

RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITÉ ABOU BEKR BELKAID TLEMCCEN



Faculté des Sciences
Département de Mathématiques

MÉMOIRE DE MASTER

Spécialité : Biomathématiques et Modélisation

Présenté par :
M. ABDERRAHIM Sidi Mohammed

**Analyse globale d'un modèle de compétition
entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans
un chemostat**

Mémoire soutenu le 16 juin 2019 devant le jury composé de :

Président : A. MOUSSAOUI, Professeur, Univ. de Tlemcen

Examineur : K. YADI, Professeur, Univ. de Tlemcen

Encadreur : F. BORSALI, Maître de Conférences B, Univ. de Tlemcen

Année Universitaire : 2018/19

Remerciements

En préambule à ce mémoire, nous remercions ALLAH qui nous aide et nous inspire la patience et le courage durant toutes mes années d'études.

Comme je souhaite adresser mes remerciements à mes chers parents **Fethi** et **Rachida** pour leur amour, leur conseil ainsi que leur soutien inconditionnel, à la fois moral et économique, qui m'a permis de réaliser les études que je voulais et par conséquent ce mémoire.

Je voudrais adresser toute ma gratitude et mes remerciements les plus sincères au directeur de ce mémoire **M. Fethi Borsali** pour sa patience, sa disponibilité, sa gentillesse et surtout ses judicieux conseils, qui ont contribué à alimenter ma réflexion, et aussi pour les connaissances qu'il a su me transmettre, il m'a guidé dans mon travail et m'a aidé à trouver des solutions pour avancer.

Comme je voudrais adresser mes sincères remerciements et toute ma gratitude à **M. Ali Moussaoui** et à **M. Karim Yadi** non seulement pour leur consentement d'examiner ce mémoire mais également pour leur soutien, conseil, et aussi pour leur confiance à moi pendant mes années d'études.

Je tiens à saisir cette occasion et adresser mes remerciements et mes reconnaissances au corps professoral et administratif de l'université Abou Bekr Belkaid de Tlemcen pour la richesse et la qualité de leur enseignement et qui déploient de grands efforts pour assurer à leurs étudiants une formation forte et actualisée. En particulier, je voudrais adresser mes sincères remerciements et toute ma gratitude à **M. Miloud Mebkhout** et à **M. Tarik Touaoula** pour leur encouragement, conseil, et aussi pour leur confiance à moi pendant mes années d'études.

Comme je voudrais exprimer mes reconnaissances envers mes proches en particulier mes grands-pères, mes oncles, mes tantes et mes collègues qui m'ont apporté leur soutien moral et intellectuel tout au long de ma démarche.

Dans ce mémoire, nous allons développer le travail de Hsu, Waltman et Wolkowicz [2]. Les auteurs ont mené une analyse globale d'un modèle de compétition entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans un chemostat. Ce modèle, proposé par Ryder et DiBiasio [4], représente la compétition entre une molécule d'ADN libre (plasmid-free) et celle modifiée (plasmid-bearing) contenues dans un produit commercial dans le but d'en améliorer la qualité. Il est donc essentiel de comprendre le comportement asymptotique de ce modèle. Sous l'hypothèse que les fonctions de consommation sont les mêmes, les auteurs ont mené une analyse de stabilité locale des points d'équilibre avec les fonctions de croissance générales. Stephanopoulos et Lapidus [6] ont proposé le même modèle mais avec les fonctions de consommation différentes, en supposant que la fonction de croissance est proportionnelle à la fonction de consommation. Ils ont fait l'analyse globale de deux types de modèle : le modèle avec la fonction de croissance de Michaelis-Menten, appelé modèle de Monod et le modèle avec la fonction de croissance inhibée, appelé modèle de Andrews. Hsu, Waltman et Wolkowicz [2] ont, par la suite, réalisé l'analyse globale de ce modèle avec la fonction de croissance générale. Notre travail est divisé en deux chapitres suivis d'une annexe. Le premier chapitre est une introduction générale au chemostat et aux modèles mathématiques. On introduit le modèle mathématique à une espèce (chemostat simple) et celui à deux espèces (chemostat avec compétition) par des équations différentielles de processus biologiques qu'on utilise et étudie par la suite. Dans les deux cas, on utilise la fonction de croissance générale de classe C^1 , croissante et qui s'annule en 0. C'est dans le chemostat avec compétition que nous allons énoncer un théorème très connu en théorie mathématique de chemostat appelé théorème d'exclusion compétitive. Ce théorème affirme que le modèle de compétition vérifie le principe d'exclusion compétitive : l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité du substrat (ou break-even concentration en anglais) l'emporte sur l'autre. Ce principe est corroboré expérimentalement mais contredit par l'environnement naturel où plusieurs espèces peuvent coexister à long terme. Dans le deuxième chapitre, on présente le modèle de compétition entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans un chemostat. On analyse globalement le modèle avec la fonction de croissance générale vérifiant les mêmes hypothèses du premier chapitre en utilisant le théorème de convergence de Thieme [5] après avoir effectué la réduction dimensionnelle. Tous les résultats sont illustrés par des simulations numériques sous Matlab. Enfin, on termine par une discussion sur l'analyse de bifurcation du modèle initial en faisant varier le taux dilution. Les outils mathématiques indispensables dans les preuves se trouvent dans l'annexe. La référence principale utilisée dans ce mémoire est l'article de Hsu, Waltman et Wolkowicz [2] et les références qui s'y trouvent.

Table des matières

1	Introduction au chemostat	3
1.1	Chemostat : Généralités et définitions	3
1.2	Chemostat simple : Modèle à une espèce de micro-organismes	5
1.3	Chemostat avec compétition : Modèle à deux espèces de micro-organismes	9
2	Compétition entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans un chemostat	12
2.1	Introduction générale	12
2.2	Réduction de la dimension du modèle	15
2.3	Points d'équilibre et stabilité	17
2.4	Simulations numériques	23
2.5	Analyse globale	26
2.6	Simulations numériques	28
2.7	Discussion	32
A	Annexe	38
	Bibliographie	43

Chapitre 1

Introduction au chemostat

1.1 Chemostat : Généralités et définitions

Un *chemostat* est un appareil de laboratoire dans lequel poussent, de façon contrôlée, des micro-organismes, comme par exemple les bactéries ou les phytoplanctons. On peut schématiser un chemostat de la façon suivante :

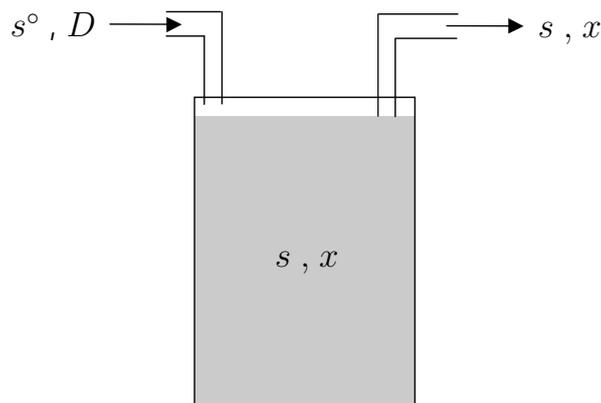


Figure 1 : Schéma d'un chemostat.

On place dans la chambre du chemostat les micro-organismes de concentration x dont on veut étudier la croissance. Ces micro-organismes sont nourris par l'entrée dans le système, de *substrat limitant* s avec une *concentration* s° et un *taux de dilution* D .

Il y'a trois modes de fonctionnement :

- En "batch" : L'entrée et la sortie sont nulles. On assiste à une croissance exponentielle des micro-organismes.
- En "fed batch" : Seule la sortie est nulle. C'est le mode de fonctionnement préféré lorsque l'objectif est le contrôle de la population.
- En continu : Le débit de la sortie est égal au débit de l'entrée. Le volume est donc constant dans la chambre.

Dans le cas du chemostat, c'est le troisième type de fonctionnement (en continu) qui est privilégié. Ainsi, le mélange micro-organismes-substrat est chassé du chemostat avec le même taux de dilution D . Le modèle mathématique usuel de croissance des micro-organismes dans le chemostat s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = (s^\circ - s)D - \sigma(s)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(s) - D)x \end{cases}$$

où f est une *fonction de croissance* des micro-organismes et σ est une *fonction de consommation* du substrat par les micro-organismes.

On suppose que la fonction de croissance est proportionnelle à la fonction de consommation. Ainsi, le rapport :

$$\gamma := \frac{f(s)}{\sigma(s)}$$

est une constante appelée *constante de rendement* ou *taux de conversion*.

Le modèle mathématique s'écrit donc :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = (s^\circ - s)D - \frac{1}{\gamma}f(s)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(s) - D)x \end{cases}$$

On suppose que f est une fonction définie sur \mathbb{R}_+ à valeurs dans \mathbb{R}_+ vérifiant les hypothèses suivantes :

- H1. f est de classe C^1 .
- H2. $f(0) = 0$ et $f(s) > 0$ pour tout $s > 0$.
- H3. f est croissante.

La première hypothèse nous assure l'existence et l'unicité des solutions du système pour toute condition initiale fixée. Les deux dernières hypothèses sont tout à fait naturelles : la fonction de croissance des micro-organismes croît avec la quantité de substrat et s'annule en l'absence de substrat.

1.2 Chemostat simple : Modèle à une espèce de micro-organismes

Soit le modèle à une espèce de micro-organismes :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = (s^\circ - s)D - \frac{1}{\gamma}f(s)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(s) - D)x \\ s(0) \geq 0 \quad , \quad x(0) > 0 \end{cases} \quad (1.1)$$

où

s est la concentration du substrat.

s° est la concentration du substrat à l'entrée du chemostat.

x est la concentration du micro-organisme.

D est le taux de dilution.

γ est la constante de rendement.

f est la fonction de croissance vérifiant les hypothèses H1, H2 et H3.

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

- Fonctions de type *Holling I* :

$$f(s) = Cs$$

où C est une constante strictement positive.

- Fonctions de type *Holling II* :

$$f(s) = \frac{\mu s}{K + s}$$

où μ et K sont des constantes strictement positives.

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

- Fonctions de type *Holling III* :

$$\frac{\mu s^2}{K_S + s + \frac{s^2}{K_I}}$$

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

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

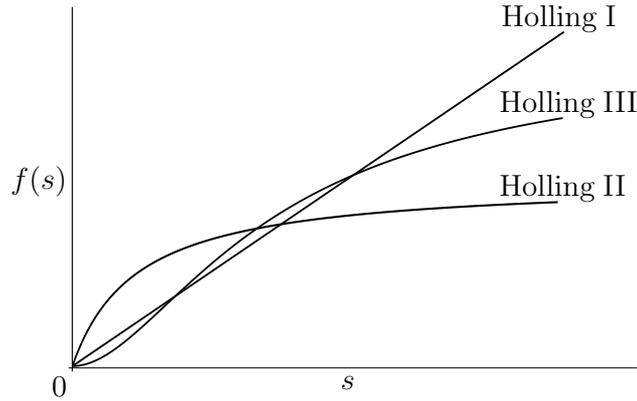


Figure 2 : Graphe des fonctions de croissance de type Holling I, II et III.

