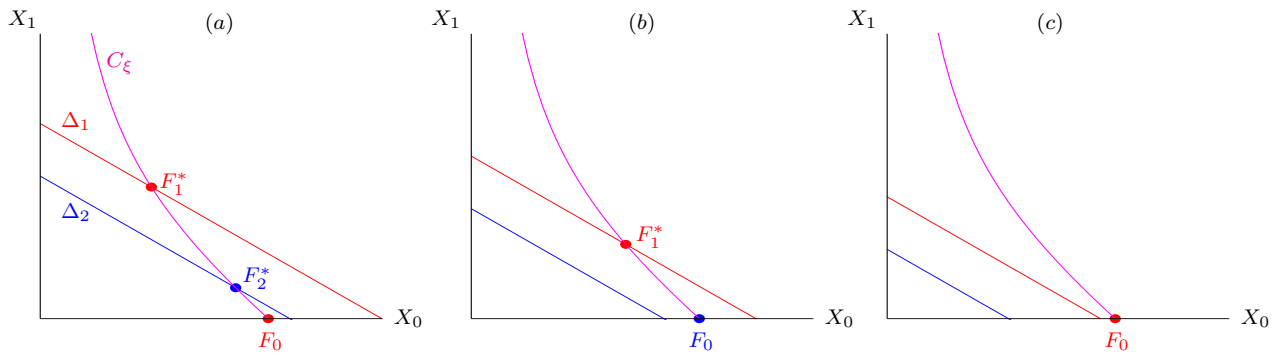


**Fig. V.4** – Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $\lambda_1 < S_{1in} < \lambda_2$. (c) $S_{1in} < \lambda_1$.

### 3.4.2 Le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}$

Dans ce cas, nous démontrons que l'intersection de la droite $\Delta_i$, $i = 1, 2$, avec le graphe de la fonction $\xi$, si elle n'est pas vide, comporte un ou deux points qu'on notera $F_i^* = (X_{0i}^*, X_{1i}^*)$ et $F_i^{**} = (X_{0i}^{**}, X_{1i}^{**})$ (voir Figs. V.5, V.6 et V.7). Ces points correspondent, respectivement, aux équilibres $F_i^* = (X_{0i}^*, \lambda_i, X_{1i}^*)$ et $F_i^{**} = (X_{0i}^{**}, \lambda_i, X_{1i}^{**})$ de (V.3) que l'on notera par les mêmes lettres $F_i^*$ et $F_i^{**}$. L'équation $\xi'(X_0) = -\frac{k_0}{k_1}$ admet une unique solution notée $\bar{X}_0$. Nous posons $\bar{X}_1 = \xi(\bar{X}_0)$. Notons que

$$\bar{F}_i = (\bar{X}_0, \lambda_i, \bar{X}_1) \tag{V.8}$$

est un équilibre strictement positif du système (V.3) (voir Fig. V.6 (d)). Soit $\bar{S}^i_{1in}$ la valeur de $S_{1in}$ pour laquelle

$$\bar{X}_1 = \delta\left(\bar{X}_0\right) = -\frac{k_0}{k_1}\bar{X}_0 + B \qquad \text{avec} \quad B = \delta(0) = \frac{1}{k_1\alpha}\left[(\bar{S}^i_{1in} - \lambda_i) + k_0 X_{0in}\right].$$

D'où,

$$\bar{S}^i_{1in} = \alpha(k_1\bar{X}_1 + k_0\bar{X}_0) + \lambda_i - k_0 X_{0in}.$$

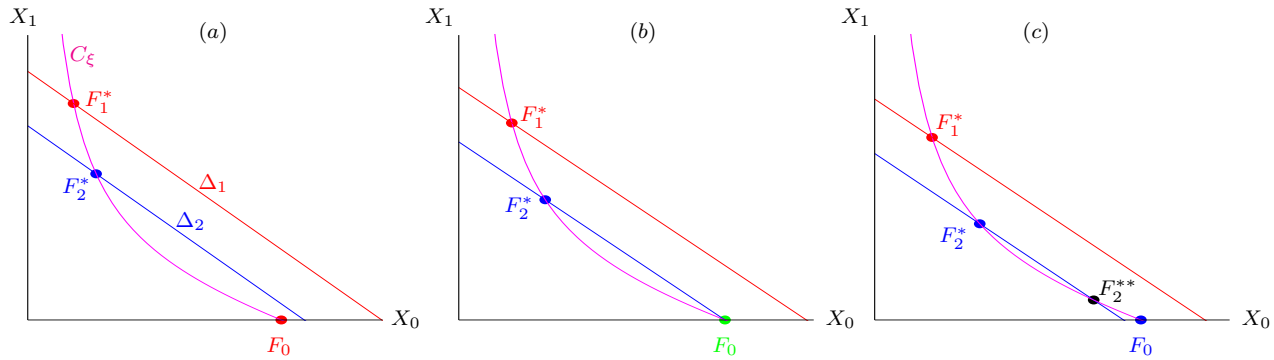


**Fig. V.5** – Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_2$. (c) $\bar{S}^2_{1in} < S_{1in} < \lambda_2$.

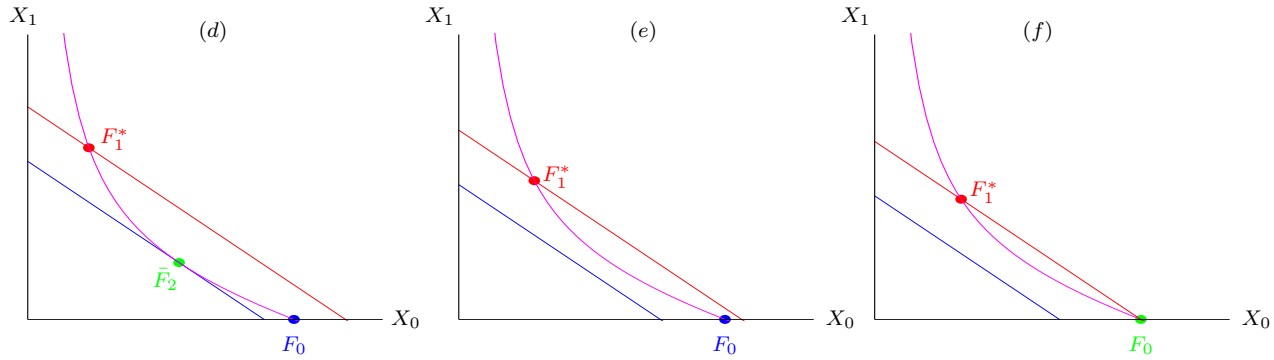


**Fig. V.6** – (d) $S_{1in} = \bar{S}^2_{1in}$. (e) $\lambda_1 < S_{1in} < \bar{S}^2_{1in}$. (f) $S_{1in} = \lambda_1$.

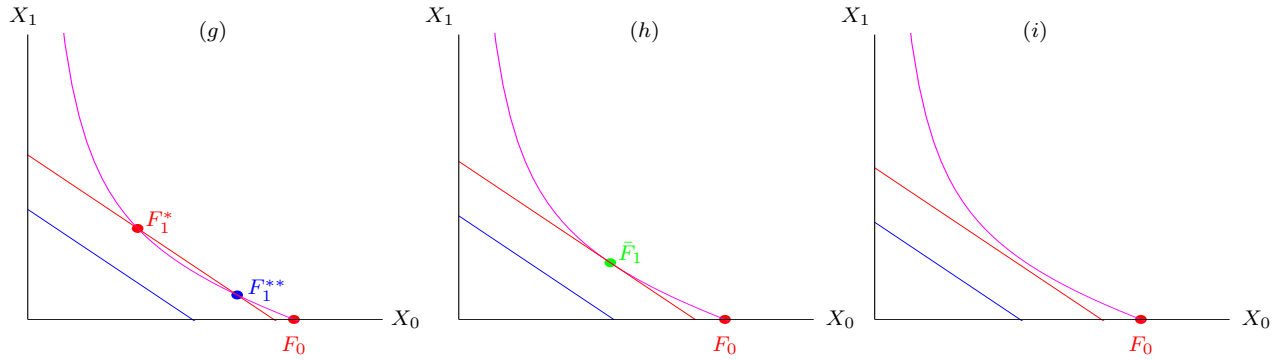


**Fig. V.7** – (g) $\bar{S}^1_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$. (h) $S_{1in} = \bar{S}^1_{1in}$. (i) $S_{1in} < \bar{S}^1_{1in}$.

Nous distinguons deux cas qui peuvent se présenter, soit $0 < \lambda_1 < \bar{S}^2_{1in}$ ou $\lambda_1 > \bar{S}^2_{1in}$. En utilisant

des arguments similaires à ceux de la Prop. V.4, nous démontrons le résultat suivant dans le cas où $0 < \lambda_1 < \bar{S}^2_{1in}$ :

**Proposition V.8.**

1. *Si $S_{1in} \geqslant \lambda_2 > \lambda_1$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_i^*$ avec $i = 1, 2$ (voir Fig. V.5 (a)-(b)).*
2. *Si $\bar{S}^2_{1in} < S_{1in} < \lambda_2$, alors il existe trois équilibres strictement positifs $F_i^*$, $i = 1, 2$ et $F_2^{**}$ (voir Fig. V.5 (c)).*
3. *Si $S_{1in} = \bar{S}^2_{1in}$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $\bar{F}_2$ (voir Fig. V.6 (d)).*
4. *Si $\lambda_1 \leqslant S_{1in} < \bar{S}^2_{1in}$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $F_1^*$ (voir Fig. V.6 (e)-(f)).*
5. *Si $\max(0, \bar{S}^1_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $F_1^{**}$ (voir Fig. V.7 (g)).*
6. *Si $S_{1in} = \max(0, \bar{S}^1_{1in})$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $\bar{F}_1$ (voir Fig. V.7 (h)).*
7. *Si $S_{1in} < \max(0, \bar{S}^1_{1in})$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif (voir Fig. V.7 (i)).*

Remarquons que les cas $h$ et $i$ pouvant être vides lorsque $\bar{S}^1_{1in} < 0$. Dans le cas où $\bar{S}^2_{1in} < \lambda_1$, nous avons le résultat suivant :

**Proposition V.9.**

1. *Si $S_{1in} \geqslant \lambda_2 > \lambda_1$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $F_2^*$ (voir Fig. V.8 (a)-(b)).*
2. *Si $\lambda_1 \leqslant S_{1in} < \lambda_2$, alors il existe trois équilibres strictement positifs $F_1^*$, $F_2^*$ et $F_2^{**}$ (voir Figs. V.8 (c) et V.9 (d)).*
3. *Si $\max(0, \bar{S}^2_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$, alors il existe quatre équilibres strictement positifs $F_1^*$, $F_2^*$, $F_1^{**}$ et $F_2^{**}$ (voir Fig. V.9 (e)).*
4. *Si $S_{1in} = \max(0, \bar{S}^2_{1in})$, alors il existe trois équilibres strictement positifs $F_1^*$, $\bar{F}_2$ et $F_1^{**}$ (voir Fig. V.9 (f)).*
5. *Si $\max(0, \bar{S}^1_{1in}) < S_{1in} < \max(0, \bar{S}^2_{1in})$, alors il existe deux équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $F_1^{**}$ (voir Fig. V.10 (g)).*
6. *Si $S_{1in} = \max(0, \bar{S}^1_{1in})$, alors il existe un unique équilibre strictement positif $\bar{F}_1$ (voir Fig. V.10 (h)).*
7. *Si $S_{1in} < \max(0, \bar{S}^1_{1in})$, alors il n'existe aucun équilibre strictement positif (voir Fig. V.10 (i)).*

Remarquons que les cas $f, g, h$ et $i$ pouvant être vides lorsque $\bar{S}^2_{1in} < 0$.

