

UNIVERSITÉ ABOU BEKR BELKAID DE TLEMCCEN



Faculté des Sciences
Département de Mathématiques

MÉMOIRE DE MASTER

Spécialité : Biomathématiques et Modélisation

Présenté par :
M. BADAoui Soufiane

Étude d'un modèle de compétition entre deux espèces de micro-organismes avec interaction intraspécifique dans un chemostat

Mémoire soutenu le jeudi 07 octobre 2021 devant le jury composé de :

| | | |
|---------------------|---|-----------|
| G. SENOUCI BEREKSI, | Maître de Conférences A, U. de Tlemcen, | Président |
| K. YADI, | Professeur, U. de Tlemcen, | Examineur |
| F. BORSALI, | Maître de Conférences A, U. de Tlemcen, | Encadreur |

Année Universitaire : 2020/21

Dédicace

À mes chers parents,

À ma sœur et mon frère,

À toute ma famille,

À tous mes proches amis.

Remerciements

En premier lieu, je remercie Dieu le tout puissant pour m'avoir donné la santé, la volonté, le courage et la patience pour réaliser ce travail.

Je tiens à remercier sincèrement Monsieur BORSALI Fethi pour son aide généreuse, sa disponibilité, sa gentillesse, sa grande patience et surtout ses judicieux conseils qui m'ont permis d'améliorer diverses parties de ce mémoire.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à ma famille en particulier mes chers parents qui n'a jamais cessé de me soutenir et de m'encourager pendant mes études universitaires.

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.

Comme je voudrais adresser mes sincères remerciements et toute ma gratitude à Monsieur SENOUCI BEREKSI Ghouti et à Monsieur YADI Karim non seulement pour leur consentement d'examiner ce mémoire mais également pour leur soutien et conseil pendant mes années d'études.

Enfin, j'adresse mes plus sincères remerciements à tous mes proches et amis qui m'ont toujours soutenu et encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire.

Préface

Dans ce mémoire, nous allons étudier un modèle de compétition de deux espèces de micro-organismes avec interaction intraspécifique sur un substrat limitant dans un chemostat. L'étude de ce modèle a été réalisée par Wolkowicz et Zhiqi [10]. Il s'agit de la compétition entre deux espèces de micro-organismes pour un seul substrat limitant dans un chemostat, en tenant compte des interactions intraspécifiques entre les espèces elles-mêmes avec les fonctions de croissance strictement croissantes et les taux de prélèvement différents. 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) puis celui à deux espèces (chemostat avec compétition) par des équations différentielles de processus d'évolutions physiques et biologiques. La fonction de croissance des micro-organismes est de type général, de classe C^1 , strictement croissante et s'annule en 0. Dans le modèle de compétition, nous allons énoncer un théorème très connu en théorie mathématique de chemostat appelé principe d'exclusion compétitive : l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité l'emporte sur l'autre. Ce principe est corroboré expérimentalement mais contredit par l'environnement naturel où plusieurs espèces peuvent coexister à long terme. L'approche théorique de cette dynamique de compétition dans le chemostat a été développée dans le livre de Smith et Waltman [6]. Dans le deuxième chapitre, on présente le modèle de compétition entre deux espèces de micro-organismes avec interaction intraspécifique dans le chemostat. On analyse globalement le modèle avec la fonction de croissance générale vérifiant les mêmes hypothèses du premier chapitre. Enfin, on illustre tous les résultats par des simulations numériques sous Matlab. Les outils mathématiques indispensables dans les preuves se trouvent dans l'annexe.

Table des matières

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | Introduction au chemostat | 5 |
| 1.1 | Chemostat : Généralités et définitions | 5 |
| 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 |
| 1.4 | Conclusion | 11 |
| 2 | Compétition de deux espèces avec interaction intraspécifique dans un chemostat | 12 |
| 2.1 | Description du modèle de compétition | 12 |
| 2.2 | Bornitude et positivité des solutions | 13 |
| 2.3 | Points d'équilibre et stabilité locale | 15 |
| 2.4 | Stabilité globale de l'équilibre au bord | 19 |
| 2.5 | Persistence uniforme | 21 |
| 2.6 | Simulations numériques | 24 |
| 2.7 | Conclusion | 26 |
| A | Annexe | 27 |
| | Bibliographie | 32 |

Chapitre 1

Introduction au chemostat

1.1 Chemostat : Généralités et définitions

Un *chemostat* est un appareil de laboratoire utilisé pour la culture continue des *micro-organismes* comme par exemple les bactéries ou les phytoplanctons. On place dans la chambre du chemostat les micro-organismes de concentration x dont on veut étudier la croissance. Ces micro-organismes sont nourris dans le système, de *substrat limitant* s avec une concentration d'entrée s° et un *taux de dilution* D . Les micro-organismes et le substrat seront ensuite évacués du chemostat au même taux de dilution D . On peut schématiser un chemostat de la façon suivante :

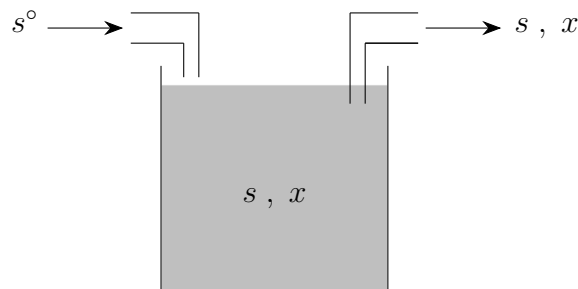


Figure 1.1 – Schéma d'un chemostat.

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

Dans tout le reste de ce mémoire, on note la dérivée par rapport à t par un point au dessus de la variable. Dans la modélisation mathématique, la concentration de micro-organisme x et celle de substrat s à l'instant t dépend de deux processus qui sont les suivants :

1. 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 conservation énoncée par *Lavoisier*. La loi

d'évolution permet d'écrire les équations

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D, \\ \dot{x} = -Dx, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0. \end{cases} \quad (1.1)$$

2. Le processus biologique décrit la croissance des micro-organismes à l'intérieur du chemostat avec un taux noté $f(s)$ appelé *fonction de croissance* des micro-organismes. Ainsi, les équations s'écrivent

$$\begin{cases} \dot{s} = -h(s)x, \\ \dot{x} = f(s)x, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0, \end{cases} \quad (1.2)$$

où $h(s)$ est la *fonction de consommation* de substrat.

On peut modéliser les deux processus par le modèle

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - h(s)x, \\ \dot{x} = (f(s) - D)x, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0. \end{cases} \quad (1.3)$$

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

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

est une constante appelée *constante de rendement de croissance*.

Le modèle mathématique s'écrit donc

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f(s)}{\gamma}x, \\ \dot{x} = (f(s) - D)x, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0. \end{cases} \quad (1.4)$$

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 strictement croissante.

La première hypothèse nous assure l'existence et l'unicité des solutions du système (1.4) pour toute condition initiale fixée. Les deux dernières hypothèses sont tout à fait naturelles : la fonction de croissance croît avec la quantité de substrat et s'annule en l'absence de substrat. Dans la littérature, il existe plusieurs types de fonctions de croissance dont trois d'entre eux sont très utilisés :

1. Fonction de type *Holling I* définie par

$$f(s) := Cs,$$

où C est une constante strictement positive.

2. Fonction de type *Holling II* définie par

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

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*.

3. Fonction de type *Holling III* définie par

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

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

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

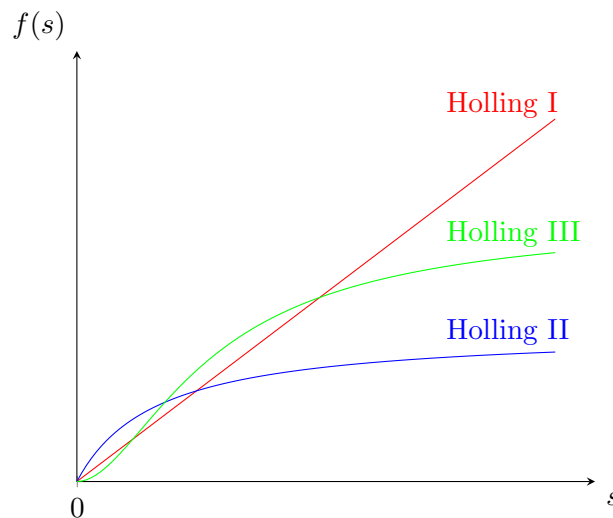


Figure 1.2 – Graphe des fonctions de croissance de type Holling I, II et III.

En effectuant le changement de variables

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

on obtient le système « normalisé »

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

avec

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

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

Le système s'écrit donc

$$\begin{cases} \dot{\bar{s}} = 1 - \bar{s} - f(\bar{s})\bar{x}, \\ \dot{\bar{x}} = (f(\bar{s}) - 1)\bar{x}, \\ \bar{s}(0) \geq 0, \bar{x}(0) > 0. \end{cases} \quad (1.5)$$

Pour simplifier l'écriture, on utilise le système

$$\begin{cases} \dot{s} = 1 - s - f(s)x, \\ \dot{x} = (f(s) - 1)x, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0. \end{cases} \quad (1.6)$$

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

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

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

D'autre part, la droite $s = 0$ est répulsive puisque $\dot{s}|_{s=0} = 1 > 0$.