En posant :

$$\bar{t} = Dt \quad , \quad \bar{s} = \frac{s}{s^\circ} \quad , \quad \bar{x} = \frac{x}{s^\circ \gamma}$$

on obtient le système “normalisé” :

$$\begin{cases} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = 1 - \bar{s} - \frac{f(s^\circ \bar{s})}{D} \bar{x} \\ \frac{d\bar{x}}{d\bar{t}} = \left(\frac{f(s^\circ \bar{s})}{D} - 1 \right) \bar{x} \\ \bar{s}(0) \geq 0 \quad , \quad \bar{x}(0) > 0 \end{cases}$$

avec :

$$\begin{cases} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{s}}{ds} \cdot \frac{ds}{dt} \cdot \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{Ds^\circ} \cdot \frac{ds}{dt} \\ \frac{d\bar{x}}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{x}}{dx} \cdot \frac{dx}{dt} \cdot \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{D\gamma s^\circ} \cdot \frac{dx}{dt} \\ \bar{s}(0) \geq 0 \quad , \quad \bar{x}(0) > 0 \end{cases}$$

Nous faisons un léger abus de notation en remplaçant $\frac{f(s^\circ \bar{s})}{D}$ par $f(\bar{s})$. Par conséquent, cette fonction vérifie les trois hypothèses H1, H2 et H3.

Le système s’écrit donc :

$$\begin{cases} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = 1 - \bar{s} - f(\bar{s})\bar{x} \\ \frac{d\bar{x}}{d\bar{t}} = (f(\bar{s}) - 1)\bar{x} \\ \bar{s}(0) \geq 0 \quad , \quad \bar{x}(0) > 0 \end{cases} \quad (1.2)$$

Pour simplifier l'écriture, on utilise le système équivalent :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = 1 - s - f(s)x \\ \frac{dx}{dt} = (f(s) - 1)x \\ s(0) \geq 0 \quad , \quad x(0) > 0 \end{cases} \quad (1.3)$$

Le cône positif \mathbb{R}_+^2 est positivement invariant. En effet, d'après la formule de la variation de la constante, on a :

$$x(t) = x(0). \exp \left(\int_0^t [f(s(\tau)) - 1] d\tau \right)$$

D'où $x(t) > 0$ pour toute condition initiale $x(0) > 0$.

D'autre part, on évalue $\frac{ds}{dt}$ en $s = 0$:

$$\left. \frac{ds}{dt} \right|_{s=0} = 1 > 0$$

s est donc croissante au voisinage de 0. Par conséquent, la droite $s = 0$ est répulsif.

On pose :

$$\Sigma := 1 - s - x \Rightarrow \frac{d\Sigma}{dt} = -\frac{ds}{dt} - \frac{dx}{dt} = -(1 - s - x) \Rightarrow \frac{d\Sigma}{dt} = -\Sigma$$

Le système (1.3) devient :

$$\begin{cases} \frac{d\Sigma}{dt} = -\Sigma \\ \frac{dx}{dt} = f(1 - \Sigma - x)x - x \\ 1 - \Sigma(0) - x(0) \geq 0 \quad , \quad x(0) > 0 \end{cases} \quad (1.4)$$

La 1^{ère} équation du système (1.4) est une équation différentielle linéaire du 1^{er} ordre. La solution est donc :

$$\Sigma(t) = \Sigma(0).e^{-t}$$

On voit clairement que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$. Il résulte que l'ensemble ω -limite de n'importe quelle solution de (1.3) et (1.4) est dans l'ensemble Ω^2 défini par :

$$\Omega^2 := \{(s, x) \in \mathbb{R}_+^2 / \Sigma = 0\}$$

Le système (1.4) réduit à Ω^2 est :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(1-x)x - x \\ 0 < x(0) \leq 1 \end{cases} \quad (1.5)$$

Le domaine de définition de ce système est :

$$D^1 := \{x \in \mathbb{R}_+ / x \leq 1\}$$

Le système (1.4) est donc asymptotiquement autonome et son système limite est (1.5).

Le domaine D^1 est positivement invariant pour (1.5). En effet, supposons qu'il existe un $\tau > 0$ tel que $x(\tau) = 0$.

On a :

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{t=\tau} = 0$$

D'où x est constante.

Supposons maintenant qu'il existe un certain $\tau > 0$ tel que $x(\tau) = 1$.

On a :

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{t=\tau} = -1 < 0$$

D'où x est décroissante.

Le système (1.5) admet deux isoclines :

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad f(1-x) - 1 = 0$$

On note :

$$\lambda := f^{-1}(1)$$

λ est appelé *seuil de rentabilité* de x .

Le point d'équilibre $x^* = 0$ est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $f(1) < 1$ ($\lambda > 1$) puisque la matrice jacobienne en $x^* = 0$ est $f(1) - 1$.

Le point d'équilibre $x^* = 1 - \lambda$ existe et est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $\lambda < 1$ puisque la matrice jacobienne en $x^* = 1 - \lambda$ est $-(1 - \lambda) \cdot f'(\lambda)$.

Il reste à montrer que les solutions du système (1.3) sont bornées.

On pose :

$$A := s + x$$

On a :

$$\frac{dA}{dt} = \frac{ds}{dt} + \frac{dx}{dt}$$

D'où :

$$\frac{dA}{dt} = 1 - A$$

On montre facilement que la solution de cette équation est :

$$A(t) = 1 + (A(0) - 1)e^{-t}$$

Comme les solutions sont positives alors :

$$s(t) \leq 1 + (A(0) - 1)e^{-t}$$

$$x(t) \leq 1 + (A(0) - 1)e^{-t}$$

D'où :

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq 1$$

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq 1$$

D'après le théorème de principe de séparation non-linéaire [A.6], on a :

- $(1, 0)$ est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.3) si et seulement si $\lambda > 1$.
- $(\lambda, 1 - \lambda)$ est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.3) si et seulement si $\lambda < 1$.

1.3 Chemostat avec compétition : Modèle à deux espèces de micro-organismes

Soit le modèle de compétition de deux espèces de micro-organismes :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2}x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(s) - D)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(s) - D)x_2 \\ s(0) \geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (1.6)$$

où

s est la concentration du substrat.

s° est la concentration du substrat à l'entrée du chemostat.

x_1 et x_2 sont les concentrations des deux espèces de micro-organismes.

D est le taux de dilution.

γ_1 et γ_2 sont les constantes de rendement des deux espèces de micro-organismes.

f_1 et f_2 sont les fonctions de croissance des deux espèces de micro-organismes vérifiant les hypothèses H1, H2 et H3.

Là aussi, pour normaliser le système (1.6), on effectue le changement de variables suivant :

$$\bar{t} = Dt, \quad \bar{s} = \frac{s}{s^\circ}, \quad \bar{x}_1 = \frac{x_1}{s^\circ \gamma_1}, \quad \bar{x}_2 = \frac{x_2}{s^\circ \gamma_2}$$

Le système “normalisé” devient :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = 1 - s - f_1(s)x_1 - f_2(s)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(s) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(s) - 1)x_2 \\ s(0) \geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (1.7)$$

Comme précédemment, on montre facilement que le cône positif R_+^3 est positivement invariant.

On pose :

$$\Sigma := 1 - s - x_1 - x_2$$

Le système (1.7) devient :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\Sigma}{dt} = -\Sigma \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(1 - \Sigma - x_1 - x_2) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(1 - \Sigma - x_1 - x_2) - 1)x_2 \\ 1 - \Sigma(0) - x_1(0) - x_2(0) \geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (1.8)$$

Comme $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$, l'ensemble ω -limite de n'importe quelle solution de (1.7) et (1.8) est dans l'ensemble Ω^3 défini par :

$$\Omega^3 := \{(s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / \Sigma = 0\}$$

Le système (1.8) réduit à Ω^3 est :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = (f_1(1 - x_1 - x_2) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(1 - x_1 - x_2) - 1)x_2 \\ x_1(0) + x_2(0) \leq 1, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (1.9)$$

Le domaine de définition de ce système est :

$$\Omega := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 + x_2 \leq 1\}$$

Le système (1.8) est donc asymptotiquement autonome et son système limite est (1.9).

Soient les seuils de rentabilité des deux espèces de micro-organismes :

$$\lambda_1 := f_1^{-1}(1) \quad , \quad \lambda_2 := f_2^{-1}(1)$$

Nous énonçons maintenant sans démonstration un théorème très connu en théorie mathématique de chemostat :

Théorème 1.3.1. *Supposons que $\lambda_1 < \lambda_2 < 1$. Alors le point d'équilibre $(\lambda_1, 1 - \lambda_1, 0)$ de (1.7) est globalement asymptotiquement stable avec $x_1(0) > 0$, $x_2(0) > 0$ et $s(0) \geq 0$.*

Le théorème affirme que l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité l'emporte sur l'autre. Ce résultat porte le nom de *principe d'exclusion compétitive*, qui est en contradiction avec l'environnement naturel où deux espèces peuvent coexister à long terme. Plusieurs approches ont été proposées pour expliquer ce phénomène de coexistence. Parmi ces approches, on s'intéresse au modèle de compétition où une partie d'une espèce se transforme en une autre espèce : c'est la compétition entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans un chemostat. Ce type de modèle est étudié dans le deuxième chapitre.

Chapitre 2

Compétition entre le plasmid-bearing et le plasmid-free dans un chemostat

2.1 Introduction générale

Le modèle se présente sous la forme d'un système d'équations différentielles ordinaires non linéaires et s'applique à la production commerciale des produits génétiquement modifiés. Ce modèle s'écrit :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma}x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(s)(1 - q) - D)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(s) - D)x_2 + qf_1(s)x_1 \\ s(0) \geq 0 \quad , \quad x_i(0) \geq 0 \quad , \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (2.1)$$

où

s est la concentration du substrat.

s° est la concentration du substrat à l'entrée du chemostat.

x_1 et x_2 sont les concentration du plasmid-bearing et plasmid-free respectivement.

D est le taux de dilution.

γ est la constante de rendement du plasmid-bearing et du plasmid-free.

q est la probabilité pour qu'un plasmid-bearing se transforme en un plasmid-free ($0 < q < 1$).

f_1 et f_2 sont les fonctions de croissance du plasmid-bearing et plasmid-free respectivement vérifiant les trois hypothèses H1, H2 et H3 du premier chapitre.

Remarque 2.1. *Puisque le plasmid-bearing et le plasmid-free appartiennent à la même espèce, leurs constantes de rendement sont égales ($\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$).*

En effectuant le changement de variables suivant :

$$\bar{t} = Dt, \quad \bar{s} = \frac{s}{s^\circ}, \quad \bar{x}_1 = \frac{x_1}{s^\circ \gamma}, \quad \bar{x}_2 = \frac{x_2}{s^\circ \gamma}$$

avec :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{s}}{ds} \cdot \frac{ds}{dt} \cdot \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{Ds^\circ} \cdot \frac{ds}{dt} \\ \frac{d\bar{x}_1}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{x}_1}{dx_1} \cdot \frac{dx_1}{dt} \cdot \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{D\gamma s^\circ} \cdot \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{d\bar{x}_2}{d\bar{t}} = \frac{d\bar{x}_2}{dx_2} \cdot \frac{dx_2}{dt} \cdot \frac{dt}{d\bar{t}} = \frac{1}{D\gamma s^\circ} \cdot \frac{dx_2}{dt} \end{array} \right.$$

on obtient le système “normalisé” :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = 1 - \bar{s} - \frac{f_1(s^\circ \bar{s})}{D} \bar{x}_1 - \frac{f_2(s^\circ \bar{s})}{D} \bar{x}_2 \\ \frac{d\bar{x}_1}{d\bar{t}} = \left(\frac{f_1(s^\circ \bar{s})}{D} (1 - q) - 1 \right) \bar{x}_1 \\ \frac{d\bar{x}_2}{d\bar{t}} = \left(\frac{f_2(s^\circ \bar{s})}{D} - 1 \right) \bar{x}_2 + q \frac{f_1(s^\circ \bar{s})}{D} \bar{x}_1 \\ \bar{s}(0) \geq 0, \quad \bar{x}_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (2.2)$$

Par abus de notation, on remplace $\frac{f_i(s^\circ \bar{s})}{D}$ par $f_i(\bar{s})$ avec $i = 1, 2$.
Le système devient donc :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\bar{s}}{d\bar{t}} = 1 - \bar{s} - f_1(\bar{s}) \bar{x}_1 - f_2(\bar{s}) \bar{x}_2 \\ \frac{d\bar{x}_1}{d\bar{t}} = (f_1(\bar{s})(1 - q) - 1) \bar{x}_1 \\ \frac{d\bar{x}_2}{d\bar{t}} = (f_2(\bar{s}) - 1) \bar{x}_2 + q f_1(\bar{s}) \bar{x}_1 \\ \bar{s}(0) \geq 0, \quad \bar{x}_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (2.3)$$

Par simplification de l'écriture, on utilise le système équivalent :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = 1 - s - f_1(s)x_1 - f_2(s)x_2 \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(s)(1 - q) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(s) - 1)x_2 + qf_1(s)x_1 \\ s(0) \geq 0 \quad , \quad x_i(0) \geq 0 \quad , \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (2.4)$$

Proposition 2.1.1. *Le système (2.4) est dissipatif et le cône positif \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant.*

Preuve. Nous montrons d'abord que le cône \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant pour le système (2.4).