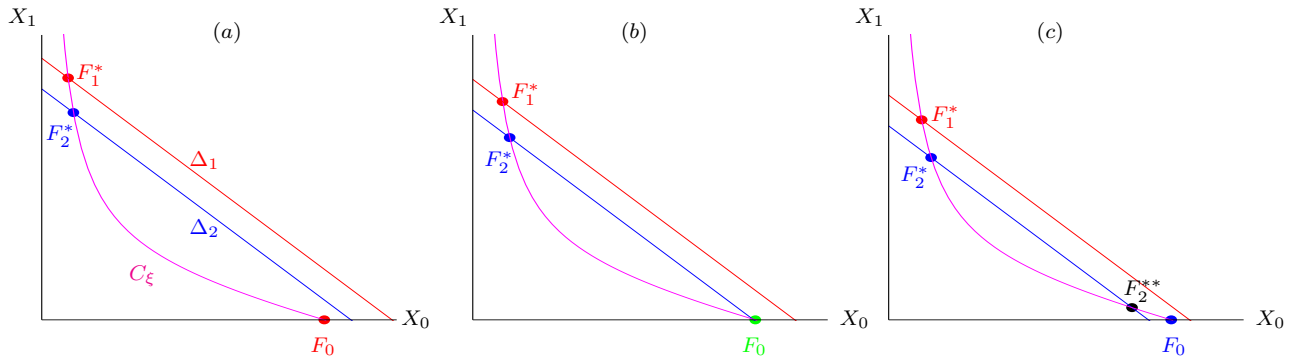


**Fig. V.8** – Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$. (a) $\lambda_2 < S_{1in}$. (b) $S_{1in} = \lambda_2$. (c) $\lambda_1 < S_{1in} < \lambda_2$.

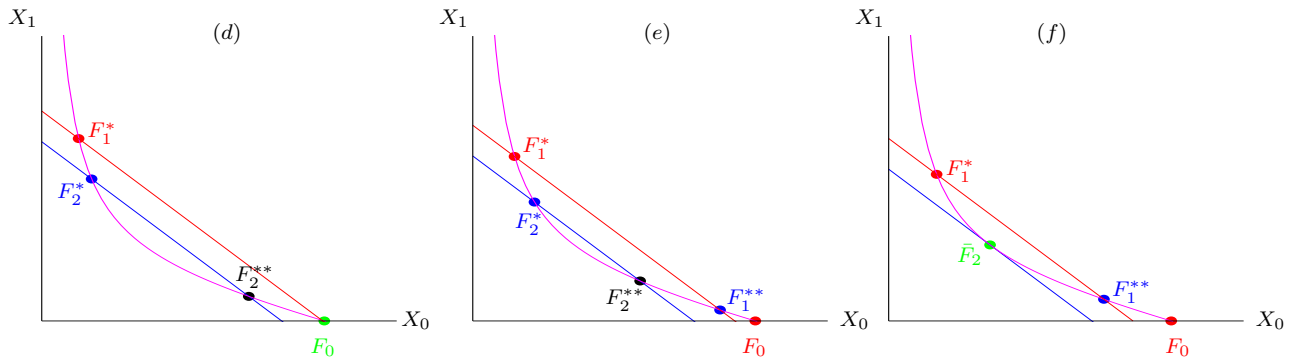


**Fig. V.9** – (d) $S_{1in} = \lambda_1$. (e) $\bar{S}^2_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$. (f) $S_{1in} = \bar{S}^2_{1in}$.

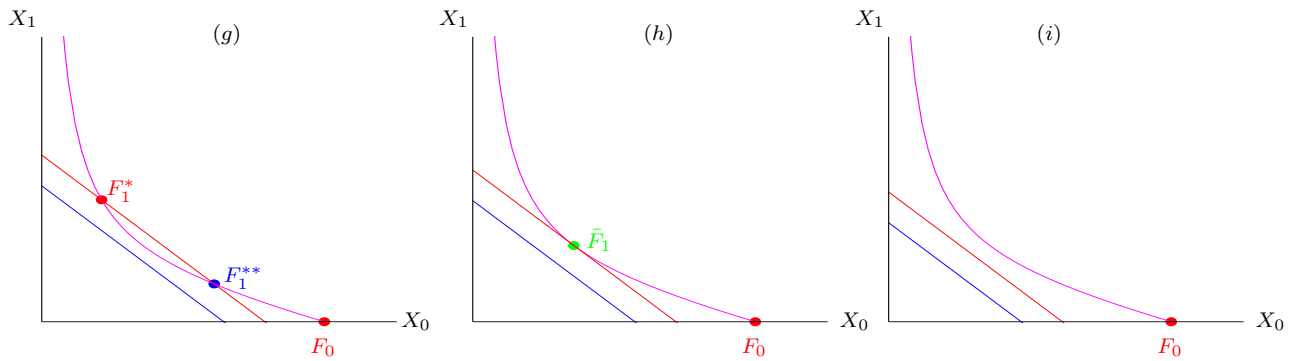


**Fig. V.10** – (g) $\bar{S}^1_{1in} < S_{1in} < \bar{S}^2_{1in}$. (h) $S_{1in} = \bar{S}^1_{1in}$. (i) $S_{1in} < \bar{S}^1_{1in}$.

### 3.4.3 Stabilité locale

La stabilité locale des points d'équilibre $F_1^*$ et $F_2^{**}$ est la même que celle de la section 3.3. Dans la suite, nous étudions la stabilité locale des points d'équilibre $F_2^* = (X_0^*, \lambda_2, X_1^*)$ et $F_2^{**} = (X_0^{**}, \lambda_2, X_1^{**})$ lorsqu'ils existent, dans le cas où le taux de croissance $\mu_1$ est non monotone. L'étude de la stabilité locale de $F_2^{**}$ est la même que celle de $F_2^*$. La matrice jacobienne en $F_2^*$ est égale à

$$\mathbf{J_2} = \begin{bmatrix} -m_{11} & 0 & -m_{13} \\ m_{21} & \beta & \theta \\ 0 & -m_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

avec

$$m_{11} = \alpha D + \mu_0'(X_0^*)X_1^*, \quad m_{13} = \mu_0(X_0^*), \quad m_{21} = k_0\mu_0'(X_0^*)X_1^*,$$

$$\beta = -[D + k_1\mu_1'(\lambda_2)X_1^*], \quad \theta = k_0\mu_0(X_0^*) - k_1\alpha D, \quad m_{32} = -\mu_1'(\lambda_2)X_1^*$$

avec $m_{11}, m_{13}$ et $m_{21}$ sont strictement positifs. De plus, $m_{32}$ est strictement positif puisque $\mu_1'(\lambda_2) < 0$. On a

$$\theta X_1^* = k_0\mu_0(X_0^*)X_1^* - k_1\mu_1(\lambda_2)X_1^* = -D(S_{1in} - \lambda_2)$$

c'est-à-dire

$$\theta = \frac{-D(S_{1in} - \lambda_2)}{X_1^*}$$

qui est strictement négatif si et seulement $S_{1in} > \lambda_2$. Le polynôme caractéristique de $J_2$ est donné par

$$P_{J_2}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

avec

$$c_0 = -1, \quad c_1 = \beta - m_{11}, \quad c_2 = m_{11}\beta - \theta m_{32}, \quad c_3 = m_{32}(m_{21}m_{13} - \theta m_{11}).$$

Remarquons que si $S_{1in} \geqslant \lambda_2$ alors $\theta \leqslant 0$ et par suite $c_3 > 0$, c'est-à-dire que $F_2^*$ est instable. Nous montrons le résultat suivant :

**Lemme V.3.**

1. *$c_2 < 0$ si et seulement si*

$$-\left[\xi'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right] k_1 m_{13} m_{32} - D m_{11} + k_1 \alpha D m_{32} < 0. \tag{V.9}$$

2. *$c_3 < 0$ si et seulement si $\xi'(X_0^*) > -\frac{k_0}{k_1}$.*
3. *$c_1c_2 - c_0c_3 > 0$ si et seulement si*

$$m_{11}\beta^2 + m_{32}m_{21}m_{13} > m_{11}^2\beta + m_{32}\theta\beta. \tag{V.10}$$

**Preuve.** Par le même calcul du coefficient $c_2$ dans la preuve de la Prop. V.6, nous avons

$$\begin{aligned} c_2 &= m_{11}(-D + k_1 m_{32}) - (k_0 m_{13} - k_1 \alpha D) m_{32} \\ &= -D m_{11} + k_1 \alpha D m_{32} + (k_1 m_{11} - k_0 m_{13}) m_{32} \\ &= -D m_{11} + k_1 \alpha D m_{32} - \left[\xi'(X_0^*) + \tfrac{k_0}{k_1}\right] k_1 m_{13} m_{32}. \end{aligned}$$

De même, nous vérifions que

$$c_3 = -m_{32} \alpha D \left[\xi'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right] k_1 m_{13}$$

qui est strictement négatif si et seulement $\xi'(X_0^*) > -\frac{k_0}{k_1}$. Nous avons

$$c_1 c_2 - c_0 c_3 = m_{11}\beta^2 - m_{11}^2 \beta + m_{32}(m_{21} m_{13} - \theta\beta)$$

qui est strictement positif si et seulement la condition (V.10) est vérifiée. ■

**Proposition V.10.**

1. *Si $F_2^*$ existe, alors il est instable.*
2. *Si $F_2^{**}$ existe, alors il est LES si et seulement si $\beta < m_{11}$ et les conditions (V.9) et (V.10) sont vérifiées.*

**Preuve.** Comme $F_2^*$ vérifie $\xi'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$, alors d'après le Lemme V.3, $c_3 > 0$ et par suite $F_2^*$ est instable. Comme $F_2^{**}$ vérifie $\xi'(X_0^{**}) > -\frac{k_0}{k_1}$, alors les conditions du critère de Routh-Hurwitz sont vérifiées si et seulement si $\beta < m_{11}$ et les conditions (V.9) et (V.10) sont vérifiées. ■

***Remarque*** V.2. Si $F_2^{**}$ existe telle que $\beta \leqslant 0$, c'est à dire $D + k_1 \mu_1'(\lambda_2) X_1^{**} \geqslant 0$, alors les conditions (V.9) et (V.10) sont vérifiées et par suite $F_2^{**}$ est LES.

### 3.4.4 Simulations numériques

Dans la suite, nous démontrons que les conditions du critère de Routh-Hurwitz, pour vérifier la stabilité de l'équilibre $F_2^{**}$, ne sont pas toujours satisfaites. Nous étudions les variations des valeurs propres de la matrice jacobienne évaluée en $F_2^{**}$ en faisant varier le paramètre $S_{1in}$. La Fig. V.11 à gauche illustre le passage des deux valeurs propres conjuguées du demi plan positif vers le demi plan négatif en faisant varier le paramètre $S_{1in}$ de $\bar{S}_{1in}^2$ à $\lambda_2$. La Fig. V.11 à droite montre que les deux valeurs propres sont conjuguées à partie réelle strictement positive pour tout $S_{1in} \in ]\bar{S}_{1in}^2, S_{1in}^{Crit}[$ et à partie réelle strictement négative pour tout $S_{1in} \in ]S_{1in}^{Crit}, \lambda_2[$. En fait, la matrice jacobienne évaluée en $F_2^{**}$ admet une valeur propre réelle strictement négative $\lambda_3$ et un pair de valeurs propres conjuguées qu'on note par

$$\bar{\lambda}_i(S_{1in}) = \alpha(S_{1in}) \pm i\beta(S_{1in}), \quad i = 1, 2$$

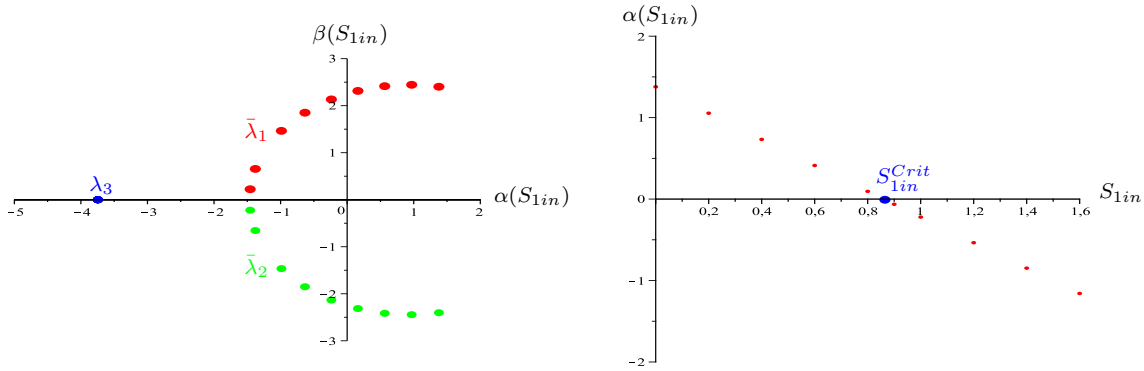


**Fig. V.11** – Bifurcation de Hopf sous-critique : variation des deux valeurs propres conjuguées de la matrice jacobienne en $F_2^{**}$ en fonction de $S_{1in}$.

qui devient purement imaginaire quand $S_{1in} = S_{1in}^{Crit}$. Dans le cas $S_{1in} \in ]\lambda_1, \lambda_2[$ (voir Fig. V.8 (c)), les points d'équilibre $F_0$ et $F_2^*$ sont instables et l'équilibres strictement positifs $F_1^*$ est LES. Les simulations montrent que $F_2^{**}$ est un foyer-col pour $S_{1in} \in ]\lambda_1, S_{1in}^{Crit}[$ avec $\lambda_1 \simeq 0.121$ et $S_{1in}^{Crit} \simeq 0.865$ (voir Fig. V.12 à gauche).

