



HAL
open science

Persistence uniforme des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat

Fethi Borsali

► **To cite this version:**

Fethi Borsali. Persistence uniforme des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat. Systèmes dynamiques [math.DS]. Université Abou Bekr Belkaid Tlemcen (Algérie), 2015. Français. NNT: . tel-01284016v2

HAL Id: tel-01284016

<https://theses.hal.science/tel-01284016v2>

Submitted on 2 Sep 2021

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.



Université Abou Bekr Belkaid de Tlemcen
Faculté des Sciences
Département de Mathématiques
Laboratoire Systèmes Dynamiques et Applications



THÈSE

En vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences
Spécialité : Mathématiques
Option : Systèmes Dynamiques et Applications

Présentée par
M. Fethi BORSALI

Persistance uniforme des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat

Thèse soutenue le jeudi 03 décembre 2015 devant le jury composé de

B. CHERKI,	Professeur, U. de Tlemcen,	Président
M. LAKRIB,	Professeur, U. de Sidi Bel Abbès,	Examineur
A. LAKMECHE,	Professeur, U. de Sidi Bel Abbès,	Examineur
A. MOUSSAOUI,	Professeur, U. de Tlemcen,	Examineur
T. MAHDJOUR,	Maître de Conférences A, U. de Tlemcen,	Examineur
K. YADI,	Professeur, U. de Tlemcen,	Encadreur

À la mémoire

de mon défunt père Larbi,

de mes défunts frère Mustapha et sœur Assia qui sont partis très tôt.

Je dédie cette thèse

à ma mère Atika,

à ma femme Bouchra et mes enfants Atika et Nazim,

à toute ma famille.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier chaleureusement mon directeur de thèse le Professeur YADI Karim. Il y a maintenant six ans que vous m'avez permis de me diriger vers la biomathématique. Vous m'avez toujours laissé une grande autonomie tout en sachant me guider. Vos conseils et la richesse de vos connaissances ainsi que votre disponibilité permanente m'ont permis de finaliser cette thèse. Je n'oublie pas le nombre d'heures que vous avez consacrées à relire et améliorer cette thèse. J'ai beaucoup appris en travaillant avec vous. Pour tout ceci, et bien plus encore, je vous suis très reconnaissant.

Je remercie le Professeur CHERKI Brahim de m'avoir fait l'honneur de présider mon jury de thèse. Je remercie également les Professeurs LAKRIB Mustapha, LAKMECHE Abdelkader et MOUSSAOUI Ali et le Docteur MAHDJOUR Tewfik qui ont bien voulu juger ce travail.

Pour finir, je remercie vivement ma famille de m'avoir encouragé à mener à bien mon projet de doctorat.

Table des matières

1	Introduction à la compétition dans un chemostat	7
1.1	Le chemostat	7
1.1.1	Modèle à une espèce de micro-organismes	8
1.1.2	Modèle à plusieurs espèces de micro-organismes : Compétition dans le chemostat	10
1.2	Exclusion compétitive	10
1.3	Présentation du travail	16
2	Persistance uniforme d'un modèle avec interaction interspécifique directe	19
2.1	Outils et résultats préliminaires	20
2.1.1	Propriétés élémentaires du modèle	20
2.1.2	Equilibres triviaux	22
2.1.3	Théorie de Thieme-Zhao	28
2.2	Persistance uniforme du modèle	30
2.3	Exemples et simulations	36
3	Stabilité asymptotique globale dans un modèle ratio-dépendant avec deux espèces de micro-organismes	39
3.1	Persistance du modèle avec plusieurs espèces de micro-organismes	40
3.1.1	Propriétés élémentaires du modèle	40
3.1.2	Persistance du modèle	42
3.2	Stabilité asymptotique globale dans le modèle avec deux espèces de micro-organismes	45
3.2.1	Persistance uniforme du modèle	45
3.2.2	Stabilité asymptotique globale à l'équilibre	53
3.2.3	Exemples et simulations	57
4	Persistance uniforme d'un modèle ratio-dépendant avec trois espèces de micro-organismes	61
4.1	Persistance uniforme du modèle	61
4.2	Exemples et simulations	73
	Conclusion et perspective	77
	Bibliographie	79

Chapitre 1

Introduction à la compétition dans un chemostat

Dans ce chapitre, nous écrivons un système modélisant la dynamique de n espèces en compétition pour un seul substrat dans un chemostat. Nous présenterons ensuite les différents modèles de compétition qui ont abouti à un résultat classique très connu en théorie mathématique du chemostat : *le principe d'exclusion compétitive*. Ce principe affirme qu'il existe un compétiteur qui l'emporte à long terme. Ce résultat est corroboré expérimentalement mais contredit par l'environnement naturel où plusieurs espèces sont capables de coexister. Nous donnons également une vue d'ensemble sur les diverses études des modèles dans la littérature ainsi que leurs principaux résultats.

1.1 Le chemostat

Le *chemostat*, traduction anglaise du terme chimiostat, est un appareil de laboratoire utilisé pour la culture continue des micro-organismes. Il est défini comme une enceinte remplie d'une solution aqueuse dans laquelle des micro-organismes (la biomasse) sont mis en présence d'un substrat limitant et d'autres substrats non limitants pour se développer. Un substrat *limitant* est un substrat qui limite la croissance des micro-organismes. Le concept de substrats limitants est basé sur la *loi de Liebig sur le minimum* [4], ce qui indique que la croissance des micro-organismes est contrôlée par le substrat le plus rare. Les substrats pénètrent dans le chemostat avec un débit volumique d , à une concentration s° puis les micro-organismes et le substrat effluent avec le même débit d . Son mode de fonctionnement se fait en continu et le volume du chemostat V est maintenu constant. Il est un modèle d'écosystème contrôlé dans lequel on peut quantifier l'influence du substrat limitant sur la population des micro-organismes. Dans la modélisation de la croissance des micro-organismes dans le chemostat, il y a l'apparition du rapport du débit d au volume V . Si l'on note

$$D := \frac{d}{V},$$

on obtient un rapport exprimé en jour^{-1} si d est exprimé, par exemple, en litres/jour. Ce rapport s'appelle *taux de dilution*. Dans la cuve du chemostat, les micro-organismes se nourrissent du substrat pour leur croissance. L'agitateur nous permet d'assurer l'homogénéité du

chemostat pour la bonne culture. Les micro-organismes et le substrat seront ensuite évacués du chemostat au même taux.

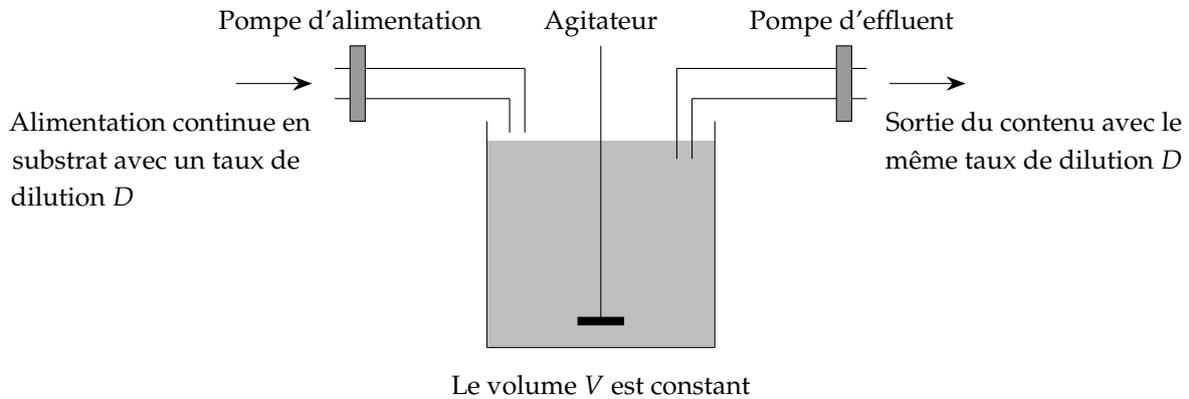


FIGURE 1.1 – Schéma d'un chemostat.

1.1.1 Modèle à une espèce de micro-organismes

Dans la modélisation, la concentration de micro-organisme et celle de substrat à l'instant t dépend de deux processus : l'un physique et l'autre biologique. Dans toute cette thèse, nous noterons la dérivée par rapport à t par un point au dessus de la variable et désignerons par $x(t)$ la concentration du micro-organisme, par $s(t)$ celle du substrat à l'instant t (nous noterons tout simplement par x et s s'il n'y a pas d'ambiguïté).

Le processus physique décrit les flux de matière dans le chemostat : *Rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme*. C'est la loi de la conservation de la matière énoncée par Lavoisier. Le processus biologique décrit la croissance des micro-organismes à l'intérieur du chemostat.

Processus physique :

A l'entrée du chemostat, les substrats pénètrent à un taux de dilution D et à une concentration s° . A la sortie, les micro-organismes et le substrat, présents dans la cuve, seront évacués à un même taux. La loi d'évolution permet d'écrire les équations

$$\dot{s} = Ds^\circ - Ds,$$

$$\dot{x} = -Dx.$$

Processus biologique :

Les micro-organismes consomment le substrat pour leur croissance. Nous désignons par $\mu(s)$ le *taux de croissance* ou *fonction de croissance* des micro-organismes correspondant à la consommation du substrat. Ainsi, l'équation s'écrit

$$\dot{x} = \mu(s)x.$$

La consommation entraîne une diminution de substrat à un taux désigné par $\alpha(s)$ appelé *taux d'absorption*. Ainsi, l'équation s'écrit

$$\dot{s} = -\alpha(s)x.$$

En combinant les deux processus, on obtient le modèle à une espèce de micro-organismes

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \alpha(s)x, \\ \dot{x} &= (\mu(s) - D)x.\end{aligned}$$

Le rapport

$$\gamma(s) := \frac{\mu(s)}{\alpha(s)}$$

décrit la proportion de substrat consommé pour la croissance des micro-organismes. Dans toute cette thèse, on suppose que γ est constante; c'est-à-dire que le taux de croissance est proportionnel au taux d'absorption. Cette constante γ est appelée *taux de conversion* ou *constante de rendement de croissance*.

Le modèle s'écrit donc

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \frac{\mu(s)}{\gamma}x, \\ \dot{x} &= (\mu(s) - D)x.\end{aligned}\tag{1.1}$$

Nous faisons les hypothèses suivantes :

H01. La fonction $\mu : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ est localement lipschitzienne.

H02. $\mu(0) = 0$ et $\mu(s) > 0$ pour tout $s > 0$.

H03. La fonction $\mu : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ est croissante.

La première hypothèse assure l'existence et l'unicité d'une solution et la deuxième qu'il n'y a pas de croissance des micro-organismes en l'absence du substrat. Ces deux hypothèses sont générales contrairement à la troisième hypothèse qui est restrictive.

Dans la littérature, il existe trois classes de taux de croissance vérifiant ces trois hypothèses.

1. Fonctions de type *Holling I* :

$$\mu(s) := Cs,$$

où C est une constante strictement positive.

Cette fonction s'appelle aussi *fonction de Michaelis-Menten*. Le modèle avec ce type de fonction s'appelle *modèle de Monod*.

2. Fonctions de type *Holling II* :

$$\mu(s) := \frac{ms}{K + s},$$

où m et K sont des constantes strictement positives.

3. Fonction de type *Holling III* :

$$\mu(s) := \frac{ms^2}{K_S + s + \frac{s^2}{K_I}},$$

où m , K_S et K_I sont des constantes strictement positives.

C est une fonction en forme de S appelée aussi fonction *sigmoïde*.

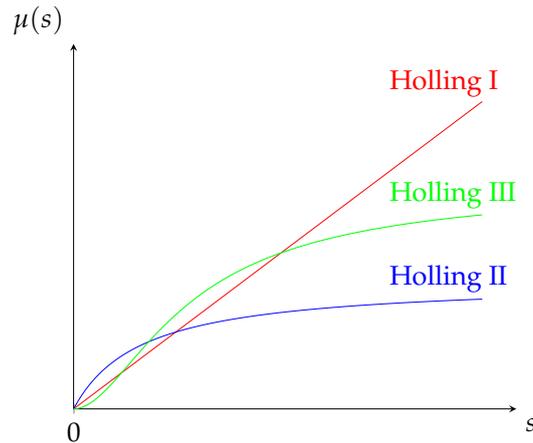


FIGURE 1.2 – Graphe des fonctions de croissance de type Holling I, II et III.

1.1.2 Modèle à plusieurs espèces de micro-organismes : Compétition dans le chemostat

Dans ce paragraphe, on suppose que n espèces de micro-organismes ($n \geq 2$) sont en compétition sur un même substrat dans le chemostat. Comme précédemment, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{\gamma_i} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\}, \end{aligned} \quad (1.2)$$

où les fonctions μ_i vérifient les trois hypothèses H01, H02 et H03.

L'objectif de nombreuses recherches dans la théorie mathématique du chemostat est de savoir si tous les micro-organismes coexistent à long terme ou bien s'il existe au moins un d'entre-deux qui va disparaître : c'est un problème de compétition pour un substrat dans le chemostat. Dans ce qui suit, nous faisons l'hypothèse que les micro-organismes n'entrent en compétition que par la consommation du substrat. Nous pouvons généraliser le modèle de compétition avec la prise en compte de la mortalité des micro-organismes. Ce modèle s'écrit donc

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{\gamma_i} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s) - D_i)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\}, \end{aligned} \quad (1.3)$$

avec $D_i := D + \varepsilon_i$ où ε_i est le *taux de mortalité naturelle* du micro-organisme i .

1.2 Exclusion compétitive

Les résultats mathématiques du modèle de compétition de deux ou plusieurs espèces de micro-organismes pour un substrat limitant peuvent être trouvés dans Smith et Waltman [53]. Hsu, Hubbell et Waltman [24] ont fait une étude du modèle restreint à un simplexe pour les fonctions de croissance de type Michaelis-Menten (modèle de Monod) et ont conclu au

principe d'exclusion compétitive : le micro-organisme qui a le plus petit *seuil de rentabilité* du substrat (ou *break-even concentration* en anglais) l'emporte sur les autres. Cette concentration est l'image réciproque du taux de dilution par la fonction de croissance. Une extension de [24] avec les fonctions de croissance générales monotones a été analysée par Armstrong et McGehee [3]. Dans l'article [22], Hsu a démontré ce résultat du modèle non restreint en utilisant l'extension du théorème de LaSalle [28] de la théorie de stabilité de Lyapunov. La fonction de Lyapunov qu'il a construite marche également pour les modèles de compétition avec la prise en compte de la mortalité des micro-organismes mais uniquement pour les fonctions de croissance de type Michaelis-Menten. Le modèle sans la prise en compte de la mortalité (1.2) a été également étudié par Butler et Wolkowicz [7] pour les fonctions de croissance générales quelconques (monotones ou non monotones). Wolkowicz et Lu [58] ont généralisé les papiers [3, 7, 22] pour le modèle avec la prise en compte de la mortalité des micro-organismes (1.3) pour les fonctions de croissance générales quelconques avec une condition supplémentaire. Deux autres études ont permis de vérifier le principe d'exclusion pour le modèle (1.3) avec le taux de mortalité naturelle faible ; celle de Wolkowicz et Xia [59] pour les fonctions de croissance générales monotones et celle de Li [32] pour les fonctions de croissance générales quelconques avec une condition supplémentaire.

Auteurs et dates	Hypothèses
Hsu, Hubbel et Waltman 1976	$D = D_i, \mu_i$ Michaelis-Menten, restriction au simplexe
Hsu 1978	$D = D_i, \mu_i$ Michaelis-Menten
Armstrong et McGehee 1980	$D = D_i, \mu_i$ monotone, restriction au simplexe
Butler et Wolkowicz 1985	$D = D_i, \mu_i$ quelconque
Wolkowicz et Lu 1992	$D \neq D_i, \mu_i$ quelconque, condition supplémentaire
Wolkowicz et Xia 1997	$D \approx D_i, \mu_i$ monotone
Li 1998	$D \approx D_i, \mu_i$ quelconque, condition supplémentaire

Dans plusieurs écosystèmes, les écologistes ont observé que les micro-organismes coexistent à long terme. A cet effet, plusieurs travaux de recherche ont été menés pour expliquer ce phénomène de coexistence. Dans ce contexte, nous distinguons plusieurs approches :

- Modèle avec le taux de conversion γ , la concentration d'entrée s° ou le taux de dilution D dépendant du temps : l'étude du premier modèle est parue par exemple dans les articles [2, 47, 51] du deuxième dans [21, 52, 60] et du troisième dans [29, 40]. Pour les deux dernières, les fonctions s° et D sont supposées périodiques.
- Modèle avec le taux de dilution D contrôlé : c'est le cas dans [11, 16, 38] pour le modèle de compétition de deux espèces de micro-organismes et dans [10, 27] pour celui de compétition de trois espèces de micro-organismes.
- L'hétérogénéité du liquide dans le chemostat : cette hypothèse est parfois vérifiée dans l'environnement naturel. La description du modèle utilise les équations aux dérivées partielles [17, 25, 44, 46]. D'autre part, Lovitt et Wimpenny [37] ont proposé un système expérimental appelé gradostat composé de plusieurs chemostats interconnectés créant un gradient du substrat. L'étude du modèle dans le gradostat est parue dans les articles [20, 45].

- D'autres approches ont été élargies dans la littérature : modèle avec l'ajout de micro-organismes à l'entrée du chemostat [50], modèle avec floculation [18], multi-substrats [33, 38, 56], concentration de substrat à l'entrée avec impulsion [41, 42, 62], compétition intra-spécifique [35, 36].

Dans certaines situations en écologie, la compétition pour un substrat limitant peut même aller jusqu'à l'affrontement entre les deux micro-organismes d'une même espèce ou d'espèces différentes. Ce type de compétition s'appelle *compétition avec interaction* ou *compétition par interférence directe*. On dit que l'interaction est *intra-spécifique* lorsque les deux micro-organismes sont de même espèce et *interspécifique* lorsqu'ils sont d'espèces différentes. Wolkowicz et Zhiqi [61] ont proposé et traité ce genre de modèles. Dans le cas d'interaction intra-spécifique, le modèle est donné par

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s)}{\gamma_i} x_i, \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s) - D - u_1(x_1))x_1, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s) - D - u_2(x_2))x_2,\end{aligned}\tag{1.4}$$

où les fonctions μ_i vérifient les trois hypothèses H01, H02 et H03 et les fonctions $u_i : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ sont de classe C^1 , croissantes et $u_i(0) = 0$ pour tout $i \in \{1, 2\}$. Le terme $u_i(x_i)$ représente l'effet de la compétition de l'espèce i sur elle-même.

Ils ont montré qu'il existe une condition nécessaire et suffisante pour l'existence d'un point d'équilibre intérieur. Un tel point d'équilibre, quand il existe, est unique et localement asymptotiquement stable. Ils ont ensuite montré que le système (1.4) est *uniformément persistant* c'est-à-dire qu'il existe une constante $\varepsilon > 0$ telle que pour toute solution $X(t) := (X_1(t), X_2(t), X_3(t))$ du système (1.4) avec $X_i(0) > 0$ on a

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) > \varepsilon,$$

où $X_1(t) := x_1(t)$, $X_2(t) := x_2(t)$ et $X_3(t) := s(t)$.

Il en résulte que la coexistence est possible entre deux espèces de micro-organismes.

Dans le cas d'interaction interspécifique, le modèle est donné par

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s)}{\gamma_i} x_i, \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s) - D - u_1(x_2))x_1, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s) - D - u_2(x_1))x_2,\end{aligned}\tag{1.5}$$

où les fonctions μ_i et u_i vérifient les mêmes hypothèses précédentes. Le terme $u_i(x_j)$ représente l'effet de la compétition de l'espèce j sur l'espèce i .

Comme précédemment, les auteurs ont donné une condition nécessaire et suffisante pour l'existence d'un point d'équilibre intérieur. Un tel point d'équilibre, quand il existe, est unique et instable. Dans les mêmes conditions, il existe deux points d'équilibre sur le bord dont l'un (celui qui a le plus petit seuil de rentabilité du substrat) est toujours localement

asymptotiquement stable. Contrairement au résultat obtenu dans l'étude du modèle (1.4), le système (1.5) n'est pas uniformément persistant puisque la variété stable du point d'équilibre sur le bord (celui qui est toujours localement asymptotiquement stable) traverse l'intérieur de l'espace \mathbb{R}_+^3 .

Dans tout ce qui précède, le choix de ces modèles est assez restrictif car il est supposé que les micro-organismes sont en compétition pour une seule ressource limitante. Dans les écosystèmes, il est fréquent de remarquer que les micro-organismes occupant la même niche écologique se nourrissent de plusieurs ressources limitantes. Parmi les différentes classifications de substrats limitants introduites dans l'écologie, nous citerons deux classifications qui sont très utilisées dans les modèles de compétition : les substrats *substituables* et les substrats *complémentaires* ou *essentiels*. Deux substrats sont dits *substituables* par Leon et Tumpson [30], Rapport [49] et Tilman [55] si l'un peut être remplacé par l'autre. Deux substrats sont dits *complémentaires* par Leon et Tumpson [30], Rapport [49] et Baltzis et Fredrickson [5] et *essentiels* par Tilman [55] s'ils sont à la fois indispensables pour la croissance.

Il y a eu beaucoup de travaux de recherche, à la fois expérimentale et théorique, concernant la croissance de micro-organismes sur les ressources substituables (voir [30, 43, 48] et les références citées) : les auteurs ont prouvé que la coexistence est possible. Selon Egli [12], il existe relativement peu d'études concernant la croissance sur les ressources complémentaires. Dans toute cette thèse, on s'intéresse aux modèles de compétition à deux substrats complémentaires. A cet effet, nous donnons quelques détails sur l'historique de ce type de modèles.

Tilman [55] a construit un modèle de compétition de deux espèces de micro-organismes pour deux substrats limitants complémentaires afin de résoudre un problème spécifique aux végétaux planctoniques dans un milieu homogène (chemostat). Ainsi, le modèle de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\}, \end{aligned} \tag{1.6}$$

où x_i est la quantité de la $i^{\text{ème}}$ espèce de micro-organisme, s et r sont deux quantités de substrats complémentaires, s° et r° sont les concentrations à l'entrée des substrats s et r respectivement, γ_{si} et γ_{ri} sont les constantes de rendement de croissance de la $i^{\text{ème}}$ espèce de micro-organismes par les deux substrats s et r respectivement et D est le taux de dilution. La fonction $\mu_i(s, r)$, qui représente le taux de croissance de la $i^{\text{ème}}$ espèce de micro-organismes, satisfait la *loi de Liebig sur le minimum* [4], à savoir

$$\mu_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r)),$$

où $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont les fonctions de croissance de la $i^{\text{ème}}$ espèce de micro-organismes relativement aux substrats s et r respectivement. Les fonctions p_i et q_i sont de classe C^1 , croissantes et $p_i(0) = q_i(0) = 0$. Cela s'explique par le fait que la croissance

d'une espèce de micro-organismes est limitée par le substrat dont la concentration est la plus faible : c'est une loi fondamentale de l'écologie.

Dans un premier temps, Tilman [55] a montré, en utilisant une approche graphique, que la coexistence est possible entre deux espèces de micro-organismes lorsque les fonctions de croissance sont de type Michaelis-Menten.

Leon et Tumpson [30] ont trouvé les conditions de stabilité locale d'un équilibre intérieur et donc la coexistence entre deux espèces de micro-organismes. Hsu, Cheng et Hubbell [23] ont fait une étude globale pour les fonctions de croissance p_i et q_i de type Michaelis-Menten. Ils ont obtenu les résultats classiques du modèle de compétition de deux espèces de Lotka-Volterra. Butler et Wolkowicz [8] ont étudié le même modèle avec les fonctions de croissance monotones générales et celui avec les fonctions de croissance suivantes (plus connues sous le nom de fonctions de type Haldane)

$$\mu(s) := \frac{ms}{K + s + \frac{s^2}{\alpha}}$$

où m , α et K sont des constantes strictement positives.

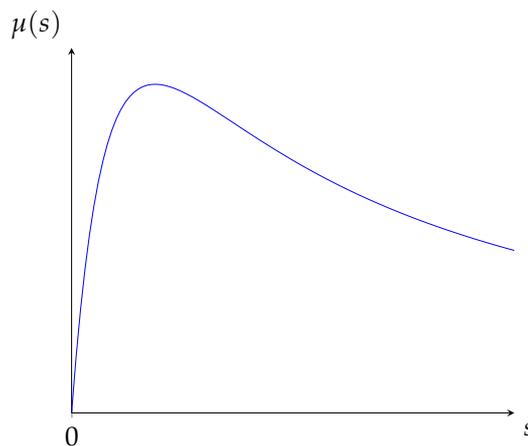


FIGURE 1.3 – Graphe de la fonction de croissance de type Haldane.

Li [31] a traité le modèle qui généralise celui de Butler et Wolkowicz [8] avec plus de deux espèces de micro-organismes et pour une classe de fonctions de croissance générales.