En appliquant la formule de la variation de la constante à la deuxième équation de (2.4), on obtient :

$$x_1(t) = x_1(0) \cdot \exp\left(\int_0^t [f_1(s(\tau))(1 - q) - 1] d\tau\right)$$

D'où $x_1(t) \geq 0$ pour toute condition initiale $x_1(0) \geq 0$.

De la troisième équation de (2.4), on déduit :

$$\frac{dx_2}{dt} \geq (f_2(s) - 1)x_2$$

Après avoir appliqué la formule de la variation de la constante à cette inéquation différentielle, on obtient :

$$x_2(t) \geq x_2(0) \cdot \exp\left(\int_0^t [f_2(s(\tau)) - 1] d\tau\right)$$

D'où $x_2(t) \geq 0$ pour toute condition initiale $x_2(0) \geq 0$.

D'autre part, on évalue $\frac{ds}{dt}$ en $s = 0$:

$$\left. \frac{ds}{dt} \right|_{s=0} = 1 > 0$$

L'hyperplan $s = 0$ est donc répulsif.

D'où le cône \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant pour le système (2.4).

Montrons que le système (2.4) est dissipatif.

On pose :

$$A := s + x_1 + x_2$$

On a :

$$\frac{dA}{dt} = \frac{ds}{dt} + \frac{dx_1}{dt} + \frac{dx_2}{dt} = 1 - A$$

Après avoir résolu cette équation différentielle, on obtient :

$$A(t) = 1 + (A(0) - 1).e^{-t}$$

D'où :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} A(t) = 1$$

Comme les solutions du système (2.4) sont positives alors :

$$s(t) \leq A(t) \text{ et } x_i(t) \leq A(t), \quad i = 1, 2$$

Par conséquent :

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq 1$$

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq 1, \quad i = 1, 2$$

□

2.2 Réduction de la dimension du modèle

Le changement de variable suivant :

$$\Sigma := 1 - s - x_1 - x_2$$

transforme le système (2.4) en :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\Sigma}{dt} = -\Sigma \\ \frac{dx_1}{dt} = (f_1(1 - \Sigma - x_1 - x_2)(1 - q) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(1 - \Sigma - x_1 - x_2) - 1)x_2 + qf_1(1 - \Sigma - x_1 - x_2)x_1 \\ 1 - \Sigma(0) - x_1(0) - x_2(0) \geq 0, \quad x_i(0) \geq 0, \quad i = 1, 2 \end{array} \right. \quad (2.5)$$

Comme $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$, l'ensemble ω -limite de n'importe quelle solution de (2.4) et (2.5) est dans l'ensemble Ω^3 défini par :

$$\Omega^3 := \{(s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / \Sigma = 0\}$$

Le système (2.5) réduit à Ω^3 est :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = (f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = (f_2(1 - x_1 - x_2) - 1)x_2 + qf_1(1 - x_1 - x_2)x_1 \\ 0 \leq x_1(0) + x_2(0) \leq 1, x_i(0) \geq 0, i = 1, 2 \end{cases} \quad (2.6)$$

Le domaine de définition de ce système est :

$$D^2 := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 + x_2 \leq 1\}$$

Le système (2.5) est donc asymptotiquement autonome et son système limite est (2.6).

Proposition 2.2.1. *Le domaine D^2 est positivement invariant.*

Preuve. Représentons le domaine D^2 dans le plan cartésien.

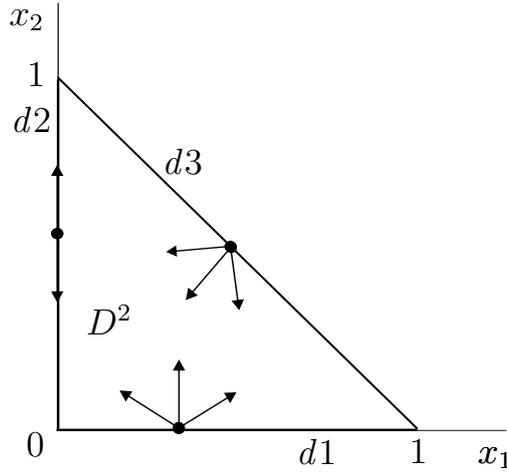


Figure 3 : Domaine D^2 .

On évalue $\frac{dx_1}{dt}$ et $\frac{dx_2}{dt}$ sur les frontières $d1$, $d2$ et $d3$ du domaine D^2 .

Sur $d1 := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 \leq 1, x_2 = 0\}$, on a :

$$\frac{dx_2}{dt} \Big|_{d1} = qx_1 f_1(1 - x_1) \geq 0$$

x_2 est donc croissante sur $d1$.

Sur $d2 := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 = 0, x_2 \leq 1\}$, on a :

$$\frac{dx_1}{dt} \Big|_{d2} = 0$$

x_1 est donc constante sur $d2$.

Sur $d3 := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 + x_2 = 1\}$, on a :

$$\left. \frac{dx_1}{dt} \right|_{d3} = -x_1 \leq 0 \quad \text{et} \quad \left. \frac{dx_2}{dt} \right|_{d3} = -x_2 \leq 0$$

x_1 et x_2 sont donc décroissantes sur $d3$.

Le domaine D^2 est donc positivement invariant. □

Conséquence 2.1. *Le domaine D^2 est attractant pour le système (2.6).*

2.3 Points d'équilibre et stabilité

On note :

$$\lambda^* := f_1^{-1}\left(\frac{1}{1-q}\right) \quad , \quad \lambda_2 := f_2^{-1}(1)$$

Proposition 2.3.1. *Le système (2.6) admet au plus trois points d'équilibre :*

- $E_1(0, 0)$ existe toujours.
- $E_2(0, 1 - \lambda_2)$ existe si et seulement si $0 < \lambda_2 < 1$.
- $E_3(x_1^*, x_2^*)$ avec :

$$x_1^* := \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \quad \text{et} \quad x_2^* := \frac{(1 - \lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}$$

existe si et seulement si $0 < \lambda^ < 1$ et $\lambda^* < \lambda_2$.*

Preuve. Les isoclines du système (2.6) sont :

$$\begin{cases} x_1(f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1) = 0 \\ x_2(f_2(1 - x_1 - x_2) - 1) + qx_1(f_1(1 - x_1 - x_2)) = 0 \end{cases}$$

De la 1^{ère} isocline, on a :

$$x_1 = 0 \quad \text{ou} \quad f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1 = 0$$

Si $x_1 = 0$, la 2^{ème} isocline devient :

$$x_2(f_2(1 - x_2) - 1) = 0$$

D'où :

$$x_2 = 0 \quad \text{ou} \quad x_2 = 1 - \lambda_2$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0, 0) \quad , \quad E_2(0, 1 - \lambda_2) \quad \text{avec} \quad \lambda_2 < 1$$

Il est évident que E_1 et E_2 appartiennent au domaine D^2 .
 Si $f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1 = 0$, alors :

$$1 - x_1 - x_2 = f_1^{-1} \left(\frac{1}{1 - q} \right) = \lambda^*$$

De la 2^{ème} isocline, on a :

$$x_2 = \frac{qx_1 f_1(\lambda^*)}{1 - f_2(\lambda^*)}$$

On a :

$$1 - x_1 - \frac{qx_1 f_1(\lambda^*)}{1 - f_2(\lambda^*)} = \lambda^* \Leftrightarrow 1 - \lambda^* = x_1 \left(1 + \frac{qf_1(\lambda^*)}{1 - f_2(\lambda^*)} \right) = x_1 \left(\frac{1 - f_2(\lambda^*) + qf_1(\lambda^*)}{1 - f_2(\lambda^*)} \right)$$

D'où :

$$x_1 = \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{1 - f_2(\lambda^*) + qf_1(\lambda^*)}$$

Puisque :

$$1 + qf_1(\lambda^*) = \frac{1}{1 - q} = f_1(\lambda^*)$$

alors :

$$x_1 = \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \text{ avec } \lambda^* < 1 \text{ et } \lambda^* < \lambda_2$$

On remarque que si $\lambda^* < 1$ et $\lambda^* < \lambda_2$ alors :

$$f_1(\lambda^*) > f_2(\lambda^*)$$

En effet, on a :

$$f_1(\lambda^*) = \frac{1}{1 - q} > 1 = f_2(\lambda_2) > f_2(\lambda^*)$$

On a :

$$x_2 = 1 - \lambda^* - x_1 = 1 - \lambda^* - \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}$$

D'où :

$$x_2 = \frac{(1 - \lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \text{ avec } \lambda^* < 1 \text{ et } \lambda^* < \lambda_2$$

Le troisième point d'équilibre est donc :

$$E_3 \left(\frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}, \frac{(1 - \lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \right) \text{ avec } \lambda^* < 1 \text{ et } \lambda^* < \lambda_2$$

On vérifie maintenant que E_3 appartient au domaine D^2 .

En posant :

$$x_1^* = \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \text{ et } x_2^* = \frac{(1 - \lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}$$

on a :

$$x_1^* + x_2^* = 1 - \lambda^* < 1$$

Le système (2.6) admet donc au plus trois points d'équilibre. □

En conclusion, on a le tableau suivant :

<i>Points d'équilibre</i>	<i>Conditions d'existence</i>
E_1	Aucune
E_2	$\lambda_2 < 1$
E_3	$\lambda^* < 1$ et $\lambda^* < \lambda_2$

Tableau 1 : Résumé sur les conditions d'existence des points d'équilibre.

Proposition 2.3.2. *Le tableau suivant résume les conditions d'existence des points d'équilibre et celles de stabilité asymptotique locale des points d'équilibre "encadrés".*

<i>Cas</i>	<i>Conditions d'existence et de stabilité locale</i>	<i>Points d'équilibre</i>
1	$\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 > 1$	$\boxed{E_1}$
2	$\lambda^* < 1$ et $\lambda_2 > 1$	$E_1, \boxed{E_3}$
3	$\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 < 1$	$E_1, \boxed{E_2}$
4	$\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 < \lambda^*$	$E_1, \boxed{E_2}$
5	$\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 > \lambda^*$	$E_1, E_2, \boxed{E_3}$

Tableau 2 : Résumé sur les conditions d'existence et de stabilité asymptotique locale des points d'équilibre.