En effectuant le changement de variable

$$\Sigma(t) := 1 - s(t) - x(t),$$

le système (1.6) devient

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = -\Sigma, \\ \dot{x} = (f(1 - \Sigma - x) - 1)x, \\ 1 - \Sigma(0) - x(0) \geq 0, x(0) > 0. \end{cases} \quad (1.7)$$

La première équation du système (1.7) est une équation différentielle linéaire du premier 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 (1.6) et (1.7) est dans l'ensemble Ω^2 défini par

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

On a $s(t) + x(t) = 1 - \Sigma(0)e^{-t}$ et comme les solutions sont positives alors

$$s(t) < 1 - \Sigma(0)e^{-t}, \quad x(t) < 1 - \Sigma(0)e^{-t}.$$

D'où

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) < 1, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) < 1.$$

Le système (1.6) est donc dissipatif et le système (1.7) réduit à Ω^2 est

$$\begin{cases} \dot{x} = (f(1-x) - 1)x, \\ 0 < x(0) \leq 1. \end{cases} \quad (1.8)$$

Le domaine de définition de ce système est $\mathcal{D}^1 := \{x \in \mathbb{R}_+ / x \leq 1\}$.

Le système (1.7) est donc asymptotiquement autonome et son système limite est (1.8).

\mathcal{D}^1 est positivement invariant pour (1.8). En effet, supposons qu'il existe un $\tau > 0$ tel que $x(\tau) = 0$. On déduit que x est constante puisque $\dot{x}|_{t=\tau} = 0$.

Supposons maintenant qu'il existe un certain $\tau > 0$ tel que $x(\tau) = 1$. On déduit que x est décroissante puisque $\dot{x}|_{t=\tau} = -1 < 0$.

L'isocline nulle du système (1.8) est $x = 0$ ou $x = 1 - f^{-1}(1)$.

On note $\lambda := f^{-1}(1)$ appelé *seuil de rentabilité* de x .

La dérivée de f en $x^* = 0$ est $f(1) - 1$. Le point d'équilibre $x^* = 0$ est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $\lambda > 1$.

La dérivée de f en $x^* = 1 - \lambda$ est $-(1 - \lambda)f'(\lambda)$. Le point d'équilibre $x^* = 1 - \lambda$ est globalement asymptotiquement stable si et seulement si $\lambda < 1$.

Le système admet donc deux points d'équilibre $E_0(1, 0)$ et $E_1(\lambda, 1 - \lambda)$. Comme les solutions du système (1.6) sont bornées, le théorème de principe de séparation non linéaire [A.8] nous permet de conclure que :

1. $E_0(1, 0)$ existe et est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.6) si et seulement si $\lambda > 1$.
2. $E_1(\lambda, 1 - \lambda)$ existe et est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.6) 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

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2}x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s) - D)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s) - D)x_2, \\ s(0) \geq 0, \quad x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0, \end{cases} \quad (1.9)$$

avec :

- s est la concentration du substrat.
- x_i est la concentration de l'espèce i .
- s° est la concentration du substrat à l'entrée du chemostat.
- D est le taux de dilution.
- γ_i est la constante de rendement de l'espèce i .
- f_i est la fonction de croissance de l'espèce i vérifiant les hypothèses H1, H2 et H3.

Là aussi, en effectuant le changement de variables

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

on obtient le système « normalisé »

$$\begin{cases} \dot{s} = 1 - s - f_1(s)x_1 - f_2(s)x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s) - 1)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s) - 1)x_2, \\ s(0) \geq 0, \quad x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0. \end{cases} \quad (1.10)$$

Comme précédemment, on montre facilement que le cône positif \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant. En effet, d'après la formule de variation de la constante, on a

$$x_i(t) = x_i(0) \exp\left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - 1) d\tau\right).$$

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

D'autre part, le plan $s = 0$ est répulsif puisque $\dot{s}|_{s=0} = 1 > 0$.

Après avoir effectué le changement de variable

$$\Sigma(t) := 1 - s(t) - x_1(t) - x_2(t),$$

le système (1.10) devient

$$\begin{cases} \dot{\Sigma} = -\Sigma, \\ \dot{x}_1 = (f_1(1 - \Sigma - x_1 - x_2) - 1)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(1 - \Sigma - x_1 - x_2) - 1)x_2, \\ 1 - \Sigma(0) - x_1(0) - x_2(0) \geq 0, \quad x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0. \end{cases} \quad (1.11)$$

Comme $\lim_{t \rightarrow +\infty} \Sigma(t) = 0$, l'ensemble ω -limite de n'importe quelle solution de (1.10) et (1.11) est dans l'ensemble Ω^3 défini par

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

Le système (1.11) réduit à Ω^3 est

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = (f_1(1 - x_1 - x_2) - 1)x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(1 - x_1 - x_2) - 1)x_2, \\ x_1(0) + x_2(0) \leq 1, \quad x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0. \end{cases} \quad (1.12)$$

Le domaine de définition de ce système est $\mathcal{D}^2 := \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 / x_1 + x_2 \leq 1\}$.

Le système (1.11) est donc asymptotiquement autonome et son système limite est (1.12). Comme précédemment, on montre facilement que \mathcal{D}^2 est positivement invariant pour le système (1.12).

Soit $\lambda_i := f_i^{-1}(1)$ le seuil de rentabilité de l'espèce i .

Proposition 1.3.1. *Le système (1.10) admet au plus trois points d'équilibre :*

1. $E_0(1, 0, 0)$ existe toujours et est localement asymptotiquement stable si $\lambda_1 > 1$ et $\lambda_2 > 1$.
2. $E_1(\lambda_1, 1 - \lambda_1, 0)$ existe si seulement si $\lambda_1 < 1$ et est localement asymptotiquement stable si $\lambda_1 < \lambda_2 < 1$.
3. $E_2(\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2)$ existe si seulement si $\lambda_2 < 1$ et est localement asymptotiquement stable si $\lambda_2 < \lambda_1 < 1$.

Énonçons maintenant sans démonstration le théorème dit de *principe d'exclusion compétitive*.

Théorème 1.3.1. *Supposons que $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < 1$. Alors le point d'équilibre $E_1(\lambda_1, 1 - \lambda_1, 0)$ est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.10) avec $x_1(0) > 0$, $x_2(0) > 0$ et $s(0) \geq 0$.*

1.4 Conclusion

Le théorème 1.3.1 affirme que l'espèce qui a le plus petit seuil de rentabilité survit et l'autre s'éteint. Ce résultat, connu sous le nom de principe d'exclusion compétitive, est en contradiction avec l'environnement naturel où la coexistence entre deux espèces est possible. Parmi les approches qui expliquent cette coexistence, on s'intéresse à celle de compétition entre deux espèces de micro-organismes avec interaction intraspécifique. 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 *intraspécifique* lorsque les deux micro-organismes sont de même espèce et *interspécifique* lorsqu'ils sont d'espèces différentes. Wolkowicz et Zhiqi [10] ont proposé et traité ce type de modèles.

Chapitre 2

Compétition de deux espèces avec interaction intraspécifique dans un chemostat

2.1 Description du modèle de compétition

Wolkowicz et Zhiqi [10] ont proposé un modèle dans lequel deux populations sont en compétition pour un seul substrat limitant avec interaction à la fois interspécifique et intraspécifique. Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2}x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1) - q_{12}(x_2))x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s) - D_2 - q_{21}(x_1) - q_{22}(x_2))x_2, \\ s(0) \geq 0, x_1(0) > 0, x_2(0) > 0, \end{cases} \quad (2.1)$$

avec :

- s est la concentration du substrat.
- x_i est la concentration de l'espèce i .
- s° est la concentration du substrat à l'entrée du chemostat.
- D est le taux de dilution.
- γ_i est la constante de rendement de l'espèce i .
- D_i est le taux de prélèvement de l'espèce i : il est peut être interprété de plusieurs façons comme par exemple, $D_i = D + \varepsilon_i$ où ε_i est le taux de mortalité de l'espèce i .
- f_i est la fonction de croissance de l'espèce i vérifiant les hypothèses H1, H2 et H3 du chapitre précédent. En outre, on suppose qu'il existe deux réels distincts $\lambda_i > 0$ tels que $f_i(\lambda_i) = D_i$.
- q_{ii} et q_{ij} sont les fonctions définies sur \mathbb{R}_+ à valeurs dans \mathbb{R}_+ , de classes C^1 , strictement croissantes et $q_{ii}(0) = q_{ij}(0) = 0$. Le terme $q_{ii}(x_i)$ est l'effet compétitif de l'espèce i sur elle-même : il est d'autant plus grand que la population de l'espèce i est grande. De même, le terme $q_{ij}(x_j)$ est l'effet compétitif de l'espèce j sur l'espèce i : il est aussi d'autant plus grand que la population de l'espèce j est grande.

Dans ce chapitre, on s'intéresse à la compétition intraspécifique ($q_{12}(x_2) = q_{21}(x_1) = 0$). Ainsi, le modèle s'écrit

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2}x_2, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1))x_1, \\ \dot{x}_2 = (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2))x_2, \\ s(0) \geq 0, x_1(0) > 0, x_2(0) > 0. \end{cases} \quad (2.2)$$

Les hypothèses H1, H2 et H3 nous assurent, en particulier, l'existence et l'unicité des solutions du système (2.2) pour toute condition initiale fixée ainsi que l'invariance positive du cône \mathbb{R}_+^3 . La constante λ_i est le seuil de rentabilité de l'espèce i . On attire l'attention sur le fait que le modèle (2.2) n'est pas réductible en système planaire puisque le principe de la conservation de la matière n'est pas vérifié. Nous allons donner quelques résultats préliminaires comme la dissipativité du système (2.2), l'invariance positive du cône \mathbb{R}_+^3 et la stabilité asymptotique locale des points d'équilibre. Par la suite, nous allons énoncer et démontrer un théorème qui donne des conditions suffisantes de la stabilité asymptotique globale de l'équilibre au bord. Enfin, nous allons démontrer que le système (2.2) est uniformément persistant sous certaines hypothèses.