Dans tout ce qui précède, il est supposé que le taux de croissance est une fonction qui ne dépend que de la quantité de substrat. Il existe de nombreuses études de modèles de compétition où la fonction de croissance dépend non seulement du substrat mais aussi du micro-organisme. Dans ce contexte, Arditi et Ginzburg [1] ont proposé un modèle « proie-prédateur » avec la réponse fonctionnelle dépendant de la proie et du prédateur. Pour rappel, le modèle « proie-prédateur » classique s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{N} &= f(N)N - g(N)P, \\ \dot{P} &= eg(N)P - qP, \end{aligned} \tag{1.7}$$

où N est la quantité de la proie, P celle du prédateur, f représente la fonction de croissance de la proie, g celle du prédateur appelée *réponse fonctionnelle* (proies consommées par le

prédateur par unité de temps), e est l'efficacité de conversion (taux de reproduction des prédateurs en fonction des proies rencontrées et consommées) et q est le taux de mortalité naturelle du prédateur.

Arditi et Ginzburg [1] ont suggéré une classe de réponse fonctionnelle qui tient en compte de l'interférence entre les prédateurs. Ils ont proposé que la réponse fonctionnelle dépende de la quantité de la proie consommée par prédateur c'est-à-dire du rapport entre la quantité de la proie consommée et celle du prédateur par unité du temps : le taux de consommation décroît proportionnellement avec l'abondance des prédateurs. Les modèles avec ce type de réponse fonctionnelle sont qualifiés de *ratio-dépendants*. Ainsi, le modèle devient

$$\begin{aligned}\dot{N} &= f(N)N - g(N/P)P, \\ \dot{P} &= eg(N/P)P - qP.\end{aligned}\tag{1.8}$$

De nombreuses études des modèles « proie-prédateur » avec la réponse fonctionnelle ratio-dépendante ont été développées pour améliorer la compréhension de la relation « proie-prédateur ». Le tableau suivant donne la synthèse des différentes réponses fonctionnelles du prédateur en tenant compte de l'interférence (les paramètres a , b et c étant positifs).

Auteurs et dates	Réponse fonctionnelle
Hassel et Varley 1969	$g(N, P) := \frac{N}{N + P^m}$
Beddington et DeAngelis 1975	$g(N, P) := \frac{aN}{1 + bN + cP}$
Crowley et Martin 1989	$g(N, P) := \frac{aN}{1 + bN + cP + bcNP}$
Arditi et Ginzburg 1989	$g(N/P) := \frac{aN/P}{1 + bN/P}$

Cette approche a été également appliquée dans les modèles de compétition dans le chemo-stat. La fonction de croissance, notée par $\mu_i(s, x)$ où $x := (x_1, x_2, \dots, x_n)$, dépend du substrat et des micro-organismes. Ces modèles sont qualifiés de *ratio-dépendants* ou de *densité-dépendants*. Ainsi, le modèle devient

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, x)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, x) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\},\end{aligned}\tag{1.9}$$

où μ_i vérifient les hypothèses suivantes :

H11. La fonction μ_i est de classe C^1 telle que $\mu_i(s, x) \geq 0$, $\mu_i(0, x) = 0$ et la fonction $s \rightarrow \mu_i(s, x)$ est croissante.

H12. Pour tout i et j la fonction $x_j \rightarrow \mu_i(s, x)$ est décroissante.

Ces deux hypothèses sont tout à fait naturelles. La première hypothèse assure que la fonction de croissance des micro-organismes croît avec la quantité de substrat et est nulle en l'absence de substrat. La deuxième hypothèse assure que la fonction de croissance d'un

micro-organisme i décroît avec l'abondance d'un micro-organisme j .

Lobry, Mazenc et Rapaport [36] ont proposé un modèle de compétition densité-dépendant appelé modèle de *compétition intra-spécifique*

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\},\end{aligned}\tag{1.10}$$

où $\mu_i(s, x_i) := g_i(s)\theta_i(x_i)$ vérifient les hypothèses suivantes :

H21. La fonction g_i est de classe C^1 , croissante et telle que $g_i(s) > 0$, $g_i(0) = 0$.

H22. La fonction θ_i est de classe C^1 , décroissante et telle que $0 < \theta_i(x_i) < 1$ et $\theta_i(0) = 1$.

Les auteurs ont obtenu, sous certaines hypothèses, la coexistence entre les n espèces de micro-organismes.

Une extension de [36] avec la prise en compte de la mortalité naturelle des micro-organismes et la substitution du terme $(s^\circ - s)D$ par $f(s)$ où f est une fonction positive et de classe C^1 , a été étudiée par Lobry et Mazenc [35]. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= f(s) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, x_i) - D_i)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\},\end{aligned}\tag{1.11}$$

où $\mu_i(s, x_i) := g_i(s)\theta_i(x_i)$ vérifient les mêmes hypothèses.

Sous certaines hypothèses supplémentaires, ils ont montré que le modèle admet un point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable et donc la coexistence de toutes les espèces de micro-organismes. La démonstration s'appuie sur la construction d'une fonction de Lyapunov.

Une autre étude sur les modèles densité-dépendants à retard avec la constante de rendement dépendant du substrat a été réalisée par Li et Xu [34]. Ils ont également abouti au même résultat que celui de Lobry et Mazenc [35].

1.3 Présentation du travail

L'objectif de cette thèse est l'analyse de quelques modèles de la survie des espèces de micro-organismes : c'est ce qu'on appelle la *permanence*. Un système est dit *permanent* s'il est dissipatif et uniformément persistant.

On dit qu'un système $\dot{X} = F(X)$ avec $X(t) := (X_1(t), X_2(t), \dots, X_n(t))$ est *dissipatif* s'il existe une constante $M_i > 0$ telle que pour toute solution $X(t)$ on a

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) \leq M_i.$$

Le concept de permanence est important dans les modèles de compétition. La permanence signifie la coexistence à long terme (persistance uniforme) et la limite de la croissance (dissipativité) des micro-organismes.

Outre le présent chapitre introductif, cette thèse est constituée de trois autres chapitres. Dans le chapitre 2, nous présenterons notre travail publié dans le journal *International Journal of Biomathematics*, volume 8, no. 1 (2015) sous le titre : *Contribution to the study of the effect of the interspecificity on a two nutrients competition model* [6].

Nous nous intéressons à un modèle de compétition entre deux espèces de micro-organismes à deux substrats complémentaires avec interaction interspécifique. C'est une combinaison des deux modèles (1.5) et (1.6) avec les fonctions de croissance générales. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s, r) - D - u_1(x_2))x_1, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s, r) - D - u_2(x_1))x_2,\end{aligned}\tag{1.12}$$

où $\mu_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r))$ vérifient les hypothèses suivantes :

A1. Les fonctions $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont deux fonctions de classe C^1 et $p_i(0) = q_i(0) = 0$. En outre, il existe deux réels distincts $\lambda_{si} > 0$ et $\lambda_{ri} > 0$ tels que $p_i(\lambda_{si}) = q_i(\lambda_{ri}) = D$ vérifiant

$$\begin{aligned}p_i(s) &< D \text{ pour tout } s < \lambda_{si} \text{ et } p_i(s) > D \text{ pour tout } s > \lambda_{si}, \\ q_i(r) &< D \text{ pour tout } r < \lambda_{ri} \text{ et } q_i(r) > D \text{ pour tout } r > \lambda_{ri}.\end{aligned}$$

A2. Les nombres dérivés $p'_i(\lambda_{si})$ et $q'_i(\lambda_{ri})$ ne sont pas nuls.

A3. Les fonctions $u_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont de classe C^1 , croissantes et $u_i(0) = 0$.

En utilisant le théorème de Thieme-Zhao [54, 63], nous montrerons que, sous certaines hypothèses, le modèle est uniformément persistant contrairement au résultat obtenu par Wolkowicz et Zhiqi [61]. Il en résulte donc que la coexistence est possible entre deux espèces de micro-organismes lorsque nous rajoutons un deuxième substrat complémentaire dans le modèle (1.5). Dans la démonstration, nous aurons besoin de considérer le modèle avec une seule espèce de micro-organismes exploitant deux substrats complémentaires et montrerons que le point d'équilibre positif existe et est globalement asymptotiquement stable.

Dans le chapitre 3, nous étudierons, dans le premier paragraphe, le modèle de compétition intra-spécifique de plusieurs espèces de micro-organismes à deux substrats complémentaires avec les fonctions de croissance densité-dépendantes. C'est un modèle obtenu par la combinaison des deux modèles (1.6) et (1.10). Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\},\end{aligned}\tag{1.13}$$

où $\mu_i(s, r, x_i) := g_i(s, r)\theta_i(x_i)$ vérifient les hypothèses suivantes :

H1. $g_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r))$ où $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont deux fonctions de classe C^1 , croissantes et telles que $p_i(0) = q_i(0) = 0$.

H2. La fonction θ_i est de classe C^1 , décroissante et telle que $0 < \theta_i(x_i) < 1$ et $\theta_i(0) = 1$.

En se basant sur une technique de suivi des trajectoires un peu comme dans [36], nous montrerons que, sous certaines hypothèses, le modèle est persistant c'est-à-dire que pour toute solution $X(t) := (X_1(t), X_2(t), \dots, X_{n+2}(t))$ du système (1.13) avec $X_i(0) > 0$ on a

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} X_i(t) > 0,$$

où $X_1(t) := x_1(t)$, $X_2(t) := x_2(t)$, \dots , $X_n(t) := x_n(t)$, $X_{n+1}(t) := s(t)$, $X_{n+2}(t) := r(t)$.

Dans le deuxième paragraphe, nous considérerons le modèle (1.13) avec deux espèces de micro-organismes

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2\}, \end{aligned} \tag{1.14}$$

où $\mu_i(s, r, x_i) := g_i(s, r)\theta_i(x_i)$ vérifient les mêmes hypothèses précédentes.

Nous montrerons que, sous certaines hypothèses, le modèle est permanent puis nous déduirons l'existence d'un point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable.

Dans le chapitre 4, on s'intéresse au modèle (1.13) pour $n = 3$

$$\begin{aligned} \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, 3\}. \end{aligned} \tag{1.15}$$

Nous montrerons que, sous certaines conditions supplémentaires, le modèle (1.15) est permanent par le théorème de Thieme-Zhao [54, 63]. Dans la démonstration, nous aurons besoin des résultats obtenus dans le chapitre 3. Les travaux des deux derniers chapitres sont en cours de soumission.

Chapitre 2

Persistance uniforme d'un modèle avec interaction interspécifique directe

Dans ce chapitre, nous étudierons le modèle de compétition entre deux espèces de micro-organismes à deux substrats complémentaires avec interaction interspécifique. C'est un modèle obtenu par la combinaison des deux modèles (1.6) et (1.10) avec les fonctions de croissance générales cités dans le chapitre 1. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s, r) - D - u_1(x_2))x_1, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s, r) - D - u_2(x_1))x_2,\end{aligned}\tag{2.1}$$

où $\mu_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r))$ vérifient les hypothèses suivantes :

A1. Les fonctions $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont deux fonctions de classe C^1 et $p_i(0) = q_i(0) = 0$. En outre, il existe deux réels distincts $\lambda_{si} > 0$ et $\lambda_{ri} > 0$ tels que $p_i(\lambda_{si}) = q_i(\lambda_{ri}) = D$ vérifiant

$$\begin{aligned}p_i(s) &< D \text{ pour tout } s < \lambda_{si} \text{ et } p_i(s) > D \text{ pour tout } s > \lambda_{si}, \\ q_i(r) &< D \text{ pour tout } r < \lambda_{ri} \text{ et } q_i(r) > D \text{ pour tout } r > \lambda_{ri}.\end{aligned}$$

A2. Les nombres dérivés $p'_i(\lambda_{si})$ et $q'_i(\lambda_{ri})$ ne sont pas nuls.

A3. Les fonctions $u_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont de classe C^1 , croissantes et $u_i(0) = 0$.

Les fonctions μ_i sont localement lipschitziennes puisque p_i et q_i sont de classe C^1 . L'hypothèse A1 nous assure, en particulier, l'existence et l'unicité des solutions du système (2.1) pour toute condition initiale fixée ainsi que l'invariance positive du cône \mathbb{R}_+^4 . Les constantes λ_{si} et λ_{ri} sont des seuils de rentabilité des substrats limitants s et r (ou break-even concentrations en anglais) respectivement. L'hypothèse A3 signifie que l'effet compétitif de l'espèce j sur l'espèce i est d'autant plus grand que la population de l'espèce j est grande.

Dans ce chapitre, nous présenterons un théorème qui donne des conditions suffisantes de la permanence du système (2.1). On attire l'attention sur le fait que le modèle (2.1) n'est pas réductible en système planaire puisque le principe de la conservation de la matière n'est pas vérifié. Dans le premier paragraphe, nous allons donner quelques résultats préliminaires ainsi que des outils nécessaires à la démonstration du théorème de la permanence du système. Dans la deuxième, nous présenterons ce théorème avec la démonstration.

2.1 Outils et résultats préliminaires

2.1.1 Propriétés élémentaires du modèle

Il est important de vérifier quelques résultats classiques dans les modèles de chemostat tels que l'invariance positive du cône positif, la dissipativité du modèle (Proposition 2.1.1) et les conditions de lessivage, à savoir la disparition de la population de micro-organismes du chemostat par rinçage (Proposition 2.1.2).

Proposition 2.1.1. *Le système (2.1) est dissipatif et le cône positif \mathbb{R}_+^4 est positivement invariant pour ce système.*

Preuve. Nous montrons d'abord que le cône positif \mathbb{R}_+^4 est positivement invariant pour le système (2.1).

En utilisant la formule de la variation de la constante, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - u_i(x_j(\tau)) - D) d\tau \right),$$

pour tout $i \in \{1, 2\}$ et $i \neq j$. D'où $x_i(t) \geq 0$ pour toute condition initiale $x_i(0) \geq 0$. D'autre part, on évalue \dot{s} en $s = 0$ et \dot{r} en $r = 0$

$$\dot{s}|_{s=0} = Ds^\circ > 0, \quad \dot{r}|_{r=0} = Dr^\circ > 0.$$

Par conséquent, les hyperplans $s = 0$ et $r = 0$ sont répulsifs. Le cône positif \mathbb{R}_+^4 est donc positivement invariant pour le système (2.1).

Montrons maintenant que le système (2.1) est dissipatif.

On pose

$$\Sigma_1 := s + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \quad \Sigma_2 := r + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}}.$$

On a

$$\dot{\Sigma}_1 = \dot{s} + \sum_{i=1}^2 \frac{\dot{x}_i}{\gamma_{si}} = D(s^\circ - \Sigma_1) - \frac{u_1(x_2)}{\gamma_{s1}} x_1 - \frac{u_2(x_1)}{\gamma_{s2}} x_2 < D(s^\circ - \Sigma_1).$$

D'où

$$\dot{\Sigma}_1 < D(s^\circ - \Sigma_1).$$

Il en est de même pour $\dot{\Sigma}_2$

$$\dot{\Sigma}_2 < D(r^\circ - \Sigma_2).$$

En multipliant les deux membres de chacune des deux inéquations différentielles par e^{Dt} , on obtient par intégration

$$\Sigma_1(t) < s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) < r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

Comme les solutions du système (2.1) sont positives alors

$$\begin{aligned} s(t) &< s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \\ r(t) &< r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}, \\ \frac{x_i(t)}{\gamma_{si}} &< s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \\ \frac{x_i(t)}{\gamma_{ri}} &< r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}. \end{aligned}$$

Les deux dernières inégalités peuvent s'écrire

$$x_i(t) < \min \left(\gamma_{si}(s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}), \gamma_{ri}(r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}) \right).$$

Par conséquent

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq s^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} r(t) \leq r^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ).$$

Le système (2.1) est donc dissipatif et « l'ensemble attractant » est

$$C := \left\{ (s, r, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^4 / s \leq s^\circ, r \leq r^\circ, x_i \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ) \right\}.$$

□

Proposition 2.1.2. Si $s^\circ < \lambda_{si}$ ou $r^\circ < \lambda_{ri}$ pour tout $i \in \{1, 2\}$ alors, pour toute condition initiale positive, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0.$$

Preuve. Si $s^\circ < \lambda_{si}$ ou $r^\circ < \lambda_{ri}$ pour tout $i \in \{1, 2\}$ alors il existe une constante $\varepsilon > 0$ telle que $s^\circ + \varepsilon < \lambda_{si}$ ou $r^\circ + \varepsilon < \lambda_{ri}$. De la démonstration de la proposition 2.1.1, nous déduisons que

$$\exists t_0 > 0 \text{ tel que } \forall t > t_0 \quad s < s^\circ, \quad r < r^\circ.$$

On peut également écrire

$$\exists t_0 > 0 \text{ tel que } \forall t > t_0 \quad s < s^\circ + \varepsilon, \quad r < r^\circ + \varepsilon.$$

D'autre part, d'après la formule de la variation de la constante, on a

$$\begin{aligned} x_i(t) &= x_i(0) \exp \left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - u_i(x_j(\tau)) - D) d\tau \right) \\ &= x_i(0) \exp \left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right) \exp \left(- \int_0^t u_i(x_j(\tau)) d\tau \right) \\ &\leq x_i(0) \exp \left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right). \end{aligned}$$

On pose

$$h_i(t) := \exp \left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right).$$

D'où

$$x_i(t) \leq x_i(0)h_i(t).$$

On a

$$\begin{aligned} h_i(t) &= \exp \left(\int_0^{t_0} (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau + \int_{t_0}^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right) \\ &= \exp \left(\int_0^{t_0} (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right) \exp \left(\int_{t_0}^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right). \end{aligned}$$

On pose

$$K := \exp \left(\int_0^{t_0} (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right).$$

Il est clair que K est une constante strictement positive. On a donc

$$x_i(t) \leq Kx_i(0) \exp \left(\int_{t_0}^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - D) d\tau \right).$$

On sait que pour tout $\tau > t_0$, on a

$$\mu_i(s(\tau), r(\tau)) < \mu_i(s^\circ + \varepsilon, r^\circ + \varepsilon).$$

Ce qui revient à écrire

$$x_i(t) < Kx_i(0) \exp(A_i(t - t_0)),$$

où $A_i := \mu_i(s^\circ + \varepsilon, r^\circ + \varepsilon) - D$. La constante A_i est strictement négative puisque $s^\circ + \varepsilon < \lambda_{si}$ ou $r^\circ + \varepsilon < \lambda_{ri}$ pour tout $i \in \{1, 2\}$.

Comme les solutions du système sont positives alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0.$$

□

Remarque 2.1.1. Dans tout le reste de ce chapitre, on suppose que $\mu_i(s^\circ, r^\circ) := \min(p_i(s^\circ), q_i(r^\circ)) > D$ (c'est-à-dire que $s^\circ > \lambda_{si}$ et $r^\circ > \lambda_{ri}$).

2.1.2 Equilibres triviaux

Comme dans [23, 32], on définit les paramètres

$$C_i := \frac{\gamma_{si}}{\gamma_{ri}}, \quad T_i := \frac{r^\circ - \lambda_{ri}}{s^\circ - \lambda_{si}}, \quad i \in \{1, 2\},$$

où C_i représente le ratio de la constante de rendement de la croissance de l'espèce i par s et r , T_i représente le ratio de l'approvisionnement en substrats s et r à l'équilibre de l'espèce i

en l'absence de l'autre espèce.

Nous discutons l'existence des points d'équilibre du système (2.1) ainsi que leur stabilité. La matrice jacobienne de (2.1) en un point arbitraire $E(s, r, x_1, x_2)$ est donnée par

$$J(E) = \begin{bmatrix} -D - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{si}} \frac{\partial \mu_i(s, r)}{\partial s} x_i & - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{si}} \frac{\partial \mu_i(s, r)}{\partial r} x_i & -\frac{1}{\gamma_{s1}} \mu_1(s, r) & -\frac{1}{\gamma_{s2}} \mu_2(s, r) \\ - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{ri}} \frac{\partial \mu_i(s, r)}{\partial s} x_i & -D - \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{ri}} \frac{\partial \mu_i(s, r)}{\partial r} x_i & -\frac{1}{\gamma_{r1}} \mu_1(s, r) & -\frac{1}{\gamma_{r2}} \mu_2(s, r) \\ \frac{\partial \mu_1(s, r)}{\partial s} x_1 & \frac{\partial \mu_1(s, r)}{\partial r} x_1 & \mu_1(s, r) - D & -u'_1(x_2) x_1 \\ \frac{\partial \mu_2(s, r)}{\partial s} x_2 & \frac{\partial \mu_2(s, r)}{\partial r} x_2 & -u'_2(x_1) x_2 & \mu_2(s, r) - D \\ & & & -u_2(x_1) \end{bmatrix}.$$

Proposition 2.1.3.

1. Le système (2.1) admet un point d'équilibre $E_0(s^\circ, r^\circ, 0, 0)$. Il est localement asymptotiquement stable si et seulement si $\mu_i(s^\circ, r^\circ) > D$ pour tout $i \in \{1, 2\}$.

2. on suppose que $s^\circ > \lambda_{s1}$ et $r^\circ > \lambda_{r1}$.

a. Si $T_1 > C_1$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{s1}(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1}), \gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1}), 0).$$

Il est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) < D + u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1})).$$

b. Si $T_1 < C_1$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{r1}\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1}, \gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1}), 0\right).$$

Il est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_2\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1}\right) < D + u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1})).$$

3. On suppose que $s^\circ > \lambda_{s2}$ et $r^\circ > \lambda_{r2}$.

a. Si $T_2 > C_2$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{s2}(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2}), 0, \gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})).$$

Il est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) < D + u_1(\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})).$$

b. Si $T_2 < C_2$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{r_2} \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2}, 0, \gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}) \right).$$

Il est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) < D + u_1(\gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2})).$$

Preuve. Les isoclines nulles du système (2.1) sont données par

$$\begin{aligned} (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{si}} x_i &= 0, \\ (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r)}{\gamma_{ri}} x_i &= 0, \\ (\mu_1(s, r) - D - u_1(x_2))x_1 &= 0, \\ (\mu_2(s, r) - D - u_2(x_1))x_2 &= 0. \end{aligned}$$

1^{er} cas : $x_1 = x_2 = 0$

Des deux premières équations, il résulte que $s = s^\circ$ et $r = r^\circ$. $E_0(s^\circ, r^\circ, 0, 0)$ est donc un point d'équilibre du système (2.1).

La matrice jacobienne évaluée en E_0 est

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & 0 & -\frac{1}{\gamma_{s1}}\mu_1(s^\circ, r^\circ) & -\frac{1}{\gamma_{s2}}\mu_2(s^\circ, r^\circ) \\ 0 & -D & -\frac{1}{\gamma_{r1}}\mu_1(s^\circ, r^\circ) & -\frac{1}{\gamma_{r2}}\mu_2(s^\circ, r^\circ) \\ 0 & 0 & \mu_1(s^\circ, r^\circ) - D & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \mu_2(s^\circ, r^\circ) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres étant données par $-D$, $-D$, $\mu_1(s^\circ, r^\circ) - D$ et $\mu_2(s^\circ, r^\circ) - D$, il s'ensuit que E_0 est localement asymptotiquement stable si et seulement si $\mu_i(s^\circ, r^\circ) - D < 0$ pour tout $i \in \{1, 2\}$.

2^{ème} cas : $x_1 \neq 0$, $x_2 = 0$

La troisième équation s'écrit

$$\mu_1(s, r) - D = 0.$$

Si l'équation $\mu_1(s, r) = D$ se réalise avec $p_1(s)$ alors

$$p_1(s) = D, \quad q_1(r) > D.$$

D'où

$$s = \lambda_{s1}, \quad r > \lambda_{r1}.$$

Les deux premières équations nous donnent

$$x_1 = \gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1}), \quad r = r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1}),$$

avec $T_1 > C_1$ puisque $r > \lambda_{r1}$.