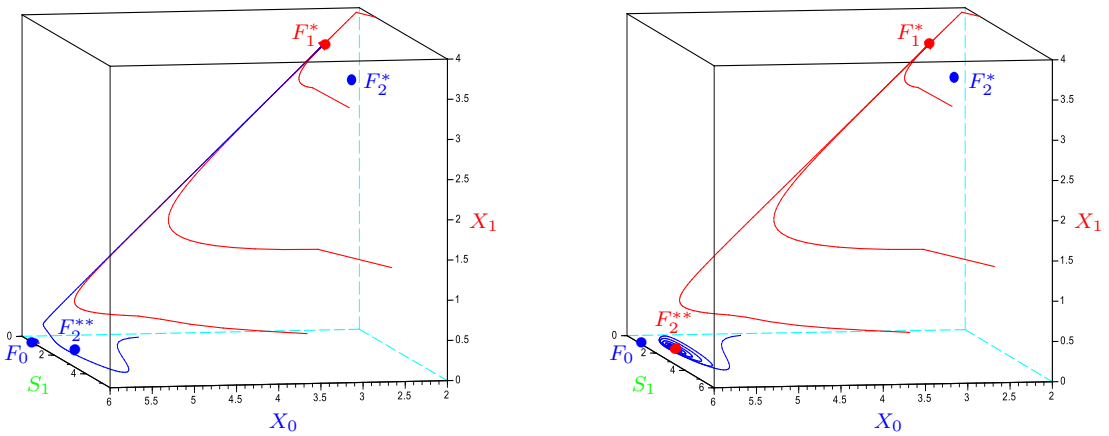


**Fig. V.12** – Convergence globale vers $F_1^*$ pour $S_{1in} = 0.8$. Bistabilité : Convergence soit vers $F_1^*$ soit vers $F_2^{**}$ pour $S_{1in} = 0.95$.

Pour $S_{1in} \in ]S_{1in}^{Crit}, \lambda_2[$ avec $\lambda_2 \simeq 2.478$, l'équilibre strictement positif $F_2^{**}$ change de comportement et devient un foyer attractif. Dans ce cas, le système présente la bistabilité où les points d'équilibre $F_0$ et $F_2^*$ sont instables et les équilibres strictement positifs $F_1^*$ et $F_2^{**}$ sont LES (voir Fig. V.12 à droite).

### 3.5 Sous-modèle avec un taux de croissance densité-dépendant

Dans la suite, nous introduisons une nouvelle classe de cinétiques qui ne dépendent pas seulement de la concentration en substrat du milieu mais également des concentrations en micro-organismes. Nous étudions donc, le sous-modèle (V.3) avec un taux de croissance $\mu_0(X_0, X_1)$ densité-dépendant telle la fonction de Contois [11] qui peut être intéressante, si nous considérons qu'on travaille dans un

environnement non homogène, [42]. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{X}_0 &= D(X_{0in} - \alpha X_0) - \mu_0(X_0, X_1)X_1 \\ \dot{S}_1 &= D(S_{1in} - S_1) + k_0\mu_0(X_0, X_1)X_1 - k_1\mu_1(S_1)X_1, \\ \dot{X}_1 &= [\mu_1(S_1) - \alpha D]X_1. \end{cases} \tag{V.11}$$

Nous supposons que le taux de croissance $\mu_1$ vérifie l'hypothèse **H1**. Nous ajoutons les hypothèses suivantes sur le taux de croissance densité-dépendant $\mu_0(X_0, X_1)$ :

**H4 :** $\mu_0(0, X_1) = 0$ et $\mu_0(X_0, X_1) > 0$ pour tout $X_0 > 0$ et tout $X_1 \geqslant 0$.

**H5 :** $\dfrac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0, X_1) > 0$ et $\dfrac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0, X_1) < 0$ pour tout $X_0 > 0$ et tout $X_1 \geqslant 0$.

Ce qui signifie que la quantité de $S_1$ produite augmente par rapport à la quantité de $X_0$ dégradée et diminue par rapport à $X_1$ à cause de la compétition intra-spécifique de la première espèce pour la dégradation du substrat $X_0$ en $S_1$.

### 3.5.1 Existence des points d'équilibre

Le point d'équilibre $F_0 = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0\right)$ existe toujours et représente le lessivage. Notons

$$f(X_0, X_1) = \mu_0(X_0, X_1)X_1 - D(X_{0in} - \alpha X_0).$$

Les équilibres strictement positifs sont donnés par $S_1 = \lambda_1$, $X_0$ et $X_1$ sont solutions du système suivant :

$$\begin{cases} 0 &= f(X_0, X_1) \\ X_1 &= \delta(X_0) = \dfrac{1}{k_1\alpha}[(S_{1in} - \lambda_1) + k_0(X_{0in} - \alpha X_0)]. \end{cases}$$

Dans la suite, nous discutons l'existence des équilibres strictement positifs en supposant que la fonction $f$ vérifie les hypothèses suivantes :

**H6 :** $\dfrac{\partial f}{\partial X_1}(X_0, X_1) > 0$ pour tout $X_0 > 0$ et tout $X_1 \geqslant 0$.

**H7 :** Il existe $a \in \left]0, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right[$ tel que $\lim\limits_{\substack{X_0 \to a \\ X_1 \to +\infty}} f(X_0, X_1) = 0$.

**Lemme V.4.** *Sous les hypothèses* **H4-H7**, *l'équation* $f(X_0, X_1) = 0$, *définit une fonction décroissante*

$$\begin{array}{rccl} F: & \left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right] & \longrightarrow & \mathbb{R}_+ \\ & X_0 & \longrightarrow & F(X_0) = X_1 \end{array}$$

*vérifiant* $F\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) = 0$, $\lim\limits_{X_0 \to a} F(X_0) = +\infty$.

**Preuve.** La fonction $f$ est de classe $C^1$ sur $\mathbb{R}_+^2$. Ses dérivées partielles sont

$$\frac{\partial f}{\partial X_0}(X_0, X_1) = \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0, X_1)X_1 + \alpha D > 0, \quad \frac{\partial f}{\partial X_1}(X_0, X_1) = \mu_0(X_0, X_1) + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0, X_1)X_1 > 0.$$

D'après les hypothèses **H4-H7** et le théorème des fonctions implicites, l'équation $f(X_0, X_1) = 0$ définit une fonction $X_1 = F(X_0)$ pour tout $X_0 \in \left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, tel que $F(a) = +\infty$, $F(\frac{X_{0in}}{\alpha}) = 0$ et

$$F'(X_0) = -\frac{\partial f(X_0, F(X_0))}{\partial X_0}\left[\frac{\partial f(X_0, F(X_0))}{\partial X_1}\right]^{-1} < 0.$$

■

Par conséquent, nous démontrons le résultat suivant dans le cas $S_{1in} > \lambda_1$.

**Proposition V.11.** *Si $F$ est convexe sur $\left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, alors il existe un unique équilibre strictement positif. Si $F$ n'est pas convexe sur $\left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, alors il existe au moins un équilibre strictement positif. Généralement, on peut avoir un nombre impair d'équilibres strictement positifs (voir Fig. V.13).*

La Fig. V.13 à gauche montre l'existence d'un unique équilibre strictement positif tel que $F$ est convexe. La Fig. V.13 à droite montre l'existence de trois équilibres strictement positifs.

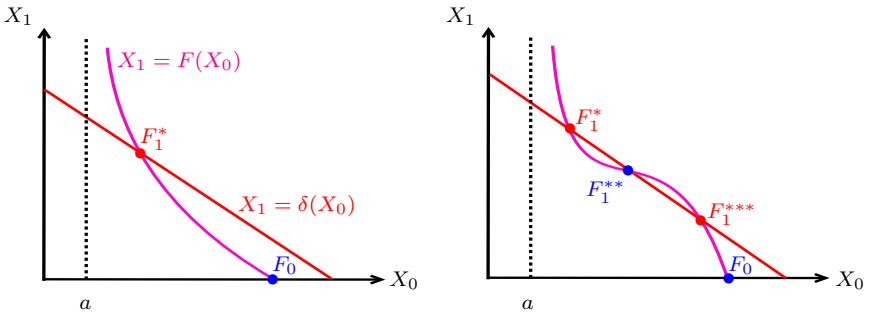


**Fig. V.13** – Isoclines $X_1 = F(X_0)$ et $X_1 = \delta(X_0)$ pour $S_{1in} > \lambda_1$.

Dans le cas $S_{1in} < \lambda_1$, nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition V.12.** *Si $F$ est convexe sur $\left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, alors il existe au plus deux équilibres strictement positifs. Si $F$ n'est pas convexe sur $\left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, alors soit il n'existe aucun équilibre strictement positif, soit il existe un nombre pair d'équilibres strictement positifs (voir Fig. V.14).*

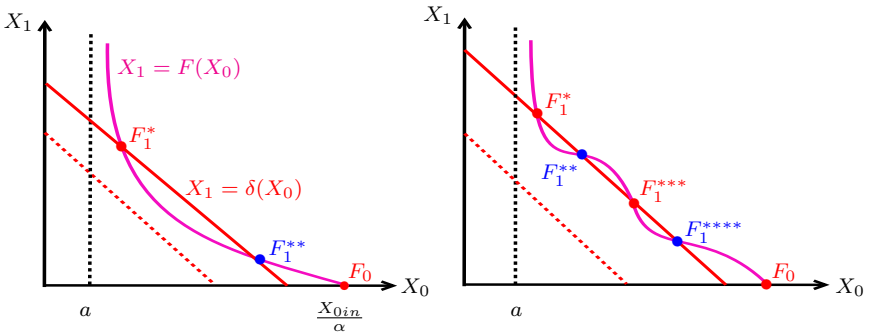


**Fig. V.14** – Isoclines $X_1 = F(X_0)$ et $X_1 = \delta(X_0)$ pour $S_{1in} < \lambda_1$.

La Fig. V.14 à gauche montre l'existence au plus deux équilibres strictement positifs tels que la fonction $F$ est convexe. La Fig. V.14 à droite montre l'existence soit d'un nombre pair d'équilibre strictement positif soit aucun équilibre strictement positif.

### 3.5.2 Stabilité locale

Nous nous proposons de déterminer la stabilité locale des points d'équilibre du système (V.11) sous les hypothèses **H1** et **H4-H7**. La matrice jacobienne en $(X_0, S_1, X_1)$ est :

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -m_{11} & 0 & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & \theta \\ 0 & m_{32} & \mu_1(S_1) - \alpha D \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = \alpha D + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0, X_1)X_1, \quad m_{13} = \mu_0(X_0, X_1) + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0, X_1)X_1, \quad m_{21} = k_0 \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0, X_1)X_1,$$

$$m_{22} = D + k_1 \mu_1'(S_1)X_1, \quad \theta = k_0 \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0, X_1)X_1 + k_0 \mu_0(X_0, X_1) - k_1 \mu_1(S_1), \quad m_{32} = \mu_1'(S_1)X_1.$$

D'après les hypothèses **H4-H5**, $m_{11}$ et $m_{21}$ sont strictement positifs et d'après **H6**, $m_{13}$ est strictement positif. Pour $S = \lambda_1$, $m_{22}$ et $m_{32}$ sont strictement positifs puisque $\mu_1'(\lambda_1) > 0$.