2.2 Bornitude et positivité des solutions

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 et les conditions de lessivage, à savoir la disparition de la population de micro-organismes du chemostat par rinçage.

Proposition 2.2.1. *Le système (2.2) est dissipatif et le cône positif \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant.*

Preuve. Nous montrons d'abord que \mathbb{R}_+^3 est positivement invariant pour le système (2.2). En utilisant la formule de variation de la constante, on obtient

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - D_i - q_{ii}(x_i(\tau))) d\tau \right).$$

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

D'autre part, le plan $s = 0$ est répulsif puisque $\dot{s}|_{s=0} = Ds^\circ > 0$.

Le cône positif \mathbb{R}_+^3 est donc positivement invariant pour le système (2.2).

Montrons maintenant que le système (2.2) est dissipatif.

En effectuant le changement de variables

$$\Sigma(t) := s(t) + \frac{x_1(t)}{\gamma_1} + \frac{x_2(t)}{\gamma_2},$$

on a

$$\begin{aligned} \dot{\Sigma} &= \dot{s} + \frac{\dot{x}_1}{\gamma_1} + \frac{\dot{x}_2}{\gamma_2} = (s^\circ - s)D - D_1 \frac{x_1}{\gamma_1} - D_2 \frac{x_2}{\gamma_2} - q_{11}(x_1) \frac{x_1}{\gamma_1} - q_{22}(x_2) \frac{x_2}{\gamma_2} \\ &< (s^\circ - s)D - D_1 \frac{x_1}{\gamma_1} - D_2 \frac{x_2}{\gamma_2}. \end{aligned}$$

On en déduit que $\dot{\Sigma} < Ds^\circ - m\Sigma$ où $m := \min(D, D_1, D_2)$.

En posant $W(t) := \Sigma(t) - \frac{Ds^\circ}{m}$, l'inéquation devient $\dot{W} < -mW$. D'après le lemme de Grönwall, on a

$$W(t) < W(0)e^{-mt}.$$

Par conséquent

$$\Sigma(t) < \frac{Ds^\circ}{m} + \left(\Sigma(0) - \frac{Ds^\circ}{m} \right) e^{-mt}.$$

Comme les solutions du système (2.2) sont positives alors

$$s(t) < \frac{Ds^\circ}{m} + \left(\Sigma(0) - \frac{Ds^\circ}{m} \right) e^{-mt}, \quad \frac{x_i(t)}{\gamma_i} < \frac{Ds^\circ}{m} + \left(\Sigma(0) - \frac{Ds^\circ}{m} \right) e^{-mt}.$$

Par conséquent

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} s(t) \leq \frac{Ds^\circ}{m}, \quad \limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \leq \gamma_i \frac{Ds^\circ}{m}.$$

Le système (2.2) est donc dissipatif et l'ensemble \mathcal{D}^3 défini par

$$\mathcal{D}^3 := \left\{ (s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / s \leq \frac{Ds^\circ}{m}, x_1 \leq \gamma_1 \frac{Ds^\circ}{m}, x_2 \leq \gamma_2 \frac{Ds^\circ}{m} \right\}$$

est attractant. □

Proposition 2.2.2. *Si $s^\circ < \lambda_i$ pour tout $i = 1, 2$ alors, pour toute condition initiale positive, on a*

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

Preuve. Si $s^\circ < \lambda_i$ pour tout $i = 1, 2$ alors il existe une constante $\varepsilon_0 > 0$ telle que $s^\circ + \varepsilon_0 < \lambda_i$. De la démonstration de la proposition 2.2.1, on déduit qu'il existe $t_0 > 0$ tel que pour tout $t > t_0$ on a soit $s(t) < s^\circ$, soit $s(t) > s^\circ$.

Si $s(t) < s^\circ$ pour tout $t > t_0$ alors $s(t) < s^\circ + \varepsilon_0$.

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

$$\begin{aligned} x_i(t) &= x_i(0) \exp \left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - q_{ii}(x_i(\tau)) - D_i) d\tau \right) \\ &= x_i(0) \exp \left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau \right) \exp \left(- \int_0^t (q_{ii}(x_i(\tau))) d\tau \right) \\ &\leq x_i(0) \exp \left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau \right). \end{aligned}$$

On pose

$$h_i(t) := \exp \left(\int_0^t (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau \right).$$

On a

$$h_i(t) = K_i \exp \left(\int_{t_0}^t (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau \right),$$

où $K_i := \exp\left(\int_0^{t_0} (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau\right)$ est une constante strictement positive.

On a donc

$$x_i(t) \leq K_i x_i(0) \exp\left(\int_{t_0}^t (f_i(s(\tau)) - D_i) d\tau\right).$$

Comme $f_i(s(\tau)) < f_i(s^\circ + \varepsilon_0)$ pour tout $\tau > t_0$, on peut écrire

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

où $A_i := f_i(s^\circ + \varepsilon_0) - D_i < 0$ puisque $s^\circ + \varepsilon_0 < \lambda_i$ pour tout $i = 1, 2$.

Comme les solutions du système sont positives alors $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$.

Supposons maintenant que $s(t) > s^\circ$ pour tout $t > t_0$ alors $\dot{s} < 0$. On déduit que $\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = \bar{s} \geq s^\circ$. Si $\bar{s} > s^\circ$ alors $\dot{s} < (s^\circ - \bar{s})D < 0$ pour tout $t > t_0$. D'où $\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = -\infty$ qui est une contradiction.

On a donc

$$\forall \xi > 0 \quad \exists \delta > 0 : \forall t > \delta \quad |s(t) - s^\circ| < \xi.$$

D'où $s(t) < s^\circ + \xi$ pour tout $t > \delta$. En particulier, il existe $\delta_1 > 0$ tel que $s(t) < s^\circ + \varepsilon_0$ pour tout $t > \delta_1$. De la même manière que dans le premier cas, on déduit que $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) = 0$. \square

Remarque 2.2.1. Dans tout le reste de ce chapitre, on suppose que $s^\circ > \lambda_2 > \lambda_1$.

2.3 Points d'équilibre et stabilité locale

Proposition 2.3.1. Le système (2.2) admet au plus quatre points d'équilibre :

1. Le point d'équilibre de lessivage $E_0(s^\circ, 0, 0)$ existe toujours et est instable.
2. Le point d'équilibre $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$ avec $\lambda_1 < \tilde{s}_1 < s^\circ$ existe toujours et est unique. Il est localement asymptotiquement stable si $\tilde{s}_1 < \lambda_2$. Il est instable si $\tilde{s}_1 > \lambda_2$.
3. Le point d'équilibre $E_2(\tilde{s}_2, 0, \tilde{x}_1)$ avec $\lambda_2 < \tilde{s}_2 < s^\circ$ existe toujours et est unique. Il est toujours instable.
4. Le point d'équilibre intérieur $E^*(s^*, x_1^*, x_2^*)$ avec $\lambda_2 < s^* < s^\circ$ existe et est unique si et seulement si

$$f_1(\lambda_2) - D_1 < q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \lambda_2)D}{f_1(\lambda_2)} \right).$$

S'il existe, cet équilibre est toujours localement asymptotiquement stable.

Preuve. Les isoclines nulles du système (2.2) sont données par

$$\begin{cases} (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1}x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2}x_2 = 0, \\ (f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1))x_1 = 0, \\ (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2))x_2 = 0. \end{cases}$$

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

De la première équation, on a $s = s^\circ$. $E_0(s^\circ, 0, 0)$ est donc un point d'équilibre du système (2.2). La matrice jacobienne de (2.2) au point $E_0(s^\circ, 0, 0)$ est

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -D & -\frac{f_1(s^\circ)}{\gamma_1} & -\frac{f_2(s^\circ)}{\gamma_2} \\ 0 & f_1(s^\circ) - D_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(s^\circ) - D_2 \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres sont $-D$, $f_1(s^\circ) - D_1$ et $f_2(s^\circ) - D_2$. Il s'ensuit que E_0 est instable puisque $s^\circ > \lambda_2 > \lambda_1$.

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

La deuxième équation devient $f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1) = 0$ et on a

$$(s^\circ - s)D = \frac{f_1(s)}{\gamma_1} q_{11}^{-1}(f_1(s) - D_1).$$

On pose

$$g_1(s) := (s^\circ - s)D, \quad g_2(s) := \frac{f_1(s)}{\gamma_1} q_{11}^{-1}(f_1(s) - D_1).$$

g_1 et g_2 sont respectivement strictement décroissante et strictement croissante et on a

$$\begin{aligned} g_1(\lambda_1) &= (s^\circ - \lambda_1)D > 0, \quad g_1(s^\circ) = 0, \\ g_2(\lambda_1) &= 0, \quad g_2(s^\circ) = \frac{f_1(s^\circ)}{\gamma_1} q_{11}^{-1}(f_1(s^\circ) - D_1) > 0. \end{aligned}$$

Par conséquent, les fonctions g_1 et g_2 se rencontrent en un seul point $\tilde{s}_1 \in]\lambda_1, s^\circ[$ (Figure 2.1).