Si $s^\circ > \lambda_{s1}$, $r^\circ > \lambda_{r1}$ et $T_1 > C_1$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{s1}(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1}), \gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1}), 0).$$

La matrice jacobienne évaluée en E_{s1} est

$$J(E_{s1}) = \begin{bmatrix} -D - p'_1(\lambda_{s1})(s^\circ - \lambda_{s1}) & 0 & -\frac{D}{\gamma_{s1}} & -\frac{1}{\gamma_{s2}}\mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) \\ -\frac{\gamma_{s1}}{\gamma_{r1}}p'_1(\lambda_{s1})(s^\circ - \lambda_{s1}) & -D & -\frac{D}{\gamma_{r1}} & -\frac{1}{\gamma_{r2}}\mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) \\ \gamma_{s1}p'_1(\lambda_{s1})(s^\circ - \lambda_{s1}) & 0 & 0 & -\gamma_{s1}u'_1(0)(s^\circ - \lambda_{s1}) \\ 0 & 0 & 0 & \mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) - D - u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1})) \end{bmatrix}.$$

Le polynôme caractéristique de cette matrice est $\det(J(E_{s1}) - vI_4) = 0$ où I_4 est la matrice identité d'ordre 4. Après avoir effectué le calcul, on obtient

$$(v + D)^2(v + p'_1(\lambda_{s1})(s^\circ - \lambda_{s1}))(\mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) - D - u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1})) - v) = 0.$$

Les valeurs propres sont

$$-D, \quad -p'_1(\lambda_{s1})(s^\circ - \lambda_{s1}), \quad \mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) - D - u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1})).$$

Sous les hypothèses A1 et A2, on a $p'_1(\lambda_{s1}) > 0$. Il s'ensuit que E_{s1} est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) - D - u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1})) < 0.$$

A présent, si l'équation $\mu_1(s, r) = D$ se réalise avec $q_1(r)$ alors

$$q_1(r) = D, \quad p_1(s) > D.$$

D'où

$$r = \lambda_{r1}, \quad s > \lambda_{s1}.$$

Les deux premières équations nous donnent

$$x_1 = \gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \quad s = s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}),$$

avec $T_1 < C_1$ puisque $s > \lambda_{s1}$.

Si $s^\circ > \lambda_{s1}$, $r^\circ > \lambda_{r1}$ et $T_1 < C_1$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{r1} \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1}, \gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1}), 0 \right).$$

La matrice jacobienne évaluée en E_{r1} est

$$J(E_{r1}) = \begin{bmatrix} -D & -\frac{\gamma_{r1}}{\gamma_{s1}}q'_1(\lambda_{r1})(r^\circ - \lambda_{r1}) & -\frac{D}{\gamma_{s1}} & -\frac{1}{\gamma_{s2}}\mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) \\ 0 & -D - q'_1(\lambda_{r1})(r^\circ - \lambda_{r1}) & -\frac{D}{\gamma_{r1}} & -\frac{1}{\gamma_{r2}}\mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) \\ 0 & \gamma_{r1}q'_1(\lambda_{r1})(r^\circ - \lambda_{r1}) & 0 & -\gamma_{r1}u'_1(0)(r^\circ - \lambda_{r1}) \\ 0 & 0 & 0 & \mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) - D \\ & & & -u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1})) \end{bmatrix}.$$

Le polynôme caractéristique de cette matrice est $\det(J(E_{r1}) - vI_4) = 0$ où I_4 est la matrice identité d'ordre 4. Après avoir effectué le calcul, on obtient

$$(v + D)^2(v + q'_1(\lambda_{r1})(r^\circ - \lambda_{r1})) \left(\mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) - D - u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1})) - v \right) = 0.$$

Les valeurs propres sont

$$-D, -q'_1(\lambda_{r1})(r^\circ - \lambda_{r1}), \mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) - D - u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1})).$$

Sous les hypothèses A1 et A2, on a $q'_1(\lambda_{r1}) > 0$. Il s'ensuit que E_{r1} est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_2 \left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1} \right) - D - u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1})) < 0.$$

3^{ème} cas : $x_1 = 0$, $x_2 \neq 0$

La quatrième équation s'écrit

$$\mu_2(s, r) - D = 0.$$

Si l'équation $\mu_2(s, r) = D$ se réalise avec $p_2(s)$ alors

$$p_2(s) = D, q_2(r) > D.$$

D'où

$$s = \lambda_{s2}, r > \lambda_{r2}.$$

Les deux premières équations nous donnent

$$x_2 = \gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2}), r = r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2}),$$

avec $T_2 > C_2$ puisque $r > \lambda_{r2}$.

Si $s^\circ > \lambda_{s2}$, $r^\circ > \lambda_{r2}$ et $T_2 > C_2$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{s2}(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2}), 0, \gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})).$$

La matrice jacobienne évaluée en E_{s2} est

$$J(E_{s2}) = \begin{bmatrix} -D - p'_2(\lambda_{s2})(s^\circ - \lambda_{s2}) & 0 & -\frac{1}{\gamma_{s1}}\mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) & -\frac{D}{\gamma_{s2}} \\ -\frac{\gamma_{s2}}{\gamma_{r2}}p'_2(\lambda_{s2})(s^\circ - \lambda_{s2}) & -D & -\frac{1}{\gamma_{r1}}\mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) & -\frac{D}{\gamma_{r2}} \\ 0 & 0 & \mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) - D & 0 \\ \gamma_{s2}p'_2(\lambda_{s2})(s^\circ - \lambda_{s2}) & 0 & -u'_2(0)\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2}) & 0 \end{bmatrix}.$$

Le polynôme caractéristique de cette matrice est $\det(J(E_{s2}) - vI_4) = 0$ où I_4 est la matrice identité d'ordre 4. Après avoir effectué le calcul, on obtient

$$(v + D)^2(v + p'_2(\lambda_{s2})(s^\circ - \lambda_{s2}))(\mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) - D - u_1(\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})) - v) = 0.$$

Les valeurs propres sont

$$-D, -p'_2(\lambda_{s2})(s^\circ - \lambda_{s2}), \mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) - D - u_1(\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})).$$

Sous les hypothèses A1 et A2, on a $p'_2(\lambda_{s2}) > 0$. Il s'ensuit que E_{s2} est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) - D - u_1(\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2})) < 0.$$

En revanche, si l'équation $\mu_2(s, r) = D$ se réalise avec $q_2(r)$ alors

$$q_2(r) = D, p_2(s) > D.$$

D'où

$$r = \lambda_{r2}, s > \lambda_{s2}.$$

Les deux premières équations nous donnent

$$x_2 = \gamma_{r2}(r^\circ - \lambda_{r2}), s = s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r2}),$$

avec $T_2 < C_2$ puisque $s > \lambda_{s2}$.

Si $s^\circ > \lambda_{s2}$, $r^\circ > \lambda_{r2}$ et $T_2 < C_2$ alors le système (2.1) admet un point d'équilibre

$$E_{r2}\left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r2}), \lambda_{r2}, 0, \gamma_{r2}(r^\circ - \lambda_{r2})\right).$$

La matrice jacobienne évaluée en E_{r_2} est

$$J(E_{r_2}) = \begin{bmatrix} -D & -\frac{\gamma_{r_2}}{\gamma_{s_2}} q'_2(\lambda_{r_2})(r^\circ - \lambda_{r_2}) & -\frac{1}{\gamma_{s_1}} \mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) & -\frac{D}{\gamma_{s_2}} \\ 0 & -D - q'_2(\lambda_{r_2})(r^\circ - \lambda_{r_2}) & -\frac{1}{\gamma_{r_1}} \mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) & -\frac{D}{\gamma_{r_2}} \\ 0 & 0 & \mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) - D & 0 \\ 0 & -\gamma_{r_2} q'_2(\lambda_{r_2})(r^\circ - \lambda_{r_2}) & -u_1(\gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2})) & 0 \end{bmatrix}.$$

Le polynôme caractéristique de cette matrice est $\det(J(E_{r_2}) - vI_4) = 0$ où I_4 est la matrice identité d'ordre 4. Après avoir effectué le calcul, on obtient

$$(v + D)^2 (v + q'_2(\lambda_{r_2})(r^\circ - \lambda_{r_2})) \left(\mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) - D - u_1(\gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2})) - v \right) = 0.$$

Les valeurs propres sont

$$-D, -q'_2(\lambda_{r_2})(r^\circ - \lambda_{r_2}), \mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) - D - u_1(\gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2})).$$

Sous les hypothèses A1 et A2, on a $q'_2(\lambda_{r_2}) > 0$. Il s'ensuit que E_{r_2} est localement asymptotiquement stable si et seulement si

$$\mu_1 \left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r_2}), \lambda_{r_2} \right) - D - u_1(\gamma_{r_2}(r^\circ - \lambda_{r_2})) < 0.$$

□

2.1.3 Théorie de Thieme-Zhao

Nous allons donner quelques définitions et outils qui nous serviront dans la preuve du théorème principal cité dans le deuxième paragraphe.

Soit le système

$$\dot{x} = F(x), \tag{2.2}$$

où $F : X \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction localement lipschitzienne et X est un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n .

Définition 2.1.1. Soit $x^* \in Y \subset \mathbb{R}_+^n$ un point d'équilibre du système (2.2). Le singleton $\{x^*\}$ est évidemment un ensemble invariant.

1. Le singleton $\{x^*\}$ est dit un ensemble invariant isolé dans Y s'il existe $\delta > 0$ tel que $Y \cap B(x^*, \delta)$ ne contient aucun ensemble invariant à l'exception de $\{x^*\}$, $B(x^*, \delta)$ étant la boule ouverte de centre x^* et de rayon δ .

2. Le point d'équilibre $x^* \in Y$ est enchainé dans Y à un autre point d'équilibre $y^* \in Y$ dans Y (on note $x^* \xrightarrow{Y} y^*$) s'il existe une solution $x(t)$ définie pour tout $t \in \mathbb{R}$ à valeurs dans Y telle que

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} x(t) = x^*, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = y^*,$$

et il existe au moins un $t \in \mathbb{R}$ tel que $x(t) \neq x^*$ et $x(t) \neq y^*$.

3. L'ensemble M des points d'équilibre dans Y est dit cyclique dans Y s'il existe un point d'équilibre x^* dans M tel que $x^* \xrightarrow{Y} x^*$ ou s'il existe plusieurs points d'équilibre $x_1^*, x_2^*, \dots, x_k^*$ dans M tels que $x_1^* \xrightarrow{Y} x_2^* \xrightarrow{Y} \dots \xrightarrow{Y} x_k^* \xrightarrow{Y} x_1^*$, et acyclique dans Y s'il n'est pas cyclique.

Définition 2.1.2. Soient $X = X_1 \cup X_2$, $X_1 \cap X_2 = \emptyset$ et $Y_2 \subseteq X_2$ où X_2 est un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n et X_1 un sous-ensemble positivement invariant.

1. Y_2 est dit faiblement répulsif pour X_1 si

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} d(x(t), Y_2) > 0,$$

pour toute solution $x(t)$ du système (2.2) avec $x(0) \in X_1$.

2. Y_2 est dit répulsif pour X_1 si

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} d(x(t), Y_2) > 0,$$

pour toute solution $x(t)$ du système (2.2) avec $x(0) \in X_1$.

3. Y_2 est dit uniformément répulsif pour X_1 s'il existe une constante $\varepsilon > 0$ telle que

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} d(x(t), Y_2) > \varepsilon,$$

pour toute solution $x(t)$ du système (2.2) avec $x(0) \in X_1$.

d désigne la distance usuelle dans \mathbb{R}^n avec $d(x(t), Y_2) := \inf \{d(x(t), y(t)) / y(t) \in Y_2\}$.

Remarque 2.1.2. :

1. On dit que le système (2.2) est faiblement persistant si et seulement si le bord de X est faiblement répulsif pour l'intérieur $\text{int } X$.
2. On dit que le système (2.2) est persistant si et seulement si le bord de X est répulsif pour l'intérieur $\text{int } X$.
3. On dit que le système (2.2) est uniformément persistant si et seulement si le bord de X est uniformément répulsif pour l'intérieur $\text{int } X$.
4. On a les relations $3 \Rightarrow 2 \Rightarrow 1$.

Théorème 2.1.1. (Thieme-Zhao) [54, 63]. Soient X un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n et $F : X \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction localement lipschitzienne.

On considère le système dissipatif

$$\dot{x} = F(x). \tag{2.3}$$

On suppose que X est positivement invariant pour ce système.

Soit $X = X_1 \cup X_2$, $X_1 \cap X_2 = \emptyset$ où X_2 est un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n et X_1 un sous-ensemble positivement invariant. Soit M un ensemble fini de points d'équilibre du système (2.3) dans X_2 . On suppose que

1. toute solution du système (2.3) issue de X_2 et qui reste dans X_2 pour tout t converge vers un point d'équilibre de M ,
2. tout point d'équilibre de M est un ensemble invariant isolé dans X et il est faiblement répulsif pour X_1 ,
3. M est acyclique dans X_2 .

Alors X_2 est uniformément répulsif pour X_1 (**Thieme** [54]). De plus, si X_1 est convexe, il existe au moins un point d'équilibre dans X_1 (**Zhao** [63]).

Théorème 2.1.2. (Principe de séparation non-linéaire) [57]. On considère le système non-linéaire triangulaire autonome

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(y),\end{aligned}\tag{2.4}$$

où $(x, y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$. Supposons que

1. y^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour $\dot{y} = g(y)$,
2. x^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour $\dot{x} = f(x, y^*)$,
3. toutes les solutions du système (2.4) sont bornées.

Alors (x^*, y^*) est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (2.4).

2.2 Persistance uniforme du modèle

Le lemme suivant, qui est un résultat intéressant en soit, nous servira dans la preuve du théorème principal. Il concerne l'étude d'un modèle simple du chemostat avec deux substrats complémentaires.

Lemme 2.2.1. On considère le système

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \frac{\mu(s, r)}{\gamma_s}x, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \frac{\mu(s, r)}{\gamma_r}x, \\ \dot{x} &= (\mu(s, r) - D)x,\end{aligned}\tag{2.5}$$

où $\mu(s, r) := \min(p(s), q(r))$ avec $p : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ deux fonctions vérifiant les hypothèses A1 et A2.

On note

$$C := \frac{\gamma_s}{\gamma_r}, \quad T := \frac{r^\circ - \lambda_r}{s^\circ - \lambda_s}.$$

Alors le système (2.5) admet au plus deux points d'équilibre :

1. Le point d'équilibre de lessivage $F_0(s^\circ, r^\circ, 0)$ qui existe toujours et qui est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $s^\circ < \lambda_s$ ou $r^\circ < \lambda_r$.

2. Le point d'équilibre intérieur $F_s(s^\circ, r^\circ, \gamma_s(s^\circ - \lambda_s))$ si $s^\circ > \lambda_s$, $r^\circ > \lambda_r$ et $C < T$ ou $F_r(s^\circ, r^\circ, \gamma_r(r^\circ - \lambda_r))$ si $s^\circ > \lambda_s$, $r^\circ > \lambda_r$ et $C > T$. Le point d'équilibre intérieur est globalement asymptotiquement stable.

Preuve. Le changement de variable suivant

$$\Sigma_1 := s + \frac{x}{\gamma_s}, \quad \Sigma_2 := r + \frac{x}{\gamma_r},$$

transforme le système (2.5) en

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma}_1 &= D(s^\circ - \Sigma_1), \\ \dot{\Sigma}_2 &= D(r^\circ - \Sigma_2). \end{aligned}$$

Le système (2.5) peut s'écrire également

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma}_1 &= D(s^\circ - \Sigma_1), \\ \dot{\Sigma}_2 &= D(r^\circ - \Sigma_2), \\ \dot{x} &= \left(\mu \left(\Sigma_1 - \frac{x}{\gamma_s}, \Sigma_2 - \frac{x}{\gamma_r} \right) - D \right) x. \end{aligned} \tag{2.6}$$

Notons le système (2.6) comme suit

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma} &= H(\Sigma), \\ \dot{x} &= G(\Sigma, x), \end{aligned}$$

avec $\Sigma := (\Sigma_1, \Sigma_2)$.

La solution du système

$$\dot{\Sigma} = H(\Sigma), \tag{2.7}$$

avec la condition initiale $\Sigma(0)$ est

$$\Sigma(t) = (s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}).$$

On a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = (s^\circ, r^\circ).$$

Le point d'équilibre $\Sigma_0 = (s^\circ, r^\circ)$ du système (2.7) est donc globalement asymptotiquement stable.

Etudions maintenant l'équation

$$\dot{x} = G(\Sigma_0, x). \tag{2.8}$$

Les isoclines du système (2.8) sont données par

$$x = 0, \quad \mu \left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r} \right) - D = 0.$$

Le point d'équilibre $x^* = 0$ est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $s^\circ < \lambda_s$ ou $r^\circ < \lambda_r$ puisque

$$G'_x(\Sigma_0, 0) = \mu(s^\circ, r^\circ) - D < 0.$$

Si l'équation

$$\mu \left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r} \right) - D := \min \left(p \left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s} \right), q \left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r} \right) \right) - D = 0$$

se réalise avec $p \left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s} \right)$ alors $x^* = \gamma_s(s^\circ - \lambda_s)$ est un point d'équilibre du système (2.8) si $s^\circ > \lambda_s$. Il est globalement asymptotiquement stable puisque

$$G'_x(\Sigma_0, \gamma_s(s^\circ - \lambda_s)) = -(s^\circ - \lambda_s)p'(\lambda_s) < 0.$$

Il est à noter qu'on a bien $C < T$ et $r^\circ > \lambda_r$ puisque $q \left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r} \right) > D$.

Si l'équation ci-dessus se réalise avec $q \left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r} \right)$ alors $x^* = \gamma_r(r^\circ - \lambda_r)$ est un point d'équilibre du système (2.8) si $r^\circ > \lambda_r$. Il est globalement asymptotiquement stable puisque

$$G'_x(\Sigma_0, \gamma_r(r^\circ - \lambda_r)) = -(r^\circ - \lambda_r)q'(\lambda_r) < 0.$$

Comme précédemment, on a $C > T$ et $s^\circ > \lambda_r$ puisque $p \left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s} \right) > D$.

Il reste à vérifier que les solutions du système (2.6) sont bornées. Nous avons montré précédemment que

$$\Sigma_1(t) = s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) = r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

Comme les solutions du système (2.6) sont positives alors

$$\begin{aligned} s(t) &< s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad r(t) < r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}, \\ \frac{x(t)}{\gamma_s} &< s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \frac{x(t)}{\gamma_r} < r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}. \end{aligned}$$

Les deux dernières inégalités peuvent s'écrire

$$x(t) < \min \left(\gamma_s(s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}), \gamma_r(r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}) \right).$$

Par conséquent

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq s^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} r(t) \leq r^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq \min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ).$$

Les solutions du système (2.6) sont donc bornées.

Conformément au théorème 2.1.2, on conclut que

1. le point d'équilibre $F_0(s^\circ, r^\circ, 0)$ est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $s^\circ < \lambda_s$ ou $r^\circ < \lambda_r$,
2. le point d'équilibre intérieur $F_s(s^\circ, r^\circ, \gamma_s(s^\circ - \lambda_s))$ (ou $F_r(s^\circ, r^\circ, \gamma_r(r^\circ - \lambda_r))$) est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $s^\circ > \lambda_s$, $r^\circ > \lambda_r$ et $C < T$ (ou $s^\circ > \lambda_s$, $r^\circ > \lambda_r$ et $C > T$).

□

Faisons les hypothèses supplémentaires suivantes :

- A4.** Soient $s^\circ > \lambda_{s1}$ et $r^\circ > \lambda_{r1}$.

- On a soit,

$$T_1 > C_1 \text{ et } \mu_2(\lambda_{s1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1})) > D + u_2(\gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1}))$$

(Dans ce cas, $\lambda_{s1} > \lambda_{s2}$ et $r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s1}) > \lambda_{r2}$),

- soit,

$$T_1 < C_1 \text{ et } \mu_2\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r1}), \lambda_{r1}\right) > D + u_2(\gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1}))$$

(Dans ce cas, $\lambda_{r1} > \lambda_{r2}$ et $s^\circ - (r^\circ - \lambda_{r1})/C_1 > \lambda_{s2}$).

A5. Soient $s^\circ > \lambda_{s2}$ et $r^\circ > \lambda_{r2}$.

- On a soit,

$$T_2 > C_2 \text{ et } \mu_1(\lambda_{s2}, r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2})) > D + u_1(\gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2}))$$

(Dans ce cas, $\lambda_{s1} < \lambda_{s2}$ et $r^\circ - C_2(s^\circ - \lambda_{s2}) > \lambda_{r1}$),

- soit,

$$T_2 < C_2 \text{ et } \mu_1\left(s^\circ - \frac{1}{C_2}(r^\circ - \lambda_{r2}), \lambda_{r2}\right) > D + u_1(\gamma_{r2}(r^\circ - \lambda_{r2}))$$

(Dans ce cas, $\lambda_{r1} < \lambda_{r2}$ et $s^\circ - (r^\circ - \lambda_{r2})/C_2 > \lambda_{s1}$).

Nous présentons maintenant le théorème qui donne des conditions suffisantes de la permanence du système (2.1).

Théorème 2.2.1. *Si les hypothèses A1-A5 sont vérifiées alors le système (2.1) est permanent. De plus, il existe au moins un point d'équilibre intérieur.*

Preuve. Soient $X := \mathbb{R}_+^4$, $X_1 := \text{int } X$ et $X_2 := \partial\mathbb{R}_+^4$. D'où $X = X_1 \cup X_2$, $X_1 \cap X_2 = \emptyset$. X_2 est évidemment un sous-ensemble fermé de X . X_1 est un sous-ensemble positivement invariant. En effet, d'après la formule de variation de la constante, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp\left(\int_0^t (\mu_i(s(\tau), r(\tau)) - u_i(x_j(\tau)) - D) d\tau\right),$$

pour tout $i \in \{1, 2\}$ et $i \neq j$. D'où $x_i(t) > 0$ pour toute condition initiale $x_i(0) > 0$.

D'autre part, si $s(0) > 0$ alors $s(t) > 0$ pour tout t assez petit.

Supposons qu'il existe un premier $T > 0$ tel que $s(T) = 0$.

On a

$$\dot{s}|_{t=T} = \lim_{t \rightarrow T^-} \frac{s(t) - s(T)}{t - T} \leq 0.$$

Or, on sait que

$$\dot{s}|_{t=T} = Ds^\circ > 0.$$

On obtient donc une contradiction.

On a le même raisonnement pour r .

Ainsi, $s(t)$ et $r(t)$ ne peuvent pas traverser les hyperplans $s = 0$ et $r = 0$ respectivement.

L'ensemble des points d'équilibre du système (2.1) dans X_2 étant

$$M = \{E_0, E_1, E_2\},$$

où $E_1 := E_{s_1}$ (ou E_{r_1}) et $E_2 := E_{s_2}$ (ou E_{r_2}), nous montrons maintenant que les trois hypothèses du théorème 2.1.1 sont vérifiées.

Condition 1 :

Il est évident que toute solution du système (2.1) issue de X_2 et qui reste dans X_2 satisfait les conditions initiales $x_1(0) = 0$ ou $x_2(0) = 0$.

1^{er} cas : $x_1(0) = x_2(0) = 0$

D'après la formule de variation de la constante, $x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, 2\}$ et le système (2.1) devient

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D.\end{aligned}$$

D'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} r(t) = r^\circ.$$

La solution du système (2.1) converge donc vers $E_0 \in M$.

2^{ème} cas : $x_1(0) \neq 0, x_2(0) = 0$

On a $x_2(t) = 0$ et le système (2.1) s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \frac{\mu_1(s, r)}{\gamma_{s1}}x_1, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \frac{\mu_1(s, r)}{\gamma_{r1}}x_1, \\ \dot{x}_1 &= (\mu_1(s, r) - D)x_1.\end{aligned}\tag{2.9}$$

D'après le lemme 2.2.1, la solution du système (2.9) converge vers le point d'équilibre $F_{s1}(s^\circ, r^\circ, \gamma_{s1}(s^\circ - \lambda_{s1}))$ si $C_1 < T_1$ ou $F_{r1}(s^\circ, r^\circ, \gamma_{r1}(r^\circ - \lambda_{r1}))$ si $C_1 > T_1$.

La solution du système (2.1) converge donc vers $E_1 \in M$.

3^{ème} cas : $x_1(0) = 0, x_2(0) \neq 0$

On a $x_1(t) = 0$ et le système (2.1) s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \frac{\mu_2(s, r)}{\gamma_{s2}}x_2, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \frac{\mu_2(s, r)}{\gamma_{r2}}x_2, \\ \dot{x}_2 &= (\mu_2(s, r) - D)x_2.\end{aligned}\tag{2.10}$$

D'après le lemme 2.2.1, la solution du système (2.10) converge vers le point d'équilibre $F_{s2}(s^\circ, r^\circ, \gamma_{s2}(s^\circ - \lambda_{s2}))$ si $C_2 < T_2$ ou $F_{r2}(s^\circ, r^\circ, \gamma_{r2}(r^\circ - \lambda_{r2}))$ si $C_2 > T_2$.

La solution du système (2.1) converge donc vers $E_2 \in M$.

Condition 2 :

Les points d'équilibre de M sont hyperboliques. E_0 est instable et E_1, E_2 sont des points selles. Par conséquent, le singleton de chaque élément de M est un ensemble invariant isolé.

Nous allons montrer que l'ensemble M est faiblement répulsif pour X_1 .