**Proposition V.13.** *$F_0$ est LES si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$, c'est-à-dire $S_{1in} < \lambda_1$.*

**Preuve.** La matrice jacobienne en $F_0 = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0\right)$ est égale à

$$\mathbf{J_0} = \begin{bmatrix} -\alpha D & 0 & -\mu_0\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, 0\right) \\ 0 & -D & k_0\mu_0\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, 0\right) - k_1\mu_1(S_{1in}) \\ 0 & 0 & \mu_1(S_{1in}) - \alpha D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $-\alpha D$, $-D$ et $\mu_1(S_{1in}) - \alpha D$. Ces valeurs propres sont strictement négatives si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$. ■

Dans la suite, nous étudions la stabilité locale des équilibres strictement positifs $F_1^* = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*)$ et $F_1^{**} = (X_0^{**}, \lambda_1, X_1^{**})$ lorsqu'ils existent, dans le cas où le taux de croissance $\mu_1$ est monotone. L'étude de la stabilité locale de $F_1^{**}$ est la même que celle de $F_1^*$. La matrice jacobienne en $F_1^*$ est égale à

$$\mathbf{J_1} = \begin{bmatrix} -m_{11} & 0 & -m_{13} \\ m_{21} & -m_{22} & \theta \\ 0 & m_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

où

$$m_{11} = \alpha D + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0^*, X_1^*)X_1^*, \quad m_{13} = \mu_0(X_0^*, X_1^*) + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0^*, X_1^*)X_1^*, \quad m_{21} = k_0 \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}(X_0^*, X_1^*)X_1^*,$$

$$m_{22} = D + k_1 \mu_1'(\lambda_1)X_1^*, \quad \theta = k_0 \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0^*, X_1^*)X_1^* + k_0 \mu_0(X_0^*, X_1^*) - k_1 \alpha D, \quad m_{32} = \mu_1'(\lambda_1)X_1^*.$$

Le polynôme caractéristique de $J_1$ est donné par

$$P_{J_1}(\lambda) = c_0\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$$

où

$$c_0 = -1, \quad c_1 = -(m_{11} + m_{22}), \quad c_2 = \theta m_{32} - m_{11}m_{22}, \quad c_3 = m_{32}(\theta m_{11} - m_{21}m_{13}).$$

Nous montrons le résultat suivant :

**Lemme V.5.**

1. *Si* $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$, *alors* $c_2 < 0$ *et* $c_1c_2 - c_0c_3 > 0$.
2. $c_3 < 0$ *si et seulement si* $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$.

**Preuve.** Nous avons

$$\begin{aligned} c_2 &= (k_0m_{13} - k_1\alpha D)m_{32} - \left(\alpha D + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*\right)(D + k_1m_{32}) \\ &= (k_0m_{13} - k_1m_{11})m_{32} - \alpha D m_{22} - D\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*. \end{aligned}$$

De plus,

$$F'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1} = \frac{k_0m_{13} - k_1m_{11}}{k_1m_{13}}.$$

Par conséquent,

$$c_2 = \left(F'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right)k_1m_{13}m_{32} - \alpha D m_{22} - D\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*$$

qui est strictement négatif si $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. Comme

$$c_3 = m_{32}\left[(k_0m_{13} - k_1\alpha D)\left(\alpha D + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*\right) - k_0\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*m_{13}\right]$$

alors

$$c_3 = m_{32}\alpha D(k_0m_{13} - k_1m_{11}) = m_{32}\alpha D\left[F'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right]k_1m_{13}$$

qui est strictement négatif si et seulement si $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. Comme

$$\begin{aligned} c_1c_2 - c_0c_3 &= m_{11}^2 m_{22} + m_{11}m_{22}^2 - m_{32}(\theta m_{22} + m_{21}m_{13}) \\ &= \left[(\alpha D)^2 + 2\alpha D\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^* + \left(\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}\right)^2 X_1^{*2}\right](D + k_1 m_{32}) + m_{22}(m_{22}m_{11} - \theta m_{32}) \\ &- k_0 m_{13} m_{32}\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^* \\ &= \left(k_1\alpha D + k_1\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^* - k_0 m_{13}\right) m_{32}\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^* + P \end{aligned}$$

avec

$$P = Dm_{11}^2 + \left[(\alpha D)^2 + \alpha D\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^*\right] k_1 m_{32} - m_{22}c_2$$

qui est strictement positive si $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. D'où

$$c_1c_2 - c_0c_3 = -\left[F'(X_0^*) + \frac{k_0}{k_1}\right] k_1 m_{13} m_{32}\frac{\partial \mu_0}{\partial X_0}X_1^* + P$$

qui est strictement positif si $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$. ■

**Proposition V.14.**

1. *Si $F_1^*$ existe, alors il est LES.*
2. *Si $F_1^{**}$ existe, alors il est instable.*

**Preuve.** Comme $F_1^*$ vérifie $F'(X_0^*) < -\frac{k_0}{k_1}$, alors d'après le Lemme V.5, toutes les conditions du critère de Routh-Hurwitz sont vérifiées et par suite $F_1^*$ est LES. Comme $F_1^{**}$ vérifie $F'(X_0^{**}) > -\frac{k_0}{k_1}$, alors d'après le Lemme V.5, $c_3 > 0$ et par suite, $F_1^{**}$ est instable. ■

### 3.5.3 Application : Fonction de Contois

Dans cette section, nous appliquons les résultats démontrés sur l'étude du modèle (V.11) pour un taux de croissance densité-dépendant de type Contois dont la fonction s'écrit

$$\mu_0(X_0, X_1) = \frac{m_0 X_0}{X_0 + a_0 X_1}$$

où $m_0$ et $a_0$ sont des paramètres de croissance qui sont strictement positifs. On a alors,

$$\frac{\partial f}{\partial X_1}(X_0, X_1) = \mu_0(X_0, X_1) + \frac{\partial \mu_0}{\partial X_1}(X_0, X_1)X_1 = \frac{m_0 X_0^2}{(X_0 + a_0 X_1)^2} > 0,$$

d'où l'hypothèse **H6** est vérifiée. Notons

$$a = \frac{DX_{0in}}{\frac{m_0}{a_0} + \alpha D}.$$

Si $\lim_{X_1 \to +\infty} f(X_0, X_1) = 0$, alors

$$\frac{m_0 X_0}{a_0} - D(X_{0in} - \alpha X_0) = 0,$$

ce qui est équivalent à $X_0 = a$ tel que $0 < a < \frac{X_{0in}}{\alpha}$. Par conséquent, l'hypothèse **H7** est vérifiée. D'après le Lemme V.4, $\lim_{X_0 \to a} F(X_0) = +\infty$ et pour tout $X_0 \in \left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$, on a

$$F'(X_0) = -\frac{m_0 a_0 X_1^2 + \alpha D(X_0 + a_0 X_1)^2}{m_0 X_0^2} < 0 \quad \text{et} \quad F''(X_0) = \frac{2a_0 X_1[m_0 X_1 + \alpha D(X_0 + a_0 X_1)]}{m_0 X_0^3} > 0$$

c'est-à-dire la fonction $F$ est strictement décroissante et convexe sur $\left]a, \frac{X_{0in}}{\alpha}\right]$. Les simulations numériques montre l'existence des points d'équilibre du système (V.11) selon le paramètre $S_{1in}$ pour un taux de croissance $\mu_0$ de type Contois :

$$\mu_0(X_0, X_1) = \frac{2.5X_0}{X0 + 1.5X_1} \quad \text{et} \quad \mu_1(S) = \frac{2S}{1.5 + S}.$$

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres $X_{0in} = 3$, $D = 1$, $\alpha = 0.75$, $k_0 = 1$ et $k_1 = 1.2$. La Fig. V.15 (a) montre la convexité de la fonction $F$ et l'existence d'un unique équilibre strictement positif $F_1^*$ pour $S_{1in} = 1.5 > \lambda_1 = 0.9$, qui est GES pour toute condition initiale strictement positive.

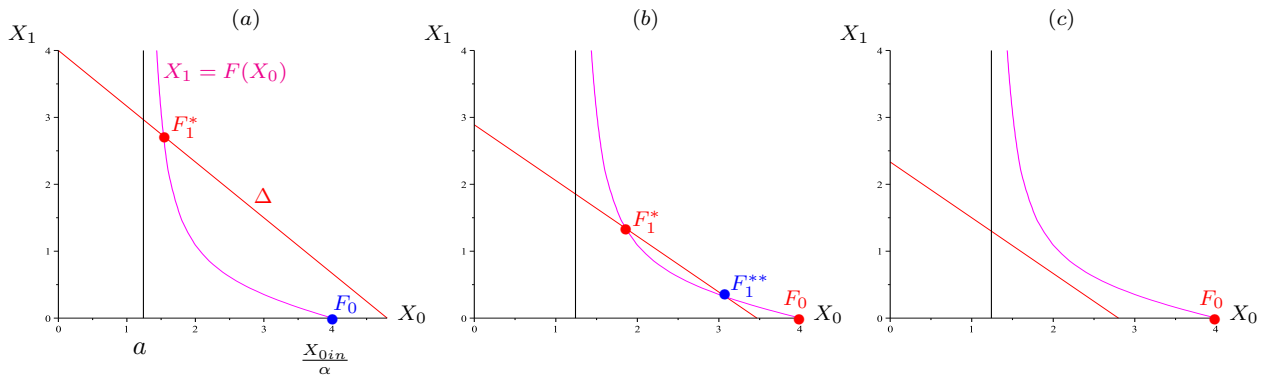


**Fig. V.15** – Existence des équilibres selon le paramètre $S_{1in}$ avec un taux de croissance de type Contois.

La Fig. V.15 (b) montre l'existence de deux points d'équilibre strictement positifs $F_1^*$ et $F_1^{**}$ pour $S_{1in} = 0.5 < \lambda_1$. Dans ce cas, le système présente la bistabilité tel que $F_1^*$ et $F_0$ sont LES et $F_1^{**}$ est instable. La Fig. V.15 (c) montre l'existence d'un unique équilibre de lessivage $F_0$ pour $S_{1in} = 0$ qui est GES pour toute condition initiale positive.

Nous concluons que, dans le sous-modèle (V.11) avec des taux de croissance $\mu_0$ densité-dépendant et $\mu_1$ monotone, le système présente soit la bistabilité, soit la stabilité globale de l'équilibre strictement positif ou le lessivage.

# 4 Étude du modèle complet à trois étapes

Dans la suite, nous étudions le modèle à trois étapes (V.1) avec $r_0 = \mu_0(X_0)X_1$ sous les hypothèses **H1-H3**. Le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{X}_0 &= DX_{0in} - \alpha DX_0 - \mu_0(X_0)X_1, \\ \dot{S}_1 &= D(S_{1in} - S_1) + k_0\mu_0(X_0)X_1 - k_1\mu_1(S_1)X_1, \\ \dot{X}_1 &= [\mu_1(S_1) - \alpha D]\, X_1, \\ \dot{S}_2 &= D(S_{2in} - S_2) + k_2\mu_1(S_1)X_1 - k_3\mu_2(S_2)X_2, \\ \dot{X}_2 &= [\mu_2(S_2) - \alpha D]\, X_2. \end{cases} \tag{V.12}$$

## 4.1 Existence des points d'équilibre

Dans le cas $\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \leqslant -\frac{k_0}{k_1}$, nous démontrons le résultat suivant :

**Proposition V.15.** *Supposons que $\lambda_1 \leqslant S_{1in}$. Les équilibres du système (V.12) sont donnés par*

1. $E_0 = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0, S_{2in}, 0\right)$ *qui existe toujours.*
2. $E_1^i = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0, \lambda_2^i, X_2^i\right)$, $i = 1, 2$, *avec* $X_2^i = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i)$, *qui existe si et seulement si* $S_{2in} > \lambda_2^i$.
3. $E_2^{0*} = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, S_{2in}^*, 0)$ *avec* $X_0^*$ *l'unique solution de* $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ *et*

$$X_1^* = \delta(X_0^*), \qquad S_{2in}^* = S_{2in} + \alpha k_2 X_1^*,$$

   *qui existe toujours.*
4. $E_2^{i*} = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, \lambda_2^i, X_2^{i*})$, $i = 1, 2$, *avec*

$$X_2^{i*} = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i) + \frac{k_2}{k_3}X_1^*,$$

   *qui existe si et seulement si* $S_{2in}^* > \lambda_2^i$.