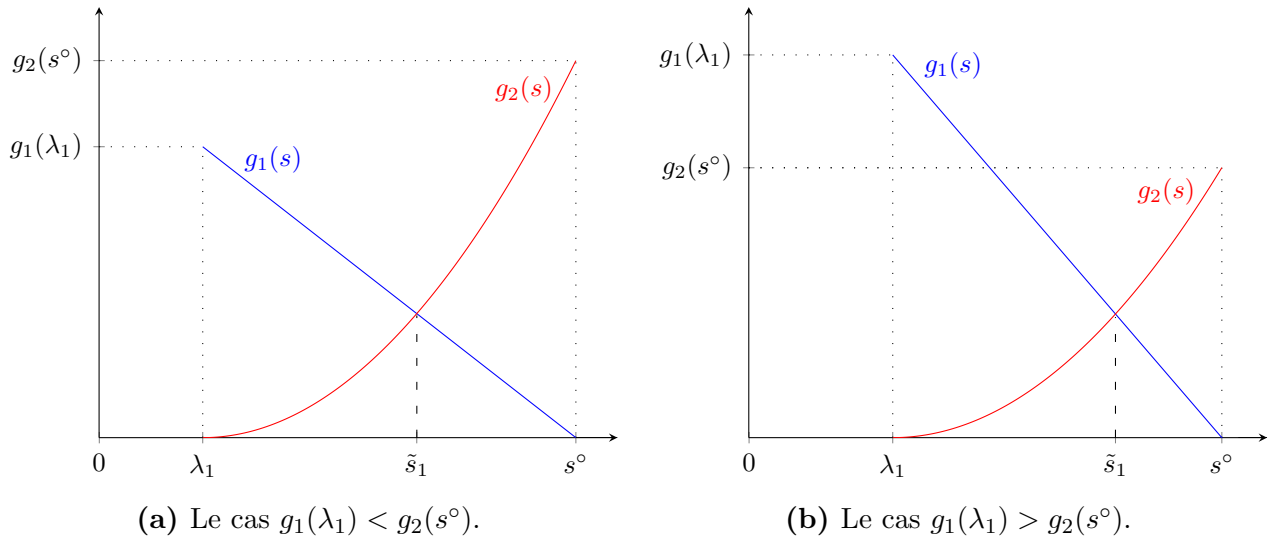


Figure 2.1 – g_1 et g_2 se rencontrent en un seul point.

Il existe donc un seul point d'équilibre $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$.

La matrice jacobienne au point E_1 est

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -D - \frac{f_1'(\tilde{s}_1)}{\gamma_1} \tilde{x}_1 & -\frac{f_1(\tilde{s}_1)}{\gamma_1} & -\frac{f_2(\tilde{s}_1)}{\gamma_2} \\ f_1'(\tilde{s}_1) \tilde{x}_1 & -q'_{11}(\tilde{x}_1) \tilde{x}_1 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(\tilde{s}_1) - D_2 \end{bmatrix}.$$

L'équation caractéristique de cette matrice est

$$(f_2(\tilde{s}_1) - D_2 - v)(v^2 + av + b) = 0,$$

avec

$$a := D + \frac{f_1'(\tilde{s}_1)}{\gamma_1} \tilde{x}_1 + q'_{11}(\tilde{x}_1) \tilde{x}_1 > 0, \quad b := q'_{11}(\tilde{x}_1) \tilde{x}_1 \left(D + \frac{f_1'(\tilde{s}_1)}{\gamma_1} \tilde{x}_1 \right) + \frac{f_1(\tilde{s}_1) f_1'(\tilde{s}_1)}{\gamma_1} \tilde{x}_1 > 0.$$

La première valeur propre est $f_2(\tilde{s}_1) - D_2$. D'après le critère de Routh-Hurwitz [2], l'équation $v^2 + av + b = 0$ admet deux valeurs propres à partie réelle strictement négative. De plus, si $f_2(\tilde{s}_1) - D_2 < 0$ (ou $\tilde{s}_1 < \lambda_2$) alors E_1 est localement asymptotiquement stable. Il est instable si $\tilde{s}_1 > \lambda_2$.

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

Symétriquement pour le troisième point d'équilibre. Cet équilibre $E_2(\tilde{s}_2, 0, \tilde{x}_2)$ avec $\tilde{s}_2 \in]\lambda_2, s^\circ[$ existe et est unique.

La matrice jacobienne au point E_2 est

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} -D - \frac{f_2'(\tilde{s}_2)}{\gamma_2} \tilde{x}_2 & -\frac{f_1(\tilde{s}_2)}{\gamma_1} & -\frac{f_2(\tilde{s}_2)}{\gamma_2} \\ 0 & f_1(\tilde{s}_2) - D_1 & 0 \\ f_2'(\tilde{s}_2) \tilde{x}_2 & 0 & -q'_{22}(\tilde{x}_2) \tilde{x}_2 \end{bmatrix}.$$

L'équation caractéristique de cette matrice est $(f_1(\tilde{s}_2) - D_1 - v)(v^2 + a'v + b') = 0$ avec

$$a' := D + \frac{f_2'(\tilde{s}_2)}{\gamma_2} \tilde{x}_2 + q'_{22}(\tilde{x}_2) \tilde{x}_2 > 0, \quad b' := q'_{22}(\tilde{x}_2) \tilde{x}_2 \left(D + \frac{f_2'(\tilde{s}_2)}{\gamma_2} \tilde{x}_2 \right) + \frac{f_2(\tilde{s}_2) f_2'(\tilde{s}_2)}{\gamma_2} \tilde{x}_2 > 0.$$

La première valeur propre est $f_1(\tilde{s}_2) - D_1$. D'après le critère de Routh-Hurwitz [2], l'équation $v^2 + a'v + b' = 0$ admet deux valeurs propres à partie réelle strictement négative. Il s'ensuit que E_2 est instable puisque $\tilde{s}_2 > \lambda_2 > \lambda_1$.

4^{ème} cas : $x_1 \neq 0$ et $x_2 \neq 0$

On a

$$\begin{cases} (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1} x_1 - \frac{f_2(s)}{\gamma_2} x_2 = 0, \\ f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1) = 0, \\ f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2) = 0. \end{cases}$$

En remplaçant les expressions de x_1 et x_2 dans la première équation, on obtient

$$(s^\circ - s)D = \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} q_{ii}^{-1} (f_i(s) - D_i).$$

On pose

$$h_1(s) := (s^\circ - s)D, \quad h_2(s) := \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} q_{ii}^{-1} (f_i(s) - D_i).$$

h_1 et h_2 sont respectivement strictement décroissante et strictement croissante et on a

$$h_1(\lambda_2) = (s^\circ - \lambda_2)D > 0, \quad h_1(s^\circ) = 0,$$

$$h_2(\lambda_2) = \frac{f_1(\lambda_2)}{\gamma_1} q_{11}^{-1} (f_1(\lambda_2) - D_1) > 0, \quad h_2(s^\circ) = \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s^\circ)}{\gamma_i} q_{ii}^{-1} (f_i(s^\circ) - D_i) > 0.$$

Les fonctions h_1 et h_2 se rencontrent en un seul point $s^* \in]\lambda_2, s^\circ[$ (Figure 2.2) si et seulement si

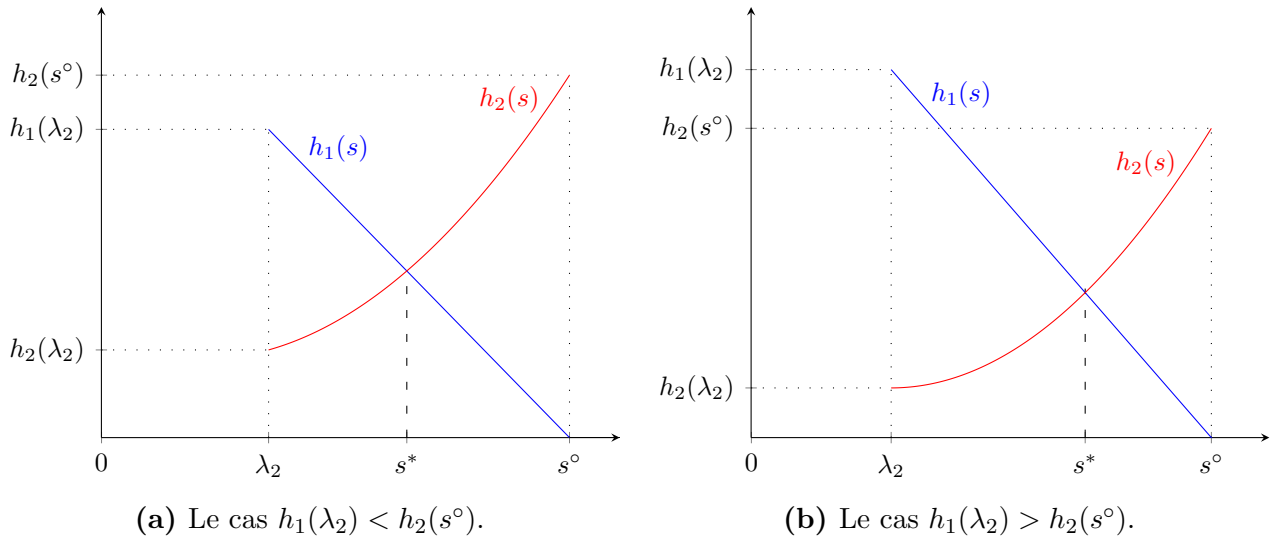


Figure 2.2 – h_1 et h_2 se rencontrent en un seul point si et seulement si $h_1(\lambda_2) > h_2(\lambda_2)$.

$$(s^\circ - \lambda_2)D > \frac{f_1(\lambda_2)}{\gamma_1} q_{11}^{-1} (f_1(\lambda_2) - D_1).$$

L'équilibre intérieur $E^*(s^*, x_1^*, x_2^*)$ avec $\lambda_2 < s^* < s^\circ$ existe et est unique si et seulement si

$$f_1(\lambda_2) - D_1 < q_{11} \left(\frac{\gamma_1 (s^\circ - \lambda_2) D}{f_1(\lambda_2)} \right).$$

La matrice jacobienne au point E^* est

$$J(E^*) = \begin{bmatrix} -D - \sum_{i=1}^2 \frac{f'_i(s^*)}{\gamma_i} x_i^* & -\frac{f_1(s^*)}{\gamma_1} & -\frac{f_2(s^*)}{\gamma_2} \\ f'_1(s^*) x_1^* & -q'_{11}(x_1^*) x_1^* & 0 \\ f'_2(s^*) x_2^* & 0 & -q'_{22}(x_2^*) x_2^* \end{bmatrix}.$$

L'équation caractéristique de cette matrice est $v^3 + a_1v^2 + a_2v + a_3 = 0$ avec

$$\begin{aligned} a_1 &:= D + B_1 + B_2 + C_1 + C_2, \\ a_2 &:= D(C_1 + C_2) + C_1C_2 + B_1(A_1 + C_1) + B_1C_2 + B_2(A_2 + C_2) + B_2C_1, \\ a_3 &:= DC_1C_2 + B_1C_2(A_1 + C_1) + B_2C_1(A_2 + C_2), \end{aligned}$$

où $A_i := f_i(s^*)$, $B_i := \frac{f'_i(s^*)}{\gamma_i}x_i^*$, $C_i := q'_{ii}(x_i^*)x_i^*$.