Supposons qu'il existe une solution $X(t) := (s(t), r(t), x_1(t), x_2(t))$ du système (2.1) avec $X(0) \in X_1$ telle que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = E_0.$$

Par continuité des fonctions μ_i et u_i , on a

$$\begin{aligned} \forall \varepsilon_i > 0 \quad \exists \delta_i > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta_i \text{ on a } |\mu_i(s(t), r(t)) - \mu_i(s^\circ, r^\circ)| &\leq \varepsilon_i, \\ \forall \varepsilon'_i > 0 \quad \exists \delta'_i > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta'_i \text{ on a } u_i(x_j(t)) &\leq \varepsilon'_i, \quad j \neq i. \end{aligned}$$

Donc pour $t > \max(\delta_i, \delta'_i)$, on a

$$\dot{x}_i > (\mu_i(s^\circ, r^\circ) - \varepsilon_i - D - \varepsilon'_i)x_i.$$

On pose

$$\varepsilon_i = \varepsilon'_i = \frac{A_i}{3}$$

avec $A_i := \mu_i(s^\circ, r^\circ) - D > 0$.

Pour tout t assez grand on a

$$\dot{x}_i > \frac{A_i}{3}x_i.$$

On obtient donc une contradiction.

Supposons maintenant qu'il existe une solution $X(t) := (s(t), r(t), x_1(t), x_2(t))$ du système (2.1) avec $X(0) \in X_1$ telle que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = E_1.$$

1^{er} cas : $T_1 > C_1$

On suppose que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = E_{s_1}.$$

Comme précédemment, on a

$$\begin{aligned} \forall \varepsilon_2 > 0 \quad \exists \delta_2 > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta_2 \text{ on a } |\mu_2(s(t), r(t)) - \mu_2(\lambda_{s_1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s_1}))| &\leq \varepsilon_2, \\ \forall \varepsilon'_2 > 0 \quad \exists \delta'_2 > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta'_2 \text{ on a } |u_2(x_1(t)) - u_2(\gamma_{s_1}(s^\circ - \lambda_{s_1}))| &\leq \varepsilon'_2. \end{aligned}$$

Donc pour $t > \max(\delta_2, \delta'_2)$, on a

$$\dot{x}_2 > (\mu_2(\lambda_{s_1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s_1})) - \varepsilon_2 - D - u_2(\gamma_{s_1}(s^\circ - \lambda_{s_1})) - \varepsilon'_2)x_2.$$

On pose

$$\varepsilon_i = \varepsilon'_i = \frac{B}{3}$$

avec $B := \mu_2(\lambda_{s_1}, r^\circ - C_1(s^\circ - \lambda_{s_1})) - D - u_2(\gamma_{s_1}(s^\circ - \lambda_{s_1})) > 0$.

Pour tout t assez grand, on a

$$\dot{x}_2 > \frac{B}{3}x_2.$$

On obtient aussi une contradiction.

2^{ème} cas : $T_1 < C_1$

On suppose que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = E_{r_1}.$$

Comme précédemment, on a

$$\forall \varepsilon_2 > 0 \exists \delta_2 > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta_2 \text{ on a } \left| \mu_2(s(t), r(t)) - \mu_2\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r_1}), \lambda_{r_1}\right) \right| \leq \varepsilon_2,$$

$$\forall \varepsilon'_2 > 0 \exists \delta'_2 > 0 \text{ tel que } \forall t > \delta'_2 \text{ on a } |u_2(x_1(t)) - u_2(\gamma_{r_1}(r^\circ - \lambda_{r_1}))| \leq \varepsilon'_2.$$

Donc pour $t > \max(\delta_2, \delta'_2)$, on a

$$\dot{x}_2 > \left(\mu_2\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r_1}), \lambda_{r_1}\right) - \varepsilon_2 - D - u_2(\gamma_{r_1}(r^\circ - \lambda_{r_1})) - \varepsilon'_2 \right) x_2.$$

On pose

$$\varepsilon_i = \varepsilon'_i = \frac{C}{3}$$

avec $C := \mu_2\left(s^\circ - \frac{1}{C_1}(r^\circ - \lambda_{r_1}), \lambda_{r_1}\right) - D - u_2(\gamma_{r_1}(r^\circ - \lambda_{r_1})) > 0$.

Pour tout t assez grand, on a

$$\dot{x}_2 > \frac{C}{3} x_2.$$

C'est une contradiction.

Nous montrons de la même manière que la solution $X(t) := (s(t), r(t), x_1(t), x_2(t))$ du système (2.1) avec $X(0) \in X_1$ ne converge pas vers E_2 .

Condition 3 :

E_0 est instable et E_1, E_2 sont globalement asymptotiquement stables dans X_2 . Les chaînes dans X_2 sont

$$E_0 \xrightarrow{X_2} E_1, E_0 \xrightarrow{X_2} E_2.$$

Il n'existe donc aucune chaîne fermée. Par conséquent, M est acyclique dans X_2 .

Conformément au théorème 2.1.1, X_2 est uniformément répulsif pour X_1 . De plus, X_1 étant convexe, il existe au moins un point d'équilibre dans X_1 . □

2.3 Exemples et simulations

Dans cette section, nous donnons deux exemples. Dans le premier exemple, les fonctions de croissance p_i et q_i sont de type Michaelis-Menten. Le deuxième exemple concerne les fonctions de croissance non monotones. Dans les deux cas, nous avons choisi les fonctions d'interaction monotones. Le deuxième exemple ne reflète pas nécessairement un phénomène biologique et est donné seulement à titre d'illustration du résultat.

Exemple 1 :

On considère le modèle (2.1) avec le choix suivant des fonctions

$$p_1(s) = \frac{20s}{20+s}, \quad q_1(r) = \frac{50r}{20+r}, \quad u_1(x_2) = \frac{10x_2}{10+70x_2},$$

$$p_2(s) = \frac{50s}{30+s}, \quad q_2(r) = \frac{60r}{30+r}, \quad u_2(x_1) = \frac{5x_1}{50+x_1},$$

avec les paramètres $s^\circ = 9, r^\circ = 37, D = 1, \gamma_{s1} = \gamma_{r1} = \gamma_{r2} = 1$ et $\gamma_{s2} = 13$.

On peut vérifier que le modèle (2.1) satisfait les hypothèses du théorème 2.1.1. Les simulations numériques ont été effectuées à l'aide du logiciel MAPLE. Sur la figure 2.1(a), on représente trois trajectoires (bleue, rouge, verte) avec des conditions initiales respectives $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0)) = (2.5, 3.5, 0.5, 50), (2.5, 3.5, 7, 5)$ et $(2.5, 3.5, 4, 50)$ dans l'espace des phases (x_1, x_2) . Les composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ des solutions correspondantes sont représentées sur les figures 2.1(b) et 2.1(c) respectivement. Ces simulations numériques montrent que les solutions convergent vers un point d'équilibre intérieur, conformément au théorème 2.2.1.

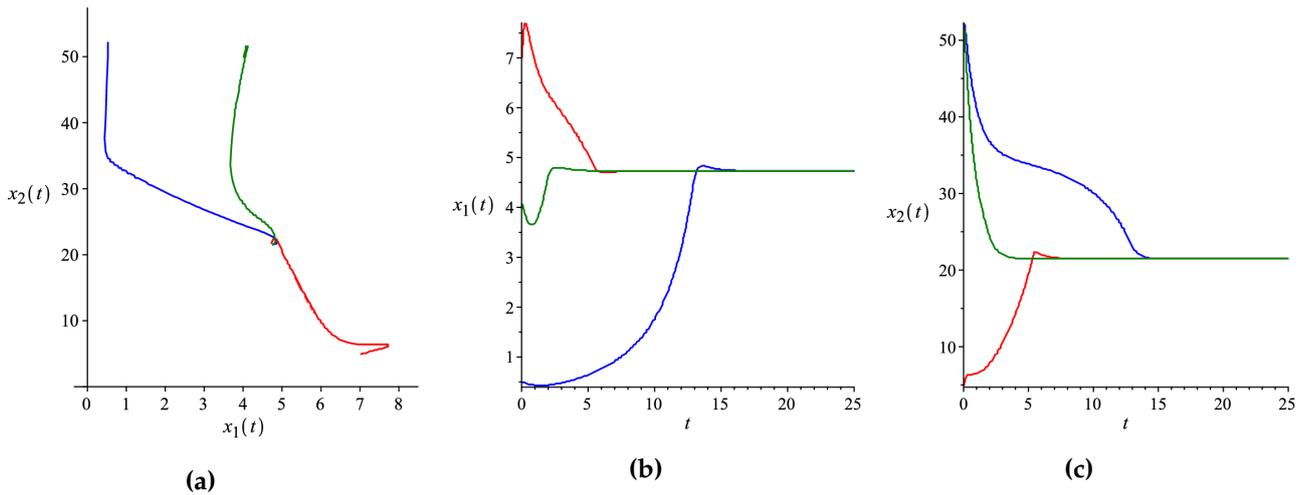


FIGURE 2.1 – (a) Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) avec les conditions initiales indiquées dans le texte. (b)-(c) La convergence des composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ vers un point d'équilibre intérieur.

Exemple 2 :

On considère maintenant le modèle (2.1) avec le choix suivant des fonctions

$$p_1(s) = \begin{cases} \sin s, & s \leq \frac{\pi}{2} \\ \frac{1}{s} + \frac{\pi-2}{\pi}, & s > \frac{\pi}{2} \end{cases}, \quad q_1(r) = \begin{cases} \frac{\sqrt{r}}{2}, & r \leq 3 \\ \frac{1}{r} + \frac{\sqrt{3}}{2} - \frac{1}{3}, & r > 3 \end{cases}, \quad u_1(x_2) = \frac{x_2}{2(1+70x_2)},$$

$$p_2(s) = \begin{cases} s(3-s), & s \leq \frac{3}{2} \\ \frac{1}{s} + \frac{19}{12}, & s > \frac{3}{2} \end{cases}, \quad q_2(r) = \begin{cases} r^2, & r \leq 2 \\ \frac{1}{r} + \frac{7}{2}, & r > 2 \end{cases}, \quad u_2(x_1) = \frac{2}{10}(1 - e^{-0.3x_1}),$$

avec les paramètres $s^\circ = 2, r^\circ = 2, D = 1/6, \gamma_{s1} = \gamma_{s2} = \gamma_{r2} = 1$ et $\gamma_{r1} = 2$.

Les trois trajectoires (bleue, rouge, verte) sont représentées sur les figures 2.2(a), 2.2(b) et 2.2(c), à savoir celles avec des conditions initiales respectives $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0)) = (10, 23, 0.5, 0.1), (10, 23, 3, 3.5)$ et $(10, 23, 2, 2.5)$. Les solutions semblent bien converger vers un point d'équilibre intérieur.

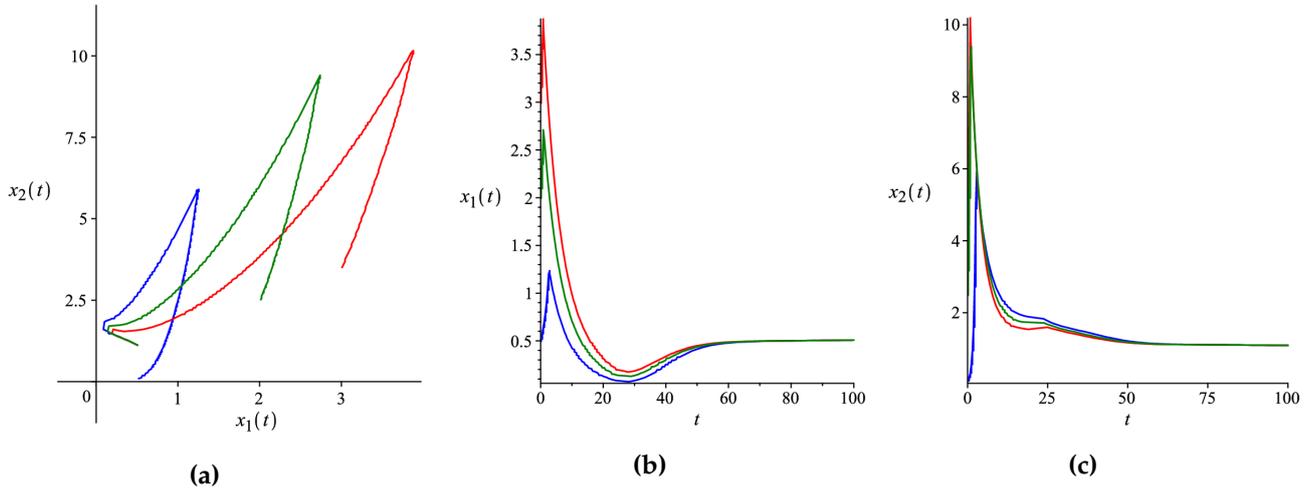


FIGURE 2.2 – (a) Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) avec les conditions initiales indiquées dans le texte. (b)-(c) La convergence des composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ vers un point d'équilibre intérieur.

Chapitre 3

Stabilité asymptotique globale dans un modèle ratio-dépendant avec deux espèces de micro-organismes

Dans le premier paragraphe, nous étudierons d'abord le modèle de compétition intra-spécifique de plusieurs espèces de micro-organismes à deux substrats complémentaires avec les fonctions de croissance ratio-dépendantes. C'est un modèle obtenu par la combinaison des deux modèles (1.6) et (1.10) cités dans le chapitre 1. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\},\end{aligned}\tag{3.1}$$

où les $\mu_i(s, r, x_i) := g_i(s, r)\theta_i(x_i)$ vérifient les hypothèses suivantes :

H1. $g_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r))$ où $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont deux fonctions de classe C^1 , croissantes et telles que $p_i(0) = q_i(0) = 0$.

H2. La fonction θ_i est de classe C^1 , décroissante et telle que $0 < \theta_i(x_i) < 1$ et $\theta_i(0) = 1$.

Les fonctions g_i sont localement lipschitziennes puisque p_i et q_i sont de classe C^1 . Les deux hypothèses H1 et H2 nous assurent, en particulier, l'existence et l'unicité des solutions du système (3.1) pour toute condition initiale fixée ainsi que l'invariance positive du cône \mathbb{R}_+^{n+2} . Nous montrerons que, sous certaines hypothèses, le modèle est persistant. Dans le deuxième paragraphe, nous considérerons le modèle (3.1) avec deux espèces de micro-organismes seulement. Nous montrerons que, sous certaines hypothèses, le modèle est permanent ce qui nous aidera ensuite à prouver l'existence d'un point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable.

3.1 Persistance du modèle avec plusieurs espèces de micro-organismes

3.1.1 Propriétés élémentaires du modèle

On vérifie, comme dans le chapitre précédent, les résultats classiques tels que l'invariance positive du cône positif, la dissipativité du modèle (Proposition 3.1.1) et les conditions de lessivage (Proposition 3.1.2).

Proposition 3.1.1. *Le système (3.1) est dissipatif et le cône positif \mathbb{R}_+^{n+2} est positivement invariant pour ce système.*

Preuve. Montrons d'abord l'invariance positive du cône positif \mathbb{R}_+^{n+2} .

En utilisant la formule de la variation de la constante, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \left(\int_0^t (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau \right),$$

pour tout $i \in \{1, 2, \dots, n\}$. D'où $x_i(t) \geq 0$ pour toute condition initiale $x_i(0) \geq 0$.

D'autre part, on évalue \dot{s} en $s = 0$ et \dot{r} en $r = 0$

$$\dot{s}|_{s=0} = Ds^\circ > 0, \quad \dot{r}|_{r=0} = Dr^\circ > 0.$$

Par conséquent, les hyperplans $s = 0$ et $r = 0$ sont répulsifs. Le cône positif \mathbb{R}_+^{n+2} est donc positivement invariant pour le système (3.1).

Montrons maintenant que le système (3.1) est dissipatif.

On pose

$$\Sigma_1 := s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \quad \Sigma_2 := r + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\gamma_{ri}}.$$

On montre facilement que

$$\dot{\Sigma}_1 = D(s^\circ - \Sigma_1),$$

$$\dot{\Sigma}_2 = D(r^\circ - \Sigma_2).$$

Ce sont des équations différentielles linéaires du 1^{er} ordre. Après avoir résolu ces deux équations, on obtient

$$\Sigma_1(t) = s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) = r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

D'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_1(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_2(t) = r^\circ.$$

Comme les solutions du système (3.1) sont positives alors

$$s(t) < s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt},$$

$$r(t) < r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt},$$

$$\frac{x_i(t)}{\gamma_{si}} < s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt},$$

$$\frac{x_i(t)}{\gamma_{ri}} < r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

Les deux dernières inégalités peuvent s'écrire

$$x_i < \min \left(\gamma_{si}(s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}), \gamma_{ri}(r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}) \right).$$

Par conséquent

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq s^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} r(t) \leq r^\circ, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ).$$

Le système (3.1) est donc dissipatif et l'ensemble

$$C := \left\{ (s, r, x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^{n+2} / s \leq s^\circ, r \leq r^\circ, x_i \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ) \right\}$$

est attractant. □

Proposition 3.1.2. Soient λ_{si} et λ_{ri} les seuils de rentabilité des substrats s et r respectivement c'est-à-dire

$$p_i(\lambda_{si}) = q_i(\lambda_{ri}) = D, \quad i \in \{1, 2, \dots, n\}.$$

Si $s^\circ < \lambda_{si}$ ou $r^\circ < \lambda_{ri}$ alors, pour toute condition initiale positive, on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} r(t) = r^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0.$$

Preuve. Si $s^\circ < \lambda_{si}$ ou $r^\circ < \lambda_{ri}$ pour tout $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ alors il existe une constante $\varepsilon > 0$ tel que $s^\circ + \varepsilon < \lambda_{si}$ ou $r^\circ + \varepsilon < \lambda_{ri}$.

De la démonstration de la proposition 3.1.1, nous déduisons que

$$\exists t_0 > 0 \text{ tel que } \forall t > t_0 \quad s < s^\circ, r < r^\circ.$$

On peut également écrire

$$\exists t_0 > 0 \text{ tel que } \forall t > t_0 \quad s < s^\circ + \varepsilon, r < r^\circ + \varepsilon.$$

D'autre part, d'après la formule de la variation de la constante, on a

$$\begin{aligned} x_i(t) &= x_i(0) \exp \left(\int_0^t (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau \right) \\ &= x_i(0) \exp \left(\int_0^{t_0} (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau + \int_{t_0}^t (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau \right). \end{aligned}$$

On pose

$$K := \exp \left(\int_0^{t_0} (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau \right) > 0.$$

On a

$$x_i(t) = Kx_i(0) \exp \left(\int_{t_0}^t (g_i(s(\tau), r(\tau))\theta_i(x_i(\tau)) - D) d\tau \right).$$

De l'hypothèse H2, on déduit que

$$x_i(t) < Kx_i(0) \exp \left(\int_{t_0}^t (g_i(s^\circ + \varepsilon, r^\circ + \varepsilon) - D) d\tau \right).$$

Ce qui revient à écrire

$$x_i(t) < Kx_i(0) \exp(A_i(t - t_0)),$$

où $A_i := g_i(s^\circ + \varepsilon, r^\circ + \varepsilon) - D$.

La constante A_i est strictement négative puisque $s^\circ + \varepsilon < \lambda_{si}$ ou $r^\circ + \varepsilon < \lambda_{ri}$ pour tout $i \in \{1, 2, \dots, n\}$. Comme les solutions du système sont positives alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0.$$

D'autre part, dans la démonstration de la proposition 3.1.1, nous avons montré que

$$\Sigma_1(t) = s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) = r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt},$$

avec

$$\Sigma_1 := s + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \quad \Sigma_2 := r + \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{\gamma_{ri}}.$$

En passant à la limite, nous obtenons

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} r(t) = r^\circ.$$

□

Remarque 3.1.1. Dans tout le reste de ce chapitre, on suppose que $g_i(s^\circ, r^\circ) := \min(p_i(s^\circ), q_i(r^\circ)) > D$ (c'est-à-dire que $s^\circ > \lambda_{si}$ et $r^\circ > \lambda_{ri}$).

3.1.2 Persistance du modèle

Nous faisons les hypothèses supplémentaires suivantes :

H3. Il existe un nombre réel $p \in]0, 1]$ tel que

$$\theta_i(x_i) \leq \frac{1}{(1 + x_i)^p}.$$

H4. Les fonctions p_i et q_i sont bornées par deux constantes $m_{si} > 0$ et $m_{ri} > 0$ respectivement.

Notons que, du fait que les fonctions p_i et q_i sont de classe C^1 , il existe deux constantes $K_{si} > 0$ et $K_{ri} > 0$ telles que

$$p_i(s) \leq K_{si}s, \quad q_i(r) \leq K_{ri}r.$$

H5. On a les inégalités

$$s^\circ > D + \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{si}} K_{si} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right), \quad r^\circ > D + \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{ri}} K_{ri} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right),$$

où $\alpha_i := \min(m_{si}, m_{ri}) > D$.

H6. $g_i(D, D) > D$.

Remarque 3.1.2. L'hypothèse $g_i(s^\circ, r^\circ) := \min(p_i(s^\circ), q_i(r^\circ)) > D$ découle des hypothèses H5 et H6.

Le théorème suivant donne des conditions suffisantes de la persistance du système (3.1).

Théorème 3.1.1. Si les hypothèses H1-H6 sont vérifiées alors le système (3.1) est persistant.

Preuve. Sous l'hypothèse H4, on a $g_i(s, r) \leq \alpha_i$. De l'équation en x_i du système, on déduit que

$$\dot{x}_i \leq (\alpha_i \theta_i(x_i) - D)x_i.$$

D'après l'hypothèse H3, il s'ensuit que

$$\dot{x}_i \leq \left(\frac{\alpha_i}{(1+x_i)^p} - D \right) x_i.$$

On sait que si

$$\frac{\alpha_i}{(1+x_i)^p} \leq \frac{D}{2} \Rightarrow \dot{x}_i \leq -\frac{D}{2}x_i < 0.$$

Autrement dit, si

$$x_i \geq \left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \Rightarrow \dot{x}_i < 0.$$

On déduit que

$$\exists t_1 > 0 \text{ tel que } \forall t \geq t_1 \quad x_i(t) < \left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1.$$

Il est à noter que $(2\alpha_i/D)^{\frac{1}{p}} > 1$ puisque $\alpha_i > D$.

D'autre part, pour tout $t \geq t_1$, on a

$$\begin{aligned} \dot{s} &> (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{si}} g_i(s, r) \theta_i(x_i) \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right), \\ \dot{r} &> (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{ri}} g_i(s, r) \theta_i(x_i) \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right). \end{aligned}$$

En majorant $\theta_i(x_i)$ par 1, on obtient

$$\begin{aligned} \dot{s} &> (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{si}} g_i(s, r) \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right), \\ \dot{r} &> (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{ri}} g_i(s, r) \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right). \end{aligned}$$

Sous l'hypothèse H4, on a

$$g_i(s, r) \leq p_i(s) < K_{si}s, \quad g_i(s, r) \leq q_i(r) < K_{ri}r.$$

D'où

$$\begin{aligned}\dot{s} &> (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{si}} K_{si} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right) s, \\ \dot{r} &> (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{ri}} K_{ri} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right) r.\end{aligned}$$

Si $s, r \in]0, D]$, on a

$$\begin{aligned}\dot{s} &> \left(s^\circ - D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{si}} K_{si} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right) \right) s, \\ \dot{r} &> \left(r^\circ - D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{\gamma_{ri}} K_{ri} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right) \right) r.\end{aligned}$$

Sous l'hypothèse H5, il résulte que $\dot{s} > 0$ et $\dot{r} > 0$ pour tout $s, r \in]0, D]$.

On déduit que

$$\exists t_2 > t_1 \text{ tel que } \forall t \geq t_2 \ s(t) > D \text{ et } \exists t'_2 > t_1 \text{ tel que } \forall t \geq t'_2 \ r(t) > D.$$

On peut donc écrire

$$\forall t \geq \max(t_2, t'_2) \ \dot{x}_i = (g_i(s, r)\theta_i(x_i) - D)x_i > (g_i(D, D)\theta_i(x_i) - D)x_i.$$

D'autre part, par continuité de θ_i , on a

$$\forall \varepsilon_i > 0 \ \exists \delta > 0 \text{ tel que } \forall x_i \leq \delta \text{ on a } |g_i(D, D)\theta_i(x_i) - g_i(D, D)| \leq \varepsilon_i.$$

On déduit que

$$\forall \varepsilon_i > 0 \ \exists \delta > 0 \text{ tel que } \forall x_i \leq \delta \text{ on a } g_i(D, D)\theta_i(x_i) - D \geq g_i(D, D) - \varepsilon_i - D.$$

On pose $A_i := g_i(D, D) - D > 0$ d'après l'hypothèse H6.

En particulier, pour $\varepsilon_i = A_i/2$ il existe $\delta' > 0$ tel que pour tout $x_i \leq \delta'$ on a

$$g_i(D, D)\theta_i(x_i) - D \geq \frac{A_i}{2}.$$

Ce qui entraîne que

$$\forall x_i \leq \delta' \ \dot{x}_i > \frac{A_i}{2}x_i > 0.$$

On conclut que

$$\exists t_3 > \max(t_2, t'_2) \text{ tel que } \forall t \geq t_3 \ x_i(t) > \delta'.$$

D'où la persistance du système (3.1).