Preuve. Calculons la matrice jacobienne de (2.6) au point $E(x_1, x_2)$:

$$J(E) := \begin{bmatrix} j_{11} & j_{12} \\ j_{21} & j_{22} \end{bmatrix}$$

avec :

$$j_{11} := f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1 - x_1 f_1'(1 - x_1 - x_2)(1 - q)$$

$$j_{12} := -x_1 f_1'(1 - x_1 - x_2)(1 - q)$$

$$j_{21} := -x_2 f_2'(1 - x_1 - x_2) + q f_1(1 - x_1 - x_2) - x_1 q f_1'(1 - x_1 - x_2)$$

$$j_{22} := f_2(1 - x_1 - x_2) - 1 - x_2 f_2'((1 - x_1 - x_2) - q x_1 f_1'((1 - x_1 - x_2)$$

Au point $E_1(0, 0)$, on a :

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} f_1(1)(1-q) - 1 & 0 \\ qf_1(1) & f_2(1) - 1 \end{bmatrix}$$

$E_1(0, 0)$ est localement asymptotiquement stable si :

$$f_1(1)(1-q) < 1 \ (\lambda^* > 1) \ \text{et} \ f_2(1) < 1 \ (\lambda_2 > 1)$$

Au point $E_2(0, 1 - \lambda_2)$, on a :

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} f_1(\lambda_2)(1-q) - 1 & 0 \\ -(1-\lambda_2)f_2'(\lambda_2) + qf_1(\lambda_2) & -(1-\lambda_2)f_2'(\lambda_2) \end{bmatrix}$$

Les valeurs propres sont strictement négatives si :

$$f_1(\lambda_2)(1-q) < 1 \ (\lambda_2 < \lambda^*) \ \text{et} \ 1 - \lambda_2 > 0 \ (\lambda_2 < 1)$$

On déduit que $E_2(0, 1 - \lambda_2)$ est localement asymptotiquement stable si :

$$(\lambda^* > 1 \ \text{et} \ \lambda_2 < 1) \ \text{ou} \ (\lambda^* < 1, \ \lambda_2 < 1 \ \text{et} \ \lambda_2 < \lambda^*)$$

Au point $E_3(x_1^*, x_2^*)$ avec :

$$x_1^* = \frac{(1-\lambda^*)(1-f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \ \text{et} \ x_2^* = \frac{(1-\lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}$$

on a :

$$J(E_3) = \begin{bmatrix} -x_1^*f_1'(\lambda^*)(1-q) & -x_1^*f_1'(\lambda^*)(1-q) \\ -x_2^*f_2'(\lambda^*) + qf_1(\lambda^*) - qx_1^*f_1'(\lambda^*) & -x_2^*f_2'(\lambda^*) - qx_1^*f_1'(\lambda^*) - 1 + f_2(\lambda^*) \end{bmatrix}$$

En retranchant la première colonne de la deuxième colonne, on obtient la matrice J qui a le même déterminant que $J(E_3)$:

$$J = \begin{bmatrix} -x_1^*f_1'(\lambda^*)(1-q) & 0 \\ -x_2^*f_2'(\lambda^*) + qf_1(\lambda^*) - qx_1^*f_1'(\lambda^*) & -qf_1(\lambda^*) - 1 + f_2(\lambda^*) \end{bmatrix}$$

Comme les éléments de la diagonale de J sont négatifs ($\lambda^* < \lambda_2$), alors le déterminant de $J(E_3)$ est positif. De même, la trace de $J(E_3)$ donnée par :

$$Tr(J(E_3)) = -x_1^*f_1'(\lambda^*) - x_2^*f_2'(\lambda^*) - 1 + f_2(\lambda^*)$$

est négative.

On déduit que E_3 est localement asymptotiquement stable si :

$$\lambda^* < \lambda_2 \ \text{et} \ \lambda_2 < 1 \ \text{ou} \ \lambda^* < 1 \ \text{et} \ \lambda_2 > 1$$

□

Proposition 2.3.3. *Le système (2.6) n'admet pas de cycle limite dans D^2 .*

Preuve. On utilise le théorème de Bendixson-Dulac [A.5] avec la fonction auxiliaire B définie par :

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

En notant par $F := (F_1, F_2)$ le champ du système (2.6), on a :

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

Calcul de $\frac{\partial(B(x_1, x_2).F_1(x_1, x_2))}{\partial x_1}$:

$$\begin{aligned} \frac{\partial(B(x_1, x_2).F_1(x_1, x_2))}{\partial x_1} &= \frac{\partial B(x_1, x_2)}{\partial x_1}.F_1(x_1, x_2) + \frac{\partial F_1(x_1, x_2)}{\partial x_1}.B(x_1, x_2) = \\ &= -\frac{1}{x_1^2 x_2}.x_1[(f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1)] + \frac{1}{x_1 x_2}[(f_1(1 - x_1 - x_2)(1 - q) - 1) - \\ &x_1 f_1'(1 - x_1 - x_2)(1 - q)] = -\frac{f_1'(1 - x_1 - x_2)(1 - q)}{x_2} \end{aligned}$$

Calcul de $\frac{\partial(B(x_1, x_2).F_2(x_1, x_2))}{\partial x_2}$:

$$\begin{aligned} \frac{\partial(B(x_1, x_2).F_2(x_1, x_2))}{\partial x_2} &= \frac{\partial B(x_1, x_2)}{\partial x_2}.F_2(x_1, x_2) + \frac{\partial F_2(x_1, x_2)}{\partial x_2}.B(x_1, x_2) = \\ &= -\frac{1}{x_2^2 x_1}[x_2(f_2(1 - x_1 - x_2) - 1) + qx_1 f_1(1 - x_1 - x_2)] + \frac{1}{x_1 x_2}[f_2(1 - x_1 - x_2) - \\ &1 - x_2 f_2'(1 - x_1 - x_2) - qx_1 f_1'(1 - x_1 - x_2)] = \\ &= -\frac{q}{x_2^2} f_1(1 - x_1 - x_2) - \frac{1}{x_1} f_2'(1 - x_1 - x_2) - \frac{q}{x_2} f_1'(1 - x_1 - x_2) \end{aligned}$$

D'où :

$$\operatorname{div}((B.F)(x_1, x_2)) = -\frac{f_1'(1 - x_1 - x_2)}{x_2} - \frac{f_2'(1 - x_1 - x_2)}{x_1} - \frac{q f_1(1 - x_1 - x_2)}{x_2^2} < 0$$

Comme le domaine D^2 est simplement connexe, alors le système (2.6) n'admet pas de cycle limite. □

Théorème 2.3.1.

- (i) *Dans le cas 1, E_1 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.6) issue de D^2 .*
- (ii) *Dans les cas 3 et 4, E_2 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.6) issue de $D^2 \setminus (0, 0)$.*
- (iii) *Dans les cas 2 et 5, E_3 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.6) issue de D^2 avec $x_1(0) > 0$.*

Preuve. Dans tous les cas, D^2 est borné et positivement invariant pour (2.6). Aussi, par la proposition précédente, le système (2.6) n'admet pas de solutions périodiques dans D^2 .

(i) Le point d'équilibre E_1 est localement asymptotiquement stable si $\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 > 1$ (cas 1). Sachant que la deuxième inégalité exclut l'existence de E_2 et la première exclut l'existence de E_3 , E_1 est le seul point d'équilibre dans D^2 . D'après le théorème de Poincaré-Bendixson [A.3], sachant qu'il n'y a pas de cycle limite et que D^2 est attractant et positivement invariant, le point d'équilibre E_1 est globalement asymptotiquement stable.

(ii) Considérons d'abord le cas 3 ($\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 < 1$). E_3 n'existe pas et E_1 est instable. Si toute solution du système (2.6) avec $x_1(t) + x_2(t) > 0$ est suffisamment proche de E_1 alors, par continuité de f_2 , $x_2'(t) > 0$. En effet, supposons que :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (x_1(t), x_2(t)) = E_1$$

On peut également écrire :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (x_1(t) + x_2(t)) = 0$$

Par continuité de f_2 , pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que, pour tout $t > \delta$ on a :

$$|f_2(1 - x_1(t) - x_2(t)) - f_2(1)| \leq \varepsilon$$

Par conséquent :

$$f_2(1 - x_1(t) - x_2(t)) \geq f_2(1) - \varepsilon$$

De la deuxième équation du système (2.6), on déduit :

$$\frac{dx_2}{dt} \geq (f_2(1 - x_1 - x_2) - 1)x_2 \geq (f_2(1) - \varepsilon - 1)x_2$$

On pose :

$$A := f_2(1) - 1$$

On sait que la constante A est positive puisque $\lambda_2 < 1$.

Si on choisit $\varepsilon = \frac{A}{2}$, alors il existe $\delta' > 0$ tel que, pour tout $t > \delta'$ on a :

$$(f_2(1 - x_1 - x_2) - 1)x_2 \geq \frac{A}{2}x_2$$

D'où :

$$\frac{dx_2}{dt} \geq \frac{A}{2}x_2 > 0$$

Par conséquent, la variété stable de E_1 ne peut pas croiser $D^2 \setminus \{E_1\}$.

Comme E_2 a deux valeurs propres négatives, E_2 est donc localement asymptotiquement stable. Encore une fois, le résultat découle du théorème de Poincaré-Bendixson [A.3].

Dans le cas 4 ($\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 < \lambda^*$), nous avons déjà montré que E_3 n'existe pas, E_1 est instable et E_2 est localement asymptotiquement stable. De nouveau, le résultat découle du théorème de Poincaré-Bendixson [A.3].

(iii) Considérons d'abord le cas 2 ($\lambda^* < 1$ et $\lambda_2 > 1$). E_3 existe et est localement asymptotiquement stable, E_2 n'existe pas et E_1 a une valeur propre positive et une valeur propre négative. Dans ce cas, la variété stable de E_1 est unidimensionnelle et se trouve sur le long de l'axe x_2 . Le résultat découle du théorème Poincaré-Bendixson [A.3].

Enfin, considérons le cas 5 ($\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 > \lambda^*$). Les trois points d'équilibre existent. E_3 est localement asymptotiquement stable, E_1 est instable et E_2 a une variété stable unidimensionnelle qui se trouve sur le long de l'axe x_2 . Encore une fois, le résultat découle du théorème de Poincaré-Bendixson [A.3].

□

2.4 Simulations numériques

Dans cette section, nous donnons cinq simulations numériques avec les fonctions de croissance de type Holling II :

$$f_i(s) = \frac{\mu_i s}{k_i + s} \text{ pour } i = 1, 2$$

et les conditions initiales présentées par le signe (*) dans D^2 .