**Preuve.** À chaque équilibre $F = (X_0, S_1, X_1)$ de (V.3) correspond un équilibre

$$E = (X_0, S_1, X_1, S_2, X_2)$$

où $(X_0, S_1, X_1)$ sont les composantes de l'équilibre $F$ et $(S_2, X_2)$ les solutions du système

$$\begin{aligned} 0 &= D(S_{2in} - S_2) + k_2\mu_1(S_1)X_1 - k_3\mu_2(S_2)X_2, \\ 0 &= [\mu_2(S_2) - \alpha D]\, X_2. \end{aligned}$$

De la deuxième équation nous déduisons que soit $X_2 = 0$, soit $S_2 = \lambda_2^i$.

Si $X_2 = 0$, de la première équation nous déduisons alors que

$$S_2 = S_{2in} + \frac{k_2}{D}\mu_1(S_1)X_1.$$

Cette construction permet d'obtenir l'équilibre $E_0$ à partir de l'équilibre $F_0$ de (V.3), donné par (V.4), et d'obtenir l'équilibre $E_2^{0*}$ à partir de l'équilibre $F_1^*$ de (V.3), donné par (V.6).

Si $S_2 = \lambda_2^i$, de la première équation nous déduisons alors que

$$X_2 = \frac{1}{k_3\alpha}\left(S_{2in} - \lambda_2^i\right) + \frac{k_2}{k_3\alpha D}\mu_1(S_1)X_1.$$

Cette construction permet d'obtenir les équilibres $E_1^i$ à partir de l'équilibre $F_0$ de (V.3), donné par (V.4), et d'obtenir les équilibres $E_2^{i*}$ à partir de l'équilibre $F_1^*$ de (V.3), donné par (V.6). ■

De la même manière, nous démontrons le résultat suivant dans le cas générique où le sous-modèle (V.3) peut avoir deux équilibres strictement positifs, c'est-à-dire pour

$$\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) > -\frac{k_0}{k_1}.$$

**Proposition V.16.** *Supposons que* $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$. *Les points d'équilibre du système (V.12) sont donnés par*

1. $E_0 = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0, S_{2in}, 0\right)$ *qui existe toujours.*
2. $E_1^i = \left(\frac{X_{0in}}{\alpha}, S_{1in}, 0, \lambda_2^i, X_2^i\right)$, $i = 1, 2$, *avec* $X_2^i = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i)$, *qui existe si et seulement si* $S_{2in} > \lambda_2^i$.
3. $E_2^{0*} = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, S_{2in}^*, 0)$ *et* $E_2^{0**} = (X_0^{**}, \lambda_1, X_1^{**}, S_{2in}^{**}, 0)$ *avec* $X_0^*$ *et* $X_0^{**}$ *les deux solutions de l'équation* $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ *et*

$$X_1^* = \delta(X_0^*), \quad S_{2in}^* = S_{2in} + \alpha k_2 X_1^*,$$

$$X_1^{**} = \delta(X_0^{**}), \quad S_{2in}^{**} = S_{2in} + \alpha k_2 X_1^{**},$$

   *qui existent toujours.*

4. $E_2^{i*} = (X_0^*, \lambda_1, X_1^*, \lambda_2^i, X_2^{*i})$ *et* $E_2^{i**} = (X_0^{**}, \lambda_1, X_1^{**}, \lambda_2^i, X_2^{i**})$, $i = 1, 2$, *avec*

$$X_2^{i*} = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i) + \frac{k_2}{k_3}X_1^* \quad \text{et} \quad X_2^{i**} = \frac{1}{k_3\alpha}(S_{2in} - \lambda_2^i) + \frac{k_2}{k_3}X_1^{**},$$

   *qui existent si et seulement si* $S_{2in}^* > \lambda_2^i$ *et* $S_{2in}^{**} > \lambda_2^i$.

Par conséquent, le modèle à trois étapes (V.12) peut avoir au plus neuf points d'équilibre et au plus quatre équilibres strictement positifs où les deux espèces coexistent.

## 4.2 Stabilité locale

Nous nous proposons d'étudier la stabilité locale des points d'équilibre du système (V.12). Comme le système est triangulaire, la matrice jacobienne en un équilibre $E = (X_0, S_1, X_1, S_2, X_2)$ est de la forme :

$$\mathbf{J_E} = \begin{bmatrix} J_F & 0 \\ B & C \end{bmatrix}$$

avec $J_F$ la matrice jacobienne de (V.3) en un équilibre $F = (X_0, S_1, X_1)$, $B$ une matrice $2 \times 3$ et $C$ une matrice carrée d'ordre 2. Comme la matrice $J_E$ est triangulaire inférieure par blocs, elle est stable si et seulement si les matrices $J_F$ et $C$ sont stables. La stabilité de la matrice $J_F$ a été étudiée dans la section 3.3. Le problème revient donc à étudier la stabilité de la matrice d'ordre 2, c'est-à-dire à voir si sa trace est négative et son déterminant est positif.

**Proposition V.17.** *$E_0$ est LES si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$ et $\mu_2(S_{2in}) < \alpha D$.*

**Preuve.** En $E_0$, nous obtenons $J_F = J_0$, où $J_0$ est la matrice considérée dans la preuve de la Prop. V.5 et

$$C = \begin{bmatrix} -D & -k_3\mu_2(S_{2in}) \\ 0 & \mu_2(S_{2in}) - \alpha D \end{bmatrix}.$$

Noter que la matrice $J_0$ est stable si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$ et la matrice $C$ est stable si et seulement si $\mu_2(S_{2in}) < \alpha D$. ■

**Proposition V.18.** *Si $E_1^1$ existe, alors il est LES si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$. Si $E_1^2$ existe, alors il est instable.*

**Preuve.** En $E_1^i$, nous obtenons $J_F = J_0$, où $J_0$ est la matrice considérée dans la preuve de la Prop. V.5 et

$$\mathbf{C} = \begin{bmatrix} -[D + k_3\mu_2'(\lambda_2^i)X_2^i] & -k_3\alpha D \\ \mu_2'(\lambda_2^i)X_2^i & 0 \end{bmatrix}.$$

On a donc

$$\det C = k_3\alpha D\mu_2'(\lambda_2^i)X_2^i \qquad \text{et} \qquad \text{tr } C = -[D + k_3\mu_2'(\lambda_2^i)X_2^i].$$

Comme $\det C < 0$ pour $i = 2$, alors dès qu'il existe l'équilibre $E_1^2$, il est instable. Notons que $J_0$ est stable si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$. Pour $i = 1$, nous avons $\det C > 0$ et $\text{tr } C < 0$. Par suite, l'équilibre $E_1^1$ est LES si et seulement si $\mu_1(S_{1in}) < \alpha D$. ■

**Proposition V.19.** *Si $E_2^{0*}$ existe, alors il est LES si et seulement si $\mu_2(S_{2in}^*) < \alpha D$. Si $E_2^{0**}$ existe, alors il est instable.*

**Preuve.** En $E_2^{0*}$, nous obtenons $J_F = J_1$, où $J_1$ est la matrice considérée dans la preuve de la Prop. V.6 et

$$\mathbf{C} = \begin{bmatrix} -D & -k_3\mu_2(S_{2in}^*) \\ 0 & \mu_2(S_{2in}^*) - \alpha D \end{bmatrix}.$$

Notons que $J_1$ est stable et $C$ est stable si et seulement si $\mu_2(S^*_{2in}) < \alpha D$. En $E_2^{0**}$, nous obtenons $J_F = J_1$, où $J_1$ est une matrice instable d'après la preuve de la Prop. V.6. ■

**Proposition V.20.** *Si $E_2^{1*}$ existe, alors il est LES. Si $E_2^{2*}$ et $E_2^{i**}$, $i = 1, 2$, existent, alors ils sont instables.*

**Preuve.** En $E_2^{i*}$, nous obtenons $J_F = J_1$, où $J_1$ est la matrice considérée dans la preuve de la Prop. V.6 et

$$\mathbf{C} = \begin{bmatrix} -[D + k_3\mu_2'(\lambda_2^i)X_2^{i*}] & -k_3\alpha D \\ \mu_2'(\lambda_2^i)X_2^{i*} & 0 \end{bmatrix}.$$

Comme $\det C < 0$ pour $i = 2$, alors dès qu'il existe, l'équilibre strictement positif $E_2^{2*}$, il est instable. Notons que $J_1$ est stable, $\det C > 0$ et $\mathrm{tr}\ C < 0$ pour $i = 1$. Par suite, dès qu'il existe l'équilibre strictement positif $E_2^{1*}$, il est LES. En $E_2^{i**}$, nous obtenons $J_F = J_1$, où $J_1$ est une matrice instable d'après la preuve de la Prop. V.6. ■

Le Tab. V.1 résume les résultats des Props. V.17-V.20 dans le cas $S_{1in} > \lambda_1$, où la lettre S signifie que l'équilibre est stable et la lettre I signifie que l'équilibre est instable. L'absence de lettre signifie que l'équilibre n'existe pas.

| Condition | Équilibres et comportement | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $E_0$ | $E_1^1$ | $E_1^2$ | $E_2^{0*}$ | $E_2^{1*}$ | $E_2^{2*}$ |
| 1) $\lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S_{2in} < S^*_{2in}$ | I | I | I | S | S | I |
| 2) $\lambda_2^1 < S_{2in} < S^*_{2in} < \lambda_2^2$ | I | I | | I | S | |
| 3) $\lambda_2^1 < S_{2in} < \lambda_2^2 < S^*_{2in}$ | I | I | | S | S | I |
| 4) $S_{2in} < \lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S^*_{2in}$ | I | | | S | S | I |
| 5) $S_{2in} < \lambda_2^1 < S^*_{2in} < \lambda_2^2$ | I | | | I | S | |
| 6) $S_{2in} < S^*_{2in} < \lambda_2^1 < \lambda_2^2$ | I | | | S | | |

**Tab. V.1** – Équilibres et leur nature dans le cas $S_{1in} > \lambda_1$.

Comme $X_0^* < X_0^{**}$, alors $X_1^* > X_1^{**}$ et par suite, $S_{2in} < S^{**}_{2in} < S^*_{2in}$. Nous obtenons le Tab. V.2, dans le cas où $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$.

## 5 Simulations numériques

Les simulations numériques illustrées dans les Figs. V.16-V.19 sont obtenues pour les fonctions de Monod suivantes :

$$\mu_0(X_0) = \frac{2.5X_0}{1.5 + X_0} \quad \text{et} \quad \mu_1(S) = \frac{2S}{1.5 + S}.$$

| Condition | Équilibres et comportement | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $E_0$ | $E_1^1$ | $E_1^2$ | $E_2^{0*}$ | $E_2^{0**}$ | $E_2^{1*}$ | $E_2^{1**}$ | $E_2^{2*}$ | $E_2^{2**}$ |
| 1) $\lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S_{2in} < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*}$ | S | S | I | S | I | S | I | I | I |
| 2) $\lambda_2^1 < S_{2in} < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*} < \lambda_2^2$ | I | S | | I | I | S | I | | |
| 3) $\lambda_2^1 < S_{2in} < S_{2in}^{**} < \lambda_2^2 < S_{2in}^{*}$ | I | S | | S | I | S | I | I | |
| 4) $\lambda_2^1 < S_{2in} < \lambda_2^2 < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*}$ | I | S | | S | I | S | I | I | I |
| 5) $S_{2in} < S_{2in}^{**} < \lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S_{2in}^{*}$ | S | | | S | I | S | | I | |
| 6) $S_{2in} < \lambda_2^1 < S_{2in}^{**} < \lambda_2^2 < S_{2in}^{*}$ | S | | | S | I | S | I | I | |
| 7 )$S_{2in} < \lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*}$ | S | | | S | I | S | I | I | I |
| 8) $S_{2in} < S_{2in}^{**} < \lambda_2^1 < S_{2in}^{*} < \lambda_2^2$ | S | | | I | I | S | | | |
| 9) $S_{2in} < \lambda_2^1 < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*} < \lambda_2^2$ | S | | | I | I | S | I | | |
| 10) $S_{2in} < S_{2in}^{**} < S_{2in}^{*} < \lambda_2^1 < \lambda_2^2$ | S | | | S | I | | | | |

**Tab. V.2** – Équilibres et leur nature dans le cas $\max(0, \bar{S}_{1in}) < S_{1in} < \lambda_1$.

Nous choisissons les valeurs suivantes des paramètres $X_{0in} = 3$, $D = 1$, $\alpha = 0.75$, $k_0 = 1$ et $k_1 = 1.2$. Nous illustrons le cas de bistabilité pour $\bar{S}_{1in} \simeq 0.338 < S_{1in} = 0.5 < \lambda_1 = 0.9$ sous la condition

$$\xi'\left(\frac{X_{0in}}{\alpha}\right) \simeq -0.412 > -0.833 \simeq -\frac{k_0}{k_1}.$$

Dans ce cas, l'équation $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ admet deux solutions (voir Fig. V.16 à gauche) et les points d'équilibre sont donnés par

$$F_0 = (4, 0.5, 0), \quad F_1^* \simeq (1.201, 0.9, 1.887) \quad \text{et} \quad F_1^{**} \simeq (2.808, 0.9, 0.548).$$

La Fig. V.16 au milieu montre la convergence vers l'équilibre strictement positif $F_1^*$ pour la condition initiale $X_0(0) = 4.5$, $S_1(0) = 2$ et $X_1(0) = 0.368$.