Selon le critère de Routh-Hurwitz [2], les conditions nécessaires et suffisantes pour que l'équation caractéristique ait toutes ses racines à partie réelle strictement négative sont $a_1 > 0$, $a_3 > 0$ et $a_1a_2 > a_3$. Les deux premières conditions sont évidemment vérifiées. On peut remarquer que a_3 est la somme du produit du 1^{er} terme de a_1 et du 2^{ème} terme de a_2 , du 4^{ème} terme de a_1 et du 5^{ème} terme de a_2 , du 5^{ème} terme de a_1 et du 3^{ème} terme de a_2 . Tous les autres termes de a_1a_2 sont strictement positifs. La dernière condition de Routh-Hurwitz est donc vérifiée. Le point d'équilibre intérieur E^* est localement asymptotiquement stable. \square

Remarque 2.3.1.

1. Si $\tilde{s}_1 > \lambda_2$ (E_1 est instable) alors le point d'équilibre intérieur E^* existe et est localement asymptotiquement stable puisque

$$f_1(\lambda_2) - D_1 < f_1(\tilde{s}_1) - D_1 = q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \tilde{s}_1)D}{f_1(\tilde{s}_1)} \right) < q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \lambda_2)D}{f_1(\lambda_2)} \right).$$

2. Si $\tilde{s}_1 < \lambda_2$ (E_1 est localement asymptotiquement stable) alors le point d'équilibre intérieur E^* n'existe pas puisque

$$f_1(\lambda_2) - D_1 > f_1(\tilde{s}_1) - D_1 = q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \tilde{s}_1)D}{f_1(\tilde{s}_1)} \right) > q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \lambda_2)D}{f_1(\lambda_2)} \right).$$

Le tableau suivant résume les conditions d'existence des points d'équilibre et celles de stabilité asymptotique locale des points d'équilibre « encadrés ».

| Condition d'existence et de stabilité locale | Points d'équilibre |
|--|---------------------------------------|
| $\tilde{s}_1 < \lambda_2$ | E_0 , $\boxed{E_1}$, E_2 |
| $\tilde{s}_1 > \lambda_2$ | E_0 , E_1 , E_2 , $\boxed{E^*}$ |

2.4 Stabilité globale de l'équilibre au bord

Nous présentons maintenant le théorème qui donne des conditions suffisantes de la stabilité asymptotique globale de l'équilibre au bord $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$.

Théorème 2.4.1. Soit g la fonction définie par

$$g(s) := \frac{f_2(s)(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(f_2(s) - D_2)(s^\circ - s)}.$$

S'il est possible de trouver une constante $\alpha > 0$ telle que

$$\max_{0 < s < \tilde{s}_1} g(s) < \alpha < \min_{\lambda_2 < s < s^\circ} g(s)$$

et si $\tilde{s}_1 < \lambda_2$ alors E_1 est globalement asymptotiquement stable pour toute solution issue de $x_1(0) > 0$.

Preuve. Soit V la fonction candidate de Lyapunov définie par

$$V(s, x_1, x_2) := \int_{\tilde{s}_1}^s \frac{(f_1(\tau) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - \tau)} d\tau + \frac{1}{\gamma_1} \int_{\tilde{x}_1}^{x_1} \frac{x - \tilde{x}_1}{x} dx + \frac{\alpha}{\gamma_2} x_2.$$

Il est clair que V est définie positive. En notant par F le champ du système (2.2), on calcule la dérivée totale $\dot{V}(s, x_1, x_2)$.

$$\begin{aligned} \dot{V}(s, x_1, x_2) &= \langle \nabla V(s, x_1, x_2), F(s, x_1, x_2) \rangle \\ &= \frac{(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \left((s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} x_i \right) + \frac{1}{\gamma_1} \frac{x_1 - \tilde{x}_1}{x_1} (f_1(s) - D_1 \\ &\quad - q_{11}(x_1))x_1 + \frac{\alpha x_2}{\gamma_2} (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2)) \\ &= \frac{(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \left((s^\circ - s)D - \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} x_i \right) + \frac{1}{\gamma_1} (x_1 - \tilde{x}_1)(f_1(s) - D_1 \\ &\quad - q_{11}(x_1) + f_1(\tilde{s}_1) - q_{11}(\tilde{x}_1) - f_1(\tilde{s}_1) + q_{11}(\tilde{x}_1)) + \frac{\alpha x_2}{\gamma_2} (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2)) \\ &= \frac{D(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)} - \frac{(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} x_i + \frac{1}{\gamma_1} (x_1 - \tilde{x}_1)(f_1(s) \\ &\quad - f_1(\tilde{s}_1) + q_{11}(\tilde{x}_1) - q_{11}(x_1)) + \frac{\alpha x_2}{\gamma_2} (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2)) \\ &= (f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1)) \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} - \frac{(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \sum_{i=1}^2 \frac{f_i(s)}{\gamma_i} x_i - (f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1)) \frac{\tilde{x}_1}{\gamma_1} \\ &\quad + (f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1)) \frac{x_1}{\gamma_1} + \frac{1}{\gamma_1} (x_1 - \tilde{x}_1)(q_{11}(\tilde{x}_1) - q_{11}(x_1)) + \frac{\alpha x_2}{\gamma_2} (f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2)) \\ &= (f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1)) \left(1 - \frac{f_1(s)(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \right) \frac{x_1}{\gamma_1} + \frac{1}{\gamma_1} (x_1 - \tilde{x}_1)(q_{11}(\tilde{x}_1) - q_{11}(x_1)) \\ &\quad + \left(\alpha(f_2(s) - D_2 - q_{22}(x_2)) - \frac{f_2(s)(f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1))(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \right) \frac{x_2}{\gamma_2} \\ &= (f_1(s) - f_1(\tilde{s}_1)) \left(1 - \frac{f_1(s)(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \right) \frac{x_1}{\gamma_1} + \frac{1}{\gamma_1} (x_1 - \tilde{x}_1)(q_{11}(\tilde{x}_1) - q_{11}(x_1)) \\ &\quad + (f_2(s) - D_2) \left(\alpha - g(s) - \frac{\alpha q_{22}(x_2)}{f_2(s) - D_2} \right) \frac{x_2}{\gamma_2} \end{aligned}$$

On montre maintenant que $\dot{V}(s, x_1, x_2) \leq 0$. Le deuxième terme est évidemment négatif puisque la fonction q_{11} est strictement croissante. Pour les autres termes, on distingue les cas suivants :

1. Si $0 < s \leq \tilde{s}_1$ alors

$$f_1(s) \leq f_1(\tilde{s}_1), \frac{f_1(s)(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \leq 1, f_2(s) < D_2, \alpha > \max_{0 < s < \tilde{s}_1} g(s) \geq g(s), \frac{\alpha q_{22}(x_2)}{f_2(s) - D_2} \leq 0.$$

2. Si $\tilde{s}_1 \leq s < \lambda_2$ alors

$$f_1(s) \geq f_1(\tilde{s}_1), \frac{f_1(s)(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} \geq 1, f_2(s) < D_2, \alpha - g(s) > 0 \ (g(s) \leq 0), \frac{\alpha q_{22}(x_2)}{f_2(s) - D_2} \leq 0.$$

3. Si $\lambda_2 < s < s^\circ$ alors

$$f_1(s) > f_1(\tilde{s}_1), \frac{f_1(s)(s^\circ - \tilde{s}_1)}{f_1(\tilde{s}_1)(s^\circ - s)} > 1, f_2(s) > D_2, \alpha < \min_{\lambda_2 < s < s^\circ} g(s) \leq g(s), \frac{\alpha q_{22}(x_2)}{f_2(s) - D_2} \geq 0.$$

D'où \dot{V} est semi-définie négative. De plus, on déduit que $\dot{V}(s, x_1, x_2) = 0$ si et seulement si $s = \tilde{s}_1$, $x_1 = \tilde{x}_1$ et $x_2 = 0$. V est donc une fonction de Lyapunov stricte et le seul plus grand ensemble invariant contenu dans $E := \{(s, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 / \dot{V}(s, x_1, x_2) = 0\}$ est réduit à l'équilibre E_1 . D'après le principe d'invariance de LaSalle [A.7], le point d'équilibre E_1 est globalement asymptotiquement stable. □

2.5 Persistance uniforme

Le lemme suivant nous servira dans la preuve du théorème 2.5.1. Il concerne l'étude d'un modèle simple avec interaction intraspécifique dans un chemostat.

Lemme 2.5.1. *On considère le modèle avec une seule espèce de micro-organismes*

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f(s)}{\gamma}x, \\ \dot{x} = (f(s) - D' - q(x))x, \\ s(0) \geq 0, x(0) > 0, \end{cases} \quad (2.3)$$

où f est la fonction de croissance de l'espèce vérifiant les hypothèses H1, H2 et H3 du chapitre précédent et $q(x)$ est l'effet compétitif de l'espèce sur elle-même.