□

3.2 Stabilité asymptotique globale dans le modèle avec deux espèces de micro-organismes

Reprenons le modèle (3.1) sous les hypothèses H1 et H2 mais uniquement avec deux espèces de micro-organismes

$$\begin{aligned}
 \dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\
 \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^2 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\
 \dot{x}_1 &= (\mu_1(s, r, x_1) - D)x_1, \\
 \dot{x}_2 &= (\mu_2(s, r, x_2) - D)x_2.
 \end{aligned} \tag{3.2}$$

3.2.1 Persistance uniforme du modèle

Nous allons donner un lemme qui nous servira dans la preuve du théorème 3.2.1. Par commodité, nous omettons l'indice i dans l'énoncé.

Lemme 3.2.1. *Sous les hypothèses H1 et H2, l'équation*

$$g\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right)\theta(x) - D = 0$$

admet une seule solution dans l'intervalle $]0, \min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ)[$.

Preuve. On pose

$$F(x) := g\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right)\theta(x) - D.$$

On a

$$F(0) = g(s^\circ, r^\circ) - D > 0, \quad F(\min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ)) = -D < 0.$$

On montre maintenant que la fonction F est décroissante.

On a

$$g\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right) := \min\left(p\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}\right), q\left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right)\right).$$

Soient U et V deux sous-ensembles de \mathbb{R}_+ définis par

$$U := \left\{ x \in [0, \min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ)] / p\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}\right) < q\left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right) \right\},$$

$$V := \left\{ x \in [0, \min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ)] / p\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}\right) > q\left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right) \right\}.$$

La fonction g peut donc s'écrire

$$g\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}, r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right) = \begin{cases} p\left(s^\circ - \frac{x}{\gamma_s}\right) & x \in U, \\ q\left(r^\circ - \frac{x}{\gamma_r}\right) & x \in V. \end{cases}$$

Rappelons que les fonctions p et q sont croissantes et que la fonction θ est décroissante.

Soient $x_1 < x_2$ tels que :

1^{er} cas : $x_1 \in U$ et $x_2 \in U$

$$F(x_1) = p\left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_s}\right)\theta(x_1) - D > p\left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_s}\right)\theta(x_2) - D > p\left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_s}\right)\theta(x_2) - D = F(x_2)$$

2^{ème} cas : $x_1 \in V$ et $x_2 \in V$

$$F(x_1) = q\left(r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_r}\right)\theta(x_1) - D > q\left(r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_r}\right)\theta(x_2) - D > q\left(r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_r}\right)\theta(x_2) - D = F(x_2)$$

3^{ème} cas : $x_1 \in U$ et $x_2 \in V$

$$\begin{aligned} F(x_1) &= p\left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_s}\right)\theta(x_1) - D > p\left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_s}\right)\theta(x_2) - D > p\left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_s}\right)\theta(x_2) - D \\ &> q\left(r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_r}\right)\theta(x_2) - D = F(x_2) \end{aligned}$$

4^{ème} cas : $x_1 \in V$ et $x_2 \in U$

$$\begin{aligned} F(x_1) &= q\left(r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_r}\right)\theta(x_1) - D > q\left(r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_r}\right)\theta(x_2) - D > q\left(r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_r}\right)\theta(x_2) - D \\ &> p\left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_s}\right)\theta(x_2) - D = F(x_2) \end{aligned}$$

L'équation $F(x) = 0$ admet donc une seule solution dans $]0, \min(\gamma_s s^\circ, \gamma_r r^\circ)[$.

□

Nous faisons l'hypothèse supplémentaire suivante :

H7. L'unique solution \tilde{x}_i de l'équation

$$g_i\left(s^\circ - \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \frac{x_i}{\gamma_{ri}}\right)\theta_i(x_i) - D = 0$$

dans l'intervalle $]0, \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ)[$ vérifie

$$g_1\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}}\right) > D, \quad g_2\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right) > D.$$

Remarque 3.2.1.

1. L'hypothèse $g_i(s^\circ, r^\circ) := \min(p_i(s^\circ), q_i(r^\circ)) > D$ découle de l'hypothèse H7.
2. Des exemples de fonctions g_i et θ_i fréquentes dans la littérature, et pour lesquelles on peut calculer explicitement la solution \tilde{x}_i sont donnés plus bas.

On peut énoncer le résultat de permanence suivant.

Théorème 3.2.1. *Si les hypothèses H1, H2 et H7 sont vérifiées alors le système (3.2) est permanent.*

La démonstration de ce théorème est basée sur le corollaire 2 (voir théorème 3.2.2) de l'article [13] (page 114). Ce corollaire est la conséquence du théorème de Hofbauer [19] et de Hutson [26]. Avant de donner la preuve du théorème 3.2.1, nous présenterons d'abord ce corollaire ainsi que le rappel de quelques définitions.

Soient X un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n et $F : X \rightarrow \mathbb{R}^n$ une fonction localement lipschitzienne.

On considère le système autonome

$$\dot{x} = F(x).$$

On suppose que X est positivement invariant pour ce système.

Théorème 3.2.2. *Soient S un sous-ensemble compact de X et une fonction scalaire $P \in C(X, \mathbb{R}_+) \cap C^1(X \setminus S, \mathbb{R})$ telle que*

$$P(x) = 0 \Leftrightarrow x \in S.$$

En outre, il existe une fonction semi-continue inférieurement $\psi : X \rightarrow \mathbb{R}$, minorée telles que

1. $\exists \alpha \in [0, 1]$ on a

$$\dot{P}(x) \geq (P(x))^\alpha \psi(x) \quad \forall x \in X \setminus S,$$

2. $\forall x \in \Sigma$ on a

$$\sup_{T \geq 0} \int_0^T \psi(x(t)) dt > 0,$$

avec $\Sigma := S$ ou $\Sigma := \overline{\Omega}(S)$ si S est positivement invariant, $\Omega(S)$ étant l'ensemble ω -limite de toutes les trajectoires partant de S .

Alors S est uniformément répulsif.

Ce résultat nécessite le rappel de quelques définitions.

Définition 3.2.1.

1. La fonction ψ est dite semi-continue inférieurement en x_0 si

$$\liminf_{x \rightarrow x_0} \psi(x) \geq \psi(x_0).$$

2. L'ensemble S est dit uniformément répulsif s'il existe une constante $\varepsilon > 0$ telle que pour toute solution $x(t)$ dans $X \setminus S$, on a

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} d(x(t), S) > \varepsilon,$$

où d est la distance usuelle dans \mathbb{R}^n telle que $d(x(t), S) := \inf \{d(x(t), y(t)) / y(t) \in S\}$.

3. L'ensemble ω -limite de toutes les trajectoires partant de S est défini par

$$\Omega(S) := \left\{ z \in X / \exists a \in S, (t_n)_n, t_n \rightarrow +\infty, z = \lim_{n \rightarrow +\infty} x(t_n, a) \right\}.$$

Remarque 3.2.2. Un système $\dot{x} = F(x)$ sur X est dit uniformément persistant si et seulement si le bord de X est uniformément répulsif.

Nous sommes en mesure de démontrer maintenant le théorème 3.2.1.

Preuve. D'après la proposition 3.1.1, le système (3.2) est dissipatif et l'ensemble

$$C := \left\{ (s, r, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^4 / s \leq s^\circ, r \leq r^\circ, x_i \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ) \right\}$$

est attractant.

En posant

$$\Sigma_1 := s + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \quad \Sigma_2 := r + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}},$$

le système (3.2) devient

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma}_1 &= D(s^\circ - \Sigma_1), \\ \dot{\Sigma}_2 &= D(r^\circ - \Sigma_2), \\ \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(\Sigma_1 - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \Sigma_2 - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(\Sigma_1 - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \Sigma_2 - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Les solutions des deux premières équations sont

$$\Sigma_1(t) = s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) = r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

D'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_1(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_2(t) = r^\circ.$$

On considère le simplexe suivant

$$\Lambda := \left\{ (s, r, x_1, x_2) \in C / s + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}} = s^\circ, r + \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} = r^\circ \right\}.$$

Le système (3.3) réduit à Λ est

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Le domaine de définition de ce système (Figure 3.1) est

$$X := \left\{ (x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}} \leq s^\circ, \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \leq r^\circ \right\}.$$

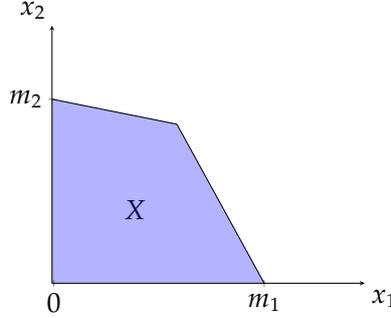


FIGURE 3.1 – Domaine de définition du système (3.4) avec $m_i := \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ)$.

X est évidemment fermé. On montre que X est positivement invariant pour (3.4).
Supposons que

$$\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(0)}{\gamma_{si}} = s^\circ, \quad \sum_{i=1}^2 \frac{x_i(0)}{\gamma_{ri}} = r^\circ.$$

On a

$$\left. \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{si}} \right) \right|_{t=0} = \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{si}} \left(g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D \right) x_i \Big|_{t=0} = -Ds^\circ,$$

$$\left. \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{ri}} \right) \right|_{t=0} = \sum_{i=1}^2 \frac{1}{\gamma_{ri}} \left(g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D \right) x_i \Big|_{t=0} = -Dr^\circ.$$

D'où

$$\left. \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{si}} \right) \right|_{t=0} < 0, \quad \left. \frac{d}{dt} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{ri}} \right) \right|_{t=0} < 0.$$

Donc pour tout $t > 0$ on a

$$\sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{si}} < s^\circ, \quad \sum_{i=1}^2 \frac{x_i(t)}{\gamma_{ri}} < r^\circ.$$

D'autre part, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \left(\int_0^t \left(g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i(\tau)}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i(\tau)}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i(\tau)) - D \right) d\tau \right).$$

Donc $x_i(t) \geq 0$ lorsque $x_i(0) \geq 0$.

On pose $S := \partial\mathbb{R}_+^2 \cap X = [0, \min(\gamma_{s1}s^\circ, \gamma_{r1}r^\circ)] \cup [0, \min(\gamma_{s2}s^\circ, \gamma_{r2}r^\circ)]$. S est évidemment compact et positivement invariant.

Soit la fonction P définie sur X à valeurs dans \mathbb{R}_+ par $P(x_1, x_2) := x_1 x_2$.

On remarque que

$$P(x_1, x_2) = 0 \quad \forall (x_1, x_2) \in S.$$

On calcule la dérivée de P en $(x_1, x_2) \in X \setminus S$ dans la direction du champ, noté F , du système réduit (3.4).

$$\begin{aligned} \dot{P}(x_1, x_2) &:= \langle \text{grad } P(x_1, x_2), F(x_1, x_2) \rangle = \sum_{j=1}^2 \frac{\partial P(x_1, x_2)}{\partial x_j} F_j(x_1, x_2) \\ &= x_1 x_2 \left(\sum_{i=1}^2 g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - 2D \right) \end{aligned}$$

Soit $\psi : X \rightarrow \mathbb{R}$ la fonction définie par

$$\psi(x_1, x_2) := \sum_{i=1}^2 g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - 2D.$$

On a donc

$$\dot{P}(x_1, x_2) = P(x_1, x_2) \psi(x_1, x_2) \quad \forall (x_1, x_2) \in X \setminus S.$$

La fonction ψ est clairement minorée par $-2D$. La première condition du théorème 3.2.2 est donc vérifiée.

Pour la deuxième condition, il suffit de vérifier que $\psi(E_k) > 0$ où E_k est un point d'équilibre dans S . En effet, S est positivement invariant et l'ensemble ω -limite des trajectoires de S , noté par $\Omega(S)$, est constitué des points d'équilibre E_k dans S .

On détermine à présent les points d'équilibre dans S .

1^{er} cas : Si $(x_1(0), x_2(0)) \in S$ tel que $x_1(0) > 0$ et $x_2(0) = 0$ alors $x_2(t) = 0$ et le système (3.4) s'écrit

$$\dot{x}_1 = \left(g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1.$$

Les autres isoclines sont

$$g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D = 0, \quad x_1 = 0.$$

- Si $x_1 = 0$ alors $E_0(0, 0)$ est un point d'équilibre dans S .
- Si $x_1 \neq 0$ alors la première équation admet une solution \tilde{x}_1 dans $]0, \min(\gamma_{s1}s^\circ, \gamma_{r1}r^\circ)[$ d'après le lemme 3.2.1. $E_1(\tilde{x}_1, 0)$ est donc un point d'équilibre dans S .

2^{ème} cas : Si $(x_1(0), x_2(0)) \in S$ tel que $x_1(0) = 0$ et $x_2(0) > 0$ alors $x_1(t) = 0$ et le système (3.4) s'écrit

$$\dot{x}_2 = \left(g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2.$$

Comme précédemment, $E_0(0, 0)$ et $E_2(0, \tilde{x}_2)$ sont les points d'équilibre dans S où $\tilde{x}_2 \in]0, \min(\gamma_{s2}s^\circ, \gamma_{r2}r^\circ)[$.

D'où

$$\Omega(S) = \{E_0, E_1, E_2\}.$$

D'après l'hypothèse H7, on a

$$\begin{aligned}\psi(E_0) &= \sum_{i=1}^2 g_i(s^\circ, r^\circ) - 2D > 0, \\ \psi(E_1) &= g_2\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right) - D > 0, \\ \psi(E_2) &= g_1\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}}\right) - D > 0.\end{aligned}$$

La deuxième condition du théorème 3.2.2 est de ce fait vérifiée. Il en résulte que S est uniformément répulsif. Le système (3.4) est donc uniformément persistant. De plus, $X \setminus S$ étant convexe, il existe au moins un point d'équilibre dans $X \setminus S$ d'après le théorème 2.1.1 (Zhao [63]).

Comme on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_1(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_2(t) = r^\circ,$$

le système (3.2) est donc uniformément persistant. □

A propos de la fonction g_i vérifiant l'hypothèse H7, nous donnons des exemples montrant la détermination explicite des solutions \tilde{x}_i . Pour la commodité du calcul, on pourra considérer l'équation

$$g(s^\circ - \alpha x, r^\circ - \beta x)\theta(x) - D = 0,$$

avec $\alpha := 1/\gamma_s$ et $\beta := 1/\gamma_r$.

On pose

$$F(x) := g(s^\circ - \alpha x, r^\circ - \beta x)\theta(x) - D,$$

avec $g(s, r) := \min(p(s), q(r))$.

Exemple 1 :

Les fonctions de croissance p_i et q_i sont de type Holling I

$$p(s) := ms, \quad q(r) := m'r,$$

où m et m' sont des constantes strictement positives.

La fonction θ vérifiant l'hypothèse H2 est définie par

$$\theta(x) := \frac{a}{a+x}, \quad a > 0.$$

1^{er} cas : $F(x) = p(s^\circ - \alpha x)\theta(x) - D$

On a

$$F(x) = 0 \Leftrightarrow (D + m\alpha a)x = a(ms^\circ - D) \Leftrightarrow x = \frac{a(ms^\circ - D)}{D + m\alpha a} > 0.$$

2^{ème} cas : $F(x) = q(r^\circ - \beta x)\theta(x) - D$

Comme précédemment, on a

$$x = \frac{a(m'r^\circ - D)}{D + m'\beta a} > 0.$$

Exemple 2 :

Les fonctions de croissance p_i et q_i sont de type Holling II

$$p(s) := \frac{ms}{s+k'}, \quad q(r) := \frac{m'r}{r+k'}$$

où m, m', k et k' sont des constantes strictement positives.

La fonction θ vérifiant l'hypothèse H2 est définie par

$$\theta(x) := \frac{a}{a+x'}, \quad a > 0.$$

1^{er} cas : $F(x) = p(s^\circ - \alpha x)\theta(x) - D$

On a

$$F(x) = 0 \Leftrightarrow \alpha Dx^2 + (\alpha a(D - m) - D(k + s^\circ))x + ms^\circ a - aD(k + s^\circ) = 0.$$

Le discriminant est

$$\Delta = (\alpha a(D - m) - D(k + s^\circ))^2 - 4\alpha D(ms^\circ a - aD(k + s^\circ)).$$

Après le calcul, on obtient

$$\Delta = (\alpha a(D - m) + D(k + s^\circ))^2 + 4m\alpha akD > 0.$$

Les solutions sont

$$x_1 := \frac{\alpha a(m - D) + D(k + s^\circ) - \sqrt{\Delta}}{2\alpha D}, \quad x_2 := \frac{\alpha a(m - D) + D(k + s^\circ) + \sqrt{\Delta}}{2\alpha D}.$$

Montrons que les deux solutions sont positives comme on peut le voir sur la figure 3.2.

On sait que $m > D$ puisque $m := \sup_{s \geq 0} p(s) \geq p(s^\circ) > D$.

D'où $x_2 > 0$.

D'autre part

$$\frac{ms^\circ}{s^\circ + k} > D \Leftrightarrow m - \frac{ms^\circ}{s^\circ + k} < m - D \Leftrightarrow mk < (m - D)(k + s^\circ).$$

Il en résulte que

$$\Delta < (\alpha a(D - m) + D(k + s^\circ))^2 + 4\alpha aD(m - D)(k + s^\circ).$$

D'où

$$\Delta < (\alpha a(m - D) + D(k + s^\circ))^2.$$

On a donc $x_1 > 0$.

2^{ème} cas : $F(x) = q(r^\circ - \beta x)\theta(x) - D$

Comme précédemment, on a

$$F(x) = 0 \Leftrightarrow \beta Dx^2 + (\beta a(D - m') - D(k' + r^\circ))x + m'r^\circ a - aD(k' + r^\circ) = 0.$$

Le discriminant est

$$\Delta = (\beta a(D - m') + D(k' + r^\circ))^2 + 4m'\beta ak'D > 0.$$

Les solutions

$$x_1 := \frac{-\beta a(m' - D) + D(k' + r^\circ) - \sqrt{\Delta}}{2\beta D}, \quad x_2 := \frac{-\beta a(m' - D) + D(k' + r^\circ) + \sqrt{\Delta}}{2\beta D},$$

sont aussi positives.

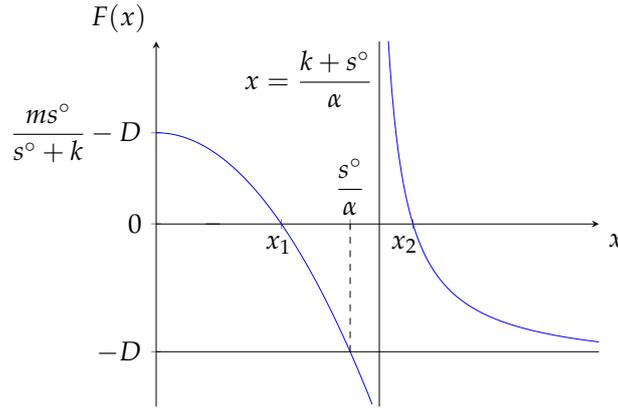


FIGURE 3.2 – Allure de la courbe de F .

3.2.2 Stabilité asymptotique globale à l'équilibre

Le théorème suivant donne des conditions suffisantes d'existence d'un point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable.

Théorème 3.2.3. *Sous les hypothèses H1, H2 et H7, le système (3.2) admet un point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable.*

Preuve. On détermine d'abord les points d'équilibre triviaux du système réduit (3.4) et leurs natures.

La matrice jacobienne de (3.4) en un point arbitraire $E(x_1, x_2)$ est donnée par

$$J(E) = \begin{bmatrix} g_1\theta_1(x_1) - D - \frac{x_1}{\gamma_1}a_1\theta_1(x_1) & -\frac{x_1}{\gamma_2}a_1\theta_1(x_1) \\ +x_1g_1\theta_1'(x_1) & \\ -\frac{x_2}{\gamma_1}a_2\theta_2(x_2) & g_2\theta_2(x_2) - D - \frac{x_2}{\gamma_2}a_2\theta_2(x_2) \\ +x_2g_2\theta_2'(x_2) & \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad g_j := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_j := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

Les isoclines sont

$$\begin{aligned} \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1 &= 0, \\ \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2 &= 0. \end{aligned}$$

1^{er} cas : $x_1 = x_2 = 0$

L'origine $E_0(0,0)$ est donc un point d'équilibre trivial du système (3.4). Nous évaluons la

matrice jacobienne en E_0

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} g_1(s^\circ, r^\circ) - D & 0 \\ 0 & g_2(s^\circ, r^\circ) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $v_i^0 := g_i(s^\circ, r^\circ) - D$, $i \in \{1, 2\}$. Le point d'équilibre E_0 est donc instable puisque $g_i(s^\circ, r^\circ) > D$.

2^{ème} cas : $x_1 \neq 0$, $x_2 = 0$

On a l'isocline

$$g_1\left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}}\right) \theta_1(x_1) - D = 0.$$

D'après l'hypothèse H7, cette équation admet une solution \tilde{x}_1 dans $]0, \min(\gamma_{s1}s^\circ, \gamma_{r1}r^\circ)[$. Le système (3.4) admet donc un point d'équilibre trivial $E_1(\tilde{x}_1, 0)$. Nous évaluons la matrice jacobienne en E_1

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) + \tilde{x}_1 \tilde{g}_1 \theta_1'(\tilde{x}_1) & -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_2} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) \\ 0 & g_2\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right) - D \end{bmatrix},$$

avec

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \tilde{g}_1 := g_1\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right), \tilde{a}_1 := g_1'\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right).$$

Les valeurs propres de $J(E_1)$ sont

$$v_1^1 := -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) + \tilde{x}_1 \tilde{g}_1 \theta_1'(\tilde{x}_1), v_2^1 := g_2\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}}\right) - D.$$

La valeur propre v_1^1 est strictement négative puisque la fonction θ_1 est décroissante. Sous l'hypothèse H7, la valeur propre v_2^1 est strictement positive.

Le point d'équilibre E_1 est donc instable.

3^{ème} cas : $x_1 = 0$, $x_2 \neq 0$

On a l'isocline

$$g_2\left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}}\right) \theta_2(x_2) - D = 0.$$

D'après l'hypothèse H7, cette équation admet une solution \tilde{x}_2 dans $]0, \min(\gamma_{s2}s^\circ, \gamma_{r2}r^\circ)[$. Le système (3.4) admet donc un point d'équilibre trivial $E_2(0, \tilde{x}_2)$. Nous évaluons la matrice jacobienne en E_2

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} g_1\left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}}\right) - D & 0 \\ -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_1} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) & -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_2} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) + \tilde{x}_2 \tilde{g}_2 \theta_2'(\tilde{x}_2) \end{bmatrix},$$

avec

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad \tilde{g}_2 := g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right), \quad \tilde{a}_2 := g_2' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right).$$

Les valeurs propres de $J(E_2)$ sont

$$v_1^2 := -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_2} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) + \tilde{x}_2 \tilde{g}_2 \theta_2'(\tilde{x}_2), \quad v_2^2 := g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) - D.$$

La valeur propre v_1^2 est strictement négative puisque la fonction θ_2 est décroissante. Sous l'hypothèse H7, la valeur propre v_2^2 est strictement positive.

Le point d'équilibre E_2 est donc instable.

On montre maintenant que le système (3.4) n'admet pas de cycle limite à l'aide du théorème de Bendixson-Dulac [53]. Soit A le domaine attractant simplement connexe du système (3.4)

$$A := \left\{ (x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / \varepsilon \leq x_i \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ) \right\},$$

où ε est un réel strictement positif tel que

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > \varepsilon.$$

Une telle borne uniforme $\varepsilon > 0$ existe d'après le théorème 3.2.1.

Soit $B : A \rightarrow \mathbb{R}$ la fonction de classe C^1 définie par

$$B(x_1, x_2) := \frac{1}{x_1 x_2}.$$

Calculons la divergence du champ BF où $F := (F_1, F_2)$ est le champ du système (3.4) tel que

$$F_1(x_1, x_2) := \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1,$$

$$F_2(x_1, x_2) := \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2.$$

La divergence du champ BF est

$$\operatorname{div}((BF)(x_1, x_2)) := \frac{\partial}{\partial x_1} (B(x_1, x_2) F_1(x_1, x_2)) + \frac{\partial}{\partial x_2} (B(x_1, x_2) F_2(x_1, x_2)).$$

On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x_1}(B(x_1, x_2)F_1(x_1, x_2)) &= -\frac{1}{x_1^2 x_2} F_1(x_1, x_2) + \frac{1}{x_1 x_2} \frac{\partial}{\partial x_1}(F_1(x_1, x_2)) \\ &= -\frac{1}{x_1 x_2} \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) \\ &\quad + \frac{1}{x_2} \left(-\frac{1}{\gamma_1} g_1' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) \right. \\ &\quad \left. + g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1'(x_1) \right) \\ &\quad + \frac{1}{x_1 x_2} \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right). \end{aligned}$$

Par simplification, on obtient

$$\frac{\partial}{\partial x_1}(B(x_1, x_2)F_1(x_1, x_2)) = \frac{1}{x_2} \left(-\frac{1}{\gamma_1} a_1 \theta_1(x_1) + g_1 \theta_1'(x_1) \right),$$

avec

$$\gamma_1 := \gamma_{s1} \text{ ou } \gamma_{r1}, \quad g_1 := g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_1 := g_1' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

Il en est de même pour $\frac{\partial}{\partial x_2}(B(x_1, x_2)F_2(x_1, x_2))$.

$$\frac{\partial}{\partial x_2}(B(x_1, x_2)F_2(x_1, x_2)) = \frac{1}{x_1} \left(-\frac{1}{\gamma_2} a_2 \theta_2(x_2) + g_2 \theta_2'(x_2) \right),$$

avec

$$\gamma_2 := \gamma_{s2} \text{ ou } \gamma_{r2}, \quad g_2 := g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_2 := g_2' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

On a donc

$$\operatorname{div}((BF)(x_1, x_2)) = \frac{1}{x_2} \left(-\frac{1}{\gamma_1} a_1 \theta_1(x_1) + g_1 \theta_1'(x_1) \right) + \frac{1}{x_1} \left(-\frac{1}{\gamma_2} a_2 \theta_2(x_2) + g_2 \theta_2'(x_2) \right).$$

Il en résulte que $\operatorname{div}((BF)(x_1, x_2)) < 0$ pour tout (x_1, x_2) dans A puisque la fonction θ_i est décroissante. Le système (3.4) n'admet donc pas de cycle limite.