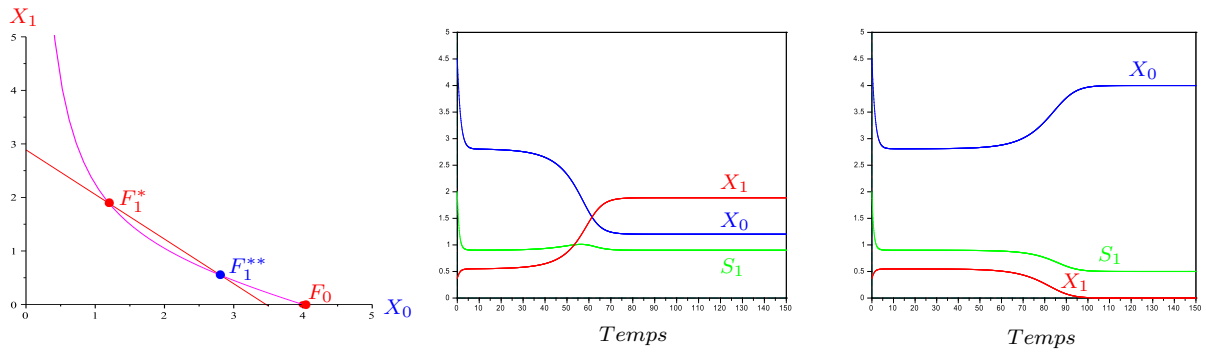


**Fig. V.16** – Le cas $0 < \bar{S}_{1in} < S_{1in} < \lambda_1$ : Existence de deux équilibres strictement positifs et bistabilité.

La Fig. V.16 à droite montre la convergence vers l'équilibre de lessivage pour la condition initiale $X_0(0) = 4.5$, $S_1(0) = 2$ et $X_1(0) = 0.367$.

La Fig. V.17 met en évidence la bistabilité dans l'espace $(X_0, S_1, X_1)$ de dimension trois avec deux bassins d'attraction qui sont séparés par la variété stable de l'équilibre instable $F^{**}$. Le premier bassin attire les solutions vers l'équilibre strictement positif $F^*$ et le deuxième attire les solutions vers l'équilibre de lessivage $F_0$.

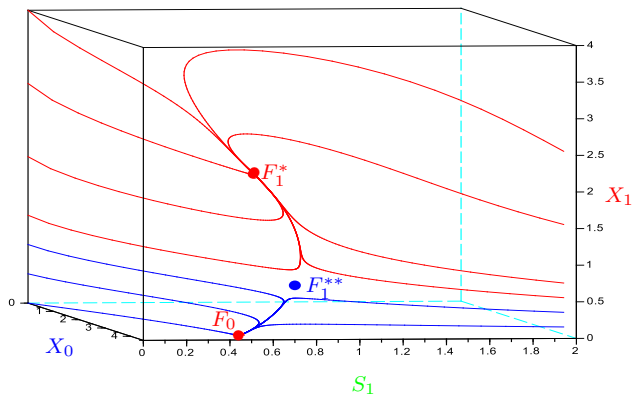


**Fig. V.17** – Bistabilité en dimension trois.

La Fig. V.18 à gauche illustre le cas $S_{1in} = 1.5 > \lambda_1$ où l'équation $\xi(X_0) = \delta(X_0)$ admet une unique solution. Les points d'équilibre sont donnés par $F_0 = (4, 1.5, 0)$ et $F^* \simeq (0.616, 0.9, 3.486)$. La Fig. V.18 à droite montre la convergence globale vers l'équilibre strictement positif $F^*$, pour toute condition initiale strictement positive.

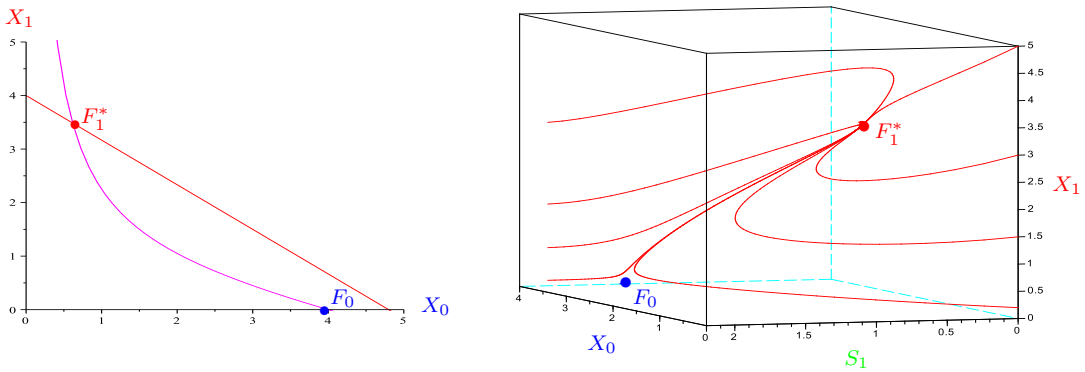


**Fig. V.18** – Le cas $S_{1in} > \lambda_1$ : Existence d'un unique équilibre strictement positif $F^*$ GES.

Dans la suite, nous illustrons les résultats mathématiques trouvés de l'étude du modèle à trois étapes (V.12). Nous considérons les mêmes valeurs des paramètres du sous-modèle (V.3) et nous

choisissons la fonction de Haldane suivante :

$$\mu_2(S_2) = \frac{m_2 S_2}{K_S + S_2 + \frac{S_2^2}{K_I}}$$

avec $m_2 = 3$, $K_S = 1$ et $K_I = 1$. Nous fixons les valeurs suivantes des paramètres $S_{2in} = 3$, $k_2 = 0.2$ et $k_3 = 1.2$. Les valeurs des seuils de rentabilité de la deuxième espèce sont données par $\lambda_2^1 \simeq 0.381$ et $\lambda_2^2 \simeq 2.618$. La Fig. V.19 illustre le cas

$$\lambda_2^1 < \lambda_2^2 < S_{2in} < S_{2in}^{**} \simeq 3.082 < S_{2in}^{*} \simeq 3.283$$

avec existence de quatre points d'équilibre LES dont un est un équilibre strictement positif et où les deux espèces coexistent.

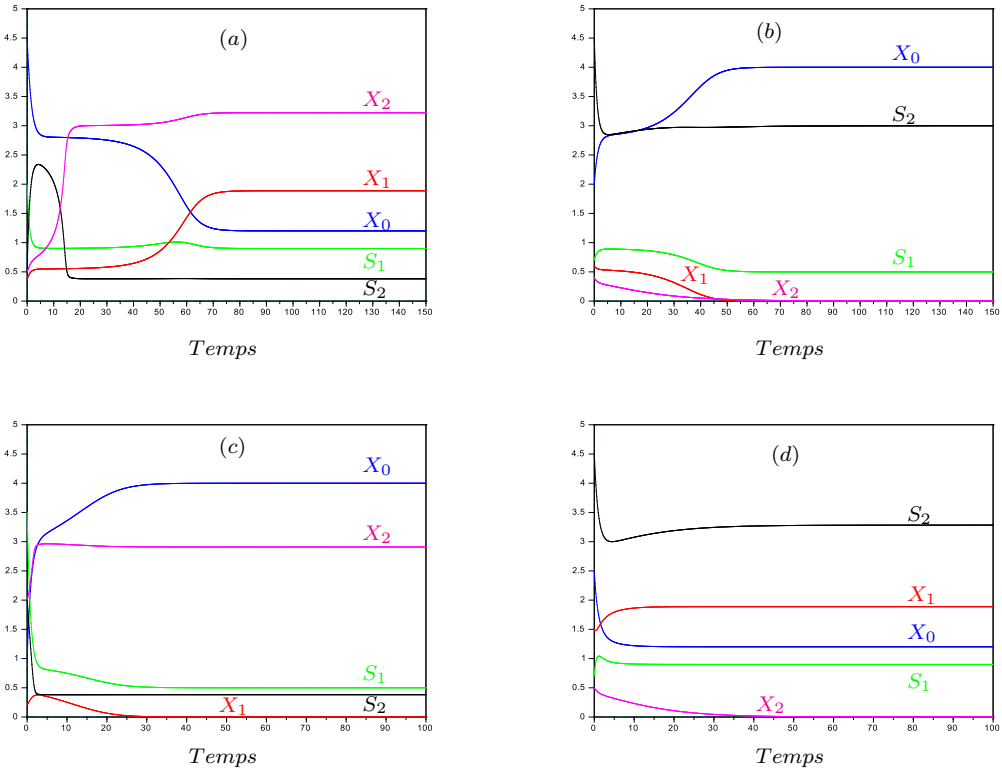


**Fig. V.19** – Le modèle à trois étapes (V.12) présente une quadri-stabilité.

La Fig. V.19 (a) montre la coexistence entre les deux espèces pour une condition initiale

$$X_0(0) = 4.5, \quad S_1(0) = 2, \quad X_1(0) = 0.368, \quad S_2(0) = 0.5, \quad X_2(0) = 0.5$$

où la solution du modèle à trois étapes (V.12) converge vers l'équilibre de coexistence LES,

$$E_2^{1*} \simeq (1.201, 0.9, 1.887, 0.381, 3.223).$$

La Fig. V.19 (b) montre l'extinction de deux espèces pour une condition initiale

$$X_0(0) = 2, \quad S_1(0) = 0.7, \quad X_1(0) = 0.6, \quad S_2(0) = 4.5, \quad X_2(0) = 0.4$$

et la convergence vers l'équilibre de lessivage $E_0 = (4, 0.5, 0, 3, 0)$ qui est LES. La Fig. V.19 (c) montre le lessivage de la première espèce pour une condition initiale

$$X_0(0) = 1, \quad S_1(0) = 3.5, \quad X_1(0) = 0.2, \quad S_2(0) = 2, \quad X_2(0) = 2$$

et la convergence vers l'équilibre de lessivage de $X_1$, $E_1^1 \simeq (4, 0.5, 0, 0.381, 2.908)$ qui est LES. La Fig. V.19 (d) montre l'exclusion de la deuxième espèce pour une condition initiale

$$X_0(0) = 2.5, \quad S_1(0) = 0.7, \quad X_1(0) = 1.5, \quad S_2(0) = 4.5, \quad X_2(0) = 0.5$$

et la convergence vers l'équilibre de lessivage de $X_2$, $E_2^{0*} \simeq (1.201, 0.9, 1.887, 3.283, 0)$ qui est LES.

## 6 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons étudié un modèle du chémostat avec dégradation enzymatique du substrat dont une partie peut être sous forme particulaire. Nous avons démontré que le sous-modèle, avec une modélisation particulière de l'hydrolyse qui fait intervenir un taux de croissance monotone et des concentrations du substrat à l'entrée du chémostat inférieures au seuil de rentabilité, peut présenter une bistabilité qui ne peut pas se produire dans le modèle classique du chémostat où le lessivage est l'unique point d'équilibre qui attire toutes les solutions, [61]. Cette bistabilité peut aussi avoir lieu pour une fonction de croissance non monotone, par exemple du type Haldane. Nous démontrons ainsi, pour la modélisation de l'hydrolyse proposée, l'importance de considérer cette étape dans l'apparition des équilibres strictement positifs et de la bistabilité. Finalement, nous avons étudié le modèle à trois étapes et établi les conditions d'existence et le comportement asymptotique local des points d'équilibre.