Cas 1 :

On considère le système (2.6) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \text{ , } \mu_2 = 3.5 \text{ , } k_1 = 2.2 \text{ , } k_2 = 3 \text{ et } q = 0.3$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0, 0) \text{ , } E_2(0, -0.2) \text{ et } E_3(0.2149, -0.6622)$$

avec :

$$\lambda_2 = 1.2 > 1 \text{ et } \lambda^* = 1.4474 > 1$$

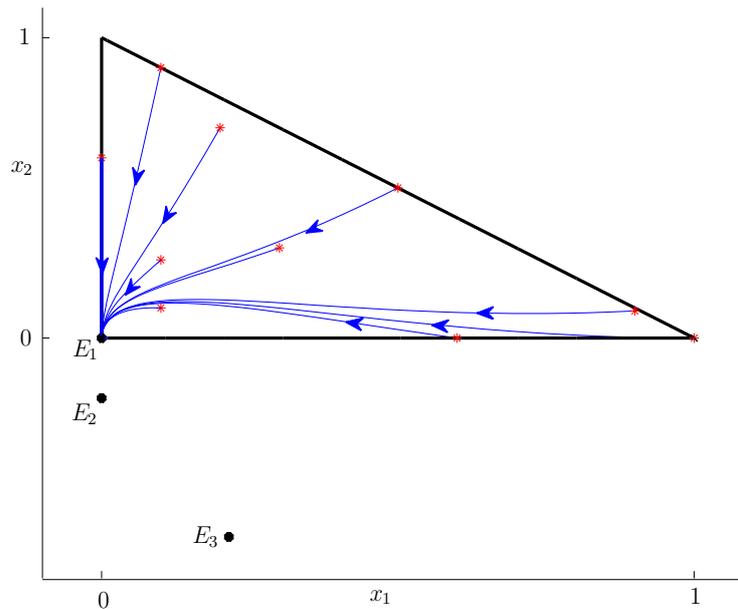


Figure 4 : Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) .

Cas 2 :

On considère le système (2.6) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \quad , \quad \mu_2 = 3.5 \quad , \quad k_1 = 0.5 \quad , \quad k_2 = 3 \quad \text{et} \quad q = 0.3$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0, 0) \quad , \quad E_2(0, -0.2) \quad \text{et} \quad E_3(0.4054, 0.2656)$$

avec :

$$\lambda_2 = 1.2 > 1 \quad \text{et} \quad \lambda^* = 0.3289 < 1$$

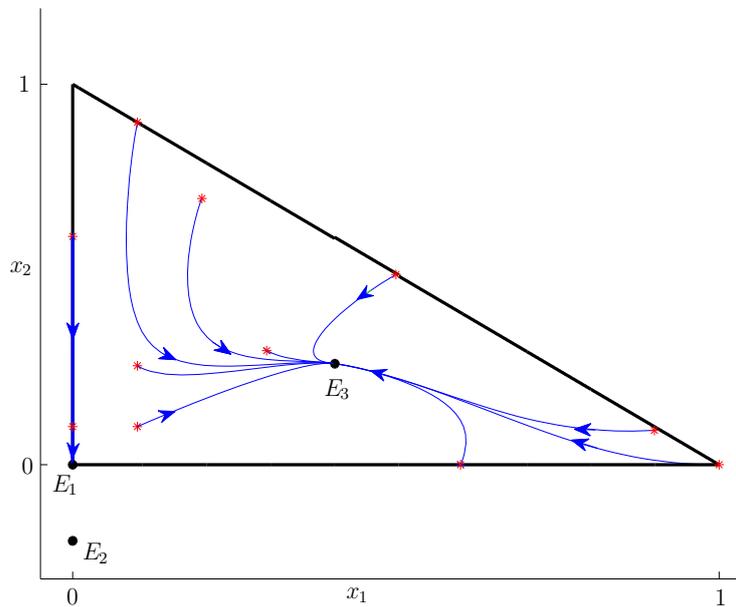


Figure 5 : Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) : la variété stable de E_1 est sur l'axe (Ox_2) .

Cas 3 :

On considère le système (2.6) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 8 \quad , \quad \mu_2 = 3 \quad , \quad k_1 = 1 \quad , \quad k_2 = 0.6 \quad \text{et} \quad q = 0.76$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0, 0) \quad , \quad E_2(0, -0.7) \quad \text{et} \quad E_3(0.0363, -0.12336)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.3 < 1 \quad \text{et} \quad \lambda^* = 1.0870 > 1$$

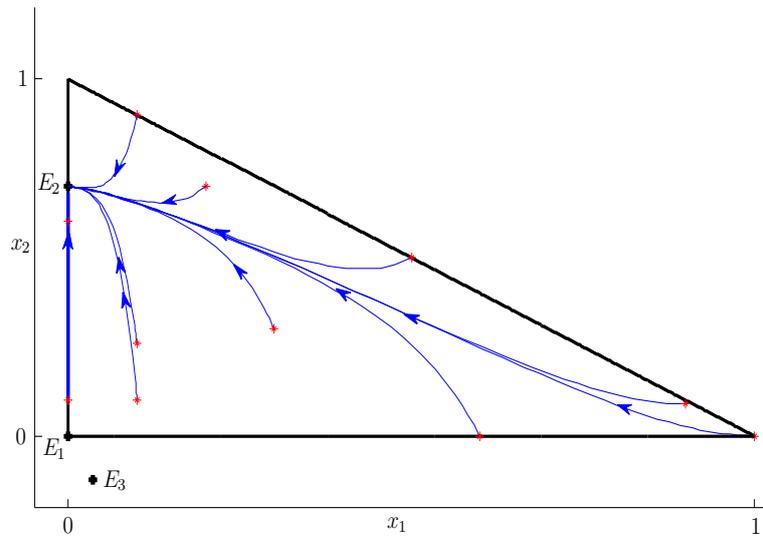


Figure 6 : Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) .

Cas 4 :

On considère le système (2.6) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \quad , \quad \mu_2 = 7 \quad , \quad k_1 = 1 \quad , \quad k_2 = 3 \quad \text{et} \quad q = 0.2$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0,0) \quad , \quad E_2(0,0.5) \quad \text{et} \quad E_3(-0.1296,0.5977)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.5 < 1 \quad \text{et} \quad \lambda^* = 0.5319 < 1$$

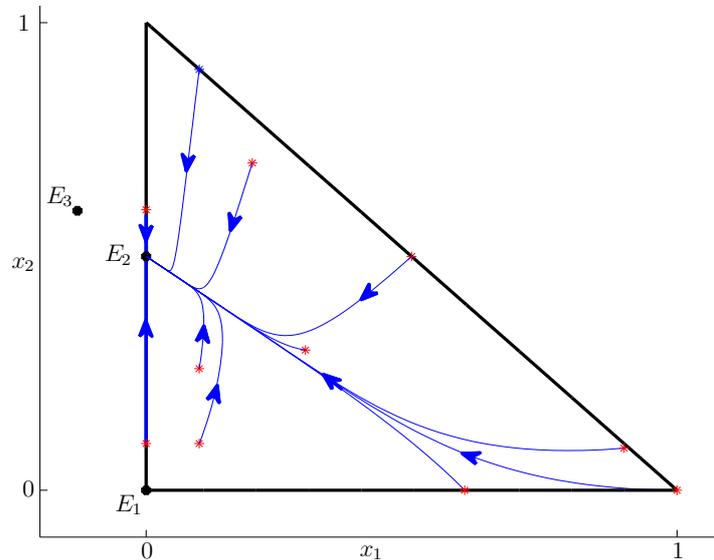


Figure 7 : Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) .

Cas 5 :

On considère le système (2.6) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \quad , \quad \mu_2 = 5 \quad , \quad k_1 = 1 \quad , \quad k_2 = 3 \quad \text{et} \quad q = 0.2$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1(0, 0) , E_2(0, 0.25) \text{ et } E_3(0.2326, 0.2355)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.75 < 1 \text{ et } \lambda^* = 0.53 < 1$$

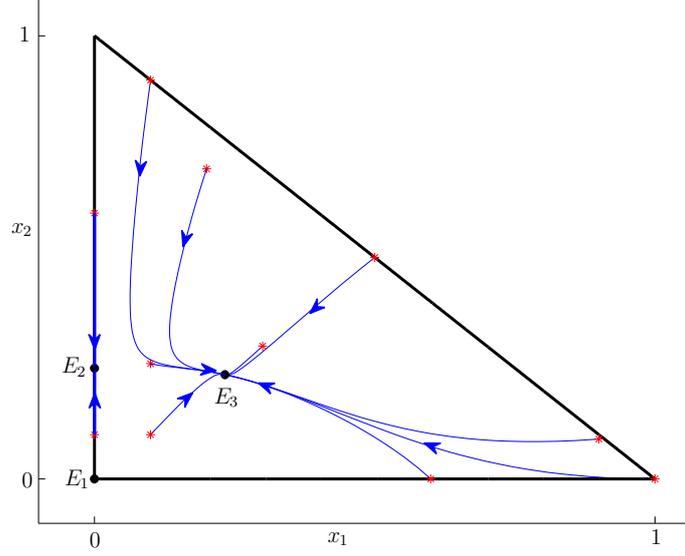


Figure 8 : Trajectoires dans l'espace (x_1, x_2) : la variété stable de E_2 est sur l'axe (Ox_2) .

2.5 Analyse globale

Nous allons utiliser le théorème de Thieme [A.7] pour remonter au modèle (2.4) à partir du modèle (2.6).

Soient les points d'équilibres :

$$E_1^3(1, 0, 0) , E_2^3(\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2)$$

et

$$E_3^3 \left(\lambda^*, \frac{(1 - \lambda^*)(1 - f_2(\lambda^*))}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)}, \frac{(1 - \lambda^*)(f_1(\lambda^*) - 1)}{f_1(\lambda^*) - f_2(\lambda^*)} \right)$$

du système (2.4) qui correspondent respectivement à ceux E_1, E_2 et E_3 du système (2.6).

Théorème 2.5.1.

- (i) Dans le cas 1, E_1^3 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.4) issue de R_+^3 .
- (ii) Dans les cas 3 et 4, E_2^3 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.4) issue de R_+^3 avec $x_1(0) + x_2(0) > 0$.

(iii) Dans les cas 2 et 5, E_3^3 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution de (2.4) issue de R_+^3 avec $x_1(0) > 0$.

Preuve. Dans tous les cas, les points d'équilibre des deux systèmes (2.4) et (2.6) sont tous hyperboliques. D'après le théorème (2.3.1), chaque solution de (2.6) converge vers un point d'équilibre et il n'y a ni orbite homocline ni chaîne fermée de points d'équilibres pour (2.6). Du théorème de Thieme [A.7], il résulte que chaque solution de (2.4) converge vers l'un des points d'équilibre de (2.4) ; soit E_1^3 , E_2^3 ou E_3^3 .

(i) Dans le cas 1, E_1^3 est le seul point d'équilibre qui existe et est globalement asymptotiquement stable.

(ii) Dans les cas 3 et 4, le point d'équilibre E_1^3 est un point selle. Dans le cas 3, la variété stable est de dimension 2 et est sur le bord du cône positif Ω_3 . Le point d'équilibre E_1^3 attire donc toutes les solutions issues du bord de Ω_3 . Dans le cas 4, la variété stable est de dimension 1 et est sur le bord Ω_3 . Le point d'équilibre E_2^3 attire donc toutes les solutions avec $x_1(0) + x_2(0) > 0$.

(iii) Dans le cas 2, le seul point d'équilibre instable est E_1^3 et sa variété stable est la même que celle dans le cas 3. Dans le cas 5, les points d'équilibre E_1^3 et E_2^3 existent et sont à la fois instables. La variété stable de E_1^3 est la même que celle dans le cas 4 et la variété stable à deux dimensions de E_2^3 est sur le bord $x_1 = 0$. On déduit que le point d'équilibre E_3^3 attire toute solution partant de $x_1(0) > 0$. □

En résumé, on a le tableau suivant :

Cas	Conditions d'existence et de stabilité globale	Points d'équilibre
1	$\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 > 1$	E_1^3
2	$\lambda^* < 1$ et $\lambda_2 > 1$	E_1^3, E_3^3
3	$\lambda^* > 1$ et $\lambda_2 < 1$	E_1^3, E_2^3
4	$\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 < \lambda^*$	E_1^3, E_2^3
5	$\lambda^* < 1$, $\lambda_2 < 1$ et $\lambda_2 > \lambda^*$	E_1^3, E_2^3, E_3^3

Tableau 3 : Résumé sur les conditions d'existence des points d'équilibre et celles de stabilité asymptotique globale des points d'équilibre "encadrés".