On suppose que $s^\circ > \lambda$ avec $f(\lambda) = D'$.

Alors le système (2.3) admet deux points d'équilibre :

1. Le point d'équilibre de lessivage $F_0(s^\circ, 0)$ est instable.
2. Le point d'équilibre intérieur $F(\tilde{s}, \tilde{x})$ est globalement asymptotiquement stable.

Preuve. Les isoclines nulles du système (2.3) sont données par

$$\begin{cases} (s^\circ - s)D - \frac{f(s)}{\gamma}x = 0, \\ (f(s) - D' - q(x))x = 0. \end{cases}$$

Si $x = 0$ alors $s = s^\circ$. $F_0(s^\circ, 0)$ est donc un point d'équilibre du système (2.3).

La matrice jacobienne en F_0 est

$$J(F_0) = \begin{bmatrix} -D & -\frac{f(s^\circ)}{\gamma} \\ 0 & f(s^\circ) - D' \end{bmatrix}.$$

Les valeurs propres de cette matrice sont $-D$ et $f(s^\circ) - D'$. F_0 est donc instable puisque $s^\circ > \lambda$. Si $x \neq 0$, la deuxième équation devient $f(s) - D' - q(x) = 0$ et on a

$$(s^\circ - s)D = \frac{f(s)}{\gamma}q^{-1}(f(s) - D').$$

On pose

$$\psi_1(s) := (s^\circ - s)D, \quad \psi_2(s) := \frac{f(s)}{\gamma}q^{-1}(f(s) - D').$$

ψ_1 et ψ_2 sont respectivement strictement décroissante et strictement croissante et on a

$$\psi_1(\lambda) = (s^\circ - \lambda)D > 0, \quad \psi_1(s^\circ) = 0, \quad \psi_2(\lambda) = 0, \quad \psi_2(s^\circ) = \frac{f(s^\circ)}{\gamma}q^{-1}(f(s^\circ) - D') > 0.$$

Les fonctions ψ_1 et ψ_2 se rencontrent donc en un seul point $\tilde{s} \in]\lambda, s^\circ[$. Il existe donc un seul point d'équilibre intérieur $F(\tilde{s}, \tilde{x})$.

La matrice jacobienne en F est

$$J(F) = \begin{bmatrix} -D - \frac{f'(\tilde{s})}{\gamma}\tilde{x} & -\frac{f(\tilde{s})}{\gamma} \\ f'(\tilde{s})\tilde{x} & -q'(\tilde{x})\tilde{x} \end{bmatrix}.$$

L'équation caractéristique de cette matrice est $v^2 + a_1v + a_2 = 0$ avec

$$a_1 := D + \frac{f'(\tilde{s})}{\gamma}\tilde{x} + q'(\tilde{x})\tilde{x} > 0, \quad a_2 := q'(\tilde{x})\tilde{x} \left(D + \frac{f'(\tilde{s})}{\gamma}\tilde{x} \right) + \frac{1}{\gamma}f(\tilde{s})f'(\tilde{s})\tilde{x} > 0.$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz [2], l'équation caractéristique admet deux valeurs propres à partie réelle strictement négative. Il s'ensuit que le point d'équilibre F est localement asymptotiquement stable.

Montrons maintenant que F est globalement asymptotiquement stable en utilisant le théorème de Bendixson-Dulac [A.5].

Comme dans la démonstration de la proposition 2.2.1, le système (2.3) est dissipatif et l'ensemble $\mathcal{D}^2 := \{(s, x) \in \mathbb{R}_+^2 / s \leq Ds^\circ/d, x \leq \gamma Ds^\circ/d\}$ avec $d := \min(D, D')$, est attractant.

Soient la fonction H définie par $H(s, x) := 1/x$ et $F := (F_1, F_2)$ le champ du système (2.3).

On a

$$\operatorname{div}((HF)(s, x)) := \frac{\partial(H(s, x)F_1(s, x))}{\partial s} + \frac{\partial(H(s, x)F_2(s, x))}{\partial x}.$$

Après un simple calcul, on obtient

$$\frac{\partial(H(s, x)F_1(s, x))}{\partial s} = \frac{1}{x} \left(-D - \frac{f'(s)}{\gamma}x \right), \quad \frac{\partial(H(s, x)F_2(s, x))}{\partial x} = -q'(x).$$

D'où

$$\operatorname{div}((HF)(s, x)) = - \left(D + \frac{f'(s)}{\gamma} x + q'(x) \right) < 0.$$

Comme le domaine \mathcal{D}^2 est simplement connexe, alors le système (2.3) n'admet pas de cycle limite. D'après le théorème de Poincaré-Bendixson [A.3], sachant qu'il n'y a pas de cycle limite et que \mathcal{D}^2 est attractant, le point d'équilibre F est globalement asymptotiquement stable. \square

Nous présentons maintenant le théorème qui donne une condition suffisante de la persistance uniforme du système (2.2).

Théorème 2.5.1. *Si $\tilde{s}_1 > \lambda_2$ alors le système (2.2) est uniformément persistant.*

Preuve. Soient $X := \mathbb{R}_+^3$, $X_1 := \operatorname{int} X$ et $X_2 := \partial\mathbb{R}_+^3$. D'où, $X = X_1 \cup X_2$ et $X_1 \cap X_2 = \emptyset$. X_2 est évidemment un sous-ensemble fermé de X . Le sous-ensemble X_1 est positivement invariant. En effet, d'après la formule de variation de la constante, on a $x_i(t) > 0$ lorsque $x_i(0) > 0$. D'autre part, on a $s(t) > 0$ pour tout $t > 0$ puisque $\dot{s}|_{s=0} = s^\circ D > 0$. Soit $M = \{E_0, E_1, E_2\}$ l'ensemble des points d'équilibre du modèle (2.2) dans X_2 . Nous montrons maintenant que les trois hypothèses du théorème de Thieme-Zhao [A.9] sont vérifiées.

Condition 1 : Il est évident que toute solution de (2.2) issue de X_2 et qui reste dans X_2 satisfait les conditions initiales $x_1(0) = 0$ ou $x_2(0) = 0$.

Si $x_1(0) = x_2(0) = 0$, le modèle (2.2) devient $\dot{s} = (s^\circ - s)D$. D'où, $\lim_{t \rightarrow +\infty} s(t) = s^\circ$ et $x_i(t) = 0$ pour tout $t \geq 0$ avec $i = 1, 2$. La solution de (2.2) converge donc vers $E_0 \in M$.

De même, si $x_1(0) \neq 0$ et $x_2(0) = 0$, le modèle (2.2) devient

$$\begin{cases} \dot{s} = (s^\circ - s)D - \frac{f_1(s)}{\gamma_1} x_1, \\ \dot{x}_1 = (f_1(s) - D_1 - q_{11}(x_1))x_1. \end{cases}$$

D'après le lemme 2.5.1, l'équilibre intérieur $F(\tilde{s}, \tilde{x})$ est globalement asymptotiquement stable. La solution de (2.2) converge donc vers $E_1 \in M$.

Avec le même raisonnement, la solution de (2.2) avec $x_1(0) = 0$ et $x_2(0) \neq 0$ converge vers $E_2 \in M$.

Condition 2 : Les éléments de M sont des points d'équilibre hyperboliques. E_0 est instable et E_1, E_2 sont des points selles. Le singleton de chaque élément est donc un sous-ensemble invariant isolé. Montrons maintenant que l'ensemble M est faiblement répulsif pour X_1 .

On suppose qu'il existe une solution $\varphi(t) = (s(t), x_1(t), x_2(t))$ du modèle (2.2) avec $\varphi(0) \in X_1$ telle que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t) = E_0$.

Par continuité de f_i et q_{ii} avec $i = 1, 2$, on a

$$\begin{aligned} \forall \varepsilon_i > 0 \quad \exists \delta_i > 0 : \forall t > \delta_i \quad |f_i(s(t)) - f_i(s^\circ)| < \varepsilon_i, \\ \forall \varepsilon'_i > 0 \quad \exists \delta'_i > 0 : \forall t > \delta'_i \quad |q_{ii}(x_i(t))| < \varepsilon'_i. \end{aligned}$$

Pour tout $t > \max(\delta_i, \delta'_i)$, on a $\dot{x}_i > (f_i(s^\circ) - \varepsilon_i - D_i - \varepsilon'_i)x_i$.

On pose $A_i := f_i(s^\circ) - D_i > 0$ et $\varepsilon_i = \varepsilon'_i = A_i/3$.

Pour t assez grand, on a $\dot{x}_i > (A_i/3)x_i$. On obtient donc une contradiction.

On suppose maintenant qu'il existe une solution $\varphi(t)$ du modèle (2.2) avec $\varphi(0) \in X_1$ telle que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi(t) = E_1$.

Comme précédemment, on a, en particulier

$$\forall \zeta_2 > 0 \quad \exists \eta_2 > 0 : \forall t > \eta_2 \quad |f_2(s(t)) - f_2(\tilde{s}_1)| < \zeta_2,$$

$$\forall \zeta'_2 > 0 \quad \exists \eta'_2 > 0 : \forall t > \eta'_2 \quad |q_{22}(x_2(t))| < \zeta'_2.$$

Pour tout $t > \max(\eta_2, \eta'_2)$, on a $\dot{x}_2 > (f_2(\tilde{s}_1) - \zeta_2 - D_2 - \zeta'_2)x_2$.

On pose $B := f_2(\tilde{s}_1) - D_2 > 0$ et $\zeta_2 = \zeta'_2 = B/3$.