Notons par $E_{12}(x_1^*, x_2^*)$ un point d'équilibre intérieur qui existe grâce à la persistance uniforme et déterminons sa nature.

La matrice jacobienne de (3.4) en $E_{12}(x_1^*, x_2^*)$ est donnée par

$$J(E_{12}) = \begin{bmatrix} -\frac{x_1^*}{\gamma_1} a_1^* \theta_1(x_1^*) + x_1^* g_1^* \theta_1'(x_1^*) & -\frac{x_1^*}{\gamma_2} a_1^* \theta_1(x_1^*) \\ -\frac{x_2^*}{\gamma_1} a_2^* \theta_2(x_2^*) & -\frac{x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) + x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*) \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad g_j^* := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_j^* := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{ri}} \right).$$

La trace de $J(E_{12})$ est

$$\text{Tr}(J(E_{12})) = -\frac{x_1^*}{\gamma_1} a_1^* \theta_1(x_1^*) + x_1^* g_1^* \theta_1'(x_1^*) - \frac{x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) + x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*)$$

qui est clairement strictement négative.

Le déterminant de $J(E_{12})$ est

$$\begin{aligned} \det(J(E_{12})) &= \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_1 \gamma_2} a_1^* a_2^* \theta_1(x_1^*) \theta_2(x_2^*) + x_1^* x_2^* g_1^* g_2^* \theta_1'(x_1^*) \theta_2'(x_2^*) - \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_1} a_1^* \theta_1(x_1^*) g_2^* \theta_2'(x_2^*) \\ &\quad - \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) g_1^* \theta_1'(x_1^*) - \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_1 \gamma_2} a_1^* \theta_1(x_1^*) a_2^* \theta_2(x_2^*). \end{aligned}$$

D'où

$$\det(J(E_{12})) = x_1^* x_2^* g_1^* g_2^* \theta_1'(x_1^*) \theta_2'(x_2^*) - \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_1} a_1^* \theta_1(x_1^*) g_2^* \theta_2'(x_2^*) - \frac{x_1^* x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) g_1^* \theta_1'(x_1^*).$$

On en déduit que

$$\det(J(E_{12})) > 0.$$

Le point d'équilibre E_{12} est donc localement asymptotiquement stable. D'après le théorème de Poincaré-Bendixson [53], sachant qu'il n'y a pas de cycle limite, le système (3.4) admet un seul point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable.

Dans la preuve du théorème 3.2.1, nous avons montré que $E_{sr}(s^\circ, r^\circ)$ est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable du système

$$\dot{\Sigma}_1 = D(s^\circ - \Sigma_1),$$

$$\dot{\Sigma}_2 = D(r^\circ - \Sigma_2).$$

Les solutions du système (3.2) sont bornées puisque le système est dissipatif.

D'après le théorème 2.1.2 du chapitre 2 (principe de séparation non-linéaire), le système (3.2) admet un point d'équilibre intérieur $E^*(s^*, r^*, x_1^*, x_2^*)$ globalement asymptotiquement stable avec

$$s^* := s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{si}}, \quad r^* := r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i^*}{\gamma_{ri}}.$$

□

3.2.3 Exemples et simulations

Dans cette section, nous donnons deux exemples avec les fonctions p_i et q_i monotones de type Michaelis-Menten et différentes fonctions θ_i . Les valeurs des paramètres utilisés

n'ont pas nécessairement un sens biologique, et ne sont utilisés que pour une illustration des résultats théoriques.

Exemple 1 :

On considère le modèle (3.2) avec le choix suivant des fonctions

$$p_1(s) = \frac{4s}{2+s}, \quad q_1(r) = \frac{5r}{2+r}, \quad \theta_1(x_1) = \frac{1}{1+1.5x_1},$$

$$p_2(s) = \frac{5s}{1+s}, \quad q_2(r) = \frac{6r}{2+r}, \quad \theta_2(x_2) = \frac{1}{1+2x_2},$$

avec les paramètres $s^\circ = 10, r^\circ = 20, D = 1, \gamma_{s1} = 2, \gamma_{r1} = 1, \gamma_{s2} = 3$ et $\gamma_{r2} = 7$.

On peut vérifier que le modèle (3.2) satisfait les hypothèses du théorème 3.2.3. Les simulations numériques ont été effectuées à l'aide du logiciel MAPLE. Sur la figure 3.3(a), on représente trois trajectoires (bleue, rouge, verte) avec des conditions initiales $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0)) = (2.5, 3.5, 2, 0.5), (2.5, 3.5, 20, 2)$ et $(2.5, 3.5, 4, 15)$ dans l'espace des phases (x_1, x_2) . Les composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ des solutions correspondantes sont représentées sur les figures 3.3(b) et 3.3(c) respectivement. Ces simulations numériques montrent que les solutions convergent vers un point d'équilibre intérieur, conformément au théorème 3.2.3.

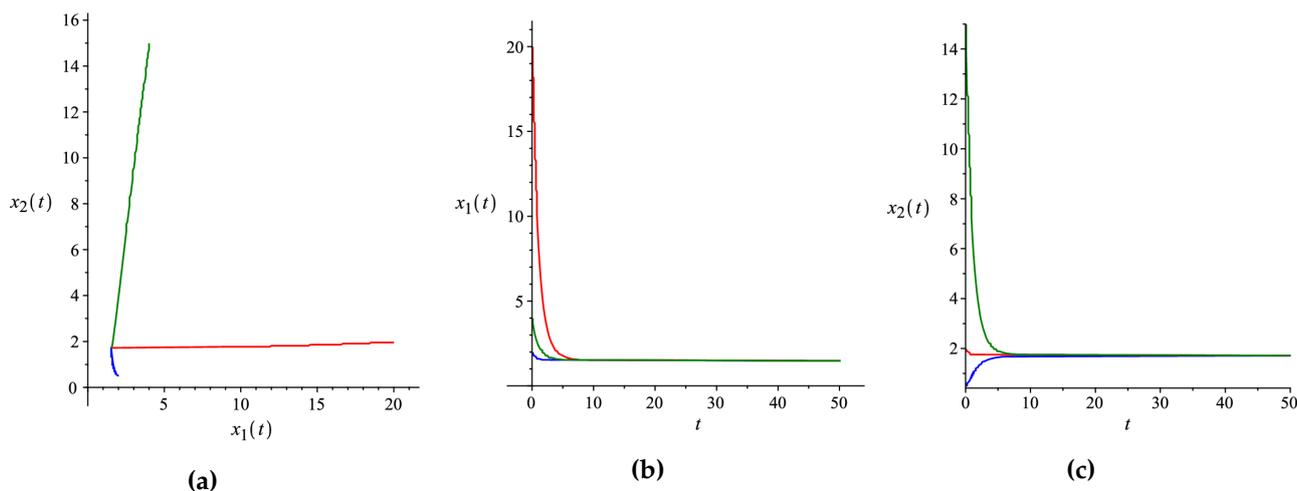


FIGURE 3.3 – (a) Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) avec les conditions initiales indiquées dans le texte. (b)-(c) La convergence des composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ vers un point d'équilibre intérieur.

Exemple 2 :

On considère le modèle (3.2) avec le choix suivant des fonctions

$$p_1(s) = \frac{2s}{1+s}, \quad q_1(r) = \frac{r}{1+0.5r}, \quad \theta_1(x_1) = e^{-0.15x_1},$$

$$p_2(s) = \frac{3s}{1+s}, \quad q_2(r) = \frac{2r}{1+r}, \quad \theta_2(x_2) = e^{-0.1x_2},$$

avec les paramètres $s^\circ = 6, r^\circ = 9, D = 1, \gamma_{s1} = 2, \gamma_{r1} = 1, \gamma_{s2} = 3$ et $\gamma_{r2} = 7$.

Les trois trajectoires (bleue, rouge, verte) sont représentées sur les figures 3.4(a), 3.4(b) et

3.4(c), à savoir celles avec des conditions initiales $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0)) = (2.5, 3.5, 2, 0.5)$, $(2.5, 3.5, 20, 2)$ et $(2.5, 3.5, 4, 15)$. Ces simulations numériques montrent que les solutions convergent vers un point d'équilibre intérieur.

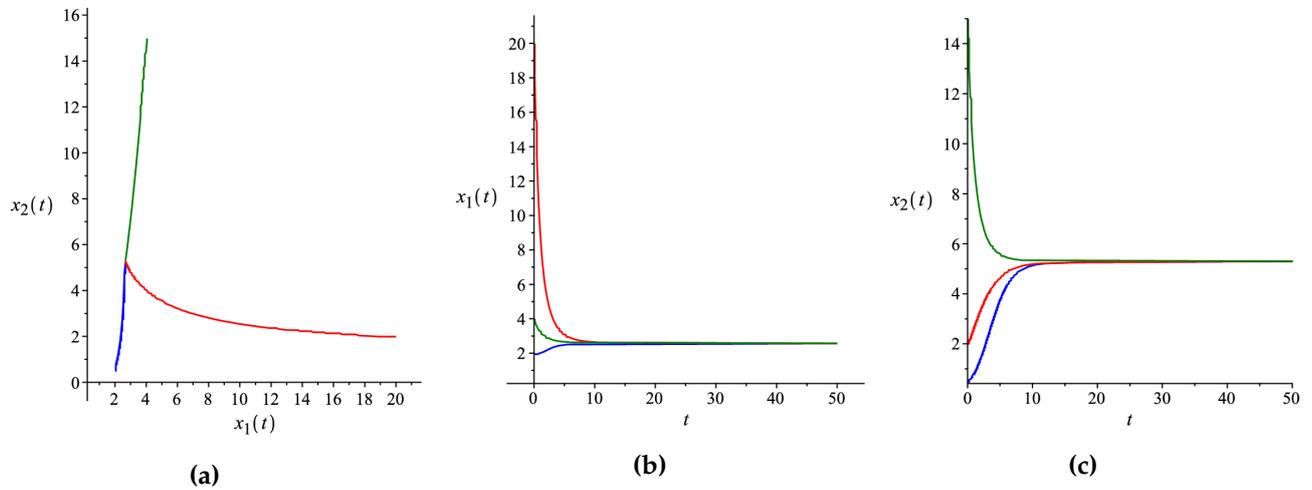


FIGURE 3.4 – (a) Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) avec les conditions initiales indiquées dans le texte. (b)-(c) La convergence des composantes $x_1(t)$ et $x_2(t)$ vers un point d'équilibre intérieur.

Chapitre 4

Persistance uniforme d'un modèle ratio-dépendant avec trois espèces de micro-organismes

Dans ce chapitre, nous allons approfondir l'étude du modèle (3.1) du chapitre 3 avec trois espèces de micro-organismes. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{aligned}\dot{s} &= (s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{si}} x_i, \\ \dot{r} &= (r^\circ - r)D - \sum_{i=1}^3 \frac{\mu_i(s, r, x_i)}{\gamma_{ri}} x_i, \\ \dot{x}_i &= (\mu_i(s, r, x_i) - D)x_i, \quad i \in \{1, 2, 3\},\end{aligned}\tag{4.1}$$

où les $\mu_i(s, r, x_i) := g_i(s, r)\theta_i(x_i)$ vérifient les hypothèses H1 et H2 du chapitre 3, que nous rappellerons toutefois.

Nous présenterons un théorème qui donne des conditions suffisantes de la permanence du système (4.1). Ce théorème se base sur un théorème très connu en théorie de persistance appelé théorème de Thieme-Zhao [54, 63] (Théorème 2.1.1 cité dans le chapitre 2). Dans la démonstration, nous aurons besoin des résultats obtenus dans le chapitre 3.

4.1 Persistance uniforme du modèle

On considère le modèle (4.1) avec les $\mu_i(s, r, x_i)$ vérifiant les hypothèses :

H1. $g_i(s, r) := \min(p_i(s), q_i(r))$ où $p_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ et $q_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ sont deux fonctions de classe C^1 , croissantes et telles que $p_i(0) = q_i(0) = 0$.

H2. La fonction θ_i est de classe C^1 , décroissante et telle que $0 < \theta_i(x_i) < 1$ et $\theta_i(0) = 1$.

Nous ajoutons les hypothèses suivantes :

H3. Il existe un nombre réel $p \in]0, 1]$ tel que

$$\theta_i(x_i) \leq \frac{1}{(1 + x_i)^p}.$$

H4. Les fonctions p_i et q_i sont bornées par deux constantes $m_{si} > 0$ et $m_{ri} > 0$ respectivement et il existe, du fait que les fonctions p_i et q_i sont de classe C^1 , deux constantes $K_{si} > 0$ et $K_{ri} > 0$ telles que

$$p_i(s) \leq K_{si}s, \quad q_i(r) \leq K_{ri}r.$$

H5. On a les inégalités

$$s^\circ > D + \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\gamma_{si}} K_{si} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right), \quad r^\circ > D + \sum_{i=1}^3 \frac{1}{\gamma_{ri}} K_{ri} \left(\left(\frac{2\alpha_i}{D} \right)^{\frac{1}{p}} - 1 \right),$$

où $\alpha_i := \min(m_{si}, m_{ri}) > D$.

H6. $g_i(D, D) > D$.

H8. L'unique solution \tilde{x}_i de l'équation

$$g_i \left(s^\circ - \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D = 0$$

dans l'intervalle $]0, \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ)[$ vérifie

$$\begin{aligned} g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) &> D, \quad g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) > D, \quad g_3 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) > D, \\ g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) &> D, \quad g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) > D, \quad g_3 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) > D. \end{aligned}$$

Remarque 4.1.1. L'hypothèse $g_i(s^\circ, r^\circ) := \min(p_i(s^\circ), q_i(r^\circ)) > D$ découle des hypothèses H5 et H6 ou de l'hypothèse H8.

Le théorème suivant donne des conditions suffisantes de la permanence du système (4.1).

Théorème 4.1.1. Si les hypothèses H1-H6 et H8 sont vérifiées alors le système (4.1) est permanent. De plus, il existe au moins un point d'équilibre intérieur.

Preuve. D'après la proposition 3.1.1 du chapitre 3, le système (4.1) est dissipatif et l'ensemble $C := \{(s, r, x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_+^5 / s \leq s^\circ, r \leq r^\circ, x_i \leq \min(\gamma_{si}s^\circ, \gamma_{ri}r^\circ)\}$ est attractant.

En posant

$$\Sigma_1 := s + \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \quad \Sigma_2 := r + \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}},$$

le système (4.1) devient

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma}_1 &= D(s^\circ - \Sigma_1), \\ \dot{\Sigma}_2 &= D(r^\circ - \Sigma_2), \\ \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(\Sigma_1 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \Sigma_2 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(\Sigma_1 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \Sigma_2 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2, \\ \dot{x}_3 &= \left(g_3 \left(\Sigma_1 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, \Sigma_2 - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3. \end{aligned} \tag{4.2}$$

Les solutions des deux premières équations sont

$$\Sigma_1(t) = s^\circ + (\Sigma_1(0) - s^\circ)e^{-Dt}, \quad \Sigma_2(t) = r^\circ + (\Sigma_2(0) - r^\circ)e^{-Dt}.$$

D'où

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_1(t) = s^\circ, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma_2(t) = r^\circ.$$

On considère le simplexe suivant

$$\Lambda := \left\{ (s, r, x_1, x_2, x_3) \in C / s + \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}} = s^\circ, r + \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} = r^\circ \right\}.$$

Le système (4.2) réduit à Λ est

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2, \\ \dot{x}_3 &= \left(g_3 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3. \end{aligned} \quad (4.3)$$

Le domaine de définition de ce système est

$$X := \left\{ (x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}_+^3 / \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}} \leq s^\circ, \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \leq r^\circ \right\}.$$

Soient $X_1 := \text{int } X$ et $X_2 := \partial X$. D'où $X = X_1 \cup X_2$, $X_1 \cap X_2 = \emptyset$. X_2 est évidemment un sous-ensemble fermé de X . X_1 est un sous-ensemble positivement invariant pour le système (4.3). En effet, d'après la formule de variation de la constante, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \left(\int_0^t \left(g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i(\tau)}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i(\tau)}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i(\tau)) - D \right) d\tau \right).$$

Donc $x_i(t) > 0$ pour toute condition initiale $x_i(0) > 0$.

On détermine l'ensemble M des points d'équilibre du système (4.3) dans X_2 . Toute solution de ce système issue de X_1 ne converge pas vers un point d'équilibre de M . En effet, dans la preuve du théorème 3.2.1 du chapitre 3, nous avons démontré que, sous les hypothèses H1-H6, il existe un nombre réel $\delta > 0$ et un temps $T > 0$ tel que pour tout $t \geq T$ et pour tout $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ on a $x_i(t) > \delta$.

D'où

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0,$$

pour toute solution $x_i(t)$ du système (4.3) avec $x_i(0) > 0$.

La matrice jacobienne de (4.3) en un point arbitraire $E(x_1, x_2, x_3)$ est donnée par

$$J(E) = \begin{bmatrix} g_1\theta_1(x_1) - D + x_1g_1\theta_1'(x_1) & -\frac{x_1}{\gamma_2}a_1\theta_1(x_1) & -\frac{x_1}{\gamma_3}a_1\theta_1(x_1) \\ -\frac{x_1}{\gamma_1}a_1\theta_1(x_1) & g_2\theta_2(x_2) - D + x_2g_2\theta_2'(x_2) & -\frac{x_2}{\gamma_3}a_2\theta_2(x_2) \\ -\frac{x_2}{\gamma_1}a_2\theta_2(x_2) & -\frac{x_2}{\gamma_2}a_2\theta_2(x_2) & g_3\theta_3(x_3) - D + x_3g_3\theta_3'(x_3) \\ -\frac{x_3}{\gamma_1}a_3\theta_3(x_3) & -\frac{x_3}{\gamma_2}a_3\theta_3(x_3) & -\frac{x_3}{\gamma_3}a_3\theta_3(x_3) \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad g_j := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_j := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

Les isoclines sont

$$\begin{aligned} \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1 &= 0, \\ \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2 &= 0, \\ \left(g_3 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3 &= 0. \end{aligned}$$

1^{er} cas : $x_1 = x_2 = x_3 = 0$

L'origine $E_0(0, 0, 0)$ est donc un point d'équilibre du système (4.3) dans X_2 . Nous évaluons la matrice jacobienne en E_0

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} g_1(s^\circ, r^\circ) - D & 0 & 0 \\ 0 & g_2(s^\circ, r^\circ) - D & 0 \\ 0 & 0 & g_3(s^\circ, r^\circ) - D \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $v_i^0 := g_i(s^\circ, r^\circ) - D$, $i \in \{1, 2, 3\}$. Le point d'équilibre E_0 est donc instable puisque $g_i(s^\circ, r^\circ) - D > 0 \forall i \in \{1, 2, 3\}$.

2^{ème} cas : $x_1 \neq 0, x_2 = x_3 = 0$

On a l'isocline

$$g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D = 0.$$

D'après l'hypothèse H8, cette équation admet une solution \tilde{x}_1 dans $]0, \min(\gamma_{s1}s^\circ, \gamma_{r1}r^\circ)[$. Le système (4.3) admet donc un point d'équilibre $E_1(\tilde{x}_1, 0, 0)$ dans X_2 . Nous évaluons la matrice jacobienne en E_1

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) + \tilde{x}_1 \tilde{g}_1 \theta_1'(\tilde{x}_1) & -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_2} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) & -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_3} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) \\ 0 & \tilde{g}_2 - D & 0 \\ 0 & 0 & \tilde{g}_3 - D \end{bmatrix},$$

avec

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad \tilde{g}_j := g_j \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right), \quad \tilde{a}_j := g_j' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right).$$

Les valeurs propres de $J(E_1)$ sont

$$\begin{aligned} v_1^1 &:= -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} \tilde{a}_1 \theta_1(\tilde{x}_1) + \tilde{x}_1 \tilde{g}_1 \theta_1'(\tilde{x}_1), \\ v_2^1 &:= \tilde{g}_2 - D = g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) - D, \\ v_3^1 &:= \tilde{g}_3 - D = g_3 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) - D. \end{aligned}$$

La valeur propre v_1^1 est strictement négative puisque la fonction θ_1 est décroissante. Sous l'hypothèse H8, les valeurs propres v_2^1 et v_3^1 sont strictement positives. Le point d'équilibre E_1 est donc un point selle. La variété stable correspondant à la valeur propre v_1^1 n'est autre que l'axe (Ox_1) . Les deux cas suivants sont analogues au précédent mais nous faisons le choix de les détailler par souci de complétude.

3^{ème} cas : $x_2 \neq 0, x_1 = x_3 = 0$

L'isocline

$$g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D = 0$$

admet, d'après l'hypothèse H8, une solution \tilde{x}_2 dans $]0, \min(\gamma_{s2}s^\circ, \gamma_{r2}r^\circ)[$. Le système (4.3) a donc un point d'équilibre $E_2(0, \tilde{x}_2, 0)$ dans X_2 . La matrice jacobienne en E_2 est donnée par

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} \tilde{g}_1 - D & 0 & 0 \\ -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_1} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) & -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_2} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) + \tilde{x}_2 \tilde{g}_2 \theta_2'(\tilde{x}_2) & -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_3} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) \\ 0 & 0 & \tilde{g}_3 - D \end{bmatrix},$$

avec

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad \tilde{g}_j := g_j \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right), \quad \tilde{a}_j := g_j' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right).$$

Les valeurs propres de $J(E_2)$ sont

$$\begin{aligned} v_1^2 &:= \tilde{g}_1 - D = g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) - D, \\ v_2^2 &:= -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_2} \tilde{a}_2 \theta_2(\tilde{x}_2) + \tilde{x}_2 \tilde{g}_2 \theta_2'(\tilde{x}_2), \\ v_3^2 &:= \tilde{g}_3 - D = g_3 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) - D. \end{aligned}$$

La valeur propre v_2^2 est strictement négative étant donnée la décroissance de la fonction θ_2 . Sous l'hypothèse H8, les valeurs propres v_1^2 et v_3^2 sont strictement positives. Le point d'équilibre E_2 est donc un point selle. La variété stable correspondant à la valeur propre v_2^2 est l'axe (Ox_2) .

4^{ème} cas : $x_3 \neq 0, x_1 = x_2 = 0$

On a l'isocline

$$g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) - D = 0.$$

Selon l'hypothèse H8, cette équation admet une solution \tilde{x}_3 dans $]0, \min(\gamma_{s3}s^\circ, \gamma_{r3}r^\circ)[$. Le système (4.3) admet alors un point d'équilibre $E_3(0, 0, \tilde{x}_3)$ dans X_2 . Soit la matrice jacobienne en E_3

$$J(E_3) = \begin{bmatrix} \tilde{g}_1 - D & 0 & 0 \\ 0 & \tilde{g}_2 - D & 0 \\ -\frac{\tilde{x}_3}{\gamma_1} \tilde{a}_3 \theta_3(\tilde{x}_3) & -\frac{\tilde{x}_3}{\gamma_2} \tilde{a}_3 \theta_3(\tilde{x}_3) & -\frac{\tilde{x}_3}{\gamma_3} \tilde{a}_3 \theta_3(\tilde{x}_3) + \tilde{x}_3 \tilde{g}_3 \theta_3'(\tilde{x}_3) \end{bmatrix},$$

avec

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \tilde{g}_j := g_j \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right), \tilde{a}_j := g_j' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right).$$

Les valeurs propres de $J(E_3)$ sont

$$\begin{aligned} v_1^3 &:= \tilde{g}_1 - D = g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) - D, \\ v_2^3 &:= \tilde{g}_2 - D = g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) - D, \\ v_3^3 &:= -\frac{\tilde{x}_3}{\gamma_3} \tilde{a}_3 \theta_3(\tilde{x}_3) + \tilde{x}_3 \tilde{g}_3 \theta_3'(\tilde{x}_3). \end{aligned}$$

La valeur propre v_3^3 étant strictement négative puisque la fonction θ_3 est décroissante. Sous l'hypothèse H8, les valeurs propres v_1^3 et v_2^3 sont strictement positives. Le point d'équilibre E_3 est donc un point selle. La variété stable correspondant à la valeur propre v_3^3 est l'axe (Ox_3) .