2.6 Simulations numériques

Dans cette section, nous faisons cinq simulations numériques qui illustrent les résultats avec les fonctions de croissance de type Holling II :

$$f_i(s) = \frac{\mu_i s}{k_i + s} \text{ pour } i = 1, 2$$

et les conditions initiales présentées par les signes (*) et (*) dans R_+^3 .

Cas 1 :

On considère le système (2.4) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \text{ , } \mu_2 = 3.5 \text{ , } k_1 = 2.2 \text{ , } k_2 = 3 \text{ et } q = 0.3$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1^3(1, 0, 0) \text{ , } E_2^3(1.2, 0, -0.2) \text{ et } E_3^3(1.4474, 0.2149, -0.6622)$$

avec :

$$\lambda_2 = 1.2 > 1 \text{ et } \lambda^* = 1.4474 > 1$$

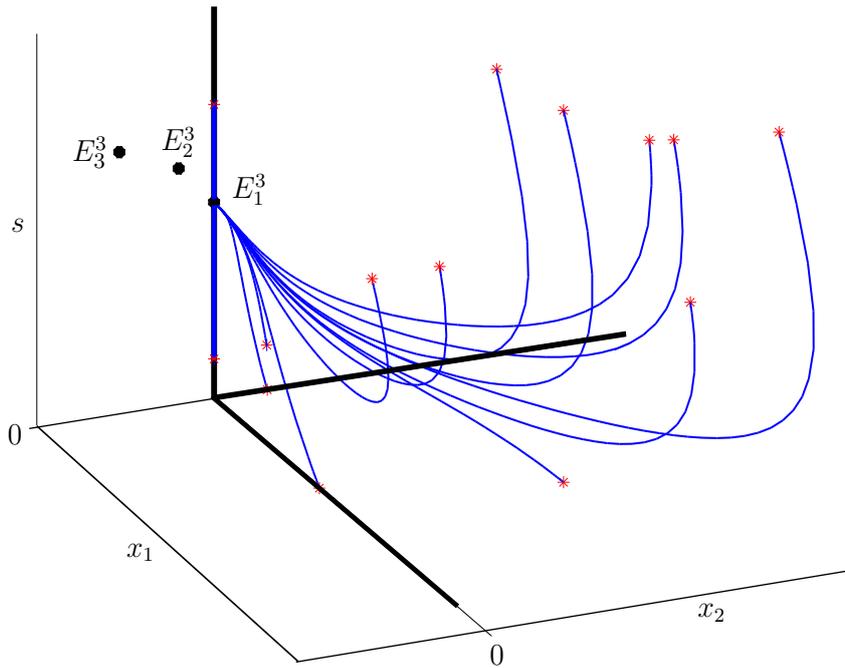


Figure 9 : Trajectoires dans l'espace (s, x_1, x_2) .

Cas 2 :

On considère le système (2.4) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \text{ , } \mu_2 = 3.5 \text{ , } k_1 = 0.5 \text{ , } k_2 = 3 \text{ et } q = 0.3$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1^3(1, 0, 0) \text{ , } E_2^3(1.2, 0, -0.2) \text{ et } E_3^3(0.3289, 0.4054, 0.2656)$$

avec :

$$\lambda_2 = 1.2 > 1 \text{ et } \lambda^* = 0.3289 < 1$$

Les conditions initiales dans $\mathbb{R}_+^3 \setminus (Osx_2)$ sont présentées par le signe (*) et celles sur le plan (Osx_2) par (*).

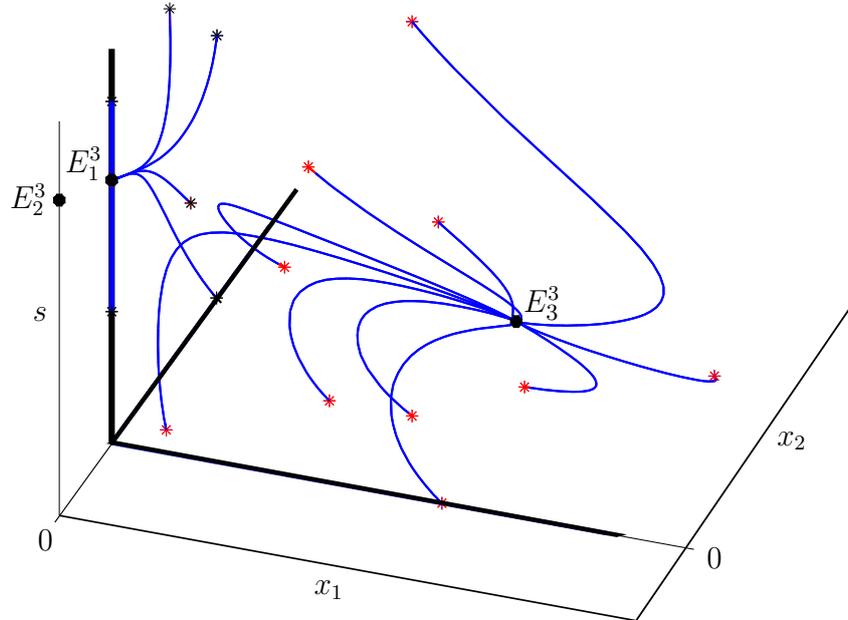


Figure 10 : Trajectoires dans l'espace (s, x_1, x_2) : la variété stable de E_1^3 est sur le plan (Osx_2) .

Cas 3 :

On considère le système (2.4) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 7.6 \text{ , } \mu_2 = 3 \text{ , } k_1 = 1.5 \text{ , } k_2 = 0.8 \text{ et } q = 0.76$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1^3(1, 0, 0) \text{ , } E_2^3(0.4, 0, 0.6) \text{ et } E_3^3(1.8204, 0.4271, -1.2475)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.4 < 1 \text{ et } \lambda^* = 1.8204 > 1$$

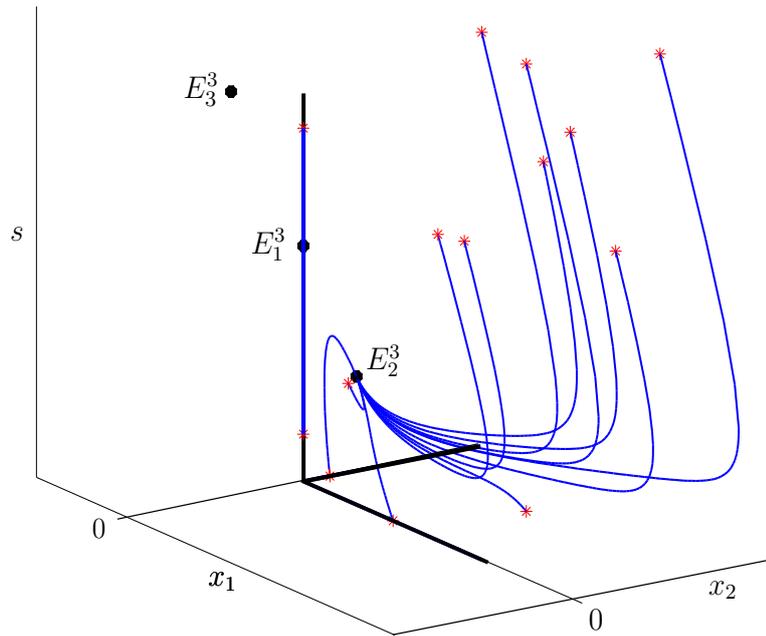


Figure 11 : Trajectoires dans l'espace (s, x_1, x_2) : la variété stable de E_1^3 est sur l'axe (Os) .

Cas 4 :

On considère le système (2.4) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 2.7 \quad , \quad \mu_2 = 5.5 \quad , \quad k_1 = 1 \quad , \quad k_2 = 3 \quad \text{et} \quad q = 0.2$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1^3(1, 0, 0) \quad , \quad E_2^3(0.6667, 0, 0.3333) \quad \text{et} \quad E_3^3(0.8621, -1.4069, 1.5448)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.6667 < 1 \quad \text{et} \quad \lambda^* = 0.8621 < 1$$

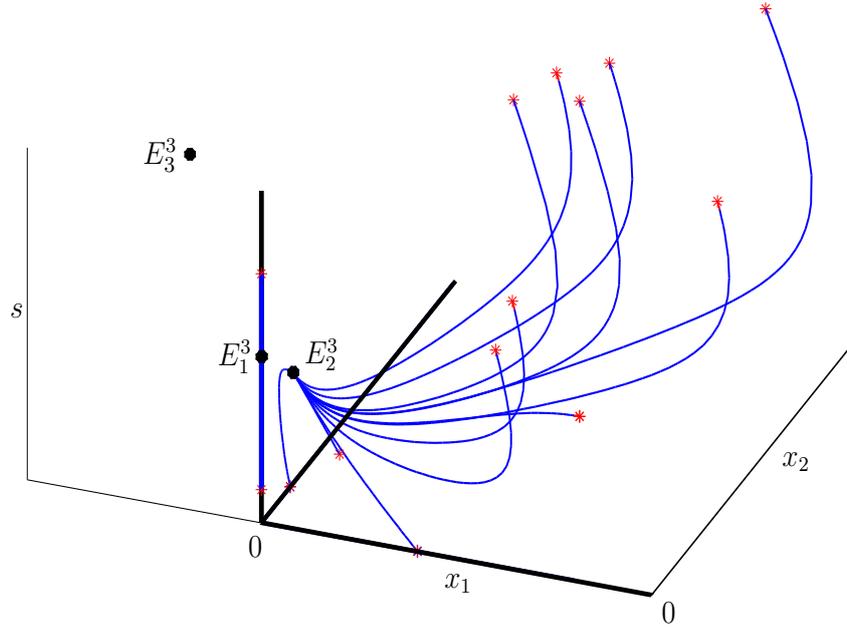


Figure 12 : Trajectoires dans l'espace (s, x_1, x_2) : la variété stable de E_1^3 est sur l'axe (Os) .

Cas 5 :

On considère le système (2.4) avec le choix suivant des fonctions :

$$\mu_1 = 3.6 \quad , \quad \mu_2 = 5 \quad , \quad k_1 = 1 \quad , \quad k_2 = 3 \quad \text{et} \quad q = 0.2$$

Les points d'équilibre sont :

$$E_1^3(1, 0, 0) \quad , \quad E_2^3(0.75, 0, 0.25) \quad \text{et} \quad E_3^3(0.5319, 0.2326, 0.2355)$$

avec :

$$\lambda_2 = 0.75 < 1 \quad \text{et} \quad \lambda^* = 0.5319 < 1$$

Les conditions initiales dans $\mathbb{R}_+^3 \setminus (Ox_2)$ sont présentées par le signe (*) et celles sur le plan (Ox_2) par (*).