Pour tout t assez grand, on a $\dot{x}_2 > (B/3)x_2$. On obtient aussi une contradiction puisque la troisième composante de E_1 est égale à 0.

Nous montrons de la même manière que la solution $\varphi(t) = (s(t), x_1(t), x_2(t))$ du modèle (2.2) avec $\varphi(0) \in X_1$ ne peut pas aussi converger vers le point d'équilibre 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 $E_0 \xrightarrow{X_2} E_1$ ou $E_0 \xrightarrow{X_2} E_2$. Il n'existe donc aucune chaîne fermée. Par conséquent, M est acyclique dans X_2 .

Conformément au théorème de Thieme-Zhao [A.9], X_2 est uniformément répulsif pour X_1 . Le modèle (2.2) est donc uniformément persistant. □

2.6 Simulations numériques

Dans cette partie, nous allons illustrer ces résultats par des simulations numériques effectuées à l'aide du logiciel Matlab.

On considère le modèle (2.2) avec le choix suivant des fonctions

$$f_1(s) = \frac{18s}{1+s}, \quad f_2(s) = \frac{19s}{2+s}, \quad q_{11}(x_1) = \frac{14x_1}{13+x_1}, \quad q_{22}(x_2) = \frac{10x_2}{9+x_2}.$$

Sur la figure 2.3, les trajectoires sont représentées avec les paramètres $s^\circ = 6$, $D = 5.5$, $D_1 = 6$, $D_2 = 6.16$, $\gamma_1 = 3/4$, $\gamma_2 = 2/3$ et les conditions initiales $(s(0), x_1(0), x_2(0)) = (3, 0.5, 0.9)$ et $(5, 4, 2)$. Les seuils de rentabilité sont $\lambda_1 \simeq 0.5$ et $\lambda_2 \simeq 0.96$. Les points d'équilibre sont $E_0(s^\circ, 0, 0)$, $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$ avec $\tilde{s}_1 \simeq 0.86$, $\tilde{x}_1 \simeq 2.56$ et $E_2(\tilde{s}_2, 0, \tilde{x}_2)$ avec $\tilde{s}_2 \simeq 1.46$, $\tilde{x}_2 \simeq 2.07$. Le point d'équilibre intérieur E^* n'existe pas puisque

$$f_1(\lambda_2) - D_1 \simeq 2.81 > q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \lambda_2)D}{f_1(\lambda_2)} \right) \simeq 2.15.$$

Les solutions de (2.2) convergent vers l'équilibre $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$ puisque $\tilde{s}_1 < \lambda_2$.

Sur la figure 2.4, les trajectoires sont représentées avec les paramètres $s^\circ = 14.48$, $D = 5.5$, $D_1 = 6$, $D_2 = 6.16$, $\gamma_1 = 9$, $\gamma_2 = 8$ et les conditions initiales $(s(0), x_1(0), x_2(0)) = (0.8, 1.5, 0.1)$ et $(4.1, 6, 4.3)$. Les seuils de rentabilité sont $\lambda_1 \simeq 0.5$ et $\lambda_2 \simeq 0.96$. Les points d'équilibre sont $E_0(s^\circ, 0, 0)$, $E_1(\tilde{s}_1, \tilde{x}_1, 0)$ avec $\tilde{s}_1 \simeq 6.06$, $\tilde{x}_1 \simeq 26.99$ et $E_2(\tilde{s}_2, 0, \tilde{x}_2)$ avec $\tilde{s}_2 \simeq 5.31$, $\tilde{x}_2 \simeq 29.21$. L'unique point d'équilibre intérieur $E^*(s^*, x_1^*, x_2^*)$ avec $s^* \simeq 4$, $x_1^* \simeq 19.49$ et $x_2^* \simeq 16.74$, existe puisque

$$f_1(\lambda_2) - D_1 \simeq 2.81 < q_{11} \left(\frac{\gamma_1(s^\circ - \lambda_2)D}{f_1(\lambda_2)} \right) \simeq 11.95.$$

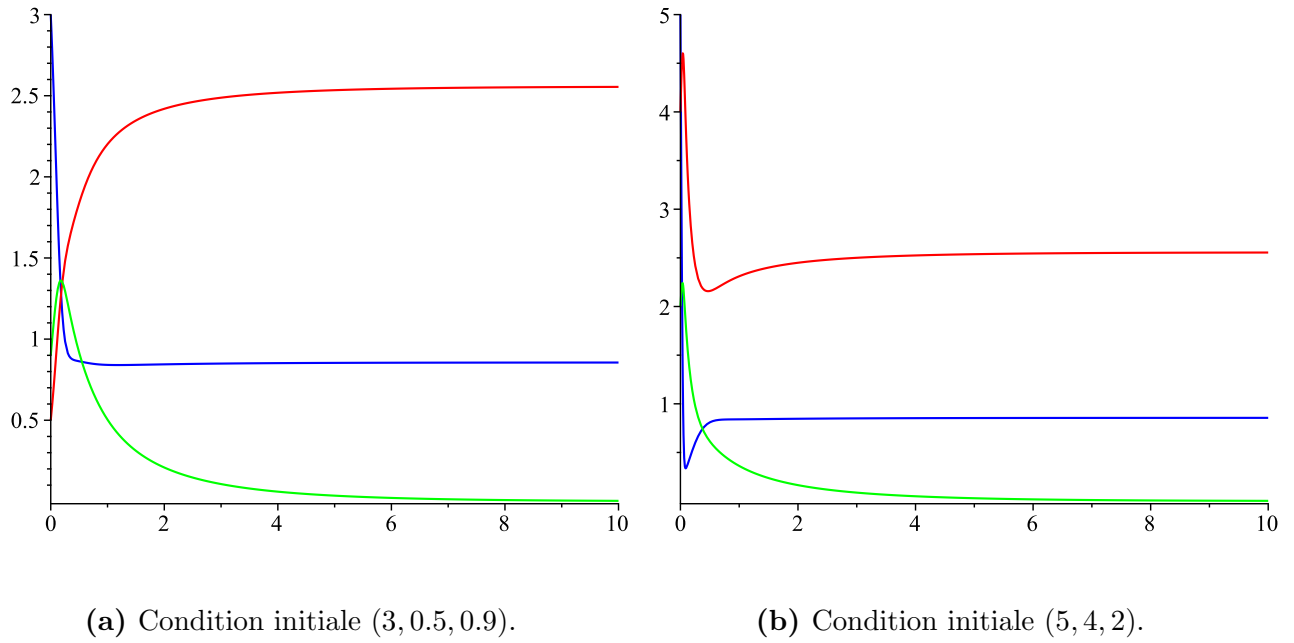


Figure 2.3 – Trajectoires de s (—), x_1 (—) et x_2 (—).

Les solutions de (2.2) convergent bien vers l'équilibre E^* .

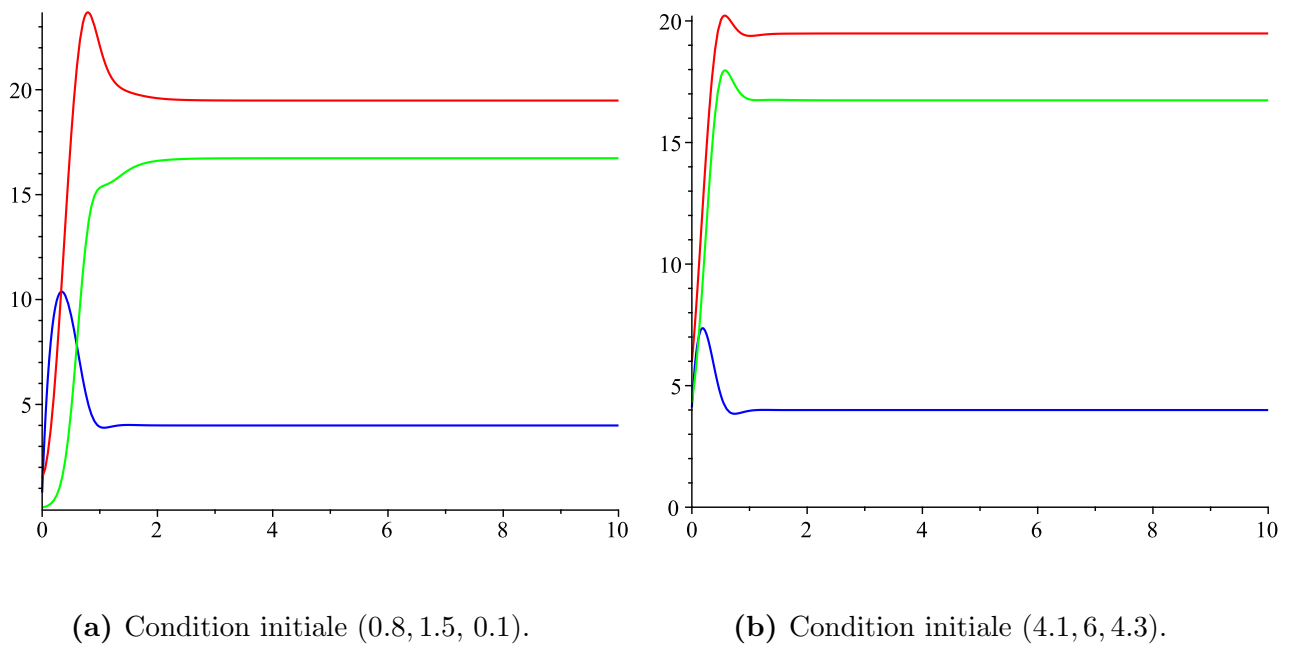


Figure 2.4 – Trajectoires de s (—), x_1 (—) et x_2 (—).