5^{ème} cas : $x_1 \neq 0, x_2 \neq 0, x_3 = 0$

On a les isoclines

$$g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D = 0, i \in \{1, 2\}.$$

Dans la preuve du théorème 3.2.3 du chapitre 3, nous avons démontré que le modèle (3.4) admet, selon l'hypothèse H7, un seul point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable. Ce point, noté par (\bar{x}_1, \bar{x}_2) , est donc la solution du système de ces isoclines. Le système (4.3) admet alors, en vertu de l'hypothèse H8, un point d'équilibre $E_{12}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, 0)$ dans X_2 . Nous évaluons la matrice jacobienne en E_{12}

$$J(E_{12}) = \begin{bmatrix} -\frac{\bar{x}_1}{\gamma_1} \bar{a}_1 \theta_1(\bar{x}_1) + \bar{x}_1 \bar{g}_1 \theta_1'(\bar{x}_1) & -\frac{\bar{x}_1}{\gamma_2} \bar{a}_1 \theta_1(\bar{x}_1) & -\frac{\bar{x}_1}{\gamma_3} \bar{a}_1 \theta_1(\bar{x}_1) \\ -\frac{\bar{x}_2}{\gamma_1} \bar{a}_2 \theta_2(\bar{x}_2) & -\frac{\bar{x}_2}{\gamma_2} \bar{a}_2 \theta_2(\bar{x}_2) + \bar{x}_2 \bar{g}_2 \theta_2'(\bar{x}_2) & -\frac{\bar{x}_2}{\gamma_3} \bar{a}_2 \theta_2(\bar{x}_2) \\ 0 & 0 & \bar{g}_3 - D \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \bar{g}_j := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{\bar{x}_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{\bar{x}_i}{\gamma_{ri}} \right), \bar{a}_j := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{\bar{x}_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{\bar{x}_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

Déterminons les valeurs propres de la matrice $J(E_{12})$.

Soit l'équation caractéristique de cette matrice $\det(J(E_{12}) - vI_3) = 0$ où I_3 est la matrice identité d'ordre 3. Après avoir effectué le calcul, on obtient $(\bar{g}_3 - D - v)(v^2 + Av + B) = 0$ où

$$A := \frac{\bar{x}_1}{\gamma_1} \bar{a}_1 \theta_1(\bar{x}_1) - \bar{x}_1 \bar{g}_1 \theta_1'(\bar{x}_1) + \frac{\bar{x}_2}{\gamma_2} \bar{a}_2 \theta_2(\bar{x}_2) - \bar{x}_2 \bar{g}_2 \theta_2'(\bar{x}_2),$$

$$B := -\frac{\bar{x}_1}{\gamma_1} \bar{a}_1 \theta_1(\bar{x}_1) \bar{x}_2 \bar{g}_2 \theta_2'(\bar{x}_2) - \frac{\bar{x}_2}{\gamma_2} \bar{a}_2 \theta_2(\bar{x}_2) \bar{x}_1 \bar{g}_1 \theta_1'(\bar{x}_1) + \bar{x}_1 \bar{g}_1 \theta_1'(\bar{x}_1) \bar{x}_2 \bar{g}_2 \theta_2'(\bar{x}_2).$$

Les coefficients A et B sont strictement positifs. D'après le critère de Routh [53], l'équation $v^2 + Av + B = 0$ admet deux valeurs propres à parties réelles strictement négatives. Par conséquent, le résultat de persistance du théorème 3.2.1 force la valeur propre $\bar{g}_3 - D$ à être positive. Le point d'équilibre E_{12} est donc un point selle. La variété stable correspondant aux valeurs propres à parties réelles strictement négatives est le plan (Ox_1x_2) .

Là aussi, les deux cas qui suivent sont analogues au dernier, mais nous les présentons pour être complet.

6^{ème} cas : $x_1 \neq 0, x_3 \neq 0, x_2 = 0$

On a les isoclines

$$g_i \left(s^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D = 0, i \in \{1, 3\}.$$

Ce système d'équations admet une solution notée (\hat{x}_1, \hat{x}_3) . Le système (4.3) admet donc un point d'équilibre $E_{13}(\hat{x}_1, 0, \hat{x}_3)$ dans X_2 . La matrice jacobienne en E_{13} s'écrit

$$J(E_{13}) = \begin{bmatrix} -\frac{\hat{x}_1}{\gamma_1} \hat{a}_1 \theta_1(\hat{x}_1) + \hat{x}_1 \hat{g}_1 \theta_1'(\hat{x}_1) & -\frac{\hat{x}_1}{\gamma_2} \hat{a}_1 \theta_1(\hat{x}_1) & -\frac{\hat{x}_1}{\gamma_3} \hat{a}_1 \theta_1(\hat{x}_1) \\ 0 & \hat{g}_2 - D & 0 \\ -\frac{\hat{x}_3}{\gamma_1} \hat{a}_3 \theta_3(\hat{x}_3) & -\frac{\hat{x}_3}{\gamma_2} \hat{a}_3 \theta_3(\hat{x}_3) & -\frac{\hat{x}_3}{\gamma_3} \hat{a}_3 \theta_3(\hat{x}_3) + \hat{x}_3 \hat{g}_3 \theta_3'(\hat{x}_3) \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \hat{g}_j := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{\hat{x}_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{\hat{x}_i}{\gamma_{ri}} \right), \hat{a}_2 := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{\hat{x}_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{\hat{x}_i}{\gamma_{ri}} \right).$$

On détermine les valeurs propres de la matrice $J(E_{13})$.

Soit l'équation caractéristique de cette matrice $\det(J(E_{13}) - vI_3) = 0$ où I_3 est la matrice identité d'ordre 3. Après avoir effectué le calcul, on obtient $(\hat{g}_2 - D - v)(v^2 + Av + B) = 0$ où

$$A := \frac{\hat{x}_1}{\gamma_1} \hat{a}_1 \theta_1(\hat{x}_1) - \hat{x}_1 \hat{g}_1 \theta_1'(\hat{x}_1) + \frac{\hat{x}_3}{\gamma_3} \hat{a}_3 \theta_3(\hat{x}_3) - \hat{x}_3 \hat{g}_3 \theta_3'(\hat{x}_3),$$

$$B := -\frac{\hat{x}_1}{\gamma_1} \hat{a}_1 \theta_1(\hat{x}_1) \hat{x}_3 \hat{g}_3 \theta_3'(\hat{x}_3) - \frac{\hat{x}_3}{\gamma_3} \hat{a}_3 \theta_3(\hat{x}_3) \hat{x}_1 \hat{g}_1 \theta_1'(\hat{x}_1) + \hat{x}_1 \hat{g}_1 \theta_1'(\hat{x}_1) \hat{x}_3 \hat{g}_3 \theta_3'(\hat{x}_3).$$

Les coefficients A et B sont strictement positifs. Le critère de Routh [53] permet d'établir que l'équation $v^2 + Av + B = 0$ admet deux valeurs propres à parties réelles strictement négatives. Par conséquent, la valeur propre $\hat{g}_2 - D$ doit être positive. Le point d'équilibre E_{13} est donc un point selle. La variété stable correspondant aux valeurs propres à parties réelles strictement négatives est le plan (Ox_1x_3) .

7^{ème} cas : $x_2 \neq 0, x_3 \neq 0, x_1 = 0$

On a les isoclines

$$g_i \left(s^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_i(x_i) - D = 0, i \in \{2, 3\}.$$

Ce système d'équations admet une solution notée par (x_2^*, x_3^*) . Le système (4.3) admet donc un point d'équilibre $E_{23}(0, x_2^*, x_3^*)$ dans X_2 . Nous évaluons la matrice jacobienne en E_{23}

$$J(E_{23}) = \begin{bmatrix} g_1^* - D & 0 & 0 \\ -\frac{x_2^*}{\gamma_1} a_2^* \theta_2(x_2^*) & -\frac{x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) + x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*) & -\frac{x_2^*}{\gamma_3} a_2^* \theta_2(x_2^*) \\ -\frac{x_3^*}{\gamma_1} a_3^* \theta_3(x_3^*) & -\frac{x_3^*}{\gamma_2} a_3^* \theta_3(x_3^*) & -\frac{x_3^*}{\gamma_3} a_3^* \theta_3(x_3^*) + x_3^* g_3^* \theta_3'(x_3^*) \end{bmatrix},$$

avec les notations suivantes

$$\gamma_j := \gamma_{sj} \text{ ou } \gamma_{rj}, \quad g_j^* := g_j \left(s^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i^*}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i^*}{\gamma_{ri}} \right), \quad a_j^* := g_j' \left(s^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i^*}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=2}^3 \frac{x_i^*}{\gamma_{ri}} \right).$$

On détermine les valeurs propres de la matrice $J(E_{23})$.

Soit l'équation caractéristique de cette matrice $\det(J(E_{23}) - vI_3) = 0$ où I_3 est la matrice identité d'ordre 3. Après avoir effectué le calcul, on obtient $(g_1^* - D - v)(v^2 + Av + B) = 0$ où

$$A := \frac{x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) - x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*) + \frac{x_3^*}{\gamma_3} a_3^* \theta_3(x_3^*) - x_3^* g_3^* \theta_3'(x_3^*),$$

$$B := -\frac{x_2^*}{\gamma_2} a_2^* \theta_2(x_2^*) x_3^* g_3^* \theta_3'(x_3^*) - \frac{x_3^*}{\gamma_3} a_3^* \theta_3(x_3^*) x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*) + x_2^* g_2^* \theta_2'(x_2^*) x_3^* g_3^* \theta_3'(x_3^*).$$

Les coefficients A et B sont strictement positifs. D'après le critère de Routh [53], l'équation $v^2 + Av + B = 0$ admet deux valeurs propres à parties réelles strictement négatives. Par conséquent, la valeur propre $g_1^* - D$ est positive. Le point d'équilibre E_{23} est alors un point selle. La variété stable correspondant aux valeurs propres à parties réelles strictement négatives n'est autre que le plan (Ox_2x_3) .

En définitive, l'ensemble des points d'équilibre du système (4.3) dans X_2 est

$$M = \{E_0, E_1, E_2, E_3, E_{12}, E_{13}, E_{23}\}.$$

Nous montrons maintenant que les trois hypothèses du théorème 2.1.1 (Thieme-Zhao [54, 63]) cité dans le chapitre 2 sont vérifiées.

Condition 1 :

Il est évident que toute solution du système (4.3) issue de X_2 et qui reste dans X_2 satisfait les conditions initiales $x_1(0) = 0$ ou $x_2(0) = 0$ ou $x_3(0) = 0$.

1^{er} cas : $x_1(0) = x_2(0) = x_3(0) = 0$

D'après la formule de variation de la constante, $x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, 2, 3\}$. La solution du système (4.3) converge vers $E_0 \in M$.

2^{ème} cas : $x_1(0) \neq 0, x_2(0) = x_3(0) = 0$

On a $x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{2, 3\}$ et le système (4.3) s'écrit

$$\dot{x}_1 = \left(g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1.$$

Les isoclines sont

$$g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D = 0, \quad x_1 = 0.$$

D'après ce qui précède, la première équation admet une solution \tilde{x}_1 dans $]0, \min(\gamma_{s1}s^\circ, \gamma_{r1}r^\circ)[$ (cette solution est exactement la première composante du point d'équilibre E_1). Les points d'équilibre sont donc 0 et \tilde{x}_1 .

On pose

$$F_1(x_1) := \left(g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1.$$

On calcule la dérivée de F_1 .

$$F_1'(x_1) = g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) - D - \frac{x_1}{\gamma_1} g_1' \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(x_1) \\ + x_1 g_1 \left(s^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{x_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1'(x_1),$$

avec $\gamma_1 := \gamma_{s1}$ ou γ_{r1} .

On a

$$F_1'(0) = g_1(s^\circ, r^\circ) - D, \\ F_1'(\tilde{x}_1) = -\frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} g_1' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1(\tilde{x}_1) + \tilde{x}_1 g_1 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{s1}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_{r1}} \right) \theta_1'(\tilde{x}_1).$$

Le point d'équilibre 0 est instable puisque $F_1'(0) = g_1(s^\circ, r^\circ) - D > 0$.

Comme la fonction θ_1 est décroissante, $F_1'(\tilde{x}_1) < 0$. Le point d'équilibre \tilde{x}_1 est donc globalement asymptotiquement stable. La solution du système (4.3) converge vers $E_1 \in M$.

Les deux cas ci-dessous sont identiques au précédent.

3^{ème} cas : $x_2(0) \neq 0$, $x_1(0) = x_3(0) = 0$

On a $x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, 3\}$ et le système (4.3) s'écrit

$$\dot{x}_2 = \left(g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2.$$

Les isoclines sont

$$g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D = 0, \quad x_2 = 0.$$

La première équation admet une solution \tilde{x}_2 dans $]0, \min(\gamma_{s2}s^\circ, \gamma_{r2}r^\circ)[$ qui est exactement la deuxième composante du point d'équilibre E_2 . Les points d'équilibre sont donc 0 et \tilde{x}_2 .

On pose

$$F_2(x_2) := \left(g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2.$$

On calcule la dérivée de F_2 .

$$F_2'(x_2) = g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) - D - \frac{x_2}{\gamma_2} g_2' \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(x_2) \\ + x_2 g_2 \left(s^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{x_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2'(x_2),$$

avec $\gamma_2 := \gamma_{s2}$ ou γ_{r2} .

On a

$$F_2'(0) = g_2(s^\circ, r^\circ) - D, \\ F_2'(\tilde{x}_2) = -\frac{\tilde{x}_2}{\gamma_2} g_2' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2(\tilde{x}_2) + \tilde{x}_2 g_2 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{s2}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_2}{\gamma_{r2}} \right) \theta_2'(\tilde{x}_2).$$

Le point d'équilibre 0 est instable puisque $F_2'(0) = g_2(s^\circ, r^\circ) - D > 0$.

La fonction θ_2 étant décroissante, $F_2'(\tilde{x}_2) < 0$. Le point d'équilibre \tilde{x}_2 est donc globalement

asymptotiquement stable. La solution du système (4.3) converge vers $E_2 \in M$.

4^{ème} cas : $x_3(0) \neq 0, x_1(0) = x_2(0) = 0$

On a $x_i(t) = 0$ pour tout $i \in \{1, 2\}$ et le système (4.3) s'écrit

$$\dot{x}_3 = \left(g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3.$$

Les isoclines sont

$$g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) - D = 0, x_3 = 0.$$

La première équation admet une solution \tilde{x}_3 dans $]0, \min(\gamma_{s3}s^\circ, \gamma_{r3}r^\circ)[$ (la troisième composante du point d'équilibre E_3). Les points d'équilibre sont alors 0 et \tilde{x}_3 .

On pose

$$F_3(x_3) := \left(g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3.$$

On calcule la dérivée de F_3 .

$$\begin{aligned} F_3'(x_3) &= g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) - D - \frac{x_3}{\gamma_3} g_3' \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(x_3) \\ &\quad + x_3 g_3 \left(s^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{x_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3'(x_3), \end{aligned}$$

avec $\gamma_3 := \gamma_{s3}$ ou γ_{r3} .

On a

$$\begin{aligned} F_3'(0) &= g_3(s^\circ, r^\circ) - D, \\ F_3'(\tilde{x}_3) &= -\frac{\tilde{x}_3}{\gamma_3} g_3' \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3(\tilde{x}_3) + \tilde{x}_3 g_3 \left(s^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{s3}}, r^\circ - \frac{\tilde{x}_3}{\gamma_{r3}} \right) \theta_3'(\tilde{x}_3). \end{aligned}$$

Le point d'équilibre 0 est instable puisque $F_3'(0) = g_3(s^\circ, r^\circ) - D > 0$.

Comme la fonction θ_3 est décroissante, $F_3'(\tilde{x}_3) < 0$. Ainsi, le point d'équilibre \tilde{x}_3 est globalement asymptotiquement stable. La solution du système (4.3) converge vers $E_3 \in M$.

5^{ème} cas : $x_1(0) \neq 0, x_2(0) \neq 0, x_3(0) = 0$

On a $x_3(t) = 0$ et le système (4.3) s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2. \end{aligned}$$

Dans la preuve du théorème 3.2.3 du chapitre 3, nous avons démontré que ce système admet un seul point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable. Nous l'avons noté précédemment par (\bar{x}_1, \bar{x}_2) . La solution du système (4.3) converge donc vers $E_{12} \in M$.

6^{ème} cas : $x_1(0) \neq 0$, $x_3(0) \neq 0$, $x_2(0) = 0$

On a $x_2(t) = 0$ et le système (4.3) s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \left(g_1 \left(s^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_1(x_1) - D \right) x_1, \\ \dot{x}_3 &= \left(g_3 \left(s^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=1,3} \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3. \end{aligned}$$

Comme précédemment, nous avons démontré que ce système admet un seul point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable. Nous l'avons noté par (\hat{x}_1, \hat{x}_3) . La solution du système (4.3) converge donc vers $E_{13} \in M$.

Là aussi, le lecteur peut omettre de lire le dernier cas qui suit, semblable au précédent.

7^{ème} cas : $x_2(0) \neq 0$, $x_3(0) \neq 0$, $x_1(0) = 0$

On a $x_1(t) = 0$ et le système (4.3) s'écrit

$$\begin{aligned} \dot{x}_2 &= \left(g_2 \left(s^\circ - \sum_{i=2} \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=2} \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_2(x_2) - D \right) x_2, \\ \dot{x}_3 &= \left(g_3 \left(s^\circ - \sum_{i=2} \frac{x_i}{\gamma_{si}}, r^\circ - \sum_{i=2} \frac{x_i}{\gamma_{ri}} \right) \theta_3(x_3) - D \right) x_3. \end{aligned}$$

Nous avons démontré que ce système admet un seul point d'équilibre intérieur globalement asymptotiquement stable. Nous l'avons noté par (x_2^*, x_3^*) . La solution du système (4.3) converge alors vers $E_{23} \in M$.

Condition 2 :

Les points d'équilibre de M sont hyperboliques. E_0 est instable et les autres sont des points selles. Par conséquent, le singleton de chaque élément de M est un ensemble invariant isolé. Dans le chapitre 3, nous avons montré que le système (4.1) est persistant. Par conséquent, l'ensemble M est répulsif pour X_1 et donc faiblement répulsif.

Condition 3 :

E_0 est instable, E_i ($i \in \{1, 2, 3\}$) est globalement asymptotiquement stable sur l'axe invariant (Ox_i) et E_{ij} ($i, j \in \{1, 2, 3\}$ avec $i < j$) est globalement asymptotiquement stable dans le plan invariant $P_{ij} := \{(x_i, x_j) \in \mathbb{R}_+^2 / x_i \neq 0 \text{ et } x_j \neq 0\}$ avec $i \neq j$. Les chaînes possibles dans X_2 sont

$$E_0 \xrightarrow{X_2} E_i, E_0 \xrightarrow{X_2} E_{ij}, E_1 \xrightarrow{X_2} E_{12}, E_1 \xrightarrow{X_2} E_{13}, E_2 \xrightarrow{X_2} E_{23}, E_2 \xrightarrow{X_2} E_{12}, E_3 \xrightarrow{X_2} E_{13}, E_3 \xrightarrow{X_2} E_{23}.$$

Il n'existe donc aucune chaîne fermée. Par conséquent, M est acyclique dans X_2 .

Conformément au théorème 2.1.1, X_2 est uniformément répulsif pour X_1 . L'ensemble X_1 étant convexe, il existe au moins un point d'équilibre dans X_1 . On note ce point d'équilibre par (y_1^*, y_2^*, y_3^*) . Par conséquent, le système (4.3) est uniformément persistant. Puisque $\Sigma_1(t) \rightarrow s^\circ$ et $\Sigma_2(t) \rightarrow r^\circ$ quand $t \rightarrow +\infty$ alors le système de départ (4.1) est uniformément persistant et le point d'équilibre intérieur dans X_1 est $E^*(s^*, r^*, y_1^*, y_2^*, y_3^*)$ avec

$$s^* := s^\circ - \sum_{i=1} \frac{y_i^*}{\gamma_{si}}, \quad r^* := r^\circ - \sum_{i=1} \frac{y_i^*}{\gamma_{ri}}.$$

□

4.2 Exemples et simulations

Dans cette section, nous donnons deux exemples avec les fonctions p_i et q_i monotones de type Michaelis-Menten et différentes fonctions θ_i . Les valeurs des paramètres utilisés n'ont pas nécessairement un sens biologique, et ne sont utilisés que pour une illustration des résultats théoriques.

Exemple 1 :

On considère le modèle (4.1) avec le choix suivant des fonctions

$$\begin{aligned} p_1(s) &= \frac{4s}{2+s}, \quad q_1(r) = \frac{5r}{2+r}, \quad \theta_1(x_1) = \frac{1}{1+x_1}, \\ p_2(s) &= \frac{5s}{3+s}, \quad q_2(r) = \frac{6r}{3+r}, \quad \theta_2(x_2) = \frac{1}{1+x_2}, \\ p_3(s) &= \frac{4s}{1+s}, \quad q_3(r) = \frac{7r}{1+r}, \quad \theta_3(x_3) = \frac{1}{1+x_3}, \end{aligned}$$

avec les paramètres $s^\circ = 30$, $r^\circ = 35$, $D = 1$, $\gamma_{s1} = \gamma_{s3} = 5$, $\gamma_{r1} = \gamma_{s2} = 8$, $\gamma_{r2} = 4$ et $\gamma_{r3} = 9$.

Les simulations numériques ont été effectuées à l'aide du logiciel MAPLE. Sur les figures 4.1(a), 4.1(b) et 4.1(c), on représente trois trajectoires (bleue, rouge, verte) dans les espaces des phases (x_1, x_2) , (x_2, x_3) et (x_1, x_3) respectivement avec des conditions initiales $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0), x_3(0)) = (2.5, 3.5, 0.5, 0.5, 5)$, $(2.5, 3.5, 20, 5, 15)$ et $(2.5, 3.5, 4, 15, 25)$. Les composantes $x_1(t)$, $x_2(t)$ et $x_3(t)$ des solutions correspondantes sont représentées sur les figures 4.2(a), 4.2(b) et 4.2(c) respectivement. Les solutions semblent bien converger vers un point d'équilibre intérieur.

Exemple 2 :

On considère maintenant le modèle (4.1) avec le choix suivant des fonctions

$$\begin{aligned} p_1(s) &= \frac{5s}{3+s}, \quad q_1(r) = \frac{5r}{2+r}, \quad \theta_1(x_1) = e^{-x_1}, \\ p_2(s) &= \frac{4s}{2+s}, \quad q_2(r) = \frac{7r}{1+r}, \quad \theta_2(x_2) = e^{-x_2}, \\ p_3(s) &= \frac{4s}{1+s}, \quad q_3(r) = \frac{6r}{3+r}, \quad \theta_3(x_3) = e^{-x_3}, \end{aligned}$$

avec les paramètres $s^\circ = 10$, $r^\circ = 13$, $D = 1$, $\gamma_{s1} = \gamma_{s3} = 5$, $\gamma_{r1} = \gamma_{s2} = 8$, $\gamma_{r2} = 4$ et $\gamma_{r3} = 9$. Les trois trajectoires (bleue, rouge, verte) sont représentées sur les figures 4.3(a), 4.3(b), 4.3(c), 4.4(a), 4.4(b) et 4.4(c), à savoir celles avec des conditions initiales $(s(0), r(0), x_1(0), x_2(0), x_3(0)) = (2.5, 3.5, 0.5, 0.5, 5)$, $(2.5, 3.5, 20, 5, 15)$ et $(2.5, 3.5, 4, 15, 25)$. Les solutions semblent bien converger vers un point d'équilibre intérieur.