Nous démontrons que le système peut avoir jusqu'à quatre équilibres strictement positifs. Cette propriété est à rapprocher avec le modèle classique AM2 qui admet au plus deux équilibres strictement positifs. Par ailleurs, le système présente aussi une quadri-stabilité : selon les conditions initiales la solution converge soit vers le lessivage des deux espèces, soit vers le lessivage de l'une des deux espèces soit vers un équilibre strictement positif où les deux espèces sont présentes. Les simulations numériques illustrent les résultats mathématiques démontrés.

Les résultats de ce chapitre ont été publiés en partie dans [15–20].

# Conclusion générale et perspectives

Cette thèse a été consacrée à la modélisation et à l'analyse des modèles mathématiques de compétition et de coexistence de plusieurs espèces sur une seule ressource dans un chémostat. Notre objectif était de contribuer, d'une part, à modéliser le phénomène de coexistence des espèces microbiennes, et d'autre part, à étudier le comportement qualitatif de ces modèles mathématiques qui prennent en compte les divers mécanismes de coexistence pour mieux comprendre la biodiversité. Les messages les plus importants que nous avons mis en évidence dans ce travail sont les suivants :

- Chapitre II :
  1. La compétition entre les espèces (en plus de la compétition pour le substrat) peut favoriser la coexistence autour d'un équilibre strictement positif LES $E^*$ (voir Props. II.7, II.14 et II.17).
  2. Dans le modèle de compétition intra-spécifique linéaire avec plusieurs espèces (II.7), il existe un unique équilibre strictement positif LES $E^*$, alors que tous les autres équilibres sont instables, pour une concentration à l'entrée du chémostat assez grande (voir Props. II.14, II.17 et Fig. II.7).

- Chapitre III :
  1. Les modèles de floculation permettent de motiver la considération des modèles densité-dépendants considérés dans la littérature (voir modèle III.21).
  2. Le modèle densité-dépendant (III.8) peut présenter un comportement de bistablité même avec des fonctions de croissance monotones (voir Prop. III.4 et Fig. III.5). Ce phénomène est nouveau et est habituellement rencontré dans le chémostat mais quand la fonction de croissance est non monotone.
  3. Dans le modèle de compétition de deux espèces pour un seul substrat, lorsque l'espèce qui gagne la compétition fait des flocs, il peut y avoir coexistence autour d'un équilibre strictement positif LES $E^*$ (voir Prop. III.7).

4. Lorsque la fonction de croissance des bactéries libres de l'espèce qui fait des flocs présente de l'inhibition, cette coexistence peut se faire autour d'un cycle limite (voir Figs. III.19, III.20 et III.24).

– Chapitre IV :

1. Les modèles densité-dépendants peuvent présenter de la coexistence autour d'un équilibre strictement positif LES $E^*$ (voir Props. IV.2, IV.4 et IV.10).
2. Dans le modèle densité-dépendant intra et inter-spécifique de deux espèces (IV.16), il y a persistance stable de l'équilibre strictement positif qui est GES, pour un terme de compétition inter-spécifique assez petit. Cependant, si ce terme est assez grand, alors le système présente la bistabilité avec lessivage d'une des deux espèces où l'équilibre strictement positif est un point col (voir Prop. IV.10).

– Chapitre V :

1. Le modèle de digestion anaérobie à trois étapes avec dégradation enzymatique du substrat lentement biodégradable (V.12) présente une quadri-stabilité : selon les conditions initiales la solution converge soit vers le lessivage des deux espèces, soit vers le lessivage de l'une des deux espèces soit vers un équilibre strictement positif où les deux espèces sont présentes (voir Tab. V.2 et Fig. V.19).
2. L'ajout d'une étape d'hydrolyse permet d'obtenir un équilibre strictement positif de fonctionnement, même dans le cas $S_{1in} < \lambda_1$ pour lequel le modèle AM2 présente un lessivage de $X_1$ (voir Tab. V.2).

Dans ce travail de thèse nous avons fait l'analyse mathématique des modèles : recherche des équilibres, de leur stabilité. Plusieurs questions restent cependant ouvertes comme l'analyse mathématique des modèles de floculation avec plusieurs espèces (modèle III.4) ou le modèle général densité-dépendant (modèle IV.1) lorsque les $\mu_i$ dépendent de tous les $x_j$. Comme perspectives à ce travail, en plus de ces questions ouverte, il serait intéressant de se poser aussi des questions de stabilisation et d'observation.

Plus précisément, comme nous avons démontré que le modèle de floculation peut présenter une bistabilité avec des taux de croissance monotones, il serait très intéressant d'étudier s'il est possible de contrôler le taux de dilution par retour d'état pour assurer une convergence asymptotique globale vers l'équilibre de coexistence, c'est-à-dire pour toute condition initiale à biomasse non nulle.

Si on suppose que seule la biomasse attachée peut être mesurée en ligne, il serait intéressant d'étudier l'observabilité du système, et le cas échéant de mettre au point un observateur pour reconstruire la quantité de biomasse libre non mesurée.

# Références bibliographiques


[1] R. Arditi and L.R. Ginzburg. Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. *J. Theor. Biol.*, 139 :311–326, 1989. 12

[2] J. Arino, S. Pilyugin, and G. Wolkowicz. Considerations on yield, nutrient uptake, cellular growth, and competition in chemostat models. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11, (2) :107–142, 2003. 12

[3] P. Auger and J.C. Poggiale. Aggregation and emergence in systems of ordinary differential equations. *Mathematical Computer Modelling*, 27, (4) :1–22, 1998. 48

[4] G. Bastin and D. Dochain. *On-line estimation and adaptive control of bioreactors, Dynamics of Microbial Competition.* Elsevier Science Publishers, A. and N.Y., 1991. 13

[5] B. Benyahia, T.Sari, B.Cherki, and J. Harmand. Sur le modèle AM2 de digestion anaérobie. In *CARI2010, Proceedings of the 10th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, E. Badouel, A. Sbihi and I. Lokpo (Editors), INRIA*, pages 453–460, 2010. 13, 148, 149

[6] B. Benyahia, T.Sari, B.Cherki, and J. Harmand. Bifurcation and stability analysis of a two step model for monitoring anaerobic digestion processes. *Journal of Process Control*, 22 :1008–1019, 2012. 13, 148, 149

[7] O. Bernard, Z. Hadj-Sadok, D. Dochain, A. Genovesi, and J. P. Steyer. Dynamical model development and parameter identification for an anaerobic wastewater treatment process. *Biotechnology and Bioengineering*, 75 :424–438, 2001. 147

[8] B.Li and L.Bishop. Micro-profiles of activated sludge floc determined using microelectrodes. *Water Res.*, 38 :1248–1258, 2004. 10

[9] G.J. Butler and S.K. Wolkowicz. A mathematical model of the chemostat with general class of the function describing nutrient uptake. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 45, (1) :138–151, 1985. 8, 68, 74, 87, 122

[10] Z.C. Chiu, M.Y. Chen, D.J. Lee, C.H. Wang, and J.Y. Lai. Oxygen diffusion and consumption in active aerobic granules of heterogeneous structure. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 75 :685–691, 2007. 10

[11] D. E. Contois. Kinetics of bacterial growth : Relationship between population density and specific growth rate of continuous cultures. *J. gen. Microbiol.*, 21 :40–50, 1959. 163

[12] J. Costerton. Overview of microbial biofilms. *J. Indust. Microbiol.*, 15 :137–140, 1995. 10

[13] A. Ding, MJ. Hounslow, and CA. Biggs. Population balance modelling of activated sludge flocculation : Investigating the size dependence of aggregation, breakage and collision efficiency. *Chem Eng Sci.*, 61 :63–74, 2006. 12

[14] J. Heßeler, J.K. Schmidt, U. Reichl, and D. Flockerzi. Coexistence in the chemostat as a result of metabolic by-products. *J. Math. Biol*, 53, (4) :556–584, 2006. 15

[15] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. Sur un modèle de digestion anaérobie avec dégradation enzymatique du substrat sous forme solide. In M. Hassine and M. Moakher, editors, *Proceedings of the 5th conference on Trends in Applied Mathematics in Tunisia, Algeria, Morocco, Centre de Publication Universitaire*, pages 457–463, 2011. 177

[16] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes. In *Proceedings of the 11th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, INRIA*, pages 459–466, 2012. 177

[17] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. On a three step model of anaerobic digestion of solid waste. *Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems*, 2012. 177

[18] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. On a three step model of anaerobic digestion of solid waste. In Inge Troch and Felix Breitenecker, editors, *7th Vienna International Conference on Mathematical Modelling, Mathematical Modelling*, volume 7, (1), pages 671–676, 2012. 177

[19] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes. *ARIMA*, 2013. 177

[20] R. Fekih-Salem, N. Abdellatif, T. Sari, and J. Harmand. Qualitative properties of 3-step model of anaerobic digestion including hydrolysis of particulate matter. In *International Joint Conference CB-WR-MED Conference/ 2nd AOP' Tunisia Conference for Sustainable Water Management' Tunis*, pages 93–94, 2013. 177

[21] R. Fekih-Salem, J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport, and T. Sari. Extensions of the chemostat model with flocculation. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 397, (1) :292–306, 2013. 43, 122, 146

[22] R. Fekih-Salem, T. Sari, and N. Abdellatif. Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat. In E. Badouel, A. Sbihi, and I. Lokpo, editors, *Proceedings of the 10th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, INRIA*, pages 437–444, 2010. 43

[23] R. Fekih-Salem, T. Sari, and N. Abdellatif. Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat. *ARIMA*, 14 :15–30, 2011. 43

[24] R. Fekih-Salem, T. Sari, and A.Rapaport. La flocculation et la coexistence dans le chemostat. In M. Hassine and M. Moakher, editors, *Proceedings of the 5th conference on Trends in Applied Mathematics in Tunisia, Algeria, Morocco, Centre de Publication Universitaire*, pages 477–483, 2011. 122

[25] R. Freter, H. Brickner, and S. Temme. Microecology and therapy. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 16 :147–155, 1986. 46

[26] J.P. Grover. *Resource Competition*. Chapman and Hall, 1997. 1, 8

[27] B. Haegeman, C. Lobry, and J. Harmand. Modelling bacteria flocculation as density-dependent growth. *AIChE*, 53, (2) :535–539, 2007. 11, 46

[28] B. Haegeman and A. Rapaport. How flocculation can explain coexistence in the chemostat. *J. Biol. Dyn.*, 2, (1) :1–13, 2008. 11, 12, 45, 46, 49, 60

[29] M. El Hajji and A. Rapaport. Practical coexistence of two species in the chemostat - A slow-fast characterization. *Mathematical Biosciences*, 218 :33–39, 2009. 12

[30] S.R. Hansen and S.P. Hubell. Single-nutrient microbial competition : Qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes. *Science*, 207, (4438) :1491–1493, 1980. 1, 8

[31] G. Hardin. The competitive exclusion principale. *Science*, 131, (3409) :1292–1297, 1960. 1, 8, 12

[32] J. Harmand and J. J. Godon. Density-dependent kinetics models for a simple description of complex phenomena in macroscopic mass-balance modeling of bioreactors. *Ecological Modelling*, 200 :393–402, 2007. 12

[33] J. Hebeler, J.K. Schmidt, U. Reichl, and D. Flockerzi. Coexistence in the chemostat as a result of metabolic by-products. *J. Math. Biol*, 53, (4) :556–584, 2006. 10

[34] S.B. Hsu. Limiting behavior for competing species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 34 :760–763, 1978. 8

[35] G.E. Hutchinson. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95 :137–145, 1961. 10

[36] D. Jones, H. Kojouharov, D. Le, and H.L. Smith. The Freter model : a simple model of biofilm formation. *J. Math. Biol.*, 47 :137–152, 2003. 46

[37] K. Khalil. *Nonlinear Systems*. Prentice Hall, Third Edition, 2002. 49

[38] R. Kreikenbohm and W. Stephan. Application of a two-compartment model to the wall growth of Pelobacter acidigallici under continuous culture conditions. *Biotechnol. Bioeng.*, 27 :296–301, 1985. 11

[39] Yu.A. Kuznetsov. *Elements of Applied Bifurcation Theory*. Springer, 3rd, 2004. 3, 82, 83