2.7 Conclusion

Dans ce mémoire, nous nous sommes intéressés au modèle de compétition de deux espèces de micro-organismes avec interaction intraspécifique sur un substrat limitant dans un chemostat. L'étude de ce modèle nous a permis de trouver quatre points d'équilibre dont chacun correspond à sa propre fonction : nous pouvons avoir l'extinction des deux espèces, ou l'une des deux espèces l'emporte sur l'autre ou encore la coexistence entre les deux espèces. Nous avons montré que, sous certaines conditions, le point d'équilibre qui correspond à la survie d'une seule espèce est globalement asymptotiquement stable en construisant une fonction de Lyapunov. De plus, nous avons 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 est localement asymptotiquement stable. Nous avons ensuite montré que le modèle est uniformément persistant en utilisant le théorème de Thieme-Zhao et donc la coexistence à long terme entre deux espèces.

A

Annexe

On considère un système dynamique

$$\dot{x} = f(x), \tag{A.1}$$

où $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction de classe C^1 et Ω est un ouvert de \mathbb{R}^n .

Définitions A.1.

- On dit que x^* est un point d'équilibre du système (A.1) si $f(x^*) = 0$.
- On dit qu'un point d'équilibre x^* est stable si, pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que pour toute solution $x(t)$ du système (A.1) on a

$$\|x(0) - x^*\| < \delta \Rightarrow \|x(t) - x^*\| < \varepsilon, \forall t > t_0.$$

- On dit qu'un point d'équilibre x^* est attractif s'il existe $r > 0$ tel que pour toute solution $x(t)$ du système (A.1) on a

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

- On dit qu'un point d'équilibre x^* est globalement attractif si pour toute solution $x(t)$ du système (A.1) on a

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

- On dit qu'un point d'équilibre x^* est asymptotiquement stable s'il est stable et attractif. Il est globalement asymptotiquement stable s'il est stable et globalement attractif.
- Soit $\psi(t, x)$ la solution du système (A.1) issue de $x \in \Omega$. L'ensemble

$$\omega(x) = \left\{ y \in \Omega / \exists (t_n)_n, t_n \rightarrow +\infty \text{ telle que } \lim_{n \rightarrow +\infty} \psi(t_n, x) = y \right\}$$

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

- Un ensemble D est dit positivement invariant pour le système (A.1) si toute solution issue d'un point de D est entièrement contenue dans D pour les temps positifs.

- 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 »).
- 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

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

- Un ensemble attractant D pour le système (A.1) est un domaine compact tel que toute solution partant du bord de D rentre à l'intérieur de D .
- Un point d'équilibre x^* est dit hyperbolique si la matrice jacobienne $Df(x^*)$ associée à ce point n'admet que des valeurs propres à partie réelle non nulle.

Théorème A.1. (Hartman-Grobman) [5] 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 en les trajectoires de son linéarisé à ce point. Cette remarque justifie le théorème suivant.

Théorème A.2. [5]

1. 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 pour le système (A.1).
2. S'il existe au moins une valeur propre de la matrice jacobienne $Df(x^*)$ à partie réelle strictement positive, alors le point d'équilibre x^* est instable pour le système (A.1).

Remarque A.1.

1. La stabilité asymptotique est uniquement locale.
2. 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

1. un point d'équilibre,
2. une trajectoire périodique,
3. une réunion de points d'équilibre reliés par des trajectoires homoclines ou hétéroclines.

Théorème A.4. (Bendixson) [1] Soient $n = 2$ et Ω un ouvert simplement connexe de \mathbb{R}^2 . Si $f := (F_1, F_2)$ est le champ du système (A.1) tel que

$$\operatorname{div}(f) := \frac{\partial F_1}{\partial x_1} + \frac{\partial F_2}{\partial x_2}$$

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] Soient $n = 2$ et Ω un ouvert simplement connexe de \mathbb{R}^2 . Si $f := (F_1, F_2)$ est le champ du système (A.1) et H est une fonction de classe C^1 sur Ω telles que

$$\operatorname{div}(Hf) := \frac{\partial(HF_1)}{\partial x_1} + \frac{\partial(HF_2)}{\partial x_2}$$

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

Définitions A.2. On suppose que Ω est un ouvert positivement invariant pour le système (A.1) et que l'origine $0 \in \Omega$ est un point d'équilibre de (A.1) (Pour le cas général, il suffit de faire une translation). Soit V une fonction définie sur Ω à valeurs dans \mathbb{R} .

- V est dite semi-définie positive (respectivement semi-définie négative) si $V(0) = 0$ et $\forall x \in \Omega, V(x) \geq 0$ (respectivement $V(x) \leq 0$).
- V est dite définie positive (respectivement définie négative) si $V(0) = 0$ et $\forall x \in \Omega \setminus \{0\}, V(x) > 0$ (respectivement $V(x) < 0$).
- Si V est de classe C^1 , la dérivée totale de V , notée \dot{V} , est définie par $\dot{V} = \langle \nabla V, f \rangle$ où ∇ désigne le gradient.

Théorème A.6. (Théorème de stabilité de Lyapunov) [3] Soit l'origine $0 \in \Omega$ un point d'équilibre du système (A.1). On considère une fonction $V : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ de classe C^1 et définie positive.

1. Si \dot{V} est semi-définie négative alors le point d'équilibre 0 est stable. Dans ce cas, on dit que V est une fonction de Lyapunov pour (A.1).
2. Si \dot{V} est définie négative alors le point d'équilibre 0 est asymptotiquement stable. Dans ce cas, on dit que V est une fonction de Lyapunov stricte pour (A.1).

Théorème A.7. (Principe d'invariance de LaSalle) [4] On suppose que Ω est un ouvert positivement invariant pour le système (A.1). On considère $V : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ une fonction de classe C^1 telle que \dot{V} est semi-définie négative sur Ω . Soit L le plus grand ensemble invariant pour le système (A.1) contenu dans $E := \{x \in \Omega / \dot{V}(x) = 0\}$.

Alors, toute solution bornée issue de Ω tend vers l'ensemble L lorsque le temps tend vers l'infini.

Théorème A.8. (Principe de séparation non-linéaire) [9] Considérons le système dynamique

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(y), \end{cases} \quad (\text{A.2})$$

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

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 (A.2) sont bornées.

Alors (x^*, y^*) est un point d'équilibre globalement asymptotiquement stable pour le système (A.2).

On considère un système dynamique

$$\dot{x} = F(x), \tag{A.3}$$

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

Définitions A.3. Soient $Y \subseteq X$ et $x^* \in Y$ un point d'équilibre du système (A.3). Le singleton $\{x^*\}$ est évidemment un ensemble invariant.

- 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 .
- 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 $x(t) \neq y^*$.

- 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 $x^* \xrightarrow{Y} x^*$ dans Y ou s'il existe plusieurs points d'équilibre $x_1^*, x_2^*, \dots, x_k^*$ dans M tels que $x_1^* \xrightarrow{Y} x_2^* \xrightarrow{Y} \dots \xrightarrow{Y} x_k^* \xrightarrow{Y} x_1^*$ dans Y , et acyclique dans Y s'il n'est pas cyclique.

Définitions A.4. 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.

- 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 (A.3) avec $x(0) \in X_1$.

- 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 (A.3) avec $x(0) \in X_1$.

- 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 (A.3) avec $x(0) \in X_1$.

d étant la distance usuelle dans \mathbb{R}^n telle que $d(x(t), Y_2) := \inf \{d(x(t), y(t)) \mid y(t) \in Y_2\}$.

Remarque A.2. On dit que le système (A.3) est :

1. faiblement persistant si et seulement si le bord de X est faiblement répulsif pour $\text{int } X$ (intérieur de X).
2. persistant si et seulement si le bord de X est répulsif pour $\text{int } X$.

3. uniformément persistant si et seulement si le bord de X est uniformément répulsif pour $\text{int } X$.

4. On a les relations $3 \Rightarrow 2 \Rightarrow 1$.

Théorème A.9. (Thieme-Zhao) [8, 11] *On suppose que le système (A.3) est dissipatif et que l'ensemble fermé X est positivement invariant pour ce système. Soit $X = X_1 \cup X_2$ avec $X_1 \cap X_2 = \emptyset$ où X_2 est un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}_+^n et X_1 est un sous-ensemble positivement invariant pour le système (A.3). Soit M un ensemble fini de points d'équilibre du système (A.3) dans X_2 . On suppose que*

1. *Toute solution du système (A.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 . De plus, si X_1 est convexe, il existe au moins un point d'équilibre dans X_1 .

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] W.A. Coppel, Stability and Asymptotic Behavior of Differential Equations, *Heath Mathematical Monographs*, Boston, 1965.
- [3] H.K. Khalil, Nonlinear Systems, 2nd ed., *Prentice Hall*, New York, 1996.
- [4] J. LaSalle, *Some Extensions of Liapunov's Second Method*, IRE Trans. Circuit Theory 7 (4), 520-527, 1960.
- [5] L. Perko, Differential Equations and Dynamical Systems, *Springer-Verlag*, New York, 2001.
- [6] H.L. Smith, P. Waltman, The Theory of the Chemostat, *Cambridge University Press*, Cambridge, UK, 1995.
- [7] H.R. Thieme, *Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations*, J. Math. Biol. 30, 755-763, 1992.
- [8] H.R. Thieme, *Persistence under relaxed point-dissipativity (with application to an epidemic model)*, SIAM J. Math. Anal. 24, 407-435, 1993.
- [9] 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.
- [10] G.S.K. Wolkowicz, L. Zhiqi, *Direct interference on competition in a chemostat*, J. Biomath. 13 (3), 282-291, 1998.
- [11] X.-Q. Zhao, Dynamical Systems in Population Biology, *CMS Books in Mathematics*, Springer, New York, 2003.