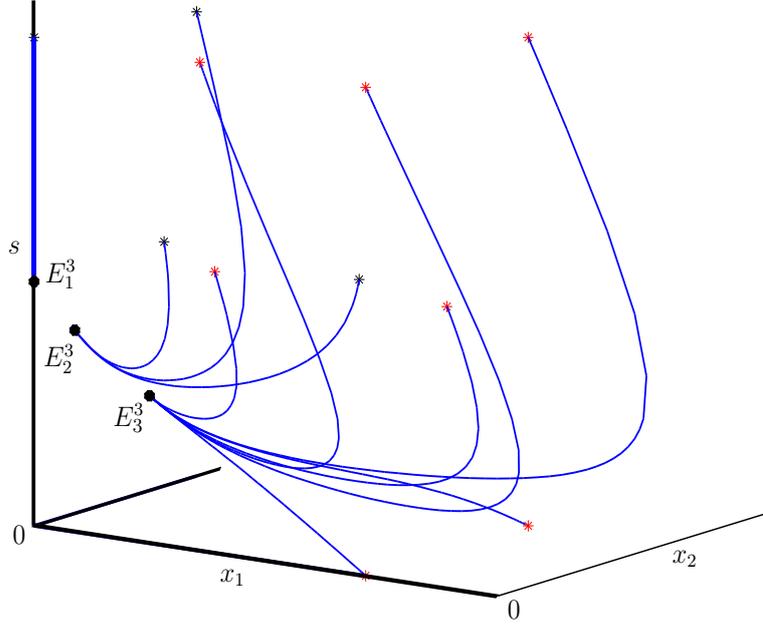


Figure 13 : Trajectoires dans l'espace (s, x_1, x_2) : la variété stable de E_1^3 est sur l'axe (Os) et celle de E_2^3 est sur le plan (Osx_2) .

2.7 Discussion

Étant donné que la production commerciale de produits fabriqués à partir d'organismes génétiquement modifiés est une réalité, il est donc essentiel de comprendre le comportement asymptotique de ces modèles.

L'analyse globale nous conduit à conclure qu'il existe un point d'équilibre intérieur E_3^3 globalement asymptotiquement stable, ce qui représente un résultat souhaité. D'autre part, l'attractivité globale du point d'équilibre E_2^3 explique l'exclusion compétitive du plasmid-bearing dans le chemostat, et cela ne présente aucun intérêt dans la production.

Dans ce qui suit, on se propose de faire une analyse de bifurcation du modèle initial (2.1) en faisant varier le taux dilution D .

À partir des points d'équilibre du système (2.4), on déduit ceux du système (2.1) suivants :

$$e_1(s^\circ, 0, 0), \quad e_2(\delta_2, 0, \gamma(s^\circ - \delta_2))$$

et

$$e_3\left(\delta^*, \frac{\gamma(s^\circ - \delta^*)(D - f_2(\delta^*))}{f_1(\delta^*) - f_2(\delta^*)}, \frac{\gamma(s^\circ - \delta^*)(f_1(\delta^*) - D)}{f_1(\delta^*) - f_2(\delta^*)}\right)$$

avec :

$$\delta^* := f_1^{-1}\left(\frac{D}{1-q}\right) \quad \text{et} \quad \delta_2 := f_2^{-1}(D)$$

On dresse le tableau suivant qui résume les conditions d'existence des points d'équilibre et celles de stabilité asymptotique globale des points d'équilibre "encadrés".

<i>Cas</i>	<i>Conditions d'existence et de stabilité globale</i>	<i>Points d'équilibre</i>
1	$\delta^* > s^\circ$ et $\delta_2 > s^\circ$	e_1
2	$\delta^* < s^\circ$ et $\delta_2 > s^\circ$	e_1, e_3
3	$\delta^* > s^\circ$ et $\delta_2 < s^\circ$	e_1, e_2
4	$\delta^* < s^\circ$, $\delta_2 < s^\circ$ et $\delta_2 < \delta^*$	e_1, e_2
5	$\delta^* < s^\circ$, $\delta_2 < s^\circ$ et $\delta_2 > \delta^*$	e_1, e_2, e_3

Tableau 4 : Résumé sur les conditions d'existence et de stabilité asymptotique globale des points d'équilibre.

Le sens biologique de chaque cas est présenté dans le tableau suivant :

<i>Cas</i>	<i>Sens biologique</i>
1	L'extinction des deux espèces (lessivage).
3 et 4	Le plasmid-free remporte la compétition.
2 et 5	La coexistence entre les deux espèces.

Tableau 5 : Sens biologique de chaque cas.

Dans ce qui suit, on montre que la variation de D entraîne un changement du nombre de points d'équilibre ainsi que leurs comportements asymptotiques.

En choisissant les fonctions f_1 et f_2 de type Holling II, on peut envisager les quatre cas suivants :

1. $(1 - q)f_1(s) > f_2(s) \quad \forall s > 0$.
2. $(1 - q)f_1(s) < f_2(s) \quad \forall s > 0$.
3. $(1 - q)f_1(s) < f_2(s)$ pour $s < \hat{s}$ et $(1 - q)f_1(s) > f_2(s)$ pour $s > \hat{s}$.
4. $(1 - q)f_1(s) > f_2(s)$ pour $s < \hat{s}$ et $(1 - q)f_1(s) < f_2(s)$ pour $s > \hat{s}$.

On note :

$$A_1 := (1 - q)f_1(s^\circ) \quad , \quad A_2 := f_2(s^\circ)$$

Cas 1 : $(1 - q)f_1(s) > f_2(s) \quad \forall s > 0$

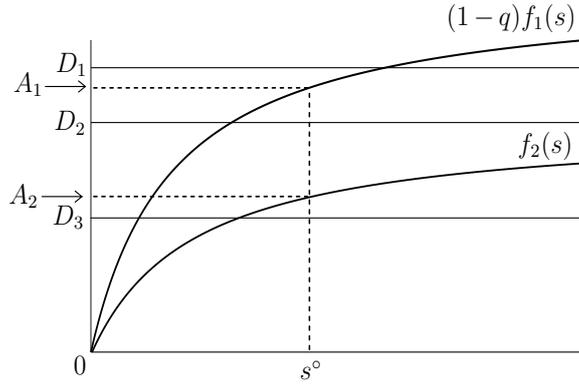


Figure 14 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta^* < \delta_2 \quad , \quad A_2 < A_1$$

La figure 14 montre que la diminution de D résulte un changement de stabilité de e_1 vers e_3 (cas 1, 2 et 5). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1 , D_2 et D_3 respectivement.

Cas 2 : $(1 - q)f_1(s) < f_2(s) \quad \forall s > 0$

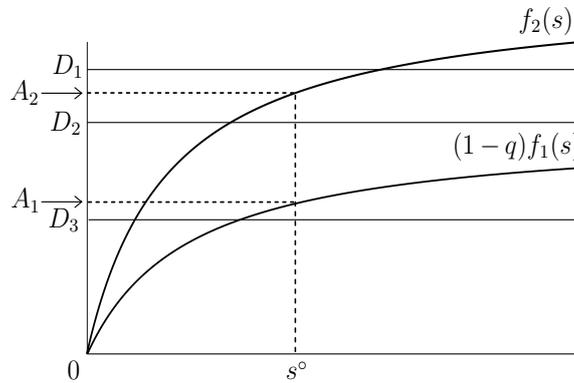


Figure 15 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta_2 < \delta^* \quad , \quad A_1 < A_2$$

Dans ce cas, la diminution de D entraîne un changement de stabilité de e_1 vers e_2 (cas 1, 3 et 4). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1 , D_2 et D_3 respectivement.

Cas 3 : $(1 - q)f_1(s) < f_2(s)$ pour $s < \hat{s}$ et $(1 - q)f_1(s) > f_2(s)$ pour $s > \hat{s}$

On peut envisager deux cas :

$$s^\circ < \hat{s} \quad \text{et} \quad s^\circ > \hat{s}$$

Si $s^\circ < \hat{s}$, on a la figure suivante :

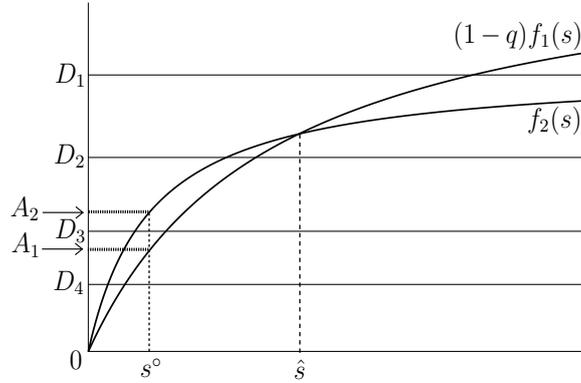


Figure 16 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta^* < \delta_2 \quad , \quad A_1 < A_2 \quad \text{pour } D_1$$

et

$$\delta^* > \delta_2 \quad , \quad A_1 < A_2 \quad \text{pour } D_2, D_3 \text{ et } D_4$$

On a un changement de stabilité de e_1 vers e_2 (cas 1, 1, 3 et 4). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1, D_2, D_3 et D_4 respectivement.

Si $s^\circ > \hat{s}$, on a la figure suivante :

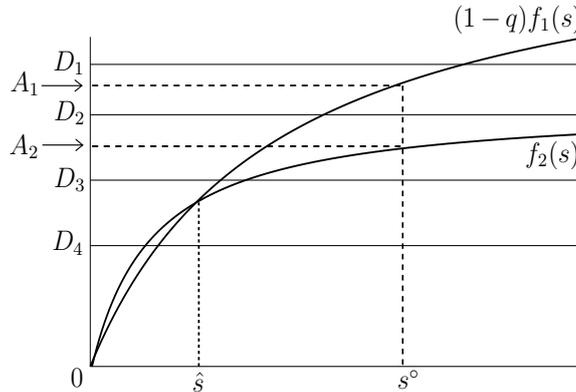


Figure 17 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta^* < \delta_2 \quad , \quad A_1 > A_2 \quad \text{pour } D_1, D_2 \text{ et } D_3$$

et

$$\delta^* > \delta_2 \quad , \quad A_1 > A_2 \quad \text{pour } D_4$$

On a un changement de stabilité de e_1 vers e_3 puis vers e_2 (cas 1, 2, 5 et 4). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1, D_2, D_3 et D_4 respectivement.

Cas 4 : $(1 - q)f_1(s) > f_2(s)$ pour $s < \hat{s}$ et $(1 - q)f_1(s) < f_2(s)$ pour $s > \hat{s}$

On peut envisager deux cas :

$$s^\circ < \hat{s} \text{ et } s^\circ > \hat{s}$$

Si $s^\circ < \hat{s}$, on a la figure suivante :

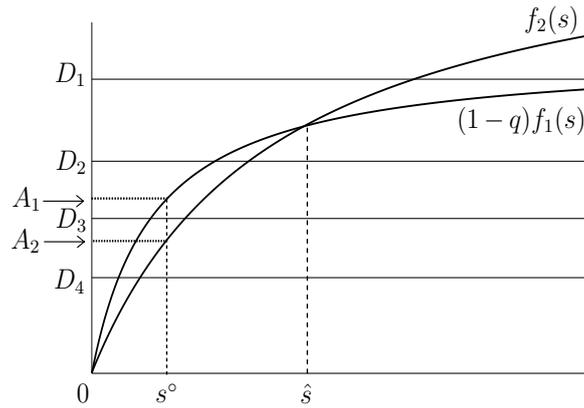


Figure 18 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta^* > \delta_2 \text{ , } A_1 > A_2 \text{ pour } D_1$$

et

$$\delta^* < \delta_2 \text{ , } A_1 > A_2 \text{ pour } D_2, D_3 \text{ et } D_4$$

On a un changement de stabilité de e_1 vers e_3 (cas 1, 1, 2 et 5). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1, D_2, D_3 et D_4 respectivement.