[40] P. De Leenheer, D. Angeli, and E.D Sontag. A feedback perspective for chemostat models with crowding effects. *In Lecture Notes in Control and Inform Sci., Springer*, 294 :167–174, 2003. 10

[41] P. De Leenheer, D. Angeli, and E.D Sontag. Crowding effects promote coexistence in the chemostat. *J. Math. Anal. Appl.*, 319 :48–60, 2006. 10, 12, 26, 32

[42] C. Lobry and J. Harmand. A new hypothesis to explain the coexistence of $n$ species in the presence of a single resource. *C. R. Biologies*, 329 :40–46, 2006. 4, 12, 48, 60, 123, 130, 146, 164

[43] C. Lobry and F. Mazenc. Effect on persistence of intra-specific competition in competition models. *Electron. J. Differential Equations*, 125 :10 pp, 2007. 12

[44] C. Lobry, F. Mazenc, and A. Rapaport. Persistence in ecological models of competition for a single ressource. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. I*, 340 :199–204, 2005. 2, 12, 26, 32, 43, 48, 60, 123, 130, 146

[45] C. Lobry, A. Rapaport, and F. Mazenc. Sur un modèle densité-dépendant de compétition pour une ressource. *C. R. Biologies*, 329 :63–70, 2006. 2, 12, 26, 32, 43, 48, 60, 123, 130, 146

[46] C. Lobry, T. Sari, and S. Touhami. On Tikhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems. *Electron. J. Diff. Eqns.*, 1998, (19) :1–22, 1998. 49, 50, 59, 105, 109, 111

[47] J. Monod. La technique de culture continue. Théorie et applications. *Ann. Inst. Pasteur*, 79 :390–410, 1950. 5

[48] A. Novick and L. Szilard. Description of the chemostat. *Science*, 112 :715–716, 1950. 5

[49] R. O'Malley. *Singular perturbation methods for ordinary differential equations*. Springer-Verlag, New York, 1991. 48

[50] IWA Task Group on Biofilm Modeling. *Mathematical Modeling of Biofilms*. IWA publishing, 2006. 10

[51] S. Pilyugin and P. Waltman. The simple chemostat with wall growth. *SIAM J. Appl. Math.*, 59, (5) :1552–1572, 1999. 11, 46

[52] E. Sanchez, P. Auger, and J.C. Poggiale. Two-time scales in spatially structured models of population dynamics : a semigroup approach. *J. Math. Anal. Appl.*, 375 :149–165, 2011. 48

[53] V. Saravanan and T.R. Sreekrishnan. Modeling anaerobic biofilm reactors, a review. *Journal of Environmental Management*, 81 :1–18, 2006. 10

[54] T. Sari. A Lyapunov function for the chemostat with variable yields. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 348, 13-14 :747–751, 2010. 8, 43

[55] T. Sari. Competitive exclusion for chemostat equations with variable yields. *Acta Applicandae Mathematicae*, Online First, 30 May 2012. 8

[56] T. Sari, N. Abdellatif, B. Benyahia, M.L. Diagne, M. El Hajji, and R. Fekih-Salem. Modélisation mathématique en biologie : compétition, coexistence et croissance. *Proceedings of the 5th conference on Trends in Applied Mathematics in Tunisia, Algeria, Morocco. Sousse, 23-26 Avril 2011, Tunisia, M. Hassine and M. Moakher (Editors), Centre de Publication Universitaire*, pages 19–25, 2011. 12

[57] T. Sari and F. Mazenc. Global dynamics of the chemostat with different removal rates and variable yields. *Math. Biosci. Eng.*, 8, (3) :827–840, 2011. 8, 43

[58] M. Scheffer, S. Rinaldi, J. Huisman, and F.J. Weissing. Why plankton communities have no equilibrium : solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491 :9–18, 2003. 10

[59] J.K. Schmidt, B. König, and U. Reichl. Characterization of a three bacteria mixed culture in a chemostat : Evaluation and application of a quantitative terminal-restriction fragment lenght polymorphism (T-RFLP) analysis for absolute and species cell enumeration. *Biotechnology and Bioengineering*, 96, (4) :738–756, 2007. 10, 15

[60] I. Simeonov and S. Stoyanov. Modelling and dynamic compensator control of the anaerobic digestion of organic wastes. *Chem. Biochem. Eng. Q*, 17, (4) :285–292, 2003. 4, 13

[61] H.L. Smith and P. Waltman. *The Theory of the Chemostat, Dynamics of Microbial Competition.* Cambridge University Press, 1995. 1, 8, 11, 43, 136, 137, 177

[62] E. Stemmons and H.L. Smith. Competition in a chemostat with wall attachment. *SIAM J. Appl. Math.*, 61 :567–595, 2000. 11

[63] B. Tang, A. Sittomer, and T. Jackson. Population dynamics and competition in chemostat models with adaptative nutrient uptake. *J. Math. Biol.*, 35 :453–479, 1997. 46

[64] H. R. Thieme. Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations. *J. Math. Biol.*, 30 :755–763, 1992. 132

[65] D.N. Thomas, S.J. Judd, and N. Fawcett. Flocculation modelling : A review. *Water Res.*, 33 :1579–1592, 1999. 10

[66] A. N. Tikhonov. Systems of differential equations containing small parameters multiplying the derivatives. *Mat. Sb.*, 31 :575–586, 1952. 49, 50, 59, 105, 109, 111

[67] H. Topiwala and G. Hamer. Effect of wall growth in steady state continuous culture. *Biotech. Bioeng.*, 13 :919–922, 1971. 10

[68] E. Wahlberg, T. Keinath, and D. Parker. Influence of activated sludge flocculation time on secondary clarification. *Wat Environ Res.*, 66 :779–786, 1994. 12

[69] W. Wasow. *Asymptotic Expansions for Ordinary Differential Equations.* Krieger, New York, 1976. 49, 50, 59, 105, 109, 111

[70] G.S.K. Wolkowicz and L. Zhiqi. Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat : General response functions and differential death rates. *SIAM Journal of Applied Mathematics*, 52 :222–233, 1992. 8

[71] G.S.K. Wolkowicz and L. Zhiqi. Direct interference on competition in a chemostat. *J. Biomath*, 13, (3) :282–291, 1998. 10, 15, 26, 31

**Résumé**

Cette thèse porte sur l'analyse mathématique des modèles de compétition de plusieurs espèces microbiennes sur une seule ressource dans un chémostat. L'objectif est de modéliser et démontrer la coexistence des espèces par divers mécanismes pour mieux rendre compte de la biodiversité que l'on trouve dans la nature, ainsi que dans les bioréacteurs. Nous nous somme intéressés principalement à trois mécanismes de coexistence :

1. La compétition inter-spécifique entre les populations de micro-organismes et intra-spécifiques entre les individus de la même espèce.
2. La floculation où l'espèce la plus compétitive inhibe sa propre croissance par la formation des flocs pour pouvoir coexister avec les autres espèces. En fait, ces bactéries en flocs consomment moins du substrat que les bactéries isolées puisqu'elles ont un moins bon accès au substrat, étant donné que cet accès au substrat est proportionnel à la surface extérieur du floc.
3. La densité-dépendance dont le modèle peut être construit à partir du modèle de floculation, en supposant que la dynamique de floculation est plus rapide que la croissance des espèces. Dans ce modèle densité-dépendant le taux de croissance dépend non seulement de la densité du substrat, mais aussi, de la densité de la biomasse, et le taux de prélèvement de la biomasse n'est pas constant mais dépend aussi de la densité de la biomasse.

Enfin, nous avons étudié un modèle de digestion anaérobie à trois étapes avec dégradation enzymatique du substrat (matière organique), dont une partie peut être sous forme particulaire. L'analyse mathématique montre que le modèle peut présenter la quadri-stabilité avec lessivage d'aucune, d'une ou de deux espèces selon la condition initiale.

L'étude mathématique du comportement qualitatif de différents modèles du chémostat, nous a permis de mieux comprendre la compétition et la coexistence des espèces microbiennes.

**Mots clés :** Bistabilité, Chémostat, Coexistence d'espèces, Compétition, Comportement asymptotique, Cycle limite, Densité-dépendance, Equations Différentielles Ordinaires, Floculation, Intra-spécifique, Inter-spécifique, Points d'équilibre, Principe d'exclusion compétitive.

**Abstract**

This thesis focuses on the mathematical analysis of models of several species in competition on a single resource in a chemostat. The objective is to model and show the coexistence of microbial species by different mechanisms to better realize biodiversity found in nature like in the bioreactors. We are interested mainly in three mechanisms of coexistence :

1. The inter-specific competition between populations of micro-organisms and intra-specific between individuals of the same species.
2. The flocculation where the species who wins the competition inhibits its growth by the formation of flocs to be able to coexist with the other species. In fact, these flocs consume less substrate than isolated bacteria since they have less access to the substrate, given that this access to the substrate is proportional to the outside surface of the floc.
3. The density-dependence which the model can be construct from the flocculation model by assuming that the dynamics of flocculation is faster than the growth of the species. In this density-dependent model, the growth rate depends not only on the density of substrate but also on the density of biomass, and the removal rate of biomass is not constant but depends also on the density of biomass.

Finally, we studied a 3-step model of anaerobic digestion with enzymatic degradation of the substrate (organic matter) that can partly be under a solid form. The mathematical analysis shows that this model may exhibit the quadri-stability with washout of none, one or two species according to the initial condition.
The mathematical study of the qualitative behavior of different models of the chemostat, allowed us to better understand the competition and the coexistence of microbial species.

**Keywords :** Asymptotic behavior, Bi-stability, Chemostat, Coexistence of species, Competition, Competitive Exclusion Principle, Density-dependent, Equilibrium points, Flocculation, Inter-specific, Intra-specific, Limit cycle, Ordinary Differential Equations.

## PUBLICATIONS PERSONNELLES

.[1] **R. Fekih-Salem**, T. Sari and N. Abdellatif, Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat. *ARIMA*, Vol. 14 (2011), pages 15-30.

.[2] **R. Fekih-Salem**, J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport and T. Sari, Extensions of the chemostat model with flocculation. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, Vol. 397, Issue 1, 1 January (2013), pages 292–306.

.[3] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari and J. Harmand. On a three step model of anaerobic digestion of solid waste. *Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems*, (accepté 2012).

.[4] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari and J. Harmand. Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes. *ARIMA*, (accepté 2013).

## ACTES DE COLLOQUES

.[5] **R. Fekih-Salem**, T. Sari, N. Abdellatif. Sur un modèle de compétition et de coexistence dans le chémostat. *CARI'10*, Proceedings of the 10th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, E. Badouel, A. Sbihi and I. Lokpo (Editors), INRIA (2010), pages 437-444.

.[6] **R. Fekih-Salem**, T. Sari, A. Rapaport. La floculation et la coexistence dans le chémostat, *TAMTAM'11*, Proceedings of the 5th conference on Trends in Applied Mathematics in Tunisia, Algeria, Morocco, Sousse, 23-26 Avril 2011, Tunisia, M. Hassine and M. Moakher (Editors), Centre de Publication Universitaire (2011), pages 477-483.

.[7] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand. Sur un modèle de digestion anaérobie avec dégradation enzymatique du substrat sous forme solide, *TAMTAM'11*, pages 457-463.

.[8] T. Sari, N. Abdellatif, B. Benyahia, M.L. Diagne, M. El Hajji, **R. Fekih-Salem**, Modélisation mathématique en biologie : compétition, coexistence et croissance, *TAMTAM'11*, pages 19-25.

.[9] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand. On a three step model of anaerobic digestion of solid waste. *Mini-Symposium Bogaerts/Vanlmpe MATHMOD* - 7th Vienna International Conference on Mathematical Modelling, F. Breitenecker, I. Troch (Eds), (2012), Volume 7, Part 1, pp. 671-676.

.[10] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand. Analyse mathématique d'un modèle de digestion anaérobie à trois étapes. CARI'2012, Proceedings of the 11th African Conference on Research in Computer Science and Applied Mathematics, Algeria, October 13-16, (2012), pages 459-466.

.[11] **R. Fekih-Salem**, N. Abdellatif, T. Sari, J. Harmand. Qualitative properties of 3-step model of anaerobic digestion including hydrolysis of particulate matter. Proceedings of the International Joint Conference CB-WR-MED Conference/ 2nd AOP' Tunisia Conference for Sustainable Water Management, Tunis, April, 24-27, (2013), pages 93-94.