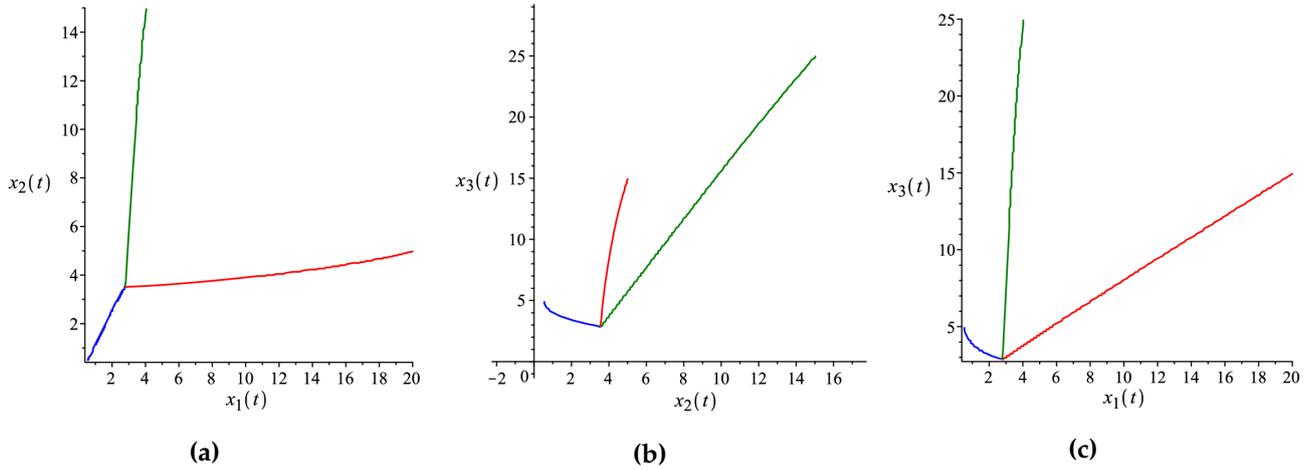


FIGURE 4.1 – Trajectoires avec les conditions initiales indiquées dans le texte : (a) l'espace (x_1, x_2) . (b) l'espace (x_2, x_3) . (c) l'espace (x_1, x_3) .

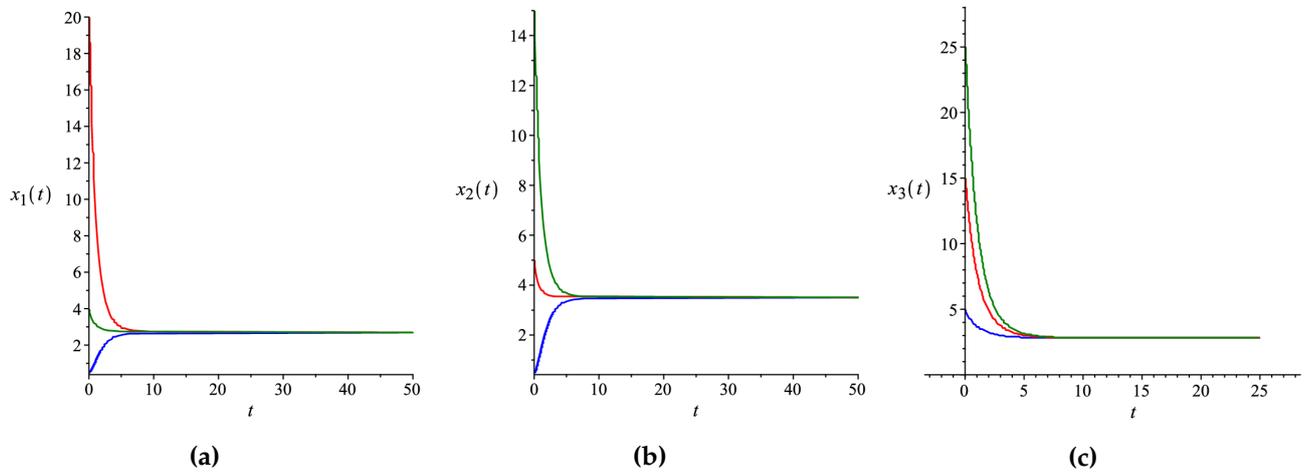


FIGURE 4.2 – La convergence vers un point d'équilibre intérieur de la composante : (a) $x_1(t)$. (b) $x_2(t)$. (c) $x_3(t)$.

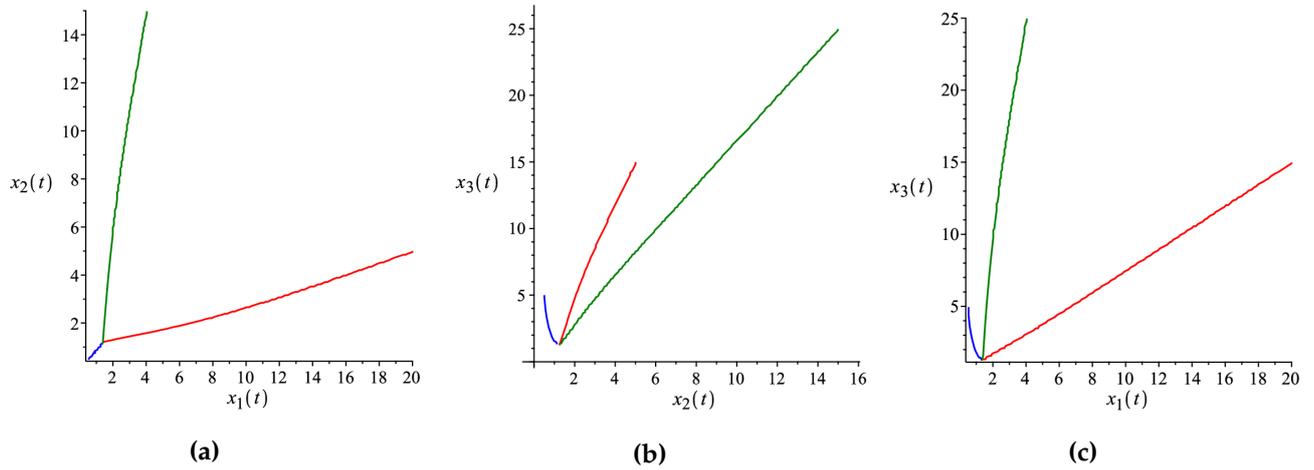


FIGURE 4.3 – Trajectoires avec les conditions initiales indiquées dans le texte : (a) l'espace (x_1, x_2) . (b) l'espace (x_2, x_3) . (c) l'espace (x_1, x_3) .

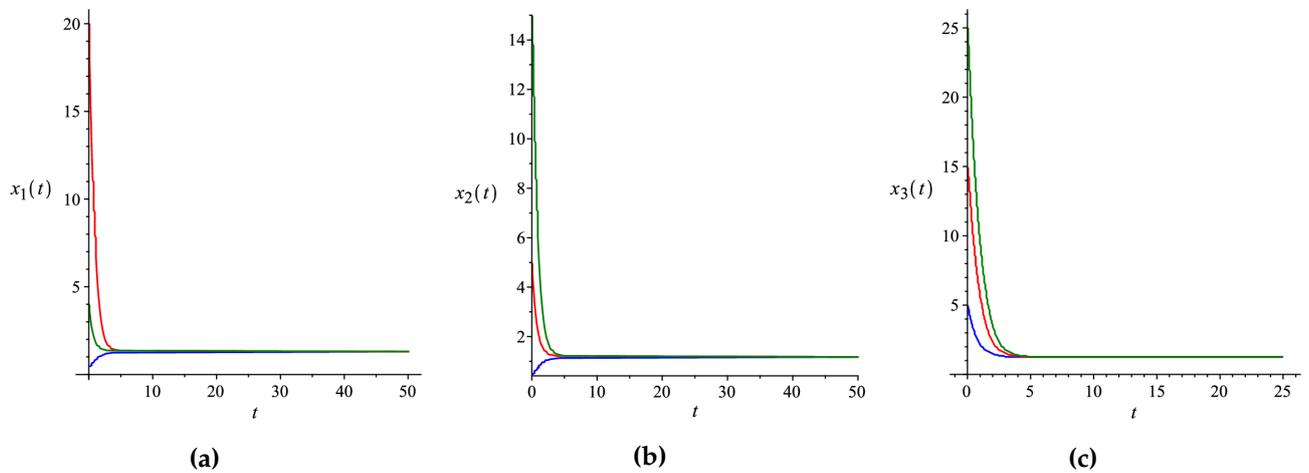


FIGURE 4.4 – La convergence vers un point d'équilibre intérieur de la composante : (a) $x_1(t)$. (b) $x_2(t)$. (c) $x_3(t)$.

Conclusion et perspective

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat. Ils sont suggérés par quelques modèles avec un seul substrat préalablement étudiés. L'objectif était de répondre à la question concernant la survie des micro-organismes et d'apporter notre contribution à un champ relativement peu étudié. La difficulté rencontrée dans l'étude de la stabilité asymptotique globale dans ces modèles réside dans la construction d'une fonction de Lyapunov. A notre connaissance, les fonctions de Lyapunov disponibles dans la littérature concernent seulement les modèles de compétition à un seul substrat et notre tentative de les généraliser à notre cas a été vaine. Nous nous sommes alors orientés vers la théorie de la persistance. Dans le but de répondre à la question de survie, on cherche des hypothèses pour que ces modèles soient permanents. A cet effet, nous avons utilisé le théorème de persistance uniforme de Thieme-Zhao pour les modèles présentés dans le deuxième et le quatrième chapitre. La différence entre ces deux modèles est la réductibilité. Le modèle du dernier est réductible contrairement à celui du deuxième. Cependant, la vérification de l'une des conditions du théorème de Thieme-Zhao pour le modèle du dernier chapitre présente des difficultés par le fait que les points d'équilibre triviaux ne sont pas déterminés explicitement. Pour y remédier, nous avons entrepris, dans le troisième chapitre, l'étude de la persistance du modèle de compétition de n espèces ainsi que la stabilité asymptotique globale dans le modèle avec deux espèces. Par la simulation numérique, en choisissant les paramètres vérifiant les hypothèses du théorème, on observe la permanence du système. Enfin, le travail entrepris dans cette thèse fait partie d'un axe de recherche qui mérite, à notre avis, d'être développé aussi bien dans le cas substrat-dépendant que ratio-dépendant. En particulier :

- Ce travail peut évoluer vers une étude plus générale du modèle de compétition de n espèces (n quelconque),
- Les modèles de compétitions de plusieurs espèces sur deux substrats substituables,
- Les modèles de compétitions de plusieurs espèces sur plusieurs substrats complémentaires ou substituables . . .

Notons que notre approche est entièrement théorique et que ces modèles peuvent sans doute être considérés d'un point de vue applications pratiques.

Bibliographie

- [1] R. Arditi et L. Ginzburg, *Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence*, Journal of Theoretical Biology, 139 (1989), pp. 311-326.
- [2] J. Arino, S. Pilyugin et G.S.K. Wolkowicz, *Considerations on yield, nutrient uptake, cellular growth, and competition in chemostat models*, The Canadian Applied Mathematics Quarterly, 11 (2003), pp. 107-142.
- [3] R.A. Armstrong et R. McGehee, *Competitive exclusion*, Amer. Natur., 115 (1980), pp. 151-170.
- [4] H.J.W. De Baar, *Von Liebig's law of the minimum and plankton ecology (1899-1991)*, Progress in Oceanography, 33 (4) (1994), pp. 347-386.
- [5] B.C. Baltzis et A.G. Fredrickson, *Limitation of growth rate by two complementary nutrients : Some elementary and neglected considerations*, Biotechnol. Bioengrg., 31 (1988), pp. 75-86.
- [6] F. Borsali et K. Yadi, *Contribution to the study of the effect of the interspecificity on a two nutrients competition model*, International Journal of Biomathematics, 8 (1) (2015), pp. 243-253.
- [7] G.J. Butler et G.S.K. Wolkowicz, *A mathematical model of the chemostat with a general class of functions describing nutrient uptake*, SIAM J. Appl. Math., 45 (1985), pp. 138-151.
- [8] G.J. Butler et G.S.K. Wolkowicz, *Exploitative competition in a chemostat for two complementary, and possible inhibitory, resources*, Math. Biosci., 83 (1987), pp. 1-48.
- [9] A. Covich, *Ecological economics of foraging among coelving animals and plants*, Ann. Miss. Bot. Gard., 61 (1974), pp. 794-805.
- [10] P. De Leenheer et S. Pilyugin, *Feedback-mediated oscillatory coexistence in the chemostat*, Lecture Notes in Control and Information Sciences, 341 (2006), pp. 97-104.
- [11] P. De Leenheer et H.L. Smith, *Feedback control for chemostat models*, Journal of Mathematical Biology, 46 (2003), pp. 48-70.
- [12] T. Egli, *The ecology and physiological significance of the growth of heterotrophic microorganisms with mixtures of substrates*, Advances in Microbial Ecology, 14 (1995), pp. 305-386.

-
- [13] A. Fonda, *Uniformly persistent semidynamical systems*, Proc. Amer. Math. Soc., 104 (1988), pp. 111-116.
- [14] H.I. Freedman et P. Moson, *Persistence definitions and their connections*, Proceedings of the American Mathematical Society, 109 (1990), pp. 1025-1033.
- [15] H.I. Freedman et P. Waltman, *Persistence in models of three interacting predator-prey population*, Math. Biosci., 68 (1984), pp. 213-231.
- [16] J.-L. Gouzé et G. Robledo, *Feedback control for nonmonotone competition models in the chemostat*, Nonlinear Analysis : Real World Applications, 6 (2005), pp. 671-690.
- [17] H. Guo et S. Zheng, *A competition model for two resources in un-stirred chemostat*, Applied Mathematics and Computation, 217 (2011), pp. 6934-6949.
- [18] B. Haegeman et A. Rapaport, *How flocculation can explain coexistence in the chemostat*, Journal of Biological Dynamics, 2 (2008), pp. 1-13.
- [19] J. Hofbauer, *A general cooperation theorem for hypercycles*, Monatsh. Math., 91 (1981), pp. 233-240.
- [20] J. Hofbauer et J.W.H. So, *Competition in the gradostat : the global stability problem*, Nonlinear Analysis : Theory Methods Applications, 22 (1994), pp. 1017-1031.
- [21] S.B. Hsu, *A competition model for a seasonally fluctuating nutrient*, Journal of Mathematical Biology, 9 (1980), pp. 115-132.
- [22] S.B. Hsu, *Limiting behavior for competing species*, SIAM J. Appl. Math., 34 (1978), pp. 760-763.
- [23] S.B. Hsu, K.S. Cheng et S.P. Hubbell, *Exploitative competition of microorganism for two complementary nutrients in continuous culture*, SIAM J. Appl. Math., 41 (1981), pp. 422-444.
- [24] S.B. Hsu, S.P. Hubbell et P. Waltman, *A mathematical theory for single-nutrient competition in continuous cultures of microorganisms*, SIAM J. Appl. Math., 32 (1976), pp. 366-383.
- [25] S.B. Hsu et P. Waltman, *On a system of reaction-diffusion equations arising from competition in an unstirred chemostat*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 53 (1993), pp. 1026-1044.
- [26] V. Hutson, *A theorem on average Liapunov functions*, Monatsh. Math., 98 (1984), pp. 267-273.
- [27] W.S. Keeran, P. De Leenheer et S. Pilyugin, *Circular and elliptic orbits in a feedback-mediated chemostat*, Discrete and Continuous Dynamical Systems Series B, 7 (2007), pp. 779-792.
- [28] J. LaSalle, *Some extensions of Lyapunov's second method*, IRE Transactions on Circuit Theory, 7 (4) (1960), pp. 520-527.
-

- [29] P. Lenas et S. Pavlou, *Coexistence of three competing microbial populations in a chemostat with periodically varying dilution rate*, *Mathematical Biosciences*, 129 (1995), pp. 111-142.
- [30] J.A. Leon et D.B. Tumpson, *Competition between two species for two complementary or substitutable resources*, *J. Theor. Biol.*, 50 (1975), pp. 185-201.
- [31] B. Li, *Analysis of chemostat-related Models with distinct removal rates*, Ph.D thesis, *Arizona State University*, 1998.
- [32] B. Li, *Global asymptotic behavior of the chemostat : General response functions and different removal rates*, *SIAM J. Appl. Math.*, 59 (2) (1998), pp. 411-422.
- [33] B. Li et H.L. Smith, *Competition for essential resources : a brief review*, *Dynamical Systems and its Applications in Biology*, 36 (2003), pp. 213-227.
- [34] Z. Li et R. Xu, *Stability analysis of a ratio-dependent chemostat model with time delay and variable yield*, *International Journal of Biomathematics*, 3 (2) (2010), pp. 243-253.
- [35] C. Lobry et F. Mazenc, *Effect of intra-specific competition on persistence in competition models*, *Electronic Journal of Differential Equations*, (2007), pp. 1-10.
- [36] C. Lobry, F. Mazenc et A. Rapaport, *Persistence in ecological models of competition for a single resource*, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 340 (3) (2005), pp. 199-204.
- [37] R.W. Lovitt et J.W.T. Wimpenny, *The gradostat : A tool for investigating microbial growth and interactions in solute gradients*, *Society of General Microbiology Quartely* 6, 80, 1979.
- [38] F. Mazenc et M. Malisoff, *On stability and stabilization for models of chemostats with multiple limiting substrates*, *J. Biol. Dyn.*, 6 (2) (2012), pp. 612-627.
- [39] F. Mazenc et M. Malisoff, *Remarks on output feedback stabilization of two-species chemostat models*, *Automatica*, 46 (2010), pp. 1739-1742.
- [40] F. Mazenc, M. Malisoff et J. Harmand, *Further results on stabilization of periodic trajectories for a chemostat with two species*, *IEEE Transactions on Automatic Control*, 53 (2008), pp. 66-74.
- [41] X. Meng, Q. Gao et Z. Li, *The effects of delayed growth response on the dynamic behaviors of the Monod type chemostat model with impulsive input nutrient concentration*, *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 11 (2010), pp. 4476-4486.
- [42] X. Meng, Z. Li et J.J. Nieto, *Dynamic analysis of Michaelis-Menten chemostat-type competition models with time delay and pulse in a polluted environment*, *Journal of Mathematical Chemistry*, 47 (2010), pp. 123-144.
- [43] A. Narang, *The steady states of microbial growth on mixtures of substitutable substrates in a chemostat*, *J. Thoeret. Biol.*, 190 (1998), pp. 241-261.
- [44] H. Nie et J. Wu, *Coexistence of an unstirred chemostat model with Beddington-De Angelis functional response and inhibitor*, *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 11 (2010), pp. 3639-3652.

-
- [45] S. Pavlou, *Microbial competition in bioreactors*, Chemical Industry and Chemical Engineering Quarterly, 12 (2006), pp. 71-81.
- [46] S. Pilyugin et P. Waltman, *Competition in the unstirred chemostat with periodic input and washout*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 59 (1989), pp. 1157-1177.
- [47] S. Pilyugin et P. Waltman, *Multiple limit cycles in the chemostat with variable yield*, Mathematical Biosciences, 182 (2003), pp. 151-166.
- [48] R. Ramakrishna, D. Ramkrishna et A.E. Konopka, *Cybernetic modeling of growth in mixed, substitutable substrate environments : Preferential and simultaneous utilization*, Biotechnol. Bioengrg., 52 (1996), pp. 141-151.
- [49] D.J. Rapport, *An optimization model of food selection*, Ann. Nat., 105 (1971), pp. 575-587.
- [50] G. Robledo, F. Grogard et J.-L. Gouzé, *Global stability for a model of competition in the chemostat with microbial inputs*, Nonlinear Analysis : Real World Applications, 13 (2) (2012), pp. 582-598.
- [51] T. Sari, *Competitive exclusion for chemostat equations with variable yields*, Acta Appl. Math., 123 (1) (2013), pp. 201-219.
- [52] H.L. Smith, *Competitive coexistence in an oscillating chemostat*, SIAM Journal on Applied Mathematics, 40 (1981), pp. 498-522.
- [53] H.L. Smith et P. Waltman, *The Theory of the Chemostat*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1995.
- [54] H.R. Thieme, *Persistence under relaxed point-dissipativity (with application to an epidemic model)*, SIAM J. Math. Anal., 24 (1993), pp. 407-435.
- [55] D. Tilman, *Resource Competition and Community Structure*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1982.
- [56] K.V. Venkatesh, P. Doshi et R. Rengaswamy, *An optimal strategy to model microbial growth in a multiple substrate environment*, Biotechnol. Bioengrg., 56 (1997), pp. 635-644.
- [57] F. Viel, E. Busvelle et J.P. Gauthier, *Stability of polymerization reactors using I/O linearization and a high-gain observer*, Automatica, 31 (1995), pp. 971-984.
- [58] G.S.K. Wolkowicz et Z. Lu, *Global dynamics of a mathematical model of competition in the chemostat : general response functions and differential death rates*, SIAM J. Appl. Math., 52 (1992), pp. 222-233.
- [59] G.S.K. Wolkowicz et H. Xia, *Global asymptotic behavior of a chemostat model with discrete delays*, SIAM J. Appl. Math., 57 (1997), pp. 1281-1310.
- [60] G.S.K. Wolkowicz et X.-Q. Zhao, *n-species competition in a periodic chemostat*, Differential Integral Equations, 11 (1998), pp. 465-491.
-

- [61] G.S.K. Wolkowicz et L. Zhiqi, *Direct interference on competition in a chemostat*, J. Biomath., 13 (3) (1998), pp. 282-291.
- [62] H. Zhang, P. Georgescu, J.J. Nieto et L. Chen, *Impulsive perturbation and bifurcation of solutions for a model of chemostat with variable yield*, Applied Mathematics and Mechanics, 30 (2009), pp. 933-944.
- [63] X.-Q. Zhao, *Dynamical Systems in Population Biology*, CMS Books in Mathematics, Springer, New York, 2003.

Résumé

Cette thèse porte sur l'étude des modèles de compétition de plusieurs espèces de micro-organismes sur deux substrats complémentaires dans un chemostat. Nous présentons les différents modèles de compétition qui ont abouti à un résultat classique très connu en théorie mathématique du chemostat : le principe d'exclusion compétitive. Ce principe est corroboré expérimentalement mais contredit par l'environnement naturel où plusieurs espèces sont capables de coexister à long terme. Plusieurs approches ont été proposées pour expliquer ce phénomène de coexistence. Parmi ces approches, nous nous sommes intéressés à celle des multi-substrats pour les modèles de compétition avec interaction interspécifique directe et pour les modèles densité-dépendants. La difficulté rencontrée dans l'étude de la stabilité asymptotique globale dans ces modèles réside dans la construction d'une fonction de Lyapunov. Les fonctions de Lyapunov disponibles dans la littérature concernent seulement les modèles de compétition à un seul substrat. L'objectif de cette thèse est l'analyse dans ces modèles de la survie des micro-organismes : la propriété de permanence. L'approche utilisée dans cette thèse est entièrement théorique et les modèles étudiés peuvent être appliqués dans la pratique.

Mots clés : Systèmes dynamiques ; Chemostat ; Stabilité asymptotique ; Persistance uniforme ; Substrats complémentaires ; Interaction interspécifique ; Densité-dépendance.

Abstract

This thesis deals with the study of competition models of several species of microorganisms on two complementary nutrients in a chemostat. We present different models of competition which lead to a very classical result in the mathematical theory of the chemostat known as : the competitive exclusion principle. This result is corroborated experimentally but contradicted by the natural environment where several species are able to coexist in the long term. Several approaches have been proposed to explain this phenomenon of coexistence. Among these, we are interested in that of multi-nutrient for interspecific competition models with direct interaction and for the density-dependent models. The difficulty in the study of the global asymptotic stability in these models is the construction of a Lyapunov function. The Lyapunov functions available in the literature concern only competition models on a single nutrient. The objective of this thesis is the analysis of these models in terms of survival of microorganisms, namely : the permanence property. The approach used in this thesis is entirely theoretical and studied models can be applied in practice.

Keywords: Dynamical systems ; Chemostat ; Asymptotic stability ; Uniform persistence ; Complementary nutrients ; Interspecific interaction ; Density-dependence.

ملخص

يتناول هذا البحث دراسة نماذج المنافسة من عدة أنواع من الكائنات الحية الدقيقة على اثنين من العناصر الغذائية التكميلية في ناظم كيميائي. نقدم نماذج مختلفة من المنافسة التي تؤدي إلى النتيجة الكلاسيكية في النظرية الرياضية للناظم الكيميائي تعرف باسم: مبدأ استبعاد التنافسية. تأيد هذه النتيجة تجريبيا بل تناقض من طرف البيئة الطبيعية حيث العديد من الأنواع قادرة على التعايش في المدى الطويل. وقد اقترحت عدة طرق لتفسير هذه الظاهرة من التعايش. ومن بين هذه، نحن مهتمون بحالة تعدد المغذيات لنماذج المنافسة بين الأنواع مع التفاعل المباشر والنماذج التي تعتمد على الكثافة. صعوبة دراسة الاستقرار المقارب الشامل في هذه النماذج هي بناء دالة ليابونوف. الهدف من هذا البحث هو تحليل هذه النماذج من حيث البقاء على قيد الحياة للكائنات الحية الدقيقة، وهي: مبدأ الدوام. النهج المتبع في هذه الأطروحة هو نظري تماما ونماذج الدرس يمكن تطبيقها على أرض الواقع.

كلمات البحث: النظم الديناميكية. ناظم كيميائي. الاستقرار المقارب. الاستمرار الموحد. المغذيات التكميلية. التفاعل بين الأنواع. الاعتماد على الكثافة.