Si $s^\circ > \hat{s}$, on a la figure suivante :

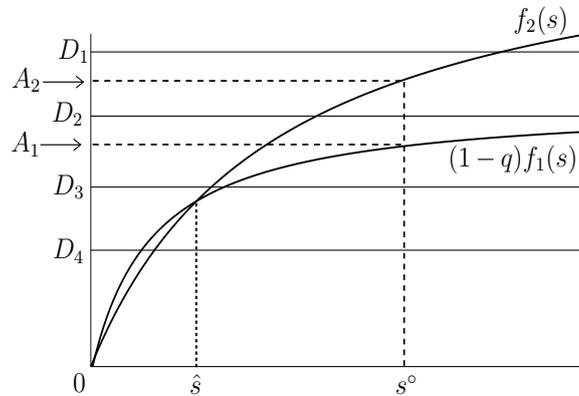


Figure 19 : Graphes de $(1 - q)f_1$ et f_2 .

On a :

$$\delta^* > \delta_2 \quad , \quad A_1 < A_2 \quad \text{pour} \quad D_1, D_2 \text{ et } D_3$$

et

$$\delta^* < \delta_2 \quad , \quad A_1 < A_2 \quad \text{pour} \quad D_4$$

On a un changement de stabilité de e_1 vers e_2 puis vers e_3 (cas 1, 3, 4 et 5). Ces cas correspondent aux taux de dilution D_1, D_2, D_3 et D_4 respectivement.

Annexe A

Dans cette partie, nous exposons quelques outils mathématiques que nous avons utilisés dans ce mémoire. Ces outils sont cités dans les références [1], [3], [5], [7] et [8].

Un *système dynamique* est un modèle permettant de décrire l'évolution au cours du temps d'un ensemble d'objets en interaction. Cet ensemble d'objets est défini par le modélisateur.

Soient $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ et $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ une application supposée localement lipschitzienne sur Ω . Un *système dynamique* est donné par :

$$\frac{dx}{dt} = f(x) , \quad x(0) = x_0 , \quad x \in \Omega \quad (\text{A.1})$$

En mathématique, la notion de stabilité de Lyapunov apparaît dans l'étude des systèmes dynamiques. L'idée de Lyapunov consiste à dire que si toute solution de (A.1) issue autour d'un point x reste autour de ce point, alors x est *stable* au sens de Lyapunov. De plus, si toute solution converge vers x alors x est *asymptotiquement stable*.

Définitions A.1.

- On dit que $x^* \in \Omega$ est un point d'équilibre du système (A.1) si $f(x^*) = 0$.
- x^* est stable au sens de Lyapunov si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour toute trajectoire x du système (A.1) on ait :

$$\|x(0) - x^*\| \leq \delta \Rightarrow \|x(t) - x^*\| \leq \varepsilon \quad \forall t > 0$$

- x^* est attractif s'il existe $r > 0$ tel que pour toute trajectoire x du système (A.1) on ait :

$$\|x(0) - x^*\| \leq r \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- x^* est globalement attractif si pour toute trajectoire x du système (A.1) on a :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- x^* est asymptotiquement stable s'il est à la fois stable au sens de Lyapunov et attractif. Il est globalement asymptotiquement stable s'il est à la fois stable au sens de Lyapunov et globalement attractif.
- Un ensemble attractant D pour le système (A.1) est un domaine compact tel que toute trajectoire partant du bord de D rentre à l'intérieur de D .
- Un ensemble D est dit positivement invariant pour le système (A.1) si toute trajectoire issue d'un point de D est entièrement contenue dans D .
- Un ensemble D est dit connexe s'il n'est pas la réunion de deux ouverts disjoints (c'est-à-dire s'il est constitué d'un seul 'morceau'). Il est de plus simplement connexe si tout lacet tracé dans D est homotope à un lacet constant (c'est-à-dire s'il n'a pas de 'trous').
- Soit $\varphi(t, x)$ la solution du système (A.1) issue de $x \in \Omega$. L'ensemble :

$$\omega(x) = \{y \in \Omega / \exists t_n \rightarrow +\infty \text{ telle que } \varphi(t_n, x) \rightarrow y \text{ lorsque } n \rightarrow +\infty\}$$

est appelé l'ensemble ω -limite de x (c'est l'ensemble des valeurs d'adhérence de x en $+\infty$).

- Le système linéaire :

$$\frac{dy}{dt} = Df(x^*)y, \quad y \in \mathbb{R}^n, \quad Df(x^*) : \text{la matrice jacobienne en } x^* \quad (\text{A.2})$$

s'appelle linéarisé du système (A.1) au point d'équilibre x^* .

- Le point d'équilibre x^* du système (A.1) est dit hyperbolique lorsque toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne $Df(x^*)$ sont de partie réelle non nulle.
- On dit que le système (A.1) est dissipatif s'il existe une constante $M > 0$ telle que pour toute solution $x(t)$ on a :

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} |x(t)| \leq M$$

Cela signifie qu'il existe un sous-ensemble compact dans lequel chaque solution finit par entrer sans ne plus en sortir.

- La variété stable W^s d'un point d'équilibre x^* du système (A.1) est une variété qui est tangente au sous-espace stable E^s (somme directe des sous-espaces propres correspondants aux valeurs propres de partie réelle négative) du système linéarisé (A.2) et telle que toutes les trajectoires issues de W^s tendent vers x^* quand $t \rightarrow +\infty$. De même, la variété instable W^u d'un point d'équilibre x^* du système (A.1) est une variété qui est tangente au sous-espace instable E^u (somme directe des sous-espaces propres correspondants aux valeurs propres de partie réelle positive) du système linéarisé (A.2) et telle que toutes les trajectoires issues de W^u s'éloignent de x^* quand $t \rightarrow +\infty$. Enfin, la variété centrale W^c d'un point d'équilibre x^* du système (A.2) est une variété tangente au sous-espace central E^c (somme directe des sous-espaces propres correspondants aux valeurs propres de partie réelle nulle).

Théorème A.1 (Hartman-Grobman). [3] *Si x^* est un point d'équilibre hyperbolique du système (A.1) alors, il existe deux ouverts U et V de \mathbb{R}^n contenant respectivement x^* et 0 , et un homéomorphisme $h : U \rightarrow V$ tel que $h(x^*) = 0$ et qui envoie les trajectoires du système (A.1) bijectivement sur les trajectoires de son linéarisé au point x^* dans $V = h(U)$ en gardant l'orientation donnée par le temps t .*

Ce théorème affirme que dans le voisinage d'un point d'équilibre, les trajectoires du système (A.1) peuvent être déformées continûment dans les trajectoires de son linéarisé à ce point. Cette remarque justifie le théorème suivant :

Théorème A.2. [3]

- (i) *Si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne $Df(x^*)$ ont une partie réelle strictement négative, alors le point d'équilibre x^* est asymptotiquement stable.*
- (ii) *Si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne $Df(x^*)$ ont une partie réelle strictement positive, alors le point d'équilibre x^* est instable.*

Remarques A.1.

- (i) *La stabilité asymptotique est uniquement locale.*
- (ii) *Le théorème donne une condition suffisante, mais non nécessaire, pour la stabilité asymptotique.*

Théorème A.3 (Poincaré-Bendixson). [7] *Soient $n = 2$ et D un domaine attractant du plan pour le système (A.1). Alors, pour tout $x \in \Omega$, son ω -limite est soit :*

- *Un point d'équilibre attractif,*
- *Une trajectoire périodique (cycle limite),*
- *Une réunion de points d'équilibre reliés par des trajectoires homoclines ou hétéroclines.*

Conséquence A.1. *Si l'ensemble ω -limite, $\omega(x)$ est borné et ne contient aucun point d'équilibre, alors $\omega(x)$ est une trajectoire périodique.*

Théorème A.4 (Bendixson). [1] *Soit Ω un ouvert simplement connexe de \mathbb{R}^2 . Si :*

$$\operatorname{div}(f) := \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}$$

est de signe constant et non identiquement nulle sur Ω , alors le système (A.1) n'a aucune trajectoire périodique incluse dans Ω .

Théorème A.5 (Bendixson-Dulac). [1] *Soit Ω un ouvert simplement connexe de \mathbb{R}^2 . Si B est une fonction de classe C^1 sur Ω telle que :*

$$\operatorname{div}(B.f) := \frac{\partial(B.f_1)}{\partial x_1} + \frac{\partial(B.f_2)}{\partial x_2}$$

est de signe constant et non identiquement nulle sur Ω , alors le système (A.1) n'a aucune trajectoire périodique incluse dans Ω .

Théorème A.6 (Principe de séparation non-linéaire). [8] *Considérons le système suivant :*

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = g(y) \end{cases} \quad (\text{A.3})$$

où $(x, y) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$, f et g sont des fonctions de classe C^1 .

Supposons que :

- y^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour l'équation $\frac{dy}{dt} = g(y)$.
- x^* est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour l'équation $\frac{dx}{dt} = f(x, y^*)$.
- Toutes les solutions du système (A.3) sont bornées.

Alors (x^*, y^*) est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (A.3).

Théorème A.7 (Convergence de Thieme). [5] *Considérons les deux systèmes suivants :*

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f(y, z) \\ \frac{dz}{dt} = Az \end{cases} \quad (\text{A.4})$$

et

$$\frac{dx}{dt} = f(x, 0) \quad (\text{A.5})$$

où $z \in \mathbb{R}^m$, $(y, z) \in D \subset \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$, $x \in \Omega = \{x \in \mathbb{R}^n / (x, 0) \in D\}$ et A est une matrice carrée d'ordre m .

On suppose que les conditions suivantes sont vérifiées :

- f est de classe C^1 .
- D est positivement invariant pour (A.4).
- Le système (A.4) est dissipatif.

Si les hypothèses suivantes sont satisfaites :

- C1. Toutes les valeurs propres de A sont à partie réelle strictement négative.
- C2. Le système (A.5) admet un nombre fini de points d'équilibre x_1, x_2, \dots, x_p dans Ω dont chacun est hyperbolique.

C3. $\dim(W^s(x_i)) = n$ pour $i = 1, \dots, r$ et $\dim(W^s(x_i)) < n$ pour $i = r + 1, \dots, p$
où $W^s(x_i)$ est la variété stable du point d'équilibre x_i .

C4. $\Omega = \cup_{i=1}^p W^s(x_i)$.

C5. Le système (A.5) n'admet pas de chaîne fermée.

alors on a :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (y(t), z(t)) = (x_i, 0)$$

où $(y(t), z(t))$ est une solution de (A.4).

Bibliographie

- [1] A.A. Andronov, E.A. Leontovich, I.I. Gordon, A.G. Maier, *Qualitative Theory of Second Order Dynamical Systems*, *John Wiley and Sons*, New York, 1973.
- [2] S.B. Hsu, P. Waltman, G.S.K. Wolkowicz, *Global analysis of a model of plasmid-bearing, plasmid-free competition in a chemostat*, *J. Math. Biol.* 32, 731-742 (1994).
- [3] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, *Springer-Verlag*, New York, 2001.
- [4] D.F. Ryder, D. DiBiasio, *An operational strategy for unstable recombinant DNA cultures*, *Biotechnol Bioeng* 26, 942-947 (1984).
- [5] H.L. Smith, P. Waltman, *The Theory of the Chemostat*, *Cambridge University Press*, Cambridge, UK, 1995.
- [6] G. Stephanopoulos, G. Lapidus, *Chemostat dynamics of plasmid-bearing and plasmid-free mixed recombinant cultures*, *Chem. Engin. Sci.* 43, 49-57 (1988).
- [7] H.R. Thieme, *Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations*, *J. Math. Biol.* 30, 755-763 (1992).
- [8] F. Viel, E. Busvelle, J.P. Gauthier, *Stability of polymerization reactors using I/O linearization and a high-gain observer*, *Automatica* 31, 971-984 (